

西藏巴松错夏季浮游植物优势种生态位及其种间联结性

刘洋^{1,2}, 安瑞志^{1,2}, 王陈², 潘成梅², 巴桑^{1,2}

(1. 西藏大学地球第三极碳中和研究中心, 西藏拉萨 850000

2. 西藏大学生态环境学院青藏高原湿地与流域生态实验室, 西藏拉萨 850000)

摘要: 为了解青藏高原高寒湖泊不同空间维度浮游植物群落优势种的生态位及种间联结性, 选取青藏高原东南部最大的高寒冰山堰塞湖之一的巴松错为研究地点, 2020年7月进行了浮游植物定性和定量采集, 共采集水平和垂直维度浮游植物水样 275 个, 结合生态位宽度、生态位重叠值、生态响应速率、总体联结性、 χ^2 检验、联结系数 (AC)、共同出现百分比 (PC) 以及点相关系数(ρ) 等方法, 分析优势种的生态位及种间联结性。结果显示: (1) 共鉴定出浮游植物优势种 5 属 8 种, 均属于硅藻门; (2) 生态位宽度值差异较大, 可分为 3 大生态位类群, 水平维度对二维生态位宽度影响较明显; (3) 在水平维度上, 生态位重叠度达到有意义的种对比例较高, 具有明显的同质性; 在垂直和水平-垂直维度上, 生态位重叠度达到有意义的种对比例较低, 具有明显的异质性; (4) 夏季浮游植物群落优势种生态响应速率在水平维度上形成正反馈, 在垂直和水平-垂直维度上形成负反馈, 表明巴松错夏季浮游植物群落存在多稳态, 垂直和水平-垂直维度群落较水平维度更稳定; (5) 夏季浮游植物群落总体处于演替初期, 有正向演替趋势, 物种间联结性不强, 种间关系较为松散。研究结果为进一步研究高寒湖泊优势种生态位和群落多稳态提供了基础资料。

关键词: 浮游植物; 优势种; 生态位; 种间联结; 巴松错

中图分类号: Q178.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2024)02-0111-10

浮游植物是指在水体中营浮游生活的微型藻类, 在水生态系统的食物网和质能流动中起着十分重要的作用(安瑞志等, 2020)。因其体积小、结构简单、生命周期短, 对水环境变化反应敏感, 能够反映水生态环境的变化规律, 是水生态健康的重要指示物种(李港等, 2021)。相对于浮游植物其他种群, 优势种是研究生态过程的关键(Avolio et al, 2019; 刘洋等, 2022)。

生态位反映了一个物种在群落和生态系统中的地位和状态, 是分析和评价物种间的生存机制、种间关系和群落动态演替等方面的重要理论(潘成梅等, 2021)。种间关系是指不同物种在空间分布上相互作用所形成的关系, 是水生态系统的本质特征之一。种间关联性研究有助于分析群落发育过程中种间相

互关系及表征优势种分布, 从而研究群落结构、功能及其演替趋势(赵萍萍等, 2012; 张苗苗等, 2018)。将生态位理论与种间联结性结合, 能够客观有效地反映自然种群, 了解种间资源利用情况和竞争机制, 对湖泊生态系统水生生物多样性保护、管理和恢复具有重要的指导意义(陶敏等, 2021)。迄今将生态位与种间联结性结合的研究主要集中于植物群落(陈龙涛等, 2016; 江焕等, 2019), 以浮游植物(吴佳梦等, 2019)、原生动物(安瑞志等, 2021a)和鱼类(董静瑞等, 2017)等水生生物为对象的相关研究近年来才出现。然而, 从水平、垂直和水平-垂直等多维度分析浮游植物群落优势种的生态位及种间联结性的研究却鲜有报道。

青藏高原高寒湖泊分布星罗棋布, 占中国湖泊总面积一半以上, 是高原陆-气系统的基本组成部分(靳铮等, 2020)。与其他湖泊相比, 高寒湖泊受人类活动干扰较小, 对气候变化的响应更快、更敏感, 基本保持原始生态系统, 有利于研究自然状态下湖泊水生生物群落组成及其对环境的响应, 因而备受国内外学者关注(王捷等, 2015; Li et al, 2021)。巴松错位于尼洋河北岸最大支流巴河的高峡深谷中, 是青藏高原东南部最大的高寒冰山堰塞湖之一, 对维持区域生态平衡等起着重要作用。目前, 有关巴松错

收稿日期: 2022-03-14 修回日期: 2023-12-19

基金项目: 国家自然科学基金(31660620, 32070418); 2022 年中央财政支持地方高校改革发展专项资金(藏财预指[2022]1 号)。

作者简介: 刘洋, 女, 1988 年生, 实验师, 主要从事高寒水体浮游植物生态学研究。E-mail: ly@utibet.edu.cn

通信作者: 巴桑, 男, 1970 年生, 教授, 主要从事高寒湿地与流域生态系统研究。E-mail: hbasang2003@aliyun.com

的水生生物学研究主要集中在浮游植物(安瑞志等, 2020; 2021b)和原生动(杨欣兰等, 2022)等方面, 但其浮游植物的系统研究较少(刘洋等, 2023)。

为了解西藏巴松错夏季不同维度浮游植物群落优势种的生态位及种间联结性, 本研究于 2020 年 7 月对巴松错出入河流及其湖体的浮游植物进行了水平和垂直分层定性和定量采集, 共采集水样 275 个, 从水平、垂直和水平-垂直等多维度对巴松错夏季浮游植物群落优势种的生态位和种间联结性开展研究, 揭示浮游植物群落优势种在不同维度的生态适应性、功能地位及资源利用状况, 以期为进一步研究其群落的稳定性和空间分布格局提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究设计

选取巴松错出入河流及其湖体进行水平和垂直采样(图 1), 其中水平采样点 15 个, 垂直采样点 11 个, 共采集水样 275 个, 采样时间为 2020 年 7 月。具体研究区概况、样点设置、样品采集及鉴定和环境因子的采样和分析过程等内容见刘洋等(2023)研究。

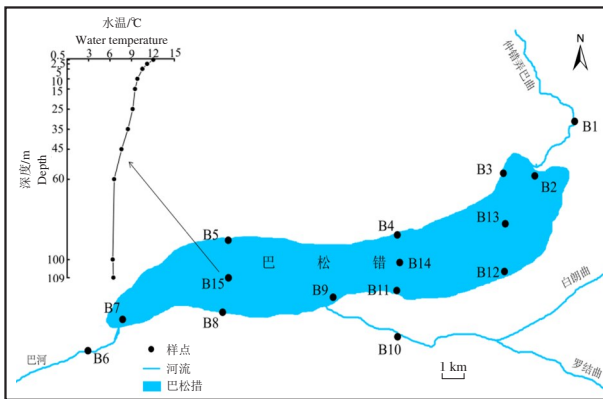


图 1 巴松措采样点分布

Fig.1 Location of sampling sites in Basomtso Lake

1.2 数据处理与分析

1.2.1 优势种 优势种采用 Mcnaughton 优势度指数 (Y) 确定 (Mcnaughton, 1967; Habib et al, 1997), 计算公式如下:

$$Y = f_i \times \frac{n_i}{n} \quad (1)$$

式中: f_i 为第 i 种的出现频率, n_i 为第 i 种的个体数量, n 为同一样点的个体总数; $Y > 0.02$ 则为优势种, $Y > 0.10$ 为绝对优势种。

1.2.2 生态位 采用 Colwell 等 (1971) 加权修正的

Levins 指数计算生态位宽度 (B_i), 计算公式如下:

$$B_i = \frac{1}{r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2} \quad (2)$$

式中: B_i 为物种 i 的生态位宽度, P_{ij} 为物种 i 在第 j 个样点的个体数量占该种个体总数的比例, $P_i = N_{ij}/N_i$, i 表示物种, j 为资源, N_{ij} 为种群 i 利用资源状态 j 的个体数量, N_i 为种群 i 的个体总数, r 为采样点数。

采用 Pinaka 指数 (Pianka, 1973) 计算生态位重叠值 (O_{ik}), 计算公式如下:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^N (P_{ij} \times P_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^N P_{ij}^2 \times \sum_{j=1}^N P_{kj}^2}} \quad (3)$$

$$\Delta O_{ik} = \sum_{k=1} O_{ik} - \sum_{i=1} O_{ik} \quad (4)$$

$$R = \frac{B_i}{\Delta O_{ik}} \quad (i = k) \quad (5)$$

式中: O_{ik} 为生态位重叠值, 表示种 i 与种 k 的资源利用曲线的重叠指数, 取值区间为 $[0, 1]$; P_{ij} 和 P_{kj} 分别表示种 i 和种 k (k 为不同于 i 的另一物种) 在第 j 个站点中的个体数量占该种个体总数的比例, N 为样点总数; R 表示生态响应速率, $\sum_{k=1} O_{ik}$ 指种群 i 占用其他种群的总资源量, $\sum_{i=1} O_{ik}$ 指种群 k 被其他种群侵占的总资源量, 当 $i=k$ 时, $\Delta O_{ik} > 0$, 说明该种处于发展期; $\Delta O_{ik} < 0$, 该种处于衰退期; 当 $\Delta O_{ik} = 0$, 该种是中性的。

根据 Cody (1974) 和 May (1975) 提出的用于来估计多维资源轴上的生态位特征值的 2 个原则, 巴松错夏季浮游植物优势种的水平-垂直二维生态位宽度和重叠由浮游植物水平和垂直生态位特征值的乘积来表示:

水平-垂直生态位宽度值 = 水平生态位宽度 \times 垂直生态位宽度 (6)

水平-垂直生态位重叠值 = 水平生态位重叠 \times 垂直生态位重叠 (7)

1.2.3 种间联结性 方差比率法 (VR) 用于确定总体关联性, 并使用统计量 W 值进一步检验显著程度 (Schluter, 1984), 计算公式如下:

$$\sigma_T^2 = \sum_{i=1}^s P_i (1 - P_i)^2 \quad (8)$$

$$P_i = \frac{n_i}{N} \quad (9)$$

$$S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad (10)$$

$$VR = \frac{S_T^2}{\sigma_T^2} \quad (11)$$

$$W = N \cdot VR \quad (12)$$

式中: σ_T^2 表示样点的总体方差, P_i 为物种*i*出现的频率, n_i 表示物种*i*出现的样点数量, N 表示总样点数; S_T^2 表示物种的总体方差, S 表示优势种的种群总数, T_j 表示样点*j*内优势种出现的物种数, t 表示样点中优势种的平均物种数($t=(T_1+T_2+\dots+T_n)/N$);当 $VR=1$ 时,物种间没有关联,说明物种间是独立的;当 $VR>1$ 时,物种间呈现正相关;当 $VR<1$ 时,表明物种间存在负关联;统计量 W 值用于测试 VR 值是否显著偏离1;如果物种间总体无显著关联,则 $\chi^2_{0.95}(N)<W<\chi^2_{0.05}(N)$ 的概率有90%。

χ^2 检验是基于 2×2 列联表进行种间关联的定性研究;由于这项研究是一个不连续的样本,因此通过Yates的连续校正公式对 χ^2 进行了校正;当某一物种的出现频率为100%时, b 和 d 值的权重为1,以避免分母为0时出现不可计算的情况,目的是获得更客观的结果(张金屯,2004),计算公式如下:

$$\chi^2 = \frac{N \left[|ad - bc| - \frac{N}{2} \right]^2}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)} \quad (13)$$

式中: N 是总样点数, a 是包含物种*i*和*k*的样点数, b 是包含物种*i*但不包含*k*的样点数, c 是包含物种*k*但不包含*i*的样点数, d 是物种*i*和*k*均不包含的样点数;当 $\chi^2<3.841$,表示种间无显著联结性($P>0.05$);当 $3.841 \leq \chi^2 \leq 6.635$,表示种间联结显著($0.01 \leq P \leq 0.05$),若 $\chi^2>6.635$,则表示种对间联结性极显著($P<0.01$);因 χ^2 计算结果无法反映负值,种对间的正、负联结性利用 $ad-bc$ 的符号进行判断,若其值为正数,可判定为正联结,反之则判定为负联结,相等则判定为无联结。

联结系数(AC)用于测定种间联结的程度(张金屯,2004),计算公式如下:

$$AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \quad (ad \geq bc) \quad (14)$$

$$AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)} \quad (ad < bc, d \geq a) \quad (15)$$

$$AC = \frac{ad - bc}{(b+d)(d+c)} \quad (ad < bc, d < a) \quad (16)$$

式中:联结系数AC在 $[-1,1]$ 范围内有效,如果 $AC=0$,说明种间完全独立,AC值越趋向1,表示种间正联结程度越高,AC值越趋向-1,则种间的负联结性越强。

共同出现百分率(PC)用于分析种间的正联结程度(张金屯,2004),计算公式如下:

$$PC = \frac{a}{a+b+c} \quad (17)$$

式中:PC在 $[0,1]$ 范围内有效,当PC取值越偏向1,表示种间联结程度越强,当种间联结性不存在时,PC值等于0。

点相关系数(φ)用于解释种间联结的程度(张金屯,2004),计算公式如下:

$$\varphi = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(c+d)(b+d)}} \quad (18)$$

式中: φ 取值在 $[-1,1]$ 范围内有效; φ 值越偏向1,种间的正联结性越强; φ 值越偏向-1,种间的负联结性越强。

利用ArcGis对研究区域经纬度数据进行可视化标注处理;通过Excel2019软件计算优势度指数、生态位宽度指数、生态位重叠指数和种间联结性;使用Origin Pro 2021对优势种水平、垂直和水平-垂直维度的生态位宽度进行聚类分析及绘图。

2 结果与分析

2.1 优势种

巴松错夏季浮游植物群落共鉴定出优势种5属8种,均属于硅藻门。不同维度上优势种的种类和优势度均有差异(表1)。在水平维度上优势种较少,仅有4种,小环藻属一种(*Cyclotella* sp.)和肘状针杆藻(*Synedra ulna*)为绝对优势种;在垂直维度上优势种较多,为6种,尖针杆藻(*Synedra acus*)为绝对优势种。

2.2 生态位

2.2.1 生态位宽度 巴松错夏季浮游植物优势种生态位宽度如表2,在水平维度上,优势种的生态位宽度为0.067~0.648,平均0.248。在垂直维度上,优势种的生态位宽度为0.091~0.431,平均0.238;在水平-垂直维度上,生态位宽度为0.013~0.154,平均0.058。

根据浮游植物优势种在不同维度的生态位宽度聚类分析(图2),巴松错夏季浮游植物优势种可分为3大类,第1类为广生态位种类,生态位宽度值较大,包含小环藻属一种,这类优势种对水环境适应能力强,生态适应幅度广;第2类为中生态位种类,

表 1 巴松错夏季浮游植物优势种出现频率(f_i)、丰度(A)及优势度(Y)

Tab.1 Frequency (f_i), abundance (A) and dominance degree (Y) of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

优势种	水平			垂直		
	f_i	A	Y	f_i	A	Y
小环藻属一种 <i>Cyclotella</i> sp.	0.933	3.285	0.111	0.545	0.520	0.026
纤细等片藻 <i>Diatoma tenue</i>	0.667	1.608	0.039	0.091	0.050	0.000*
双月短缝藻 <i>Eunotia bilunaris</i>	0.133	0.432	0.002*	0.636	0.580	0.033
钝脆杆藻 <i>Fragilaria capucina</i>	0.533	1.635	0.032	0.636	0.905	0.052
脆杆藻属一种 <i>Fragilaria</i> sp.	0.333	1.114	0.013*	0.545	1.136	0.056
尖针杆藻 <i>Synedra acus</i>	0.067	1.337	0.003*	0.818	1.743	0.129
针杆藻属一种 <i>Synedra</i> sp.	0.067	0.040	0.000*	0.455	0.746	0.031
肘状针杆藻 <i>Synedra ulna</i>	1.000	2.856	0.103	0.182	0.082	0.001*

注: *表示该物种在该维度不是优势种。

Note: * denotes the species is not a dominant species in this dimension.

表 2 巴松错夏季浮游植物优势种水平、垂直以及水平-垂直生态位宽度

Tab.2 Horizontal, vertical and horizontal-vertical niche width of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

编号	优势种	水平维度	垂直维度	水平-垂直维度
S1	小环藻属一种	0.648	0.237	0.154
S2	纤细等片藻	0.242	0.091	0.022
S3	双月短缝藻	0.080	0.219	0.018
S4	钝脆杆藻	0.240	0.246	0.059
S5	脆杆藻属一种	0.153	0.314	0.048
S6	尖针杆藻	0.209	0.431	0.090
S7	针杆藻属一种	0.067	0.191	0.013
S8	肘状针杆藻	0.328	0.178	0.058

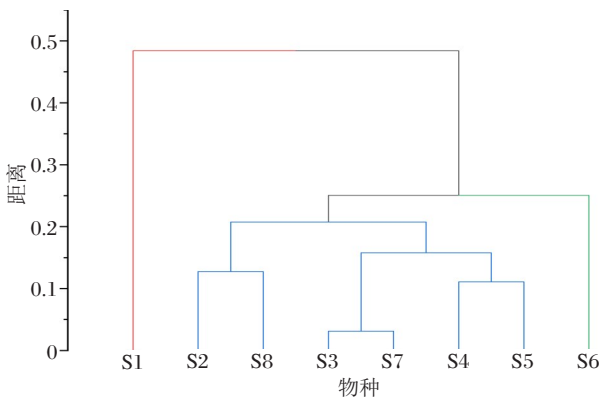


图 2 巴松错夏季浮游植物优势种在不同维度生态位宽度聚类分析

Fig.2 Cluster analysis based on niche breadth of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

生态位宽度值较小,包含尖针杆藻,这类优势种对环境有一定要求,对水环境资源有较强选择性,在适宜条件下能充分利用资源;第 3 类为窄生态位种类,生态位宽度值小,包含纤细等片藻、双月短缝藻、钝脆杆藻、脆杆藻属一种、针杆藻属一种和肘状针杆藻,对环境因子有一定依赖性,对水环境条件变化较敏感,适应性较弱。

2.2.2 生态位重叠值 巴松错夏季浮游植物优势种不同维度生态位重叠值如表 3、表 4 和表 5。不同维度物种间对资源利用或生态适应能力的相似程度存在较大差异,说明不同优势种之间对环境资源的利用既相互独立,又相互重叠。

表 3 巴松错夏季浮游植物优势种水平维度生态位重叠值

Tab.3 Horizontal niche overlap of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

优势种	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
S1	1							
S2	0.457	1						
S3	0.370	0.000	1					
S4	0.317	0.814	0.005	1				
S5	0.107	0.669	0.000	0.699	1			
S6	0.162	0.658	0.107	0.669	0.743	1		
S7	0.000	0.000	0.103	0.047	0.000	0.536	1	
S8	0.512	0.778	0.397	0.810	0.556	0.733	0.372	1

水平维度上,生态位重叠值为 $[0, 0.814]$ (表 3)。28 个种对中,重叠度较高($O_{ik} > 0.6$)的有 9 对,占比 32.14%;重叠度较低($0.3 < O_{ik} \leq 0.6$)的有 8 对,约占总对数的 28.57%;重叠度低($0 < O_{ik} \leq 0.3$)的种对有 6 对,约占 21.43%;完全不重叠($O_{ik} = 0$)的有 5 对,约占 17.86%。结果表明共有 17 个种对的 $O_{ik} > 0.3$,为有意义的重叠,约占总种对数的 73.91%,表明该湖泊浮游植物优势种在水平维度上具有明显的同质性。

表 4 巴松错夏季浮游植物优势种垂直维度生态位重叠值

Tab.4 Vertical niche overlap of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

优势种	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
S1	1							
S2	0.000	1						
S3	0.131	0.000	1					
S4	0.036	0.913	0.059	1				
S5	0.145	0.082	0.670	0.139	1			
S6	0.050	0.628	0.185	0.669	0.133	1		
S7	0.167	0.000	0.145	0.233	0.083	0.094	1	
S8	0.017	0.000	0.129	0.088	0.009	0.544	0.183	1

垂直维度上,生态位重叠值为[0, 913](表4)。28个种对中,重叠度较高($O_{ik}>0.6$)的有4对,占比14.29%;重叠度较低($0.3<O_{ik}\leq 0.6$)的有1对,约占3.57%;重叠度低($0<O_{ik}\leq 0.3$)的种对有19对,约占67.86%;完全不重叠($O_{ik}=0$)的有4对,约占14.29%。共有5个种对 $O_{ik}>0.3$,约占总种对数的17.86%,表明该湖泊浮游植物优势种在垂直维度上达到有意义的种对比例较低,具有明显的异质性。

表5 巴松错夏季浮游植物优势种水平-垂直生态位重叠值

Tab.5 Horizontal-vertical niche overlap of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

优势种	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
S1	1							
S2	0.000	1						
S3	0.048	0.000	1					
S4	0.012	0.744	0.000	1				
S5	0.016	0.055	0.000	0.097	1			
S6	0.008	0.413	0.020	0.448	0.099	1		
S7	0.000	0.000	0.015	0.011	0.000	0.050	1	
S8	0.009	0.000	0.051	0.071	0.005	0.398	0.068	1

水平-垂直维度上,生态位重叠值为[0, 0.744](表5)。28个种对中,重叠度较高($O_{ik}>0.6$)的有1对,约占总种对数的3.57%;重叠度较低($0.3<O_{ik}\leq 0.6$)的有3对,约占10.71%;重叠度低($0<O_{ik}\leq 0.3$)的种对有16对,约占57.14%;完全不重叠($O_{ik}=0$)的有8对,约占28.57%。结果表明共有4个种对 $O_{ik}>0.3$,约占22.4%,表明该湖泊浮游植物优势种在水平-垂直维具有明显的异质性。

2.2.3 生态响应速率 巴松错夏季浮游植物群落优势种不同维度的相对资源占有量(ΔO_{ik})和生态响应速率(R)如表6。在水平维度上,双月短缝藻的相对资源占有量(ΔO_{ik})变化幅度最大;垂直和水平-垂直维度上,均以尖针杆藻的相对资源占有量(ΔO_{ik})变化幅度最大。在水平维度上,小环藻属一种、双月短缝藻和针杆藻属一种属于衰退型,其中双月短缝藻有最大的负 ΔO_{ik} ,表明该种衰退空间最大,与其他优势种在资源竞争上处劣势;纤细等片藻、钝脆杆藻、脆杆藻属一种、尖针杆藻和肘状针杆藻属于发展型,其中肘状针杆藻有最大的正 ΔO_{ik} ,表明该种发展空间最大,与其他优势种在资源竞争中占据优势;在垂直维度上,纤细等片藻、钝脆杆藻和尖针杆藻属于发展型,其他各优势种处于衰退型,小环藻属一种有最大的衰退空间,双月短缝藻衰退空间最小;在水平-垂直维度上,小环藻属一种、双月短缝藻、脆杆藻属一种、针杆藻属一种和肘状针杆藻属于衰退型,其他

各优势种处于发展型,尖针杆藻有最大的发展空间,其次是钝脆杆藻,纤细等片藻的发展空间最小。

表6 巴松错夏季浮游植物优势种不同维度相对占用资源量(ΔO_{ik})及生态响应速率(R)

Tab.6 Relative occupation resource quantity (ΔO_{ik}) and ecological response rate (R) of dominant summer phytoplankton species in each dimension of Basomtso Lake

优势种	水平		垂直		水平-垂直	
	ΔO_{ik}	R	ΔO_{ik}	R	ΔO_{ik}	R
S1	-5.841	-0.111	-6.696	-0.035	-4.539	-0.034
S2	5.765	0.042	1.917	0.047	4.416	0.005
S3	-13.391	-0.006	-0.510	-0.430	-4.199	-0.004
S4	5.654	0.042	6.041	0.041	5.789	0.010
S5	0.952	0.161	-0.973	-0.323	-3.102	-0.015
S6	7.616	0.028	7.361	0.059	6.215	0.014
S7	-12.782	-0.005	-3.827	-0.050	-4.124	-0.003
S8	12.027	0.027	-3.313	-0.039	-0.458	-0.127

基于生态响应速率(R)可进一步确定优势种在不同维度上对生境条件的生态响应状况。在水平维度上,脆杆藻属一种的发展趋势最为强劲($R=0.161$),肘状针杆藻的发展趋势最弱($R=0.027$);小环藻属一种的衰退趋势最明显($R=-0.111$),针杆藻属一种的衰退趋势最弱($R=-0.005$)。在垂直维度上,尖针杆藻的发展趋势最为强劲($R=0.059$),钝脆杆藻的发展趋势最弱($R=0.041$);双月短缝藻的衰退趋势最为强劲($R=-0.430$),小环藻属一种的衰退趋势最弱($R=-0.035$);在水平-垂直维度上,尖针杆藻的发展趋势最为强劲($R=0.014$),纤细等片藻的发展趋势最弱($R=0.005$);肘状针杆藻的衰退趋势最为强劲($R=-0.127$),针杆藻属一种的衰退趋势最弱($R=-0.128$)。

从总体上看,巴松错夏季浮游植物优势种在水平维度上生态响应速率之和为正数(0.178),在垂直维度上生态响应速率之和为负数(-0.73),在水平-垂直维度上生态响应速率之和为负数(-0.154),表明巴松错夏季浮游植物群落优势种在水平维度上形成正反馈,在垂直和水平-垂直维度上形成负反馈调节。

2.3 种间联结性

2.3.1 总体关联性 巴松错夏季不同维度浮游植物优势种的种间总体关联性如表7, $\chi^2_{0.95}(25)=14.611$, $\chi^2_{0.05}(25)=37.652$, VR值均大于1,统计量 W 为 $[\chi^2_{0.95}(N), \chi^2_{0.05}(N)]$,表明巴松错夏季浮游植物优势种总体上呈正关联不显著。

表 7 巴松错夏季浮游植物优势种的种间总体关联性

Tab.7 General interspecific association of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

σ_T^2	S_T^2	VR	W	χ^2 临界值	测度结果
0.806	1.2	1.489	37.232	(14.611, 37.652)	正关联不显著

2.3.2 种间联结测度 巴松错夏季浮游植物群落优势种的 χ^2 检验、联结系数(AC)、共同出现百分率(PC)和点相关系数(φ)结果如图 3。 χ^2 检验结果显示,在 28 个种对内,联结性不显著 $\chi^2 < 3.841 (P > 0.05)$ 的种对有 26 对,占 92.86%;联结性显著($3.841 \leq \chi^2 \leq 6.635, 0.01 \leq P \leq 0.05$)的种对有 1 对,占 3.57%;联结性极显著($\chi^2 > 6.635, P < 0.01$)的种对有 1 对,占 3.57%;联结系数(AC)结果显示,正联结种对有 13 对,负联结种对有 14 对,无联结 1 对,群落正负联结比为 0.93,负联结占优势。正联结对中,有 2 对正联结系数程度较高($AC \geq 0.6$),约占总对数的 7.14%;5 对正联结系数程度一般($0.2 \leq AC < 0.6$),约占 17.86%;6 对正联结系数程度趋向独立($0 < AC < 0.2$),约占 21.43%。负联结种对有 5 对负联结系数程度较高($AC < -0.6$),约占总对数的 17.86%;5 对负联结系数程度一般($-0.6 \leq AC < -0.2$),约占总对数的 17.86%;4 对趋向独立($-0.2 \leq AC < 0$),约占 14.29%。PC 结果显示,联结程度较强的种对有 1 对($0.6 < PC \leq 0.8$),联结程度一般的有 9 对($0.4 < PC \leq 0.6$),联结程度较弱的有 8 对($0.2 < PC \leq 0.4$),联结程度最弱的有 8 对($0 < PC \leq 0.2$),无联结程度的有

2 对($PC=0$),分别占总对数的 3.57%、32.14%、28.57%、28.57%和 7.14%。点相关系数(φ)结果显示,正联结对数为 13 对,其中有 1 对正联结系数程度较高($\varphi \geq 0.4$),约占总对数的 3.57%;6 对正联结系数程度一般($0.2 \leq \varphi < 0.4$),约占 21.43%;6 对正联结系数程度趋向独立($0 < \varphi < 0.2$),约占 21.43%;完全独立($\varphi = 0$)的种对数为 1 对,约占 3.57%;种对间表现为负联结的有 14 对,其中有 4 对负联结系数程度较高($\varphi < -0.4$),约占总对数的 14.29%;4 对负联结系数程度一般($-0.4 \leq \varphi < -0.2$),约占总对数的 14.29%;6 对负联结系数程度趋向独立($-0.2 \leq \varphi < 0$),约占 21.43%。

3 讨论

3.1 优势种的生态位宽度和重叠值

生态位宽度是衡量物种的分布状况、利用资源能力均匀程度的综合指标,反映了物种在特定生境中对环境资源的利用情况(汪志聪等,2010)。空间生态位包括垂直生态位和水平生态位;水平生态位宽度反映物种在水平空间维度上的分布范围和均匀程度,垂直生态位宽度反映物种与资源在垂直空间上的分化和配置方式(肖红等,2003)。然而,水平或垂直生态位研究仅反映了物种对一维资源的利用和竞争可能性,而物种都是生存栖息在水平和垂直的空间中,因此水平-垂直二维生态位更能准确反映物种对水平空间和垂直空间资源的利用程度(王刚等,1984)。本研究中,巴松错夏季浮游植物群落优势种在垂直维度上生态位宽度值差别不大(极差:0.255),

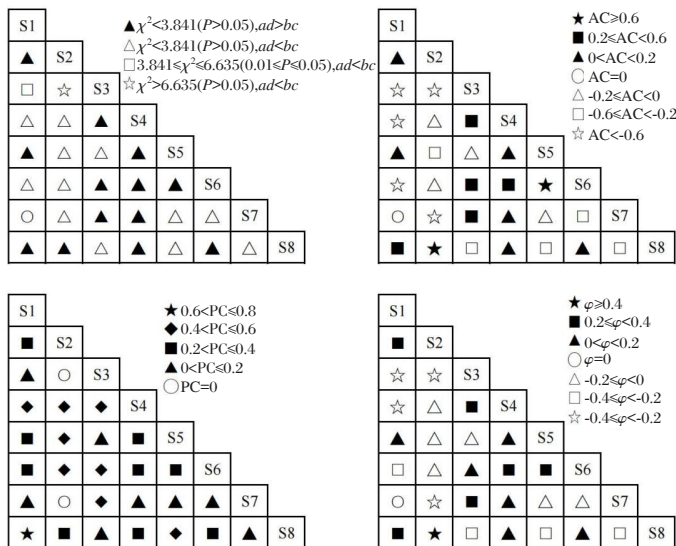


图 3 巴松错夏季浮游植物优势种的种间联结性

Fig.3 Horizontal interspecific association of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake

故水平-垂直二维生态位宽度的变化幅度(极差:0.241)受水平维度生态位宽度(极差:0.409)影响更明显,即水平维度对巴松错夏季浮游植物优势种的分布范围和均匀程度影响更大。不同维度生态位宽度聚类分析结果表明,小环藻属一种为广生态位种,主要是因为小环藻属一种数量较多、出现频率较高,具有较强的资源利用和生态适应能力,对维持群落的结构和群落内部环境的形成以及生态系统的稳定起着重要作用。

生态位重叠值反映了物种在资源利用或环境适应能力上的相似性特征和竞争关系(安瑞志等,2020)。在水平维度上,优势种的生态位重叠值达到有意义的种对比例较高,具有明显的同质性,表明浮游植物优势种在水平空间分布上相似性极高,种内和种间都存在强烈的竞争关系,这主要是因为巴松错夏季浮游植物群落大部分优势种对水平维度资源的利用接近程度较高,因此呈现出水平生态位重叠较高的现象。在垂直维度上,优势种的生态位重叠达到有意义的种对比例较低,具有明显的异质性,这可能是因为温跃层的存在致使上下水层的物理化学性质差异明显,形成了不同的生境(安瑞志等,2021a),种间竞争不激烈,物种组成和优势种等群落结构在短期内可能不会有明显变动,处于相对稳定状态,这与王祥福等(2008)的研究和姚和金等(2008)的研究结果较一致。在水平-垂直维度上,优势种的生态位重叠达到有意义的种对比例较低,具有明显的异质性,表明种群间的生态相似性较大,利用资源的相似性程度较高,这主要是因为水平-垂直二维生态位重叠度主要受垂直维度分布影响,因此呈现出浮游植物优势种的水平-垂直二维生态位重叠较低的现象,这与本研究中水平-垂直生态位宽度值的变化主要受水平生态位宽度值影响的结果相反。

3.2 优势种的生态响应速率和群落多稳态

种群呈发展或衰退趋势是种间竞争的直接结果,是生物与非生物因子之间的复杂和多维的互作关系的生态响应(庞春花等,2015)。在水平维度上,尖针杆藻有较大的发展空间,发展趋势较弱;而在垂直和水平-垂直维度上,尖针杆藻的发展空间最大,发展趋势最强;这表明水平维度上,尖针杆藻与其他优势种在资源竞争上占据相对优势地位,但发展趋势变缓,为了获得更多的生态资源可能会通过在垂直维度上扩大生态位宽度来增强种间竞争能力,从而使其在水平-垂直维度获取最大的发展空间。同样,衰退型种群,如针杆藻属一种在水平、垂直以及水

平-垂直维度上均为衰退优势种,但是其生态响应速率较小,表明其衰退趋势也会变缓。在水平维度上,脆杆藻属一种有最小的发展空间,但发展趋势最大;小环藻属一种有最小的衰退空间,但衰退趋势最强;垂直维度上,双月短缝藻有最小的衰退空间,但衰退趋势最强;在水平-垂直维度上,肘状针杆藻有最大的衰退空间,衰退趋势最强;在垂直和水平-垂直维度上,尖针杆藻发展空间最大,发展趋势最大。以上结果表明,物种的生态位宽度和生态响应速率并无直接联系,生态位较宽的物种呈现明显的衰退趋势,如小环藻属一种在水平、垂直和水平维度生态位宽度均较大,物种丰度接近饱和,由于自疏或他疏作用使其种群数量增长缓慢甚至有所减少,早期发展起来的优势种将逐渐衰退;而生态位较窄的物种,如尖针杆藻为了获得更多的资源,可能会通过扩大生态位宽度来提高自身的生态适应,其他衰退型的物种将逐渐被替代,这与杨文焕等(2020)和马一明等(2021)的研究结果较一致。

生态响应主要是通过反馈调节完成的,分为负反馈和正反馈2种,负反馈作用能够使群落达到和保持平衡或稳态,而正反馈作用往往使群落远离平衡状态或稳态(尚玉昌,2010)。本研究中,通过计算生态响应速率之和,可对群落的反馈机制进行判断,以此来监测群落的稳定状况。巴松错夏季浮游植物群落优势种生态响应速率在水平维度上形成正反馈,表明群落远离平衡状态或稳态,可能的原因是巴松错周围旅游活动频繁和人为干扰等,加上雨水淋溶和下游筑坝形成水库的影响(安瑞志等,2021a),致使优势种获得更多的优势,其他物种受到排挤与去除,多样性减少,导致群落稳定性降低。优势种生态响应速率在垂直和水平-垂直维度上形成负反馈,表明群落达到和保持平衡或稳态,优势种通过自身的响应减缓群落内的压力,以维持群落的稳态。因此,巴松错夏季浮游植物群落存在群落多稳态,群落在垂直和水平-垂直维度上较水平维度更稳定。

3.3 优势种的种间联结性

种间联结性大小反映物种间的关系和群落演替的相互作用,总体关联性反映了群落演替阶段的稳定性(刘润红等,2020)。本研究采用方差比率法(VR)对巴松错夏季浮游植物群落优势种的总体关联性进行测定,结合 χ^2 检验定性判定种间联结性,并以联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)为辅助参数,并经过点相关系数(φ)的检验测定,获得更加精确和可信的结果(程瑞梅等,2013;董静瑞等,2017;戴冬旭等,

2019)。巴松错夏季浮游植物群落优势种总体关联性呈不显著正关联,表明群落总体处于演替的初期阶段且存在正向演替的趋势。 χ^2 检验判断了巴松错夏季浮游植物群落 8 个优势种的种间联结显著程度。从整体上看,巴松错夏季浮游植物群落的正负联结比为 0.93,负联结占优势,说明巴松错夏季浮游植物群落比较脆弱,结构简单,仍处于演替的初期阶段。但大部分种间联结性均为未达到显著水平,表明巴松错夏季浮游植物优势种种间联结性不强,种间关系较为松散,可能是因为选取的优势种物种数相对较少,且各自占据有利的资源空间,同域率低,相互依赖程度较低引起的;另一方面可能与物种的生物学特性、空间分布的异质性及多样性有关,浮游植物个体较小,生命周期短,营浮游生活,繁殖快,对环境变化敏感(胡鸿钧和魏印心, 2016),加之由于人为活动、极端气候等因素的干扰,导致浮游植物群落呈现不稳定的波动状态并伴有演替现象发生,从而使优势种的种间联结性也并不显著,这与杨文焕等(2020)和陶敏等(2021)的研究结果较一致。

在 χ^2 检验的基础上,结合联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)分析,不仅能反映种间联结的真实情况,而且是对 χ^2 检验中不显著的种间联结性的进一步验证,从而得到更精确的结果(安瑞志等,2021a)。联结系数(AC)结果显示,2 对正联结系数程度较高(AC \geq 0.6),5 对负联结系数程度较高(AC $<$ 0.6)。这个结果进一步验证了 χ^2 检验中不显著的种间联结性,表明大部分优势种具有相似的生境需求或生物学特性,并且生态位重叠值也较高,这与申涵(2020)和安瑞志等(2021a)的研究结果基本一致。根据共同出现百分率(PC)可知,联结程度较强的种对仅有 1 对,为小环藻属一种和肘状针杆藻形成的种对,这可能是因为尽管它们的空间重合度高,对生境有共同资源需求,但资源利用方式存在不同,利用方式表现为互补而非种间竞争,趋向于物种间的稳定共存(李丘霖等,2017)。在种间联结性中,联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)能体现出那些由 χ^2 检验判断为不显著种对间的联结性及大小,但共同出现百分率(PC)夸大了 2 个物种均出现时的联结显著程度,联结系数(AC)夸大了 2 个物种均不出现时的联结显著程度,而点相关系数(φ)可以降低这 2 种情况的影响(潘琪等,2015)。经过点相关系数(φ)的测定,小环藻属一种与尖针杆藻形成的种对联结系数(AC)与共同出现百分率(PC)均有明显降低。因此,点相关系数(φ)可以对 χ^2 检验、联结系数(AC)和共同

出现百分率(PC)测定结果对种间联结性进行校正,使研究结果更精确。

综合比较 χ^2 检验、联结系数(AC)、共同出现百分率(PC)及点相关系数(φ)的研究结果,由于不同的测定方法,所得结果之间可能存在一定差异,但整体上是趋于一致的(申涵,2020)。比如小环藻属一种和肘状针杆藻形成的种对, $\chi^2=0.931$ ($ad>bc$),表明种对间呈不显著正联结性;联结系数(AC)值为 0.219,表明种对间负联结系数程度一般;共同出现百分率(PC)值呈联结程度较强,表明二者之间同时出现的几率较大;点相关系数(φ)值为 0.3,则表明种对间正联结程度一般。因此,结合不同的指标综合分析,可以更科学地判定种间联结性。

参考文献

- 安瑞志,潘成梅,刘洋,等,2020. 巴松措(湖)夏季浮游植物优势种群分布格局与共存机制研究[J]. 高原科学研究,4(2): 27-36.
- 安瑞志,张鹏,达珍,等,2021a. 西藏麦地卡湿地不同水文期原生动植物优势种生态位及其种间联结性[J]. 林业科学,57(2):126-137.
- 安瑞志,潘成梅,塔巴拉珍,等,2021b. 西藏巴松错浮游植物功能群垂直分布特征及其与环境因子的关系[J]. 湖泊科学,33(1):86-101.
- 陈龙涛,石晓东,高润梅,2016. 山西陵川南方红豆杉群落种间联结与生态位特征研究[J]. 植物科学学报,34(4):521-529.
- 程瑞梅,王瑞丽,刘泽彬,等,2013. 三峡库区栲属群落主要乔木种群的种间联结性[J]. 林业科学,49(5):36-42.
- 戴冬旭,俞存根,刘惠,等,2019. 南鹿列岛东侧海域主要游泳动物生态位及种间联结性[J]. 应用生态学报,30(12):4249-4258.
- 董静瑞,水柏年,胡成业,等,2017. 温州南部沿岸海域主要鱼类的生态位及种间联结性[J]. 应用生态学报,28(5):1699-1706.
- 胡鸿钧,魏印心,2016. 中国淡水藻类系统分类及生态[M]. 北京: 科学出版社.
- 李港,林妙丽,陈诚,等,2021. 京杭运河苏北段秋冬季浮游植物群落结构特征及其与环境因子的关系[J]. 水生态学杂志,42(5):119-126.
- 江焕,张辉,龙文兴,等,2019. 金钟藤入侵群落的种间联结及生态位特征[J]. 生物多样性,27(4):388-399.
- 靳铮,张雪芹,次旦央宗,2020. 藏南羊卓雍错湖面非封冻期温湿变化及辐射平衡分析[J]. 干旱区研究,37(4):947-955.
- 李丘霖,宗秀虹,邓洪平,等,2017. 赤水桫欏群落乔木层优势物种生态位与种间联结性研究[J]. 西北植物学报,37(7): 1422-1428.

- 刘润红,陈乐,涂洪润,等,2020. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结[J]. 生态学报,40(6):2057-2071.
- 刘洋,安瑞志,巴桑,2022. 西藏色林错-普若岗日国家公园潜在建设区夏季浮游植物群落生态特征[J]. 水生态学杂志,43(6):51-58.
- 刘洋,安瑞志,王陈,等,2023. 西藏巴松错夏季浮游植物群落的分布[J]. 水生态学杂志,44(6):104-112.
- 马一明,李秋华,潘少朴,等,2021. 贵州高原花溪水库浮游植物优势种生态位及种间联结性动态分析[J]. 湖泊科学,33(3):785-796.
- 潘成梅,刘洋,安瑞志,等,2021. 西藏麦地卡湿地的浮游植物——1. 优势种的时空生态位[J]. 湖泊科学,33(6):1805-1819.
- 潘琪,梁军,倪杨,等,2015. 昆崙山腮扁叶蜂与乔木层树种的联结性分析[J]. 林业科学,51(10):85-92.
- 庞春花,范晓,张峰,等,2015. 不同资源维度上汾河流域下游优势种的生态位[J]. 生态学杂志,34(2):380-386.
- 尚玉昌,2010. 普通生态学[M]. 北京:北京大学出版社.
- 申涵,2020. 寒旱区湖泊浮游植物生态位及种间联结特征分析[D]. 包头:内蒙古科技大学.
- 陶敏,岳兴建,岳珊,等,2021. 四川丘陵区水库浮游植物群落结构与蓝藻水华风险——基于优势种生态位与种间联结研究[J]. 生态学报,(23):1-13.
- 王刚,赵松岭,张鹏云,等,1984. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究[J]. 生态学报,(2):119-127.
- 王捷,李博,冯佳,等,2015. 西藏西南部湖泊浮游藻类区系及群落结构特征[J]. 水生生物学报,39(4):837-844.
- 王祥福,郭泉水,巴哈尔古丽,等,2008. 崖柏群落优势乔木种群生态位[J]. 林业科学(4):6-13.
- 汪志聪,吴卫菊,左明,等,2010. 巢湖浮游植物群落生态位的研究[J]. 长江流域资源与环境,19(6):685-691.
- 吴佳梦,徐娜娜,张文珺,等,2019. 浙江舟山定海护城河浮游植物优势种生态位与种间联结性季节性分析[J]. 湖泊科学,31(2):429-439.
- 肖红,周启星,曹莹,等,2003. 沈阳地区水田主要杂草种群的消长动态及生态位分析[J]. 农村生态环境,(3):9-13.
- 杨文焕,申涵,周明利,等,2020. 包头南海湖浮游植物优势种生态位及种间联结性季节分析[J]. 中国环境科学,40(1):383-391.
- 杨欣兰,潘瑛子,巴桑,2022. 巴松措原生动物群落结构季节及垂直分布[J]. 生态学报,42(8):3216-3227.
- 姚和金,金宗来,杨伟斌,等,2008. 浙西南红黄壤果园杂草种群消长动态及生态位的研究[J]. 江苏农业学报,(5):649-655.
- 张金屯,2004. 数量生态学[M]. 北京:科学出版社.
- 张苗苗,王咏雪,田阔,等,2018. 台州玉环北部沿岸海域主要游泳动物生态位和种间联结性[J]. 应用生态学报,29(11):3867-3875.
- 赵萍萍,卫志宏,吴秋婷,等,2012. 洱海浮游桡足类群落结构对季节性休渔的响应[J]. 应用与环境生物学报,18(3):421-425.
- Avolio M L, Forrester E J, Chang C C, et al, 2019. Demystifying dominant species[J]. *New Phytologist*, 223(3): 1106-1126.
- Cody M L, 1974. *Competition and Structure of Bird Communities*[M]. Princeton: Princeton University Press.
- Colwell R K, Futuyma D J, 1971. On the measurement of Niche Breadth and Overlap[J]. *Ecology*,52(4):567-576.
- Habib O A , Tippett R , Murphy K J, 1997. Seasonal changes in phytoplankton community structure in relation to physicochemical factors in Loch Lomond, Scotland[J]. *Hydrobiologia*,350(1/2/3):63-79.
- Li Z X, Gao Y, Wang S Y, et al, 2021. Phytoplankton community response to nutrients along lake salinity and altitude gradients on the Qinghai-Tibet Plateau[J].*Ecological Indicators*,128:107848.
- May R M, 1975. Some notes on estimating the competition matrix[J]. *Ecology*, 56: 737-74.
- Mcnaughton S J. 1967. Relationships among functional properties of Californian grassland[J]. *Nature*, 216(5111): 168-169.
- Pianka E R, 1973. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*,4:53-74.
- Schluter D,1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. *Ecology*,65(3): 998-1005.

(责任编辑 郑金秀)

Niche and Interspecific Associations of Dominant Summer Phytoplankton Species in Basomtso Lake, Xizang, China

LIU Yang^{1,2}, AN Rui-zhi^{1,2}, WANG Chen², PAN Cheng-mei², BA Sang^{1,2}

(1. Center for Carbon Neutrality in the Earth's Third Pole, Tibet University, Lhasa 850000, P.R. China;
2. Laboratory of Wetland and Catchments Ecology in Tibetan Plateau, School of Ecology and Environment, Tibet University, Lhasa 850000, P.R. China)

Abstract: In this study, we explored the niche and interspecific associations of dominant phytoplankton species in different spatial dimensions of an alpine lake on the Tibetan Plateau in Qinghai. Basomtso Lake, one of the largest alpine glacier lakes in southeast Xizang, was selected for research. In July 2020, 275 water samples in both horizontal and vertical dimensions were collected in Basomtso Lake for qualitative and quantitative analysis of phytoplankton. The niche and interspecific association among the dominant species were analyzed using niche breadth, niche overlap, ecological response rate, overall interspecific connection, chi-square (χ^2) test, association coefficient (AC), percentage cooccurrence (PC) and percentage point correlation (φ). Results show: (1) A total of 8 dominant phytoplankton species were identified, belonging to 5 genera of diatoms. (2) There were significant differences in the niche width of dominant species that could be divided into three niche groups. The variation of the two dimensional horizontal-vertical niche width was significantly affected by horizontal niche width. (3) In the horizontal dimension, the proportion of species pairs with significant niche overlap was higher, clearly indicating homogeneity. In the vertical dimension and the horizontal-vertical dimension, the proportion of species pairs with significant niche overlap was low, indicating heterogeneity. (4) The ecological response rate of dominant summer phytoplankton species in Basomtso Lake developed positive feedback in the horizontal dimension, and negative feedback in the vertical and horizontal-vertical dimensions. This indicates an alternative state of the phytoplankton community during the summer in Basomtso Lake, a community that was more stable in the vertical and horizontal-vertical dimensions than in the horizontal dimension. (5) The phytoplankton community was in an early successional stage and trending toward positive succession. The association between species was weak and the relationship between species was loose. In conclusion, our study revealed the ecological adaptability, functional status, and resource usage of the phytoplankton community in Basomtso Lake. The study provides basic information to guide further research on the niches of dominant phytoplankton species and alternative community states in alpine lakes.

Key words: phytoplankton; dominant species; niche; interspecific association; Basomtso Lake