

DOI: 10.20103/j.stxb.202305301142

夏迎, 阳文静, 钟洁, 张琍, 刘丹丹, 游清徽. 鄱阳湖湿地大型底栖无脊椎动物多样性对群落次级生产力及稳定性的影响. 生态学报, 2024, 44(8): 3337-3347.

Xia Y, Yang W J, Zhong J, Zhang L, Liu D D, You Q H. Effects of macroinvertebrate diversity on community secondary productivity and stability in the Poyang Lake wetland. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(8): 3337-3347.

鄱阳湖湿地大型底栖无脊椎动物多样性对群落次级生产力及稳定性的影响

夏 迎^{1,3}, 阳文静^{1,3,4}, 钟 洁^{1,3}, 张 琍^{1,3}, 刘丹丹^{1,3}, 游清徽^{2,*}

1 江西师范大学地理与环境学院, 南昌 330022

2 江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022

3 江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 南昌 330022

4 自然资源部流域生态地质过程重点实验室, 南昌 330022

摘要: 理解生物多样性对生态系统功能及稳定性的影响对于制定有效的保护管理策略有重要意义。然而, 目前生物多样性与群落生产力、稳定性的关系仍存在争议。在鄱阳湖湿地布设 30 个采样点, 于 2019 年秋季开展大型底栖无脊椎动物群落野外调查。基于底栖动物群落数据, 采用广义加性模型分析物种、谱系、功能多样性对鄱阳湖湿地底栖动物群落次级生产力与稳定性的影响。结果表明: 底栖动物群落的次级生产力与反映物种多样性的指数 (Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数)、分类多样性指数、平均分类差异指数、功能丰富度指数等呈显著的负相关, 其中 Pielou 均匀度指数与次级生产力的相关度最高 ($r^2 = 0.33$)。功能多样性对群落次级生产力的空间分异有最高的解释度 ($r^2 = 0.75$)。P/B 值 (次级生产力与生物量之比代表群落稳定性) 与物种、谱系、功能多样性指数均呈正相关, 其中功能丰富度与 P/B 值的相关度最高 ($r^2 = 0.22$)。反映物种多样性的三个指数总体上对 P/B 值的空间分异解释度最高 ($r^2 = 0.37$)。谱系多样性与次级生产力、P/B 值的相关性相对较弱。生物多样性指数总体分别解释了次级生产力和群落稳定性中 81.9%、54.8% 的变异。上述研究结果表明, 生物多样性与群落生产力、稳定性的关系可能因具体的生物群落而异。研究结果对于鄱阳湖湿地的底栖生物多样性保护有参考价值。

关键词: 大型底栖无脊椎动物; 生物多样性指数; 次级生产力; 群落稳定性; 鄱阳湖

Effects of macroinvertebrate diversity on community secondary productivity and stability in the Poyang Lake wetland

XIA Ying^{1,3}, YANG Wenjing^{1,3,4}, ZHONG Jie^{1,3}, ZHANG Li^{1,3}, LIU Dandan^{1,3}, YOU Qinghui^{2,*}

1 School of Geography and Environment, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

2 College of Life Science, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

3 Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

4 Key Laboratory of Watershed Eco-Geological Processes, Ministry of Natural Resources, Nanchang 330022, China

Abstract: Understanding the impact of biodiversity on ecosystem function and stability is crucial for developing effective conservation and management strategies. However, relationships of biodiversity with community productivity and stability are still controversial. Here, we investigated how the biodiversity indices were correlated with the secondary productivity and stability of benthic macroinvertebrate communities in the Poyang Lake wetland. Thirty sites were sampled in the Poyang

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41967055); 江西省自然科学基金项目 (20232BAB203058, 20212BAB203023)

收稿日期: 2023-05-30; **网络出版日期:** 2024-01-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qinghuiyou@jxnu.edu.cn

Lake wetland for obtaining benthic macroinvertebrate community data in the autumn of 2019. Twelve biological indices representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity, as well as indices of the secondary productivity and community stability, were calculated for each sample site. We first investigated the relationships of secondary productivity and community stability with single biodiversity indices by using generalized additive models (GAMs). Then, we quantified the explanatory power of taxonomic, phylogenetic and functional diversity on secondary productivity and community stability. Biodiversity indices totally explained 81.9% and 54.8% of the variation in secondary productivity and community stability, respectively. Functional diversity had the strongest explanatory power on secondary productivity ($r^2 = 0.75$), while taxonomic diversity had the highest predictive ability on community stability ($r^2 = 0.37$). Secondary productivity showed significant and negative relationships with taxonomic indices (including Simpson's diversity index, Shannon's diversity index, and Pielou's evenness index), taxonomic diversity, average taxonomic distinctness and functional richness index, which was contrast with previous findings. Among them, Pielou's evenness index had the highest correlation with secondary productivity ($r^2 = 0.33$). Community stability (calculated as the ratio of second productivity to community biomass) had significant and positive relationships with Simpson's diversity index, Shannon's diversity index, Margalef's richness index, functional evenness index and functional richness index, among which functional richness index had the highest correlation ($r^2 = 0.22$). Taxonomic, phylogenetic and functional diversity had significant correlations with secondary productivity and community stability, whereas their effects might vary depending on the specific biological communities. Our results can provide valuable insights and guidance for the protection of benthic biodiversity in the Poyang Lake wetland.

Key Words: benthic macroinvertebrates; biodiversity index; secondary productivity; community stability; Poyang Lake

生物多样性与生态系统功能的关系是当前生态学的研究热点。生态系统能够提供多种服务和功能,而群落生产力是研究最多的生态系统功能之一^[1]。以往的研究中,多样性与初级生产力的正向关系最为常见^[2-3],这是由于群落多样性越高越有利于物种间的生态位分配,特别是对非生物资源(如光照和水分)的分配^[4],有利于筛选出生产力高的物种从而促进群落的生产力^[5]。Yan 等^[6]的草地实验表明,生物多样性与生产力之间并不是简单的线性关系。当群落面临的环境压力较大时(如干旱胁迫),生物多样性通过补偿效应(如物种生态位分化)促进群落的生产力;而当环境压力较小时,物种之间的竞争更激烈,可能使一些竞争力强、但生产力低的物种占优势,物种多样性高的植物群落生产力反而更低^[7]。目前,生产力的研究主要集中在植物群落的初级生产力,对次级生产力与生物多样性关系的研究较少^[8-9]。

次级生产力是指异养生物通过新陈代谢固定有机物的速率,也是指生态系统中除初级生产者以外生物的生产力^[10]。次级生产力主要受生物个体生长速率与种群死亡率的影响,反映生物种群对环境的动态适应性,比个体密度、生物量等静态指标能提供更多的信息^[11],常作为生物群落所承受环境压力的监测指标。有研究表明,生物群落的多样性越高,其次级生产力可能更高^[12],其中功能多样性的变化是次级生产力改变的重要原因之一^[13]。大型底栖无脊椎动物是水生态系统中最常见的生物之一,具有移动能力弱、世代时间短、多样性高等特点,对水环境变化十分敏感,是反映水生生态系统健康状况的指示生物^[14-15]。目前,对于大型底栖无脊椎动物的次级生产力与生物多样性之间关系的研究较少^[16-17]。

群落的稳定性主要是指群落的抗干扰能力和群落受到干扰后恢复到原平衡态的能力^[18]。生物群落的稳定性也是当前的研究热点,这是由于群落的长期稳定对生态系统功能的维持至关重要^[19]。关于多样性与群落稳定性是何种关系一直处于争论之中。有研究认为,多样性和稳定性呈正相关关系^[20-21],这是由于高的生物多样性有助于促进物种的异步性,进而促进生态系统的稳定性。但也有研究表明,当选择效应而非补偿效应是群落稳定性维持的主要机制时,优势种对群落稳定性起主导作用,此时生物多样性与群落稳定性没有显著的关联,甚至呈负相关^[22-23]。

生物多样性具有多个维度,包括物种多样性、谱系多样性和功能多样性。物种多样性的计算主要基于物

种数量和丰度,是评估生态系统生物多样性最常用的指标^[24];谱系多样性反映群落中物种的进化信息及物种间的亲缘关系;功能多样性反映群落物种的功能性状特征^[25]。然而,生物多样性的哪些方面对生态系统功能影响最大,仍是一个有争议的话题。许多研究表明,功能多样性对群落生产力的影响较大,这是由于物种的功能性状(如与光合作用相关的性状)与生产力之间有直接的关联^[26—27]。然而,Cadotte 等^[28]研究表明,控制实验中植物群落的生产力与谱系多样性的相关性最密切,可能是由于亲缘关系能够反映物种之间的竞争共存关系。

鄱阳湖是我国最大的淡水湖,也是长江中下游仅存的两个大型通江湖泊之一。鄱阳湖的水位年内变化极大,丰水期时,水位可达 20 m 以上,枯水期时可低至 7 m^[29—30]。每年 9 月上中旬,鄱阳湖的水位开始下降,大面积的湿地洲滩裸露,丰富的湿地生物(如块茎植物、底栖动物)为越冬候鸟提供了充足的食物。近年来,由于气候变化和人类活动的影响,鄱阳湖水文节律发生改变,出现了水质下降,生物多样性丧失和水生态功能退化等一系列生态问题^[30—31]。鄱阳湖湿地的底栖无脊椎动物多样性较高,且受到较强烈的人类活动干扰影响。底栖动物的功能性状对环境变化尤其敏感,是反映人类活动干扰强度的重要指标^[32]。本研究通过分析鄱阳湖湿地大型底栖无脊椎动物的多样性与次级生产力、群落稳定性的关系,揭示底栖动物多样性对生态系统功能的影响。基于前人的研究,预测底栖动物群落多样性与其次级生产力、稳定性具有显著的相关性,且功能多样性对生产力、稳定性的解释度可能要高于物种和谱系多样性。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

鄱阳湖位于江西省北部长江南岸,丰水期时湖面面积约 4000 km²^[30]。鄱阳湖地处亚热带湿润气候区,气候温和,降雨充沛,日照充足,年均气温 16.5—17.8 ℃,7 月平均气温 28.4—29.8 ℃,多年平均年降水量 1570 mm。鄱阳湖是典型的吞吐型、季节性的湖泊,与赣江、抚河、信江、饶河、修水相接,经湖口注入长江,水位涨落变化较大。作为少数几个自由连接长江的湖泊之一,鄱阳湖在维持长江洪泛生态系统生物多样性方面发挥着重要作用^[33]。

1.2 样品采集

根据鄱阳湖地理环境和水文特征,在浅水区域布置 30 个采样点(图 1),采样点的水质特征如表 1 所示。本研究于 2019 年的秋季(9—10 月)进行野外底栖动物样品采集。在每个采样点水深 5 cm 至 1.50 m 的区域设置 3 个样品采集区域,每个采集区域之间至少相隔 100 m。使用 D 型捕捞网(直径 30 cm,深 16 cm,网眼直径 0.5 mm)在水-沉积物交界面扫 10 次,收集底栖动物,每次扫过的面积约为 1 m × 30 cm,每次相隔距离约 5 m,每次扫网时间约 1 min,以确保样品采集强度相对一致。在植被密集区,要小心避开植被,以减少植被干扰。将 D 型捕捞网收集样品中的底泥洗净,并倾倒在白色磁盘中,用镊子将所有底栖动物个体拣出,保存在 95%乙醇中,作为一个样品,每个采样点有 3 个样品。参照相关文献^[34—36],将底栖动物样品鉴定至尽可能低的分类单元(属、种)。用滤纸吸去表面固定液,置于万分之一电子天平上称重^[12]。

表 1 鄱阳湖湿地水质指标描述性统计

Table 1 Descriptive statistics of water quality parameters in the Poyang Lake wetland

参数 Parameters	最大值 Maximum	最小值 Minimum	均值 Mean	标准差 Standard deviation
pH	8.80	7.07	7.25	0.40
电导率 Electric conductivity/($\mu\text{S}/\text{cm}$)	340	18	113	58
叶绿素 a Chlorophyll a/($\mu\text{g}/\text{L}$)	20.60	0.70	8.74	5.72
高锰酸盐指数 Permanganate index/(mg/L)	5.24	1.71	3.40	0.92
总氮 Total nitrogen/(mg/L)	2.68	0.84	1.16	0.43
总磷 Total phosphorus/(mg/L)	0.23	0.03	0.15	0.05

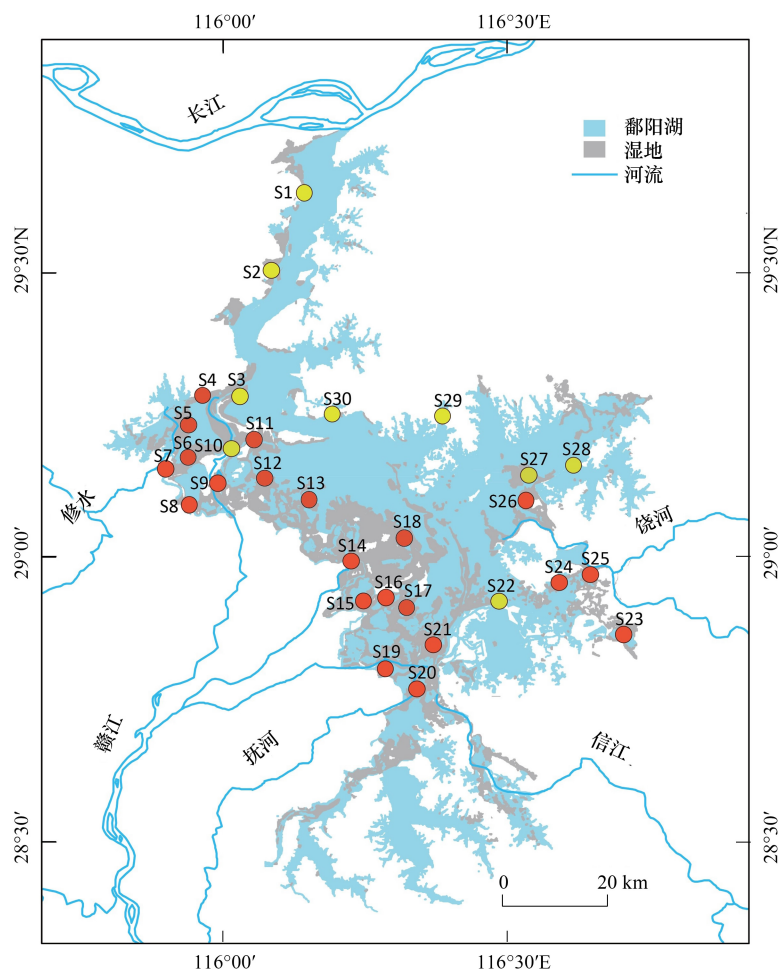


图1 鄱阳湖湿地大型底栖无脊椎动物群落采样点分布图

Fig.1 Locations of sample sites for benthic macroinvertebrate assemblages in the Poyang Lake wetland

黄色圆点表示采样点分布于与主湖区水文相连通的区域,红色圆点表示采样点分布于浅水碟形湖内;字母S表示采样点;数字表示采样点编号

1.3 底栖动物数据提取

通过参阅相关文献^[37–38],根据底栖动物功能性状与环境适应的相关性及可测量性,即尽可能选择与环境适应密切相关且可量化或可分类的性状,本研究收集了24个底栖动物的功能性状,主要分为生活史和生态学两大类。生活史性状主要包括与物种生长发育、形态特征、繁殖方式等相关的性状,生态学性状包括与物种的摄食方式、生境偏好、呼吸方式、运动能力、耐污能力等相关的性状。功能性状可以反映生物群落与环境特征之间的功能关系^[39],如漂移性能够反映水生昆虫规避不利环境的能力,呼吸方式是对溶解氧含量较敏感的生物性状,体长对环境梯度具有较强的预测作用^[40],营养习性是群落所在生态系统物质循环和能量流动方式的反映^[41]。

计算每个采样点的大型底栖无脊椎动物多样性指数。物种多样性指数包括 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度指数,这些指标被广泛用于评价生物群落的物种多样性^[42]。谱系多样性用分类多样性指数(Δ)、分类差异度指数(Δ^*)、平均分类差异指数(Δ^+)和分类差异变异指数(Δ^+)来表征。 Δ 反映任意两个个体之间亲缘关系的远近; Δ^* 和 Δ^+ 分别是考虑和不考虑物种多度信息情况下任意两个物种亲缘关系的远近; Δ^+ 反映群落中物种系统发育分类进化的不平衡性^[43]。功能多样性主要选取了功能丰富度指数(FRic)、功能均匀度指数(FEve)、功能分异度指数(FDiv)和 Rao 的二次方熵指数(Rao's Q)来表征^[44]。FRic 表示群落功能性状的丰富度,FEve 表示性状丰度在功能空间中分布的均匀度,

FDiv 表示性状丰度的差异性^[45], Rao's Q 反映功能性状的丰富度及丰度差异性两方面的信息^[46]。

采用 Brey 的经验公式^[47] 计算大型底栖无脊椎动物群落的次级生产力:

$$\lg SP = -0.27 \lg A + 0.7371 \lg B - 0.4$$

式中: A 为每个采样点底栖动物的个体数量; B 为每个采样点底栖动物生物量, 即每个采样点底栖动物个体无灰干重 (AFDW) 之和 [g/m^2]。不同底栖动物类群湿重-干重换算关系参照闫云君等的研究^[48]; SP 为次级生产力 [$\text{g (AFDW)} \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$]。

本研究中, 次级生产力/生物量 (P/B 值) 被用来衡量群落的稳定性。 P/B 比值是群落最大生产能力的指标, 反映底栖动物生物量周转的次数, 其数值高低与生物的更替率息息相关。 P/B 值高, 说明底栖动物个体小、更替率高、新陈代谢快。此外, 与体形大的物种相比较, 生长速度快、寿命短的小体形物种对环境干扰更具弹性。因此, P/B 比高的群落通常具有很强的稳定性, 当群落受到干扰时, 能够迅速恢复到原始状态^[49]。

1.4 数据分析

本研究采用广义加性模型 (GAM) 来量化不同类型 (物种、谱系和功能) 的生物多样性对群落次级生产力、稳定性的解释度。与一般线性模型相比较, 广义加性模型不要求数据呈正态分布, 可以拟自变量和因变量之间的非线性关系。首先, 利用广义加性模型分析每个生物多样性指数与次级生产力、稳定性的关系。其次, 以不同类型的多样性指数 (如反映物种多样性的四个指数) 作为自变量, 次级生产力、稳定性分别作为因变量, 分析不同类型的生物多样性对次级生产力、稳定性的解释度。再者, 以所有的生物多样性指数为自变量, 次级生产力、稳定性分别作为因变量, 采用赤池信息量法则 (AIC) 分别筛选出次级生产力、稳定性的最简约 (即 AIC 值最低的模型为最简约模型)。广义加性模型利用在 R 统计软件中利用 “mgcv” 包中的 “gam” 函数完成, 修正 r^2 值代表模型的拟合度。

2 结果与分析

2.1 大型底栖无脊椎动物群落特征

本次采样共采集到 4205 头大型底栖无脊椎动物个体, 隶属 3 门 5 纲 13 目 27 科 45 属 57 种。其中, 腹足纲物种占总分类群的 58.8%, 甲壳纲占总分类群的 34.3%, 昆虫纲物种占总分类群的 6.3%, 寡毛纲物种占总分类群的 0.4%, 双壳纲占总分类群的 0.2%。米虾属、环棱螺属、沼螺属、涵螺属、蜆属以及沼虾属为优势类群 (个体数量的相对丰度 $\geq 5\%$), 其相对丰度分别为 21.4%、21.1%、17.4%、16.1%、15.6% 和 5.3%。在所有的底栖动物中, 细足米虾 (*Caridina nilotica* var. *gracilipes*) 出现率最高, 达到 21.6%, 铜锈环棱螺 (*Bellamya aeruginosa*)、长角涵螺 (*Alocinma longicornis*) 和纹沼螺 (*Parafossarulus striatulus*)、河蜆 (*Corbicula fluminea*) 次之, 分别为 21.3%、16.3%、16.3%、15.8%。每个采样点的物种数量介于 4 至 18 之间, 物种数量最高的采样点为 S16, 最低的采样点为 S20, 平均值和标准差分别为 9.37 和 3.47。群落的次级生产力介于 0.93 至 102.96 g (AFDW) $\text{m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 之间, 平均值与标准差分别为 26.82 和 30.06, 表明不同采样点之间次级生产力有较大的差异。 P/B 值 (代表群落稳定性) 在 0.30 与 0.94 之间变化, 平均值和标准差分别为 0.53 和 0.18。

2.2 生物多样性对次级生产力的解释度

单因素的 GAM 模型分析中, Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数、Pielou 均匀度指数、分类多样性指数 (Δ)、平均分类差异指数 ($\Delta+$)、功能丰富度指数 (FRic) 与底栖动物群落的次级生产力呈现出显著的负相关, 整判定系数 (r^2) 介于 0.14—0.33 之间 ($P < 0.05$), 其中 Pielou 均匀度指数对次级生产力的解释度最大 (图 2)。其余生物多样性指标与次级生产力无显著的相关性。次级生产力的物种、谱系和功能多样性指数 GAM 模型的 r^2 值分别为 0.53、0.43、0.75 (表 2), 表明功能多样性对底栖动物的次级生产力解释度最高, 谱系多样性指数对其的解释度最低。Margalef、Simpson、Shannon、 Δ 和 FRic 被选择构成次级生产力的最简约模型, 模型的 r^2 值为 0.82 (表 3), 其中 Margalef、Shannon 和 FRic 在模型中的贡献较大 ($P < 0.001$)。

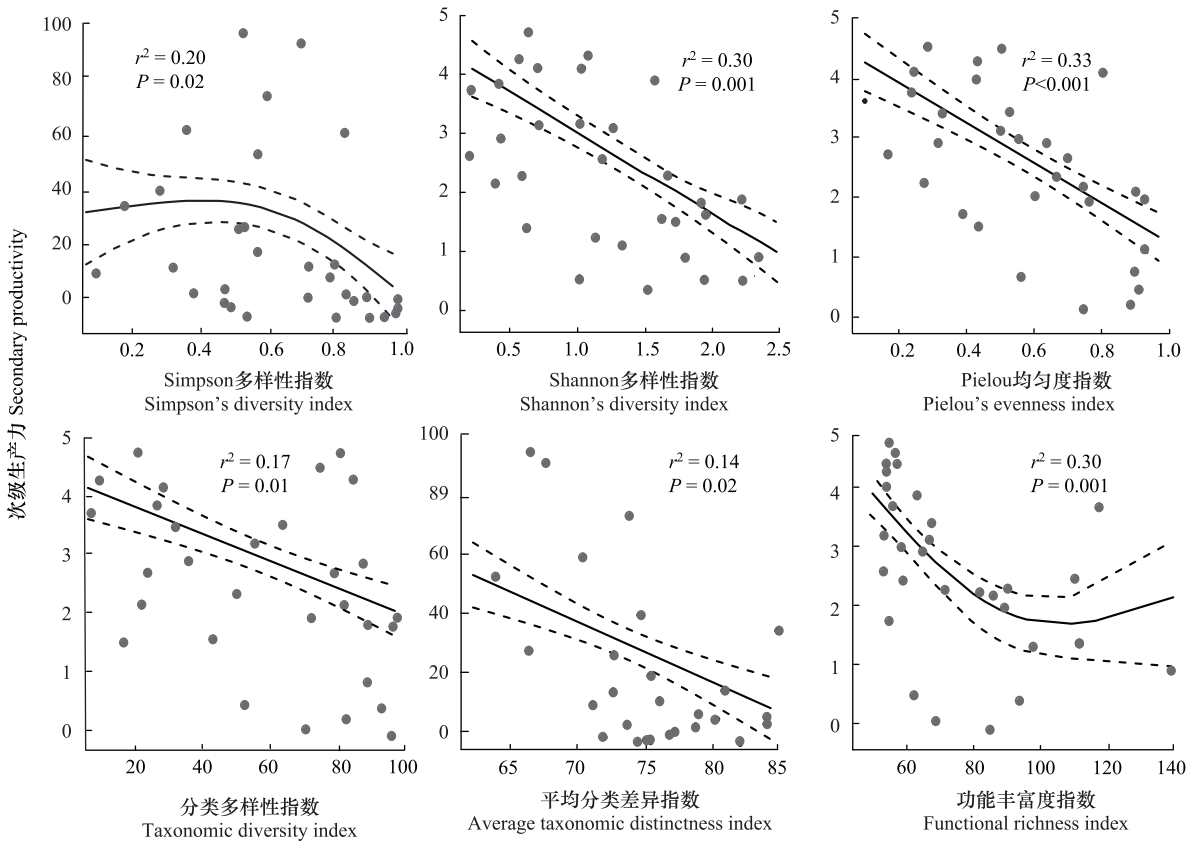


图2 次级生产力(SP)与生物多样性指数的单因素广义加性模型模拟结果

Fig.2 Relationships between secondary productivity (SP) and single biodiversity indices based on the GAM models
实线表示拟合曲线;虚线表示 5% 的置信区间

表 2 次级生产力与物种、谱系、功能多样性指数的广义加性模型拟合结果

Table 2 Explanatory power of species, phylogenetic and functional diversity on the secondary productivity based on the GAM models

解释变量 Explanatory variables	参考自由度 Reference degrees of freedom	<i>F</i>	<i>r</i> ²	<i>P</i>
物种多样性指数 Species diversity indices			0.53	
Margalef	2.93	2.25		0.10
Simpson	1.00	12.75		<0.01
Shannon	1.00	6.43		0.02
Pielou	1.00	1.15		0.29
谱系多样性指数 Phylogenetic diversity indices			0.43	
Δ	1.00	2.30		0.14
Δ*	2.09	1.33		0.32
Δ ⁺	2.99	3.34		0.01
Λ ⁺	1.11	0.06		0.92
功能多样性指数 Functional diversity indices			0.75	
FRic	2.99	13.33		<0.001
FEve	1.00	3.67		0.07
FDiv	2.95	3.06		0.04
Rao's Q	1.38	1.07		0.35

Δ:分类多样性指数 taxonomic diversity index; Δ*:分类差异度指数 taxonomic distinctness index; Δ⁺:平均分类差异指数 average taxonomic distinctness index; Λ⁺:分类差异变异指数 variation in taxonomic distinctness index; FRic:功能丰富度指数 functional richness index; FEve:功能均匀度指数 functional evenness index; FDiv:功能分异度指数 functional divergence index; Rao's Q:Rao 的二次方熵指数 Rao's quadratic entropy index

表 3 次级生产力、P/B 值的最简约广义加性模型

Table 3 The most parsimonious GAM models for secondary productivity (SP) and the ratio of SP and biomass (P/B)

响应变量 Response variables	解释变量 Explanatory variables	参考自由度 Reference degrees of freedom	<i>F</i>	<i>r</i> ²	<i>P</i>
次级生产力 Secondary productivity (SP)	Margalef	2.56	18.04	0.82	<0.001
	Simpson	2.79	7.98		<0.01
	Shannon	2.96	10.89		<0.001
	Δ	1.00	1.38		0.26
	FRic	3.00	9.60		<0.001
群落稳定性	Shannon	1.48	20.26	0.55	<0.001
the ratio of SP and biomass (P/B)	Λ^+	1.00	6.38		0.02
	Rao's Q	1.75	7.10		<0.01

2.3 生物多样性对群落稳定性的解释度

P/B 值的单因素 GAM 模型结果显示,所有的物种、谱系、功能多样性指数与 P/B 值呈正相关,其中物种多样性指数 (Margalef、Simpson、Shannon、Pielou)、功能丰富度指数 (FRic) 与 P/B 值呈显著正相关 ($P<0.05$; 图 3)。所有的谱系多样性指数与 P/B 值的相关性不显著。其中,Shannon 和 FRic 的调整判定系数 (r^2) 相对较大 (>0.20),表明这两个指数对 P/B 值的解释度相对较高。P/B 值的物种、谱系和功能多样性指数 GAM 模型的 r^2 值分别为 0.37、0.28、0.32 (表 4),表明物种多样性对底栖动物群落稳定性的解释度最高,谱系多样性指数对其的解释度最低。Shannon、分类差异变异指数 (Λ^+) 和 Rao 的二次方熵指数 (Rao's Q) 构成 P/B 值的最简约模型 (表 3),模型的 r^2 值为 0.55,其中 Shannon 在模型中的贡献较大 ($P<0.001$)。

表 4 P/B 值与物种、谱系、功能多样性指数的广义加性模型拟合结果

Table 4 Explanatory power of species, phylogenetic and functional diversity on the ratio of secondary productivity and biomass (P/B) based on the GAM models

解释变量 Explanatory variables	参考自由度 Reference degrees of freedom	<i>F</i>	<i>r</i> ²	<i>P</i>
物种多样性指数 Species diversity indices			0.37	
Margalef	1.00	0.67		0.42
Simpson	2.94	2.58		0.06
Shannon	2.99	1.93		0.15
Pielou	1.00	0.45		0.51
谱系多样性指数 Phylogenetic diversity indices			0.28	
Δ	1.00	10.21		<0.01
Δ^*	1.00	7.97		<0.01
Δ^+	1.00	0.08		0.77
Λ^+	1.00	3.25		0.08
功能多样性指数 Functional diversity indices			0.32	
FRic	2.64	6.05		<0.01
FEve	1.00	0.80		0.38
FDiv	1.00	1.22		0.28
Rao's Q	1.00	1.08		0.31

3 讨论

3.1 生物多样性对次级生产力的影响

本研究结果表明,底栖无脊椎动物群落的次级生产力与物种多样性指数、功能丰富度等呈显著的负相关,

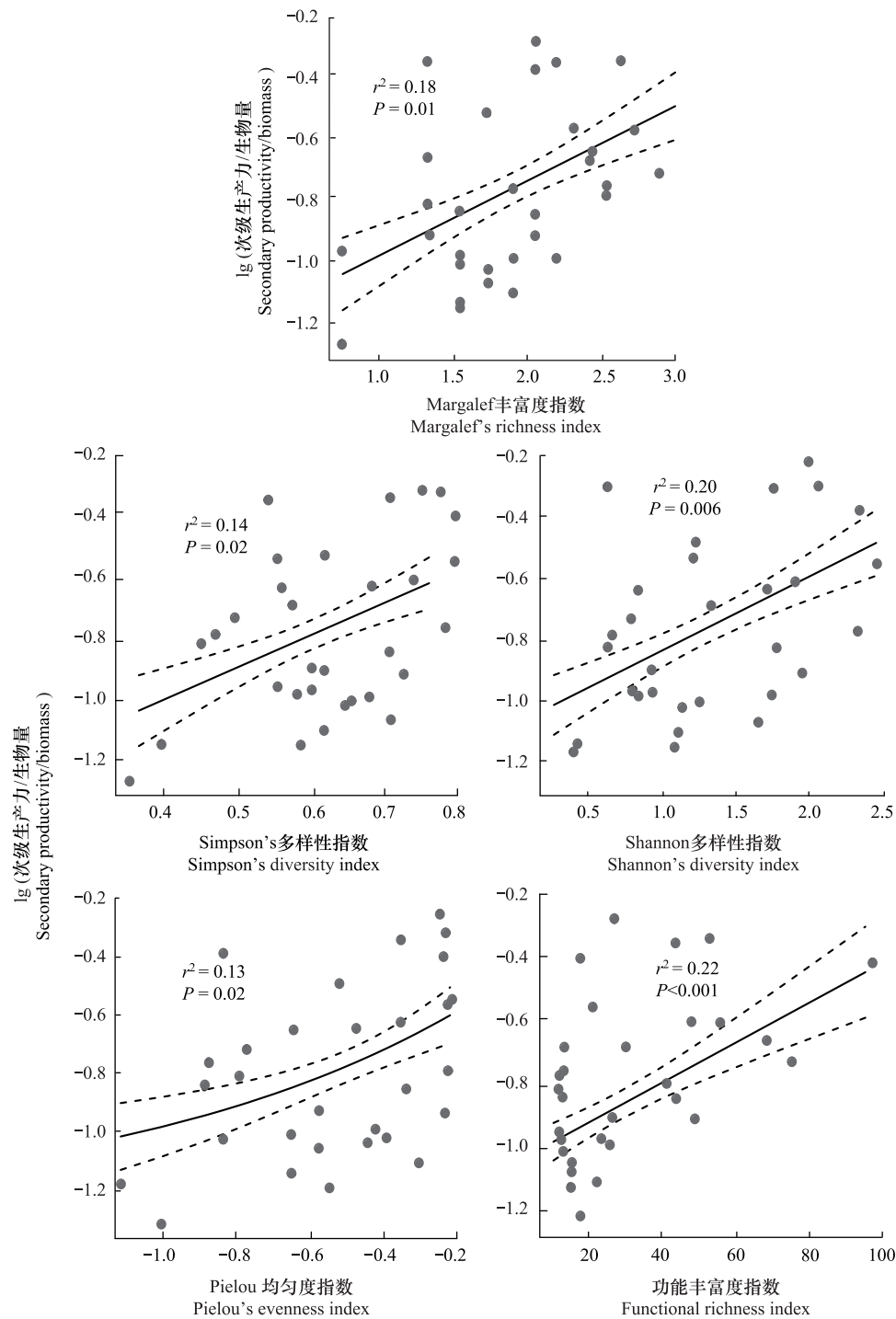


图3 次级生产力和生物量比(P/B值)与生物多样性指数的单因素广义加性模型拟合结果

Fig.3 Relationships between the ratio of secondary productivity and biomass (P/B) and single biodiversity indices based on the GAM models

即物种多样性、功能丰富度越高的群落次级生产力越低,与此前的研究不一致^[13]。以往研究认为,群落中包含更多的物种和更丰富的功能性状能更充分地利用限制性的资源,产生更高水平的群落生产力,即群落的互补性^[50]。本研究中,物种多样性、功能丰富度低的采样点多位于水流较快的主湖区附近(如采样点 S1、S2),底栖动物群落以体型较大的软体动物(螺类、蚌类)为主,尽管物种和功能性状较为单调,但总体的生物量较大,而次级生产力与物种的生物量密切相关。物种多样性较高的采样点多位于底质为淤泥的浅水碟形湖

内(如采样点 S14、S16),群落个体以体型较小的线虫(如霍普水丝蚓 *Limnodrilus hoffmeisteri*)较占大多数,因此群落的生物量与次级生产力较低。当把与主湖区水文相连通的采样点剔除后进行数据分析发现,生物多样性指数与次级生产力之间负相关减弱,甚至呈正相关(r^2 介于 0.01—0.15 之间),表明生物多样性与次级生产力的关系受到不同生境中群落物种组成的影响。

本研究发现功能多样性指数对次级生产力的解释度最高,这与以往的研究结果一致^[12—13],表明底栖动物的功能性状可能是决定其次级生产力的关键因素。物种的功能性状直接参与生物的生态过程,被认为是影响生态系统功能包括生产力的关键因素^[33]。在以往的研究中,功能性多样性与次级生产力之间呈正相关,且多种生态学理论被用于解释功能多样性与次级生产力之间的关系。Ehrlich^[51]的铆钉假说认为生态系统中每个物种具有同样重要的功能,物种功能特征数量的减少会导致系统受损害的程度逐渐加速地上升,从而导致群落生产力的降低。江小雷等^[52]研究表明,高的功能性多样性说明物种之间的生态位互补性更强,这使物种获得更多的资源以提高生产力,进而可能提高群落的生产力。与以往研究不同的是,本研究中底栖动物的次级生产力与功能多样性呈负相关。这种差异如前所述与鄱阳湖湿地底栖动物不同群落优势物种巨大的个体大小差异有关,底栖动物个体的体形大小可能是决定其群落次级生产力的关键因素。体形较大的蚌类、螺类主要分布在通江湖道,这些区域是湖底采砂的主要区域,采砂活动造成了底质破坏和底栖动物栖息地丧失^[53]。因此,减少采砂活动干扰可能对于提高鄱阳湖底栖动物次级生产力有重要的意义。

3.2 生物多样性对群落稳定性的影响

此外,次级生产力与生物量的比值(P/B 值)与物种、谱系、功能多样性指数均呈正相关,这与以往的研究一致^[20—21]。在鄱阳湖湿地,以线虫为主的底栖动物群落 P/B 值较高,线虫具有体型小、生活周期短、生长速度快等特点,当群落受到较大干扰时,能以较快的速度恢复,因此具较高的稳定性^[12]。生活史快慢与次级生产力的 GAM 模型 r^2 值为 0.37 ($P < 0.001$),表明生活史快慢可能是决定群落稳定性的重要因素。相比之下,以大型软体动物为主的群落一旦受干扰将很难快速恢复,其 P/B 值较低表明较低的稳定性。浅水碟形湖中线虫群落的物种、谱系、功能多样性均高于通江湖道附近的软体动物群落,因此 P/B 值与生物多样性指数呈现出正相关。上述研究结果表明,底栖动物的次级生产力、群落稳定性与生物多样性的关系可能因具体的生物群落而异,与群落的物种组成特点及所处环境有密切的联系。此外,本研究发现底栖群落的耐污值与底栖动物群落的稳定性呈现出正相关($r^2 = 0.34$, $P < 0.001$),这是由于当底栖动物栖息环境受到污染时,耐污能力强的物种能够生存,群落物种组成不会发生较大的改变,具有较高的稳定性;而对于敏感种占优势的群落,当环境变化时其物种组成容易发生改变。本研究中物种多样性对 P/B 值的解释度最高,表明在鄱阳湖湿地依据物种的数量、优势度、均匀度等信息就能对底栖动物群落的稳定性做出判断,即物种多样性高的群落可能有更高的稳定性。

3.3 三类生物多样性解释度比较

三类生物多样性均有指标被选入次级生产力、P/B 值的最简约模型,表明物种、谱系、功能多样性共同影响着底栖动物群落的生态系统功能。功能多样性总体上对次级生产力、P/B 值都有相对较高的解释度,这可能是由于功能多样性反映的是物种生活史、体形大小、繁殖特征、摄食方式、运动能力、耐污能力等方面的特征,这些特征与底栖动物对环境、人类活动干扰的适应性密切相关,因此能更直接地影响底栖动物群落的次级生产力与群落稳定性。与此相反,谱系多样性对次级生产力、群落稳定性的影响相对较弱。以往研究认为,亲缘关系近的物种可能有着更加相似的生态功能,谱系多样性高的群落物种生态位产生更强的互补效应,从而促进群落的生态系统功能(包括次级生产力)^[54]。然而,也有研究认为谱系多样性与生态系统功能的关系因具体的群落类型及其受到的限制因素而异。例如,对于受人类活动干扰严重的草地生态系统而言,群落生产力与谱系多样性之间相关性不显著甚至呈负相关^[55],这是由于当生境过滤在群落构建过程中起主导作用时,反映物种对环境适应性的性状往往更能影响群落的生态系统功能。本研究当中,与谱系多样性相比,底栖动物群落的次级生产力、群落稳定性与物种的关键功能性状(如体形大小、生活史快慢等)有更密切的联系。

4 结论

综上所述,物种多样性指数(Margalef、Simpson、Shannon、Pielou)、分类多样性指数、平均分类差异指数、功能丰富度指数与鄱阳湖湿地底栖动物群落的次级生产力呈显著的负相关,所有物种、谱系、功能多样性指数与群落稳定性呈正相关。其中,功能多样性对次级生产力的解释度最高,而物种多样性对群落稳定性的解释度最高,谱系多样性的作用相对较弱,这与以往的研究结果存在差异。本研究结果表明,生物多样性与生态系统功能、稳定性的关系因具体的生物群落而异,与群落组成物种的生态特性及其所处环境有密切的联系。后续研究中需要进一步探究环境因素如何影响物种的功能性状,进而如何影响群落的生物多样性、生产力及稳定性,这有助于深入理解生物多样性影响生态系统功能的机制。

参考文献(References):

- [1] 刘雅莉, 吴俣, 顾盼, 杜剑卿, 王艳芬. 生物多样性-生产力关系研究进展——基于文献计量分析. 生态学报, 2023, 43(18): 7782-7795.
- [2] Duffy J E, Godwin C M, Cardinale B J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 2017, 549(7671): 261-264.
- [3] 汤靖磊, 任治国, 张学渊, 张依尧, 王忠武, 王珍, 索明春, 任海燕. 典型草原不同功能群物种多样性与生产力关系研究. 草地学报, 2023, 31(7): 1939-1949.
- [4] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(5): 1857-1861.
- [5] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110(4): 449-460.
- [6] Yan Y, Connolly J, Liang M W, Jiang L, Wang S P. Mechanistic links between biodiversity effects on ecosystem functioning and stability in a multi-site grassland experiment. *Journal of Ecology*, 2021, 109(9): 3370-3378.
- [7] Fraser L H, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askarizadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett J A, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini I, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle C N, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csergo A M, Díaz S, Enrico L, Ensing D, Fidelis A, Fridley J D, Foster B, Garris H, Goheen J R, Henry H A L, Hohn M, Jouri M H, Klironomos J, Koorem K, Lawrence-Lodge R, Long R J, Manning P, Mitchell R, Moora M, Müller S C, Nabinger C, Naseri K, Overbeck G E, Palmer T M, Parsons S, Pesek M, Pillar V D, Pringle R M, Roccaforte K, Schmidt A, Shang Z H, Stahlmann R, Stotz G C, Sugiyama S I, Szentes S, Thompson D, Tungalah R, Undrakhbold S, van Rooyen M, Wellstein C, Wilson J B, Zupo T. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 2015, 349(6245): 302-305.
- [8] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, 294(5543): 843-845.
- [9] Mueller K E, Tilman D, Fornara D A, Hobbie S E. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology*, 2013, 94(4): 787-793.
- [10] 李新正, 王金宝, 王洪法, 张宝琳. 东海大型底栖生物次级生产力研究(英文). 应用与环境生物学报, 2005, 11(4): 459-462.
- [11] Dolbeth M, Cusson M, Sousa R, Pardal M A. Secondary production as a tool for better understanding of aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2012, 69(7): 1230-1253.
- [12] Liu Y, Zhang M, Peng W Q, Qu X D, Zhang Y H, Du L F, Wu N C. Phylogenetic and functional diversity could be better indicators of macroinvertebrate community stability. *Ecological Indicators*, 2021, 129: 107892.
- [13] Dolbeth M, Dolédec S, Pardal M. Relationship between functional diversity and benthic secondary production in a disturbed estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 539: 33-46.
- [14] 张葵, 周连凤, 陈威, 邵科, 吴文勇, 陈昱霖, 杨涵, 马沛明. 雅砻江下游大型底栖无脊椎动物群落结构及与环境因子的关系. 中国环境科学, 2023, 43(4): 1857-1866.
- [15] 吴燕平, 阳文静. 湿地生物多样性监测的指标体系和实施方法: 以北美大湖湿地为例. 生物多样性, 2015, 23(4): 527-535.
- [16] 刘勇, 线薇薇, 孙世春, 吴耀泉. 长江口及其邻近海域大型底栖动物生物量、丰度和次级生产力的初步研究. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2008, 38(5): 749-756.
- [17] 袁健美, 张虎, 汤晓鸿, 于雯雯, 贲成恺, 高继先, 刘培廷, 胡海生, 肖悦悦, 许海华. 江苏潮间带大型底栖动物群落组成及次级生产力. 生态学杂志, 2018, 37(11): 3357-3363.
- [18] Ives A R, Klug J L, Gross K. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 2000, 3(5): 399-411.
- [19] Blüthgen N, Simons N K, Jung K, Prati D, Renner S C, Boch S, Fischer M, Hölzel N, Klaus V H, Kleinebecker T, Tschapka M, Weisser W W, Gossner M M. Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity. *Nature Communications*, 2016, 7(2): 10697.
- [20] Craven D, Eisenhauer N, Pearce W D, Hautier Y, Isbell F, Roscher C, Bahn M, Beierkuhnlein C, Bönisch G, Buchmann N, Byun C, Catford J A, Cerabolini B E L, Cornelissen J H C, Craine J M, De Luca E, Ebeling A, Griffin J N, Hector A, Hines J, Jentsch A, Kattge J, Kreyling J, Lanta V, Lemoine N, Meyer S T, Minden V, Onipchenko V, Polley H W, Reich P B, van Ruijven J, Schamp B, Smith M D, Soudzilovskaia N A, Tilman D, Weigelt A, Wilsey B, Manning P. Multiple facets of biodiversity drive the diversity-stability relationship. *Nature Ecology &*

- Evolution, 2018, 2(10): 1579-1587.
- [21] Xu Q N, Yang X, Yan Y, Wang S P, Loreau M, Jiang L. Consistently positive effect of species diversity on ecosystem, but not population, temporal stability. *Ecology Letters*, 2021, 24(10): 2256-2266.
- [22] Pérez-España H, Arreguin-Sánchez F. An inverse relationship between stability and maturity in models of aquatic ecosystems. *Ecological Modelling*, 2001, 145(2/3): 189-196.
- [23] 张景慧, 黄永梅. 生物多样性与稳定性机制研究进展. *生态学报*, 2016, 36(13): 3859-3870.
- [24] Heino J, Mykrä H, Hämäläinen H, Aroviita J, Muotka T. Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 2007, 52(9): 1846-1861.
- [25] 王中卫, 刘子成, 马骏, 李翔宇, 吕昕. 基于底栖动物群落结构特征的大连地区某河流域生态健康研究. *环境科学与管理*, 2023, 48(8): 127-131.
- [26] 吕亭亭, 王平, 燕红, 张稳, 廖桂项, 姜海波, 邹畅林, 盛连喜. 草甸和沼泽植物群落功能多样性与生产力的关系. *植物生态学报*, 2014, 38(5): 405-416.
- [27] 陈又清. 功能多样性——生物多样性与生态系统功能关系研究的新视角. *云南大学学报: 自然科学版*, 2017, 39(6): 1082-1088.
- [28] Cadotte M W, Cardinale B J, Oakley T H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(44): 17012-17017.
- [29] 游清徽, 刘玲玲, 方娜, 阳文静, 张华, 李菊媛, 吴燕平, 齐述华. 基于大型底栖无脊椎动物完整性指数的鄱阳湖湿地生态健康评价. *生态学报*, 2019, 39(18): 6631-6641.
- [30] You Q H, Fang N, Jian M F, Hu Q W, Yao B, Liu D D, Yang W J. A reliability-resilience-vulnerability framework for measuring the influence of changes in water level fluctuations on lake conditions. *Ecological Indicators*, 2022, 134: 108468.
- [31] 胡春华, 张培, 曾思苗, 周文斌. 鄱阳湖不同形态氮的时空分布特征. *江西师范大学学报: 自然科学版*, 2012, 36(2): 213-217.
- [32] Chen K, Rajper A R, Hughes R M, Olson J R, Wei H Y, Wang B X. Incorporating functional traits to enhance multimetric index performance and assess land use gradients. *Science of the Total Environment*, 2019, 691: 1005-1015.
- [33] 钱奎梅, 刘宝贵, 陈宇炜. 鄱阳湖浮游植物功能群的长期变化特征(2009—2016年). *湖泊科学*, 2019, 31(4): 1035-1044.
- [34] 刘月英, 张文珍, 王跃先, 王恩义. *中国经济动物志-淡水软体动物*. 北京: 科学出版社, 1979.
- [35] Morse J C, Yang L F, Tian L X. *Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality*. Nanjing: Hohai University Press, 1994.
- [36] 唐红渠, 王新华. 中国安的列摇蚊属一新种(双翅目: 摇蚊科)(英文). *南开大学学报: 自然科学版*, 2006, 39(2): 67-70.
- [37] Poff N L, Olden J D, Vieira N K M, Finn D S, Simmons M P, Kondratieff B C. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 2006, 25(4): 730-755.
- [38] 蒋万祥, 陈静, 王红妹, 贺诗水, 卓丽玲, 陈青, 王洪凯, 蔡庆华. 新薛河典型生境底栖动物功能性状及其多样性. *生态学报*, 2018, 38(6): 2007-2016.
- [39] Feld C K, Hering D. Community structure or function: effects of environmental stress on benthic macroinvertebrates at different spatial scales. *Freshwater Biology*, 2007, 52(7): 1380-1399.
- [40] Dolédec S, Phillips N, Townsend C. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand Rivers. *Freshwater Biology*, 2011, 56(8): 1670-1688.
- [41] 蒋万祥, 蔡庆华, 唐涛, 渠晓东. 香溪河水系大型底栖动物功能摄食类群生态学. *生态学报*, 2009, 29(10): 5207-5218.
- [42] 舒黎明, 陈丕茂, 黎小国, 秦传新, 于杰, 周艳波, 袁华荣. 柘林湾附近海域大型底栖动物物种多样性. *中国水产科学*, 2015, 22(3): 501-516.
- [43] Hu G K, Zhang Q T. Seasonal variations in macrobenthic taxonomic diversity and the application of taxonomic distinctness indices in Bohai Bay, Northern China. *Ecological Indicators*, 2016, 71: 181-190.
- [44] 刘旻霞, 张国娟, 李亮, 穆若兰, 徐璐, 于瑞新. 甘南高寒草甸海拔梯度上功能多样性与生态系统多功能的关系. *应用生态学报*, 2022, 33(5): 1291-1299.
- [45] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.
- [46] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 867-876.
- [47] 张崇良, 徐宾铎, 任一平, 薛莹纪, 毓鹏. 胶州湾潮间带大型底栖动物次级生产力的时空变化. *生态学报*, 2011, 31(17): 5071-5080.
- [48] 闫云君, 梁彦龄. 水生大型无脊椎动物的干湿重比的研究. *华中理工大学学报*, 1999, 27(9): 61-63.
- [49] Tumbiolo M L, Downing J A. An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 114: 165-174.
- [50] Willig M R. Biodiversity and productivity. *Science*, 2011, 333(6050): 1709-1710.
- [51] Ehrlich P, Walker B. Rivets and Redundancy. *BioScience*, 1998, 48(5): 387.
- [52] 江小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法. *生态学报*, 2010, 30(10): 2766-2773.
- [53] Deng M M, Li Q Y, Li W Y, Lai G Y, Pan Y. Impacts of sand mining activities on the wetland ecosystem of Poyang Lake (China). *Land*, 2022, 11(8): 1364.
- [54] Weglarz K M, Saunders W C, Van Wagenen A, Pearse W D. Phylogenetic diversity efficiently and accurately prioritizes conservation of aquatic macroinvertebrate communities. *Ecosphere*, 2021, 12(3): e03383.
- [55] Brun P, Zimmermann N E, Graham C H, Lavergne S, Pellissier L, Münckmüller T, Thuiller W. The productivity-biodiversity relationship varies across diversity dimensions. *Nature Communications*, 2019, 10: 5691.