

DOI: 10.20103/j.stxb.202212063511

罗鑫, 张君倩, 刘洋, 张多鹏, 白雪, 杨佳莉, 谢志才, 刘金兰. 桂江流域福寿螺种群结构时空分布特征及其驱动机制. 生态学报, 2023, 43 (21): 9048-9060.

Luo X, Zhang J Q, Liu Y, Zhang D P, Bai X, Yang J L, Xie Z C, Liu J L. Spatio-temporal distribution of population structure of *Pomacea canaliculata* and driving mechanism in the Guijiang River Basin. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43 (21): 9048-9060.

桂江流域福寿螺种群结构时空分布特征及其驱动机制

罗鑫^{1,2}, 张君倩², 刘洋^{2,3}, 张多鹏², 白雪^{2,3}, 杨佳莉^{2,3}, 谢志才², 刘金兰^{1,*}

1 天津农学院水产学院, 天津 300384

2 中国科学院水生生物研究所, 中国科学院水生生物多样性与保护重点实验室, 武汉 430072

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 福寿螺 (*Pomacea canaliculata*) 是我国重点防治的入侵种, 对农业生产和淡水生态系统危害严重。而有关福寿螺种群结构及其驱动机制的研究不足。以亚热带桂江流域为例, 基于 2021—2022 年枯平丰的野外调查, 系统评估了福寿螺种群结构的时空分布格局, 探索福寿螺种群结构变化的关键过程和驱动机制。结果显示: 桂江流域福寿螺年均密度 ((2.21 ± 2.35) 个/ m^2), 时空变化不明显; 螺重、壳高、壳宽、壳口宽和壳口长时空差异极显著, 表现为丰水期 > 平水期 > 枯水期和上游 > 中游 > 下游的趋势; 年龄结构以中螺 (壳高 30—50 mm) 为主, 表明桂江流域福寿螺种群处于稳定期; 雄雌比 0.36 ± 0.40 , 时空变化不明显。典范对应分析表明: 影响福寿螺种群结构的关键环境和空间因子在不同季度间存在差异。pH、海拔、溶氧和盐度等是关键环境因素, PCNM2、PCNM5、PCNM8 和 PCNM9 等是关键空间因素。变差分解显示: 环境和空间因子共同决定桂江流域福寿螺种群结构, 但两者的相对作用因季度而异。除枯水期外, 其它季度的环境因子解释率均大于空间因子。研究结果可为建立有效的福寿螺防控策略提供参考。

关键词: 福寿螺; 桂江流域; 时空分布; 种群结构; 扩散能力; 环境过滤

Spatio-temporal distribution of population structure of *Pomacea canaliculata* and driving mechanism in the Guijiang River Basin

LUO Xin^{1,2}, ZHANG Junqian², LIU Yang^{2,3}, ZHANG Duopeng², BAI Xue^{2,3}, YANG Jiali^{2,3}, XIE Zhicai², LIU Jinlan^{1,*}

1 College of Fishery, Tianjin Agriculture University, Tianjin 300384, China

2 The Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation of Chinese Academy of Sciences, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1819) is a key invasive species in China, which has caused environmental catastrophes, society and ecological security issues across the country. However, our present understanding of the snail's basic biology and ecology is still insufficient, especially in the population structure and underlying driving factors. Here, we first determined the population density, key traits (body weight, shell height and width, aperture length and width) and sex ratio of *P. canaliculata* population across the Guijiang River Basin, the upper tributary of the Pearl River, based on three seasonal field surveys (dry, normal and wet) in 2021—2022. Then, we explored the size structure and the driving mechanisms that affected population processes. We set up 51 sampling sites in each survey. In each site, we quantitatively

基金项目: 西江流域资源环境与生物多样性综合科学考察 (2019FY101903); 国家自然科学基金 (32271664)

收稿日期: 2022-12-06; 网络出版日期: 2023-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljlan1115@163.com

collected the snails using one modified sampler ($3 \times 3 \text{ m}^2$ in area) by three replicates within 100 m of each river segment, and simultaneously determined a total of 18 environmental variables with the standard methods. The collected snails were counted, photographed, measured and sexed by the morphology of the opercula and the genital organs. The size—frequency analysis was used to analyze size structure. Based on size—frequency histogram, we sorted the snails into 10 size classes according to shell height: 0—20.00, 20.00—24.99, 25.00—29.99, 30.00—34.99, 35.00—39.99, 40.00—44.99, 45.00—49.99, 50.00—54.99, 55.00—59.99 and $>60.00 \text{ mm}$. Snails $< 30 \text{ mm}$ were defined as immatures, whereas snails $> 30 \text{ mm}$ were defined as matures. The local environmental variables measured showed highly longitudinal divergences across the region. A total of 1771 snails were collected, with estimated density of $(2.21 \pm 2.35) \text{ ind./m}^2$. There was no significant spatio—temporal difference in density. The body weight, shell height and width, aperture length and width all showed distinctly spatio—temporal differences, with the highest values in the upstream region and during wet season. The size—frequency distribution was distinctly skewed towards the large (adolescent and postadolescent), mature individuals (30—50 mm, 54.2% of total individuals), indicating a stable population. The sex ratio (male:female) was 0.36 ± 0.40 , but showed no spatio—temporal heterogeneity. Canonical correspondence analysis indicated that local factors (pH, altitude, dissolved oxygen, and salinity) and large—scale spatial factors (PCNM2, PCNM5, PCNM8 and PCNM9) were the key regulators affecting the size structure. Variance partitioning indicated that both the environmental and spatial factors significantly affected the size structure, with environmental filtering generally more important. The study can provide theoretical reference for establishing effective prevention and control strategies of *P. canaliculata*.

Key Words: *Pomacea canaliculata*; Guijiang River Basin; spatio-temporal distribution; population structure; dispersal ability; environment filtering

福寿螺(*Pomacea canaliculata*)属软体动物门(Mollusca)腹足纲(Gastropoda)中腹足目(Mesogastropoda)瓶螺科(Aillipularidae),2000年被世界自然保护联盟(IUCN)列为全球100种最具破坏性的入侵物种之一^[1]。福寿螺原产于南美洲亚马逊流域,自20世纪80年代被引入我国,之后广泛扩散,现最北已扩散至辽宁省朝阳市、最西至甘肃省兰州市^[2-4]。福寿螺具有两栖性、食性广、适应性和繁殖力强等特点,可迅速建立庞大种群,对入侵地的农业生产和生态系统完整性等造成严重破坏^[5]。2000年,广西1万 hm^2 农田受害,2006年受害面积更达到430万 hm^2 ,导致水稻减产10.3万吨,经济损失1764万元^[6]。此外,福寿螺还是广州管圆线虫的中间宿主,一只福寿螺体内可检测出6000条广州管圆线虫,生食或食用未煮熟的螺肉,极易引起嗜酸性粒细胞脑膜炎^[7]。长期以来,相关部门对福寿螺进行大规模防控,虽在某种程度上抑制福寿螺增长进程,但效果不显著。全球气候变暖等因素,导致福寿螺正在以每年8—10 km的速度向北扩散^[8]。

有关福寿螺的分布现状^[9]、繁殖力大小^[10]、环境与福寿螺之间的关系^[11]等方面已开展了较为系统的研究,这些研究表明福寿螺在人为干扰较大的地区分布较广,其密度和繁殖力等受多种环境因子的共同影响^[9,12]。然而,有关福寿螺的种群结构分布特征及其驱动机制的认知明显不足,主要体现在:(1)研究的空间尺度较小。关于福寿螺的调查大多仅聚焦在单次采样和中小型水体,鲜有涉及流域尺度上的调查。(2)福寿螺的基本生物学和种群生态学知识的匮乏。(3)未考虑福寿螺不同生活史时期对环境和空间变化的敏感性。

本研究以亚热带桂江流域为例,基于枯平丰三个时期调查,从福寿螺种群结构和生活史方面解析其生物学特性,量化福寿螺种群结构时空分布特征,并探索福寿螺种群结构与环境、空间因子之间的关系及其驱动机制,以期了解桂江流域福寿螺种群现状和预测福寿螺种群未来动态提供研究基础。

1 研究区域与研究方法

1.1 桂江流域概况和样点设置

桂江流域($23^{\circ}28'—25^{\circ}55' \text{N}$, $110^{\circ}23'—111^{\circ}34' \text{E}$)地处亚热带季风气候区,主源为六洞河,发源于广西省

兴安县境内海拔 2000 m 的猫儿山。桂江干流全长 426 km,流域面积 19288 km²。河流自西北向东南方向流动,途经兴安县、桂林市、阳朔县、平乐县和昭平县,于梧州市注入西江干流。上游为源头至桂林市水文站,地质地貌主要为花岗岩、碎屑岩地层;中游为桂林市至平乐县,主要为石灰岩地层;下游为平乐县至河口,以砂岩地层为主^[13]。

桂江流域多年平均气温 18—21℃,年平均降雨量 1500—2500 mm,主要集中于 3—8 月,占全年降雨量的 78%;4—6 月降雨量占全年的 50%以上^[14]。桂江流域气候温和、雨量充沛、光照充足、水系发达、地貌复杂,存在较大的环境梯度和空间异质性,是研究福寿螺的天然实验室^[6]。本研究在桂江流域共设置 51 个样点(上游 18 个、中游 19 个、下游 14 个)(图 1),分别于 2021 年 12 月、2022 年 4 月和 8 月进行 3 次采样。

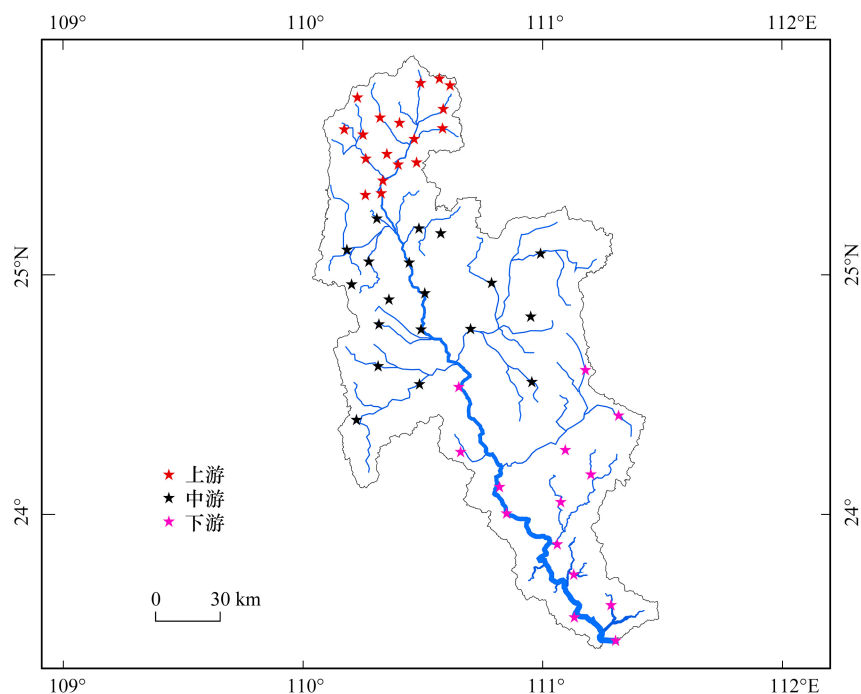


图 1 桂江流域福寿螺采样分布图

Fig.1 Sampling sites of *P.canaliculata* in Guijiang River Basin

1.2 样品采集和处理

福寿螺定量采集使用 3 m × 3 m 的样框^[15],每个样点采集 3 次重复样,将样框中所有福寿螺个体置于封口袋中带回实验室。测量的可量性状包括螺重、壳高、壳宽、壳口宽和壳口长。采用电子秤测量福寿螺体重(精确到 0.1 g),称量前先用滤纸吸干螺体表的水分;采用量程为 20 cm 的数显游标卡尺测量壳高、壳宽、壳口宽和壳口长(精确到 0.01 mm)(图 2)。性别比例是指种群中雄性与雌性个体数的比例。雌雄可通过观察外部形态(雌螺的厣平滑略凹陷,雄螺的厣外凸且边缘向内微凹)和内部结构(雄螺存在明显的生殖器)进行鉴定。

1.3 环境因子的测定

现场用 YSI 便携式水质分析仪(YSI 6680)测定水温、溶氧、pH 等环境因子,用手持式 GPS 仪(Garmin

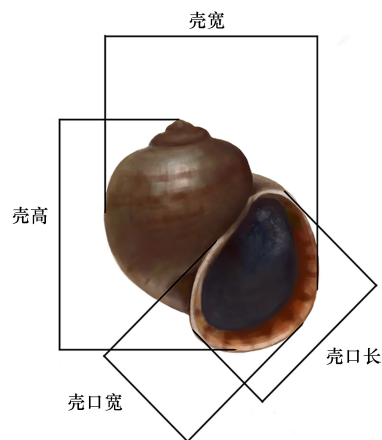


图 2 福寿螺可量性状测量方法

Fig.2 Method for measuring quantifiable traits of *P. canaliculata*

GPS-76)记录各样点的地理坐标,用便携式测深仪(Speedtech SM-5A)测量水深,用流速仪(So LS1206B)测量流速,用测距仪(Leica YS-TB-CJYONE)测定河宽。水样用 1 L 采水器采取表层水,当天带回实验室进行化学参数测量。根据《水和废水监测分析方法(第四版)》^[16],测定了 6 个水化学参数,包括总氮、总磷、氨氮、硝态氮、亚硝态氮、高锰酸盐指数(CODMn)。

1.4 数据分析

用双因素方差分析(two-way ANOVA)检测时间(枯平丰期)和空间(上中下游)对福寿螺种群参数的影响。若组间差异显著,则进行多重比较,如果方差同质,则进行 LSD 检验,如果方差不同质,则选用 Games-Howell 检验^[17]。为提高数据的正态性和方差齐性,所有生物数据和环境因子(pH 除外)进行 $\lg(x+1)$ 转换。将福寿螺个体按照壳高划分为 10 组(A—J 组):A=0—20.00 mm、B=20.00—24.99 mm、C=25.00—29.99 mm、D=30.00—34.99 mm、E=35.00—39.99 mm、F=40.00—44.99 mm、G=45.00—49.99 mm、H=50.00—54.99 mm、I=55.00—59.99 mm、J>60.00 mm,壳高小于 30 mm 的福寿螺个体为幼螺(A—C),30—50 mm 为中螺(D—G),大于 50 mm 为成螺(H—J)^[18]。用双因素相似性分析(two-way ANOSIM)检验福寿螺种群结构的时空分布差异。用克里格插值法(Kriging)描述福寿螺时空分布。双因素方差分析、双因素相似性分析和克里格插值法分别在软件 SPSS 26.0、PRIMER 6.0 和 ArcGIS 10.8 中完成。

采用主轴邻距法(PCNM)模拟样点间的空间关系,作为扩散过程的有效替代。PCNM 是基于主轴分析的样本间空间距离的结尾矩阵实现的,选取具正特征值的空间变量,特征值越小代表的空间尺度越大^[19]。最终,枯平丰期分别得到了 16、18、19 个具有正特征值的空间变量。空间因子采用 R 软件(4.2.1)vegan 包中的 pcnm 函数获得。

采用约束排序分析方法解析桂江流域福寿螺种群结构与驱动因子间的关系。首先,对福寿螺密度数据进行 Hellinger 转化,对环境数据(pH 除外)进行 $\lg(x+1)$ 转换,以保证数据的正态性和方差齐性,删除相关性较高($|r|>0.75$)和变异波动系数较大($VIF>20$)的环境变量。然后,对福寿螺种群进行去趋势对应分析(Detrended correspondence analysis, DCA),根据最大轴长选择合适的模型(线性模型(Redundancy analysis, RDA)或单峰模型(Canonical correspondence analysis, CCA)),利用前向选择(Forward selection)筛选出关键环境因子和空间因子^[20]。最后,利用变差分解(Variation partitioning)计算出关键环境和空间因子对福寿螺种群结构的单独解释率以及两者的共同作用。以上操作在 R 软件(4.2.1)中使用 vegan 包完成。绘图采用软件 Origin (2022)、R 软件(4.2.1)、Canoco(5)和 Adobe Photoshop CC(20.0.7)。

2 结果与分析

2.1 环境因子特征

双因素方差分析显示:大多数环境因子在季度之间存在显著性差异(如硝态氮、氨氮等)($P<0.05$) (表 1)。枯水期的氮盐、溶氧、矿化度、盐度和氧化还原电位最高,平水期的总磷、高锰酸盐指数、流速、河宽和水深最高,丰水期拥有最高的气温、水温、电导率和 pH。仅有少数环境因子在河段之间差异显著($P<0.05$) (如总磷、电导率等)(表 2)。上游具有最高的海拔、氧化还原电位和亚硝态氮,中游具有最高的硝态氮、电导率、矿化度、溶氧、pH 和盐度;下游具有最高的总氮、总磷、氨氮、气温、水温、河宽、流速和水深。此外,季度和河段的交互作用仅在高锰酸盐指数和气温中差异显著。

2.2 福寿螺种群结构时空特征

2.2.1 密度时空特征

在 51 个样点中,有 32 个样点采集到福寿螺,出现率为 62.7%。共采集福寿螺 1771 只,平均密度(2.21 ± 2.35)个/ m^2 。双因素方差分析显示:福寿螺密度与季度(枯平丰)、河段(上中下游)以及它们的交互作用均无显著差异($P>0.05$)。在时间尺度上呈现出丰水期((2.57 ± 2.63) 个/ m^2)>平水期((2.12 ± 2.25) 个/ m^2)>枯水期((1.88 ± 2.02) 个/ m^2)的趋势(图 3),在空间尺度上呈现中游((2.85 ± 2.81) 个/ m^2)>下游((1.83 ± 2.19) 个/ m^2)>

上游((1.66 ± 1.16) 个/ m^2) 的趋势。

表 1 不同季度环境变量对比

Table 1 Comparison of environmental variables in different seasons

变量 Variables	枯水期 Dry season	平水期 Normal season	丰水期 Wet season	<i>F</i>	<i>P</i>
总氮 TN/(mg/L)	1.34±0.79	1.77±0.75	1.76±1.06	2.10	0.13
总磷 TP/(mg/L)	0.12±0.16	0.25±0.30	0.17±0.11	2.88	0.06
硝态氮 NO_3^- -N/(mg/L)	1.35±0.82a	1.29±0.54a	0.85±0.49b	5.89	<0.05
氨氮 NH_3 -N/(mg/L)	0.2171±0.2119a	0.0003±0.0002b	0.0002±0.0002b	32.59	<0.05
亚硝态氮 NO_2^- -N/(mg/L)	0.00290±0.00590a	0.00001±0.00001b	0.00003±0.00006b	7.26	<0.05
高锰酸盐指数 CODMn/(mg/L)	1.18±0.73c	4.29±1.22a	3.16±1.66b	42.45	<0.05
气温 Air temperature/(°C)	13.19±5.14c	20.10±5.52b	32.66±2.54a	141.14	<0.05
水温 Water temperature/(°C)	14.89±1.97c	19.52±2.25b	30.23±2.43a	370.58	<0.05
电导率 EC/($\mu\text{S}/\text{cm}$)	169.79±105.46b	139.24±63.20b	211.31±101.80a	4.81	<0.05
矿化度 Min/(mg/L)	134.79±86.36	101.03±46.94	124.92±59.50	2.04	0.14
溶氧 DO/(mg/L)	10.45±1.68a	7.15±1.62b	6.67±1.89b	39.71	<0.05
pH	7.18±0.51c	7.91±0.51b	8.27±0.36a	41.83	<0.05
河宽 River width/m	55.17±70.49	79.37±126.08	71.51±94.56	0.43	0.66
流速 Velocity/(m/s)	0.40±0.30	0.61±0.45	0.45±0.36	2.73	0.07
水深 Water depth/m	0.45±0.18b	0.61±0.27a	0.46±0.26b	4.19	<0.05
盐度 SAL/‰	0.10±0.06	0.08±0.03	0.09±0.04	1.65	0.20
氧化还原电位 ORP/mV	162.83±46.37a	138.93±24.42b	69.68±15.61c	75.17	<0.05
海拔 Altitude/m	136.30±48.59	132.40±47.68	124.81±54.95	0.40	0.67

TN: 总氮 Total nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus; NO_3^- -N: 硝态氮 Nitric nitrogen; NH_3 -N: 氨氮 Ammonium nitrogen; NO_2^- -N: 亚硝态氮 Nitrite nitrogen; CODMn: 高锰酸盐指数 Chemical oxygen demand; EC: 电导率 Electric conductivity; Min: 矿化度 Mineralization; DO: 溶氧 Dissolved oxygen; SAL: 盐度 Salinity; ORP: 氧化还原电位 Oxidation reduction potential; 同一变量不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)

表 2 不同河段环境变量对比

Table 2 Comparison of environmental variables in different reaches

变量 Variables	上游 Upstream	中游 Midstream	下游 Downstream	<i>F</i>	<i>P</i>
总氮 TN/(mg/L)	1.45±0.58	1.68±0.83	1.74±1.18	0.72	0.49
总磷 TP/(mg/L)	0.12±0.10b	0.15±0.13b	0.28±0.31a	5.29	<0.05
硝态氮 NO_3^- -N/(mg/L)	1.10±0.54	1.33±0.77	0.96±0.52	2.69	0.07
氨氮 NH_3 -N/(mg/L)	0.06±0.17	0.06±0.13	0.08±0.16	0.08	0.92
亚硝态氮 NO_2^- -N/(mg/L)	0.0018±0.0062	0.0004±0.0012	0.0007±0.0020	1.20	0.31
高锰酸盐指数 CODMn/(mg/L)	3.24±1.82	2.79±1.72	2.88±1.89	0.47	0.63
气温 Air temperature/(°C)	19.92±11.08	22.46±9.43	24.82±6.82	1.84	0.17
水温 Water temperature/(°C)	20.67±6.96	21.71±7.18	23.41±6.31	1.08	0.35
电导率 EC/($\mu\text{S}/\text{cm}$)	142.83±82.02b	211.52±92.55a	152.46±97.39b	5.29	<0.05
矿化度 Min/(mg/L)	101.02±60.92b	146.44±60.49a	100.89±67.56b	5.65	<0.05
溶氧 DO/(mg/L)	8.04±2.11	8.38±2.77	7.39±1.98	1.40	0.25
pH	7.73±0.69ab	8.03±0.54a	7.61±0.65b	4.04	<0.05
河宽 River width/m	57.59±33.77	52.54±55.66	101.19±160.57	2.17	0.12
流速 Velocity/(m/s)	0.48±0.37	0.44±0.35	0.56±0.43	0.69	0.51
水深 Water depth/m	0.49±0.24	0.50±0.22	0.53±0.30	0.20	0.82
盐度 SAL/‰	0.07±0.05b	0.11±0.04a	0.08±0.05b	5.98	<0.05
氧化还原电位 ORP/mV	126.15±49.04	115.26±46.80	125.07±56.25	0.45	0.64
海拔 Altitude/m	158.63±35.64a	136.68±32.48a	99.36±63.31b	11.65	<0.05

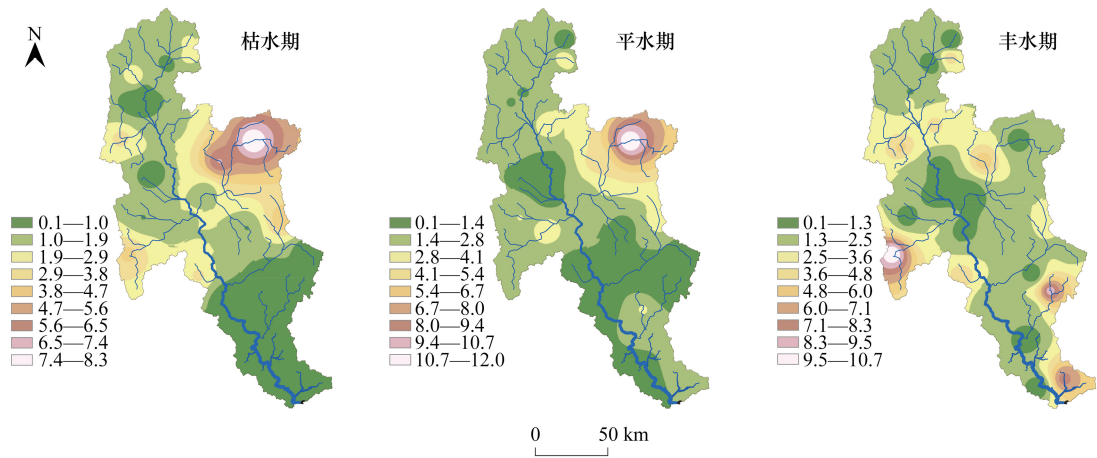


图3 不同季度福寿螺密度分布情况

Fig.3 Distribution of *P. canaliculata* density in different seasons

2.2.2 可量性状时空特征

双因素方差分析显示:福寿螺的体重、壳高、壳宽、壳口宽和壳口长在季度(枯平丰)、河段(上中下游)以及它们的交互作用均在显著差异($P<0.01$)。在时间尺度,丰水期福寿螺具有最大的体重((12.42 ± 10.15) g)、壳高((35.66 ± 11.40) mm)、壳宽((31.15 ± 10.41) mm)、壳口宽((17.88 ± 6.17) mm)和壳口长((25.75 ± 8.35) mm),而枯水期各性状具有最小值((9.27 ± 9.33) g、(30.29 ± 12.08) mm、(26.43 ± 11.04) mm、(15.06 ± 6.24) mm、(21.77 ± 8.85) mm)。在空间尺度,上游福寿螺具有最大的体重((13.32 ± 9.87) g)、壳高((35.81 ± 12.12) mm)、壳宽((31.26 ± 11.13) mm)、壳口宽((17.94 ± 6.57) mm)和壳口长((25.00 ± 8.98) mm),而下游各性状具有最小值((8.50 ± 8.61) g、(29.77 ± 11.48) mm、(25.99 ± 10.55) mm、(14.87 ± 6.24) mm、(21.56 ± 8.45) mm)(表3)。

表3 可量性状在季度和河段间的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA of quantifiable traits between seasons and reaches					
变量 Variables	<i>df</i>	均方 MS	<i>F</i>	<i>P</i>	事后检验 Ranking
体重 Body weight/g					
季度 Seasons	2	2959.25	33.13	<0.01	丰水期>平水期>枯水期
河段 Reaches	2	2521.07	28.23	<0.01	上游>中游>下游
季度×河段 Seasons×Reaches	4	936.39	10.48	<0.01	
壳高 Shell height/mm					
季度 Seasons	2	7600.06	62.34	<0.01	丰水期>平水期>枯水期
河段 Reaches	2	4861.95	39.88	<0.01	上游>中游>下游
季度×河段 Seasons×Reaches	4	1713.81	14.06	<0.01	
壳宽 Shell width/mm					
季度 Seasons	2	5964.88	58.08	<0.01	丰水期>平水期>枯水期
河段 Reaches	2	3859.62	37.58	<0.01	上游>中游>下游
季度×河段 Seasons×Reaches	4	1462.67	14.24	<0.01	
壳口宽 Aperture width/mm					
季度 Seasons	2	2078.49	59.16	<0.01	丰水期>平水期>枯水期
河段 Reaches	2	1234.16	35.13	<0.01	上游>中游>下游
季度×河段 Seasons×Reaches	4	459.62	13.08	<0.01	
壳口长 Aperture length/mm					
季度 Seasons	2	3938.69	58.89	<0.01	丰水期>平水期>枯水期
河段 Reaches	2	2468.86	36.92	<0.01	上游>中游>下游
季度×河段 Seasons×Reaches	4	899.63	13.45	<0.01	

MS: 均方 Mean square

2.2.3 种群结构时空特征

三个季度共采集幼螺 694 只,中螺 960 只,成螺 117 只,年龄结构强烈向中螺倾斜。其中 A—J 分别占总数的 16.1%、11.1%、12.0%、14.5%、14.6%、14.3%、10.8%、4.5%、1.6%、0.5% (图 4)。

总体而言,福寿螺中螺占比最高 (54.2%), 年龄结构为稳定型。双因素相似性分析 (two-way ANOSIM) 表明:福寿螺种群结构在时间尺度上 ($R=0.025$, $P=0.21$) 和空间尺度上 ($R=0.014$, $P=0.26$) 的差异均不显著。在时间尺度,幼螺占比最高,为 49.6%, 年龄结构为增长型;平水期和丰水期中螺占比最高,分别为 53.2% 和 61.5%, 年龄结构为稳定型。在空间尺度,中螺在上游和中游占比最高分别为 61.5% 和 55.2%, 年龄结构为稳定型;下游幼螺占比最高为 48.9%, 年龄结构为增长型 (图 5)。

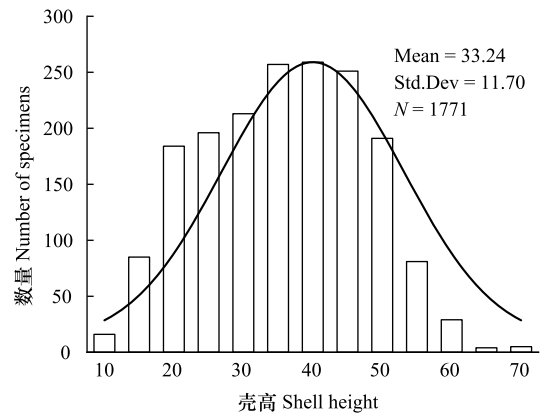


图 4 福寿螺壳高频率分布图

Fig.4 Size-frequency histogram of *P. canaliculata*

Mean: 平均值; Std. Dev: 标准差 Standard deviation; N: 样本数 Numbers

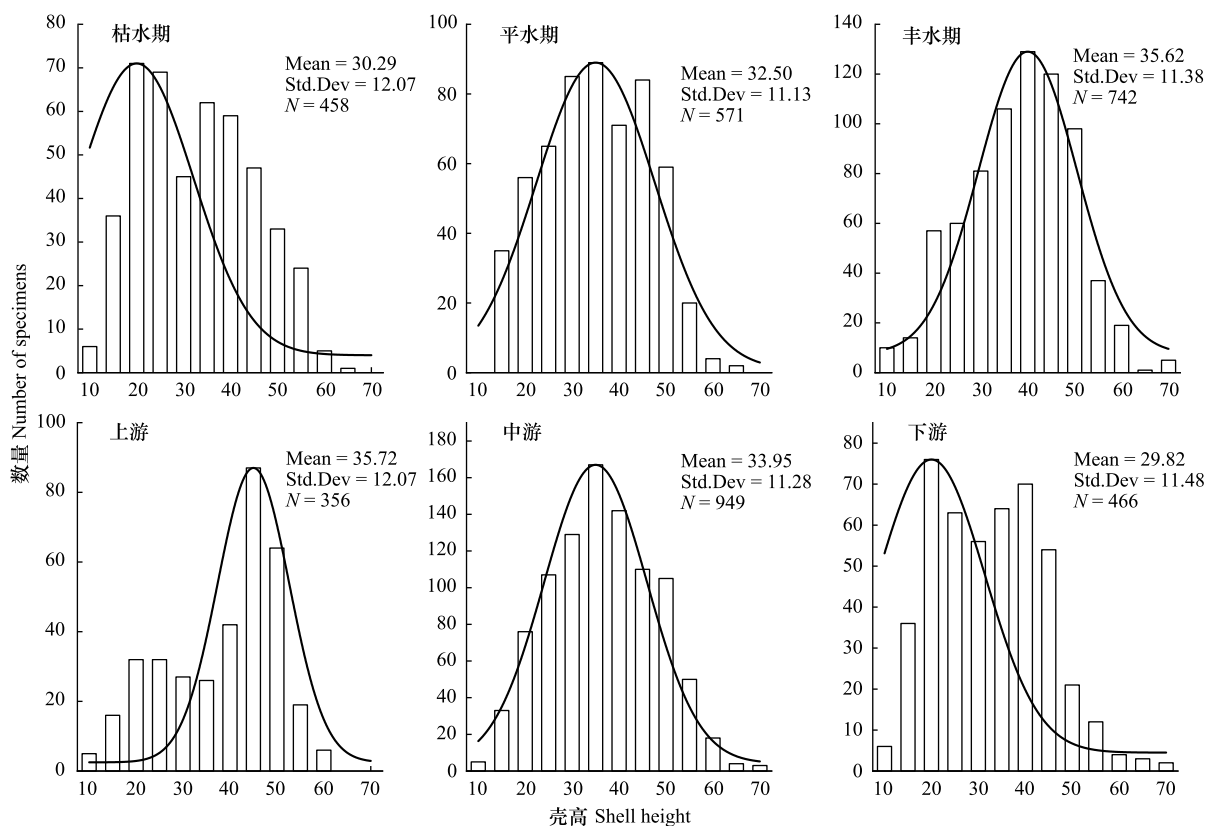


图 5 不同季度和河段福寿螺壳高频率分布图

Fig.5 Size-frequency histogram of *P. canaliculata* in different seasons and reaches

2.2.4 性别比例时空特征

三个季度共采集雌螺 1426 个,雄螺 345 个,平均性比为 0.36 ± 0.40 ,其中雌性比例为 80.5%,雄性比例为 19.5%。双因素方差分析显示:福寿螺性比在季度、河段及它们的交互作用均无显著差异 ($P>0.05$) (表 4)。性比在不同季度呈现丰水期 (45.0%) > 枯水期 (29.1%) > 平水期 (25.3%) 的趋势,在不同河段呈现中游

(35.8%)>下游(34.4%)>上游(28.1%)的趋势。

表 4 性比在季度和河段间的双因素方差分析

Table 4 Sex ratio in two-way ANOVA between seasons and reaches

变量 Variables	df	均方 MS	F	P
季度 Seasons	2	0.31	2.00	0.14
河段 Reaches	2	0.05	0.29	0.75
季度×河段 Seasons×Reaches	4	0.19	1.24	0.30

2.3 福寿螺种群结构驱动机制

CCA 结果表明福寿螺种群结构受到环境和空间因子的共同作用,但不同季度的驱动因子存在一定差异(图 6)。影响枯水期福寿螺种群结构的关键因子为 pH、海拔、溶氧、亚硝态氮、盐度、PCNM9 和 PCNM12。CCA 第一轴与第二轴累积解释 54.4%的种群结构变异。其中幼螺与海拔、亚硝态氮和溶氧成正相关,与盐度、pH 和 PCNM12 成负相关;中螺与溶氧、盐度、PCNM9 和 PCNM12 成正相关,与海拔和 pH 成负相关;而成螺与盐度、pH 和 PCNM12 成正相关,与海拔、溶氧、亚硝态氮和 PCNM9 成负相关。

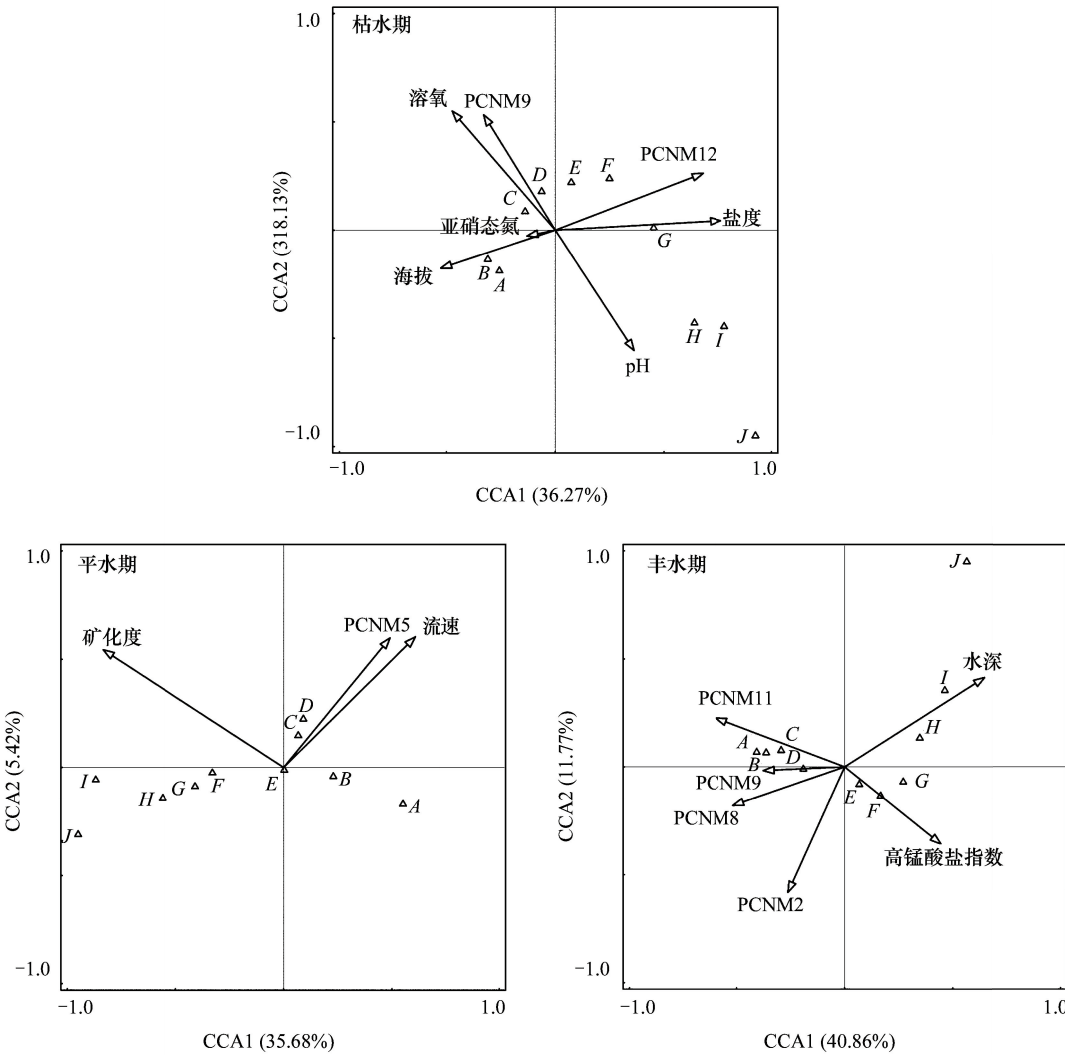


图 6 福寿螺种群结构与关键因子的 CCA 排序图

Fig.6 CCA ordination diagram for population structure of key variables of *P. canaliculata*
CCA: 典范对应分析; PCNM: 空间因子

影响平水期福寿螺种群结构的关键因子为流速、矿化度和 PCNM5。CCA 第一轴和第二轴累积解释 41.1% 的种群结构变异。其中幼螺与流速和 PCNM5 成正相关,与矿化度成负相关;而中螺、成螺与矿化度成正相关,与流速和 PCNM5 成负相关。

影响丰水期福寿螺种群结构的关键因子为水深、高锰酸盐指数、PCNM2、PCNM8、PCNM9 和 PCNM11。CCA 第一轴和第二轴累积解释了 52.6% 的种群结构变异。其中幼螺与 PCNM2、PCNM8、PCNM9 和 PCNM11 成正相关,与水深和高锰酸盐指数成负相关;而中螺、成螺与水深和高锰酸盐指数成正相关,与 PCNM8、PCNM9 和 PCNM11 成负相关。

变差分解显示,福寿螺种群结构受到环境和空间因子的共同影响,但不同季度驱动因子的解释率存在一定差异(图 7)。三个季度总解释率介于 13%—24% 之间。此外,除枯水期外,其它季节的环境因子解释率均大于空间因子解释率。

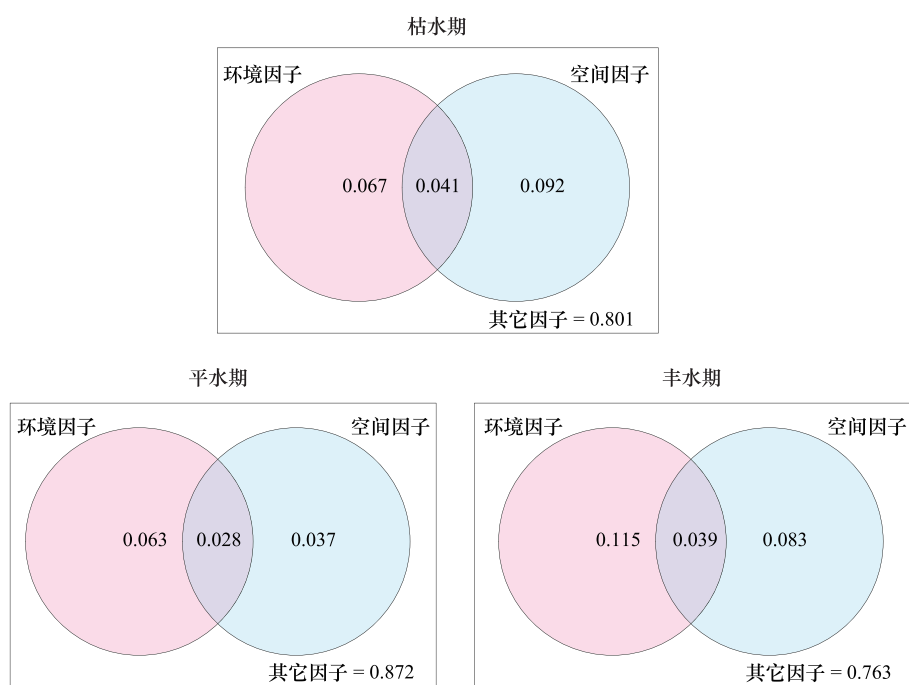


图 7 环境和空间因子对福寿螺种群结构的相对影响

Fig.7 Relative effects of environmental and spatial variables on population structure of *P. canaliculata*

3 讨论

3.1 福寿螺种群结构时空格局

福寿螺是典型的外来入侵种。有关福寿螺的研究多见于中小型水体(如池塘、沟渠等)^[21],而流域尺度的调查极为不足。桂江流域福寿螺密度为 (2.21 ± 2.35) 个/ m^2 ,该密度明显低于段清星等^[9]在静水池塘中的研究结果((18.14 ± 3.87) 个/ m^2)。栖息地类型是影响福寿螺密度的重要因素^[22]。不同栖息地包含着不同的食物资源和生境条件等,中小型水体的营养物质更为聚集、环境稳态更高,更利于福寿螺的生长和繁殖^[23],而桂江流域福寿螺受限于多种外界环境压力(如过快的流速导致营养物质贫乏,且不利于福寿螺附着),从而具有较低的密度^[24]。其次,本研究发现福寿螺密度在季度间无显著差异,表明该物种具有较宽的生态位,可适应不同季度的环境变化。然而,福寿螺密度仍呈现出丰水期>平水期>枯水期的趋势,这与管强^[25]的研究结果一致。丰水期温度高、光照周期长,附着藻类大量生长,丰富的食物资源和适宜的温度促进了福寿螺的摄食,间接影响其产卵行为^[12,26]。此外,福寿螺密度在河段间无显著差异,表明福寿螺已扩散至桂江全流域。

黄红英等^[23]发现福寿螺在人类影响较大的河流分布较广,而本研究发现福寿螺在干扰较小河流也有分布,亟需引起人们重视。因此,本研究建议不仅在福寿螺广泛分布的季度和河段采取防治手段,在分布较少的地区也应加强对福寿螺的监测和防治工作,根据福寿螺种群时空分布规律,从薄弱处着手,及时控制灾情。

福寿螺所在栖息环境决定其获得的资源和受到外部环境的干扰程度,因此栖息环境密切地影响福寿螺的可量性状^[27]。本研究发现福寿螺可量性状在丰水期和上游具有最大值,而在枯水期和下游值最小,这与房苗等^[28]研究结果相似。福寿螺在不同干扰程度下的能量分配方式不同。例如,在干扰程度较低的上游,福寿螺将更多能量用于自身生长,进而增强其对环境耐受性,并扩大对新生境的入侵性和适应性,表现出较低的密度和较大的个体,而中下游福寿螺受到外部环境(如天敌、人为干扰等)影响较大,会倾向于将能量投入到繁殖中,以延续种群发展,从而表现出较高的密度和较小的个体^[29]。由此可见,福寿螺在不同干扰程度下的性状差异和能量分配方式均体现出福寿螺应对外界胁迫的生长—繁殖权衡机制。丰水期温度($(30.23 \pm 2.43)^\circ\text{C}$)处于福寿螺最佳温度范围内($25\text{—}32^\circ\text{C}$),更适宜福寿螺生长发育,因而有最大的个体,而平水期和枯水期气温较低,抑制福寿螺的生长发育,因此很难长成较大的个体^[12]。

年龄结构可以直接影响出生率和死亡率,因此种群数量的变化趋势可以通过种群的年龄结构来预测^[30]。本研究发现福寿螺年龄结构整体为稳定型,但在不同时空存在差异(均处于增长型或稳定型),这与房苗等^[28]研究结果类似。桂江流域处于亚热带季风区,全年平均气温较高且食物丰富,为福寿螺生存提供了良好条件^[6]。其次,福寿螺繁殖力明显高于其它螺类,1年可发生2—3代,幼螺3—4个月即达到性成熟,且世代重叠^[31]。因此适宜的栖息环境和强的繁殖力是导致福寿螺种群结构呈现增长型或者稳定型的主要原因。

性别比例在一定程度上影响种群的出生率。本研究发现桂江流域福寿螺性比在季度与河段间均无显著性差异,且性比通常小于1,这与Yusa Y等^[32]研究一致。雌螺在资源和空间的竞争中占据了较大的优势,雌螺生长速度明显快于雄螺,这得益于雌螺有着更高的摄食率、更强的食物转化率和耐受能力^[33]。同时一些研究表明雌性比例的升高在一定程度上促进种群的数量增长,雌多雄少有利于提高生殖力和延续种群发展^[34]。

3.2 福寿螺种群结构驱动机制

3.2.1 种群结构与环境、空间因子的关系

本研究初步甄别了显著影响福寿螺种群结构的环境因子(如pH、盐度等)和空间因子(如PCNM2、PCNM5等),表明环境和空间因子共同影响福寿螺种群结构。

pH、盐度、海拔和溶氧是影响枯水期福寿螺种群结构的主要因素。朱丽霞等^[26]发现pH过酸或过碱均会影响福寿螺的存活,并限制其体重增长,降低其产卵的数量及卵的孵化率。本研究区域的pH处于福寿螺的生态范围内,随着pH的升高,成螺数量增加,表明弱碱性的水体更利于成螺的存活和碳酸钙外壳的形成,这与Seuffert等^[35]研究结论一致。海拔和盐度呈现出相反的变化趋势,两者均是影响福寿螺分布的重要因素^[36—37]。本研究发现幼螺多分布在海拔较高、盐度较低的上游,表明幼螺的生长发育在高海拔、低温的环境下受到抑制,同时幼螺活动能力差,易于捕捉^[38—39]。而海拔较低的中下游地区,温度适宜,合适的盐度又能为福寿螺提供更加丰富的无机盐离子^[36],因此,该区域主要以中、成螺为主。水体溶氧亦是影响水生生物分布的重要因素,低氧会明显影响螺类的生长及分布,厌氧则会导致其大量死亡^[40]。本研究发现幼螺和中螺密度随着水体中溶氧的上升而增加,这与高翼天等^[41]结果类似,表明充足的氧气是促进幼螺生长发育和福寿螺孳生分布的必要条件之一,而成螺的呼吸道更为发达,其耐低氧的能力更强。

流速和矿化度是影响平水期福寿螺种群结构的主要因素。福寿螺分布对流速亦有一定要求。本研究发现幼螺在流速较快的环境中分布较广,较快的流速不仅保证了充足的氧气供给和丰富的营养物质,同时也加快了水体更新,保证了水质的清洁,有利于幼螺生长发育^[42],这与高翼天等^[41]研究结果类似。矿化度可通过影响水生植物的群落组成从而间接影响福寿螺种群结构^[43]。本研究发现中螺和成螺在矿化度较高的环境中分布较广,其原因可能是较高的矿化度有利于水生植物(如苦草和黑藻)的生长,丰富的水生植物为福寿螺提供了充足的食物资源;福寿螺为广食性种类,中螺和成螺主食鲜嫩水生植物,其种群结构分布与摄食的植物丰

富度有关,这与龙伦明等^[43]结果类似。

高锰酸盐指数和水深是影响丰水期福寿螺种群结构的主要因素。高锰酸盐指数反映水体中还原物质含量,代表水体污染程度。有研究报道,福寿螺偏爱水草丰盛、水质清新的水域,但也能忍受污浊的水质^[44]。本研究发现中螺和成螺在水质较差的环境分布较广,这可能是由于中螺和成螺抗逆性功能较为完善,而发育初期的幼螺抗逆性低。水深是福寿螺分布的重要限制因子之一,水深的变化会引起一些重要指标(如溶解氧和水温等)的改变,从而间接影响福寿螺的种群结构^[45]。本研究发现幼螺常栖息在较浅的水体中,其原因可能是较浅水域中有大量泥土基质,当遇到不良环境时,其能迅速躲避,同时浅水区的食物资源较丰富,不仅为幼螺提供了生长发育的营养物质,还更有利于其进行水生和陆生的交替生活,这与前人研究结论一致^[46]。

此外,空间因子所表征的扩散过程同样影响着福寿螺的种群结构,且在不同时期存在一定差异,但均为中、大尺度的空间变量(枯水期:中尺度;平水期:大尺度;丰水期:中、大尺度)。不同尺度的空间因子决定福寿螺是否有机会到达最适的生境进行定殖、生长和繁殖,最终改变福寿螺的种群结构。扩散过程的重要程度与不同年龄种群的扩散能力、各生境间的距离和连通度有关^[47]。

3.2.2 环境、空间因子对种群结构的相对作用

本研究发现不同季度驱动力的相对作用存在差异,这可能与环境因子的季节性变化以及福寿螺生活史有关。空间因子对枯水期福寿螺种群结构的作用更为显著。福寿螺营两栖生活,主要借助水环境进行入侵和扩散^[12]。枯水期温度降低,福寿螺的活动能力下降,同时,桂江流域为树枝状的水系,河网复杂,且采样点之间的距离相隔较远,多种因素阻碍了福寿螺的扩散,意味着此时空间作用(扩散限制)的影响比较强烈^[48]。因此枯水期是消灭福寿螺、降低繁殖基数及防止来年灾害爆发的最佳时期。

环境过滤对平水期和丰水期福寿螺种群结构作用更为显著,其强度受到环境因子的限制,导致不同年龄结构分布在特定的环境梯度^[49]。由于河流生态系统的复杂性和异质性,pH、海拔和溶氧等理化特征存在着一定的变化梯度,同时平水期和丰水期水位上升,河流连通性增强,福寿螺可沿着河道扩散寻找最适的生境进行定殖。环境因素作为过滤器,使得河流生态系统中环境过滤的作用往往占上风^[50]。因此应针对不同发生区域,因地制宜、分类施策,开展防治。加强未发生区域的检疫监控和防控力度,在螺害发生较重的地区,设置拦截网捕螺灭螺,避免其扩散繁殖。

本研究中采用的变差分解分析方法并不能解释福寿螺种群的所有变异,表明其它因子同样起着重要的作用,其中包括人类行为导致的环境破碎化(如水生植物的消亡和河岸带固化)^[51]、生物间相互作用(如种间竞争、天敌捕食)等^[24]。

4 结论

本文初步探究了桂江流域福寿螺种群结构分布特征及驱动机制。结果表明桂江流域福寿螺种群现已广泛分布整个流域,并且种群处于稳定期(以中螺为主)。福寿螺的密度在丰水期和中游具有最大值,在枯水期和上游值最小;而可量性状在在丰水期和上游具有最大值,在枯水期和下游值最小,表明该螺在应对不同环境条件时能量分配方式可能有所不同。同时,桂江流域福寿螺雌多雄少的性别比例表明该种群依然存在进一步扩散的风险。最后,福寿螺种群结构驱动机制在不同季度间存在差异,枯水期主要是受扩散限制的影响,而平水期和丰水期主要受环境过滤的影响。

参考文献(References):

- [1] Lowe S, Browne M, Boudjelas S, Poorter M D. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. Auckland: New Zealand, 2004.
- [2] 于国江,程秀珍.大瓶螺养殖与生活习性的观察.动物学杂志,1993,28(4):46-47.
- [3] 杨友桃,唐迎秋.酒泉市引进福寿螺的养殖研究.西北民族学院学报,1992,13(1):71-73.
- [4] Yang Q Q, Liu S W, He C, Yu X P. Distribution and the origin of invasive apple snails, *Pomacea canaliculata* and *P. Maculata* (Gastropoda:

- Ampullariidae) in China. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1185.
- [5] Salleh N H M, Arbain D, Daud M Z M, Pilus N, Nawi R. Distribution and management of *Pomacea canaliculata* in the northern region of Malaysia: mini review. *APCBEE Procedia*, 2012, 2: 129-134.
- [6] 董朝莉. 福寿螺的生物生态学特性及在广西的分布与危害现状研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2006.
- [7] Cowie R H. *Angiostrongylus cantonensis*: agent of a sometimes fatal globally emerging infectious disease (rat lungworm disease). *ACS Chemical Neuroscience*, 2017, 8(10): 2102-2104.
- [8] 周宇, 袁雪颖, 杨子轩, 刘雄军, 欧阳珊, 吴小平. 福寿螺入侵中国的扩散动态及潜在分布. *湖泊科学*, 2018, 30(5): 1379-1387.
- [9] 段清星, 李湘, 王本君, 刘春红, 高霞, 敬凯. 福寿螺密度变化的环境影响因素研究. *四川动物*, 2016, 35(4): 503-510.
- [10] 梁碧霞. 广西三个地区不同生境福寿螺繁殖力研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2019.
- [11] 邓晓玲, 刘德清, 郭学飞, 田震, 杨璐, 顾荣, 黄志旁, 李延鹏, 刘硕然, 肖文. 洱海流域湖泊湖滨带福寿螺时空分布. *生态毒理学报*, 2018, 13(4): 134-142.
- [12] 梁碧霞, 陈欣宇, 武正军, 程瑞, 黄锦龙. 广西夏季不同生境福寿螺繁殖力研究. *湖北农业科学*, 2020, 59(8): 83-88.
- [13] 韦小妹, 黄芬, 曹建华, 代俊峰. 桂江中上游不同地质背景区水沙趋势及特征分析. *水文*, 2022, 42(6): 61-67.
- [14] 杜文越, 何若雪, 何师意, 孙平安, 莫建英, 覃新行, 于爽. 桂江上游水化学特征变化及离子来源分析——以桂林断面为例. *中国岩溶*, 2017, 36(2): 207-214.
- [15] 徐猛, 罗渡, 顾党恩, 牟希东, 罗建仁, 章家恩, 胡隐昌. 福寿螺表型性状的空间尺度变异. *生态学报*, 2015, 35(7): 2331-2338.
- [16] 国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法. 4 版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [17] Gilbert J A, Steele J A, Caporaso J G, Steinbrück L, Reeder J, Temperton B, Huse S S, McHardy A C, Knight R, Joint I, Somerfield P, Fuhrman J A, Field D. Defining seasonal marine microbial community dynamics. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 298-308.
- [18] Song Z Y, Zhang J Q, Jiang X M, Wang C M, Xie Z C. Population structure of an endemic gastropod in Chinese Plateau Lakes: evidence for population decline. *Freshwater Science*, 2013, 32(2): 450-461.
- [19] 赵安玖, 胡庭兴, 陈小红. 西南山地阔叶混交林群落空间结构的多尺度特征. *生物多样性*, 2009, 17(1): 43-50.
- [20] Zhang J Q, Wang C M, Jiang X M, Song Z Y, Xie Z C. Effects of human-induced eutrophication on macroinvertebrate spatiotemporal dynamics in Lake Dianchi, a large shallow plateau lake in China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(12): 13066-13080.
- [21] 李迦南, 赵星星, 王恩, 王道, 钱周兴, 张洋, 杨倩倩, 俞晓平. 西湖水域外来生物福寿螺的种类鉴定及种群遗传多样性研究. *水生生物学报*, 2022, 46(3): 355-363.
- [22] 何铭谦, 宋春秀, 章家恩, 罗明珠, 李宏哲, 彭莉, 李韵. 广东省典型地区福寿螺越冬后的种群密度调查研究. *中国农学通报*, 2011, 27(1): 428-432.
- [23] 黄红英, 易道生, 徐剑, 章家恩. 不同生境福寿螺卵块的密度及空间分布. *韶关学院学报*, 2016, 37(4): 37-41.
- [24] Yamanishi Y, Yoshida K, Fujimori N, Yusa Y. Predator-driven biotic resistance and propagule pressure regulate the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* in Japan. *Biological Invasions*, 2012, 14(7): 1343-1352.
- [25] 管强, 刘吉平, 武海涛, 吕宪国, 卢明珠, 宋洋. 中国自然湿地螺类生态学研究进展. *生态学报*, 2016, 36(9): 2471-2481.
- [26] 朱丽霞, 黄瑶瑶, 张泽宏, 胡俊西, 陈惠萍, 章家恩. pH、食物和光周期对福寿螺生长发育和繁殖的影响. *生态学报*, 2015, 35(8): 2643-2651.
- [27] 吴帆, 赵鑫, 李海云, 章家恩, 胡隐昌, 罗渡, 顾党恩. 福寿螺表型性状的相关性及 2 种壳色福寿螺表型性状的差异性分析. *华南农业大学学报*, 2013, 34(2): 254-257.
- [28] 房苗, 徐猛, 罗渡, 牟希东, 顾党恩, 胡隐昌, 章家恩, 罗建仁. 不同生境下福寿螺的可量性状特征、种群结构和密度效应. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 747-754.
- [29] Jordan O P, Morden Andrea L, Johnson Ladd E, Martel André L, Anthony R. Acclimation by invasive mussels: spatiotemporal variation in phenotypic response to turbidity. *Freshwater Science*, 2017, 36(2): 325-337.
- [30] 丁俊男, 于少鹏, 史传奇. 黑龙江东方红国际重要湿地鞘翅目昆虫种群结构和季节动态变化. *东北林业大学学报*, 2022, 50(8): 111-116.
- [31] 徐建荣, 韩晓磊, 张磊. 不同地区福寿螺繁殖力比较. *湖北农业科学*, 2009, 48(12): 3105-3107.
- [32] Yusa Y, Suzuki Y. A snail with unbiased population sex ratios but highly biased brood sex ratios. *Proceedings Biological Sciences*, 2003, 270(1512): 283-288.
- [33] Tamburi N E, Martín P R. Feeding rates and food conversion efficiencies in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*, 2009, 51(2): 221-232.
- [34] 孟凤霞, 冯延龙, 陈建强, 宋秀平, 刘起勇. 印鼠客蚤实验室种群的性比和羽化. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2006, 17(1): 15-16.
- [35] Seuffert M E, Martín P R. Distribution of the apple snail *Pomacea canaliculata* in Pampean streams (Argentina) at different spatial scales.

- Limnologia, 2013, 43(2): 91-99.
- [36] 杨淞, 钟敬仁, 赵柳兰, 杨金伟, 吴浩, 章家恩. 盐度胁迫对入侵生物福寿螺的急性毒性效应. 华南农业大学学报, 2015, 36(5): 31-35.
- [37] Seuffert M E, Martín P R. Exceeding its own limits: range expansion in *Argentina* of the globally invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Hydrobiologia*, 2021, 848(2): 385-401.
- [38] Seuffert M E, Martín P R. Thermal limits for the establishment and growth of populations of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Biological Invasions*, 2017, 19(4): 1169-1180.
- [39] Seuffert M E, Martín P R. Juvenile growth and survival of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae) reared at different constant temperatures. *SpringerPlus*, 2013, 2(1): 1-5.
- [40] 黄达娜, 张仁利, 武伟华, 唐屹君, 李晓恒, 高世同. 不同生态环境对福寿螺分布的影响. 热带医学杂志, 2018, 18(2): 229-232.
- [41] 高翼天, 高帆, 徐达, 闵凤阳, 王家生, 元艺, 朱孔贤, 刘小光, 章运超. 藕杆双脐螺分布特征与生境要素间的关系研究. 公共卫生与预防医学, 2022, 33(3): 22-27.
- [42] 李波. 流速对南水北调中线干渠浮游植物群落演替与生长的影响[D]. 大连: 大连海洋大学, 2022.
- [43] 龙伦明, 柴夏, 蒋伟. 矿化度对清水型水生态系统结构的影响. 环境科学导刊, 2013, 32(3): 6-10.
- [44] 宋红梅, 胡隐昌, 牟希东, 李小慧, 汪学杰, 刘超. 外来入侵生物福寿螺的生物学特性、危害与防治现状. 广东农业科学, 2009, 36(5): 106-108, 110.
- [45] Teo S S. Biology of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822), with emphasis on responses to certain environmental conditions in Sabah, Malaysia. *Molluscan Research*, 2004, 24(3): 139-148.
- [46] Burlakova L E, Padilla D K, Karatayev A Y, Hollas D N, Cartwright L D, Nichol K D. Differences in population dynamics and potential impacts of a freshwater invader driven by temporal habitat stability. *Biological Invasions*, 2010, 12(4): 927-941.
- [47] Leibold M A, McPeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399-1410.
- [48] Tonkin J, Altermatt F, Finn D, Heino J, Olden J, Pauls S, Lytle D. The role of dispersal in river network metacommunities: patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, 2018, 63(1): 141-163.
- [49] Göthe E, Baatrup-Pedersen A, Wiberg-Larsen P, Graeber D, Kristensen E A, Friberg N. Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshwater Biology*, 2017, 62(2): 397-413.
- [50] 刘宝康. 气候变化背景下青海湖流域草地与湖泊时空变化特征研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.
- [51] Tietze E, De Francesco C G. Environmental significance of freshwater mollusks in the Southern Pampas, *Argentina*: to what detail can local environments be inferred from mollusk composition? *Hydrobiologia*, 2010, 641(1): 133-143.