

云南高原湖泊软体动物 β 多样性及其组分分析*

王魏根

(阜阳师范学院生物与食品工程学院, 阜阳 236037)

摘要: 周转(一个集合体中的物种在另一个集合体中被其他物种代替)和嵌套(物种贫乏的集合体是物种丰富集合体的严格子集)是形成 β 多样性的两种途径. 本文采用 Baselga 提出的 β 多样性加法分解方法, 对云南高原湖泊软体动物 β 多样性及其周转和嵌套组分进行了研究. 利用多位点方法计算, 结果表明云南高原湖泊软体动物总 β 多样性为 0.8903 (Sørensen 指数法) 和 0.9419 (Jaccard 指数法), 周转组分分别占总 β 多样性的 80.93% (Sørensen 指数法) 和 88.92% (Jaccard 指数法). 总 β 多样性为瓣鳃类 > 腹足类, 金沙江水系 > 南盘江水系 > 澜沧江水系 > 元江水系, 浅水型 > 深水型. 周转组分占总 β 多样性的比例为瓣鳃类 > 腹足类, 元江水系 > 南盘江水系 > 澜沧江水系 > 金沙江水系, 深水型 > 浅水型. 采用配对的方法计算结果表明, 不同湖泊对软体动物总 β 多样性及其周转、嵌套成分的值分布形式不同. 周转的成分分布比较均匀, 嵌套成分呈现一种单峰分布. 周转成分最大值为 1, 最小值为 0, 表明湖泊对间 β 多样性存在着完全的周转和完全的嵌套形式, 所以相应地要采取多区域保护和重点保护相结合的策略保护云南高原湖泊软体动物.

关键词: 软体动物; β 多样性; 周转; 嵌套; 湖泊; 云南高原

Analysis of the beta diversity of mollusk in the lakes of Yunnan Plateau

WANG Weigen

(School of Biology and Food Engineering of Fuyang Teachers College, Fuyang 236037, P.R. China)

Abstract: Beta diversity can be a result of unique structuring processes: turnover (caused by species replacement from site to site) and nestedness (caused by species losses in nested subsets). Based on the Baselga proposed framework for beta diversity partitioning measures, the total beta diversity and its components of mollusk in the lakes of Yunnan Plateau were studied. According to multiple-site calculating methods, the results showed that the total beta diversity of the mollusk is 0.8903 (Sørensen index) and 0.9419 (Jaccard index). The turnover component accounted for 80.93% (Sørensen index) or 88.92% (Jaccard index) of the total beta diversity, respectively. The total beta diversity of Lamellibranchia is greater than that of Gastropoda, across basins from the highest to the lowest is that of Jinshajiang, Lancangjiang, Nanpanjiang and Yuanjiang, and total beta diversity of deep lakes is greater than that of shallow lakes. The proportion of beta diversity attributed to turnover of Lamellibranchia is higher than that of Gastropoda, across basins from the highest to the lowest is that of Yuanjiang, Nanpanjiang, Lancangjiang and Jinshajiang, and that of deep lakes is greater than that of shallow lakes. According to the pairwise measuring method, the distribution of total beta diversity and its turnover and nestedness components varied depend on lakes pair. The distribution pattern of turnover was uniform, and nestedness presented a unimodal model distribution. The maximum value of the turnover is 1, and the minimum value is 0, indicating that there are complete turnover and complete nestedness pattern between lakes. So, results suggest that mollusk conservation should not be focused solely on protecting lakes with the highest species richness, but should consider a variety of lakes across a region.

Keywords: Mollusk; beta diversity; turnover; nestedness; lakes; Yunnan Plateau

1960 年美国生态学家 Whittaker 首次提出将物种多样性分成 α (α)、 β (β) 和 γ (γ) 3 个层次^[1], 但过去很长一段时间内, 众多的研究主要集中在局域(α)和区域(γ)物种丰富度方面. 近些年来, 用来描述不同群落(样方、位点)组成变化的 β 多样性越来越受到关注, 理解 β 多样性背后的形成机制成为群落

* 安徽高校省级自然科学研究一般项目(2015KJ004)和阜阳师范学院自然科学研究项目(2015FSKJ01ZD)联合资助. 2017-10-29 收稿; 2017-12-26 收修改稿. 王魏根(1975~), 男, 讲师; E-mail: wweigen@163.com.

生态学研究的一个主要领域^[2]. 最初 Whittaker 将 β 多样性定义为 γ/α , 但其后的研究中, 研究者们根据自己研究内容和目的不同, 建立了众多的 β 多样性度量和统计方法来解释不同的生态现象, 例如相异性指数的方法^[3-4].

Baselga^[5] 提出有两种不同的途径会导致物种集合体组成不同 (β 多样性): 一是物种替换 (周转), 即一个集合体中的物种在另一个集合体中被其他物种代替; 二是物种的丢失 (获得), 即物种的灭绝 (增加) 只在其中一个集合体中发生, 导致物种贫乏集合体是物种丰富集合体的严格子集, 即一种嵌套模式. 据此, Baselga 提出了利用 Sørensen 指数和 Jaccard 指数 (两种严格意义上 β 多样性的单调转换) 将总的相异性 (β 多样性) 分解成两个独立的可相加的成分, 分别对应由周转和嵌套导致的相异性^[5-6]. 该分解方法有利于我们更好地理解生物地理学、生态学和生物多样性保护^[5], 已被应用于鸟类和蜥蜴^[7]、鱼类^[8]、大型底栖动物^[9]、寄生虫^[10] 等生物类群的研究. 生活在淡水中的软体动物包括腹足纲 (Gastropoda) 和瓣鳃纲 (Lamellibranchia), 是底栖动物的重要组成部分, 亦是水生态系统食物网的重要环节. 由于活动能力弱、生活周期较长、不同物种对环境变化的敏感性不一样等因素, 淡水软体动物容易受到水环境污染、生态入侵以及人类对贝类资源过度开发利用等不利因素的影响^[11]. 云南高原湖泊群位于我国五大湖区之一的云贵高原, 是云南省极为珍贵的自然资源. 这些湖泊由于海拔高, 湖盆较深, 位于石灰岩和砂岩地区, 因而湖泊特征与我国长江中下游浅水湖泊显著不同, 也是比平原湖泊更脆弱的水生态系统^[12]. 在相对隔离的云南高原湖泊中, 水生生物区系分布上的特化现象明显, 有着众多特有物种, 如螺蛳属 (*Margarya*)^[13]. 但随着湖泊周边地区工农业的发展, 引起一系列环境问题, 导致生物多样性减少^[14]. 在中国科学院昆明动物研究所开展的“滇池淡水生物多样性恢复项目”中, 按照世界自然保护联盟濒危物种红色名录 (IUCN RED LIST) 评价标准, 对滇池流域 13 种土著特有鱼类和 5 种软体动物的濒危程度进行了评估, 评估结果表明滇池流域特有物种螺蛳 (*M. melanioides*)、光肋螺蛳 (*M. mansuyi*)、牟氏螺蛳 (*M. monodi*) 和飘棱拟珠蚌 (*Rhombuniopsis tauriformis*) 为极危物种, 滇池圆田螺 (*Cipangopaludina dianchiensis*) 为濒危物种.

描述不同群落 (样方、位点) 物种组成变化的 β 多样性, 作为物种丰富度标准的补充, 在指导保护区选择和确定区域保护的优先级等方面有重要作用^[15]. 例如, 嵌套和周转是两个对立的过程, 也分别暗含着不同的保护措施, 嵌套为主导的多样性需要优先保护物种多样性丰富度高的群落, 周转为主导的多样性则需要同时保护多个群落^[16]. 因此我们采用 β 多样性分解方法, 对云南高原湖泊软体动物组成进行 β 多样性分析, 探讨引起该地区软体动物 β 多样变化的原因, 为该地区软体动物物种多样性保护和资源合理利用提供科学依据.

1 材料和方法

1.1 研究区概况

云南高原湖泊地处亚热带湿润、半干旱地区, 季风影响大, 常年平均气温在 15°C 左右, 从省会昆明往南逐渐升高, 大屯海所在的蒙自, 年平均气温可达 20.3°C. 四季不明显, 主要为春、秋两季. 年降雨量在 1000 mm 左右, 主要集中在 5—8 月份. 年平均蒸发量达 1800 mm^[12]. 本次研究共整理了云南高原 15 个湖泊的软体动物分布资料, 分别为滇池^[17-22]、清水海^[20-23]、洱海^[20-22, 24-25]、茈碧湖^[20-22, 24]、抚仙湖^[20-22, 26]、剑湖、泸沽湖、程海、阳宗海、星云湖、杞麓湖、长湖、月湖、异龙湖和大屯海^[20-22]. 其中海拔最高的是泸沽湖 (27°41' ~ 27°45'N, 100°45' ~ 100°50'E, 2685 m), 分布在最北. 海拔最低的是大屯海 (23°25'38"N, 103°18'39"E, 1284 m), 分布在最南. 这些湖泊分别属于金沙江水系 (4 个湖泊)、澜沧江水系 (3 个湖泊)、南盘江水系 (6 个湖泊) 和元江水系 (2 个湖泊). 根据湖泊平均深度分成 2 种深度类型, 平均深度为 11 m 以上的划分为深水型湖泊 (6 个湖泊), 平均深度为 11 m 及以下的划分为浅水型湖泊 (9 个湖泊)^[12, 27]. 各湖泊特征见表 1.

在云南高原 15 个湖泊中, 共记录了软体动物 108 种 (表 2), 隶属于 2 纲 9 科. 其中双壳类 2 科 25 种, 腹足类 7 科 83 种^[17-26]. 种类最多的为田螺科 (33 种), 最少的为拟沼螺科 (1 种). 腹足类中扁卷螺科的大脐圆扁螺 (*Hipppeutis umbilicalis*) 分布最广泛, 分布在 13 个湖泊中; 其次是田螺科的中国圆田螺 (*C. chinensis*) 和椎实螺科的椭圆萝卜螺 (*Radix swinhoi*), 分布在 12 个湖泊中. 双壳类中分布最广的是背角无齿蚌和河蚬 (*Corbicula fluminea*), 在 7 个湖泊中出现. 只在 1 个湖泊中有记录的物种共 54 种, 占总种数的 50%. 在各个湖泊

中,以滇池中记录的软体动物物种数最多,为 83 种,程海和月湖中记录的物种数最少,为 5 种(表 1),在月湖中没有瓣鳃类分布记录.

表 1 云南高原湖泊特征及软体动物物种数
Tab.1 Distribution of mollusk in lakes of Yunnan Plateau

名称	符号	水系	平均深度/m	深度类型	面积/km ²	软体动物种数
滇池	DCH	金沙江水系	5.0	浅水型	300.0	83
泸沽湖	LGH	金沙江水系	40.0	深水型	50.1	11
程海	CHH	金沙江水系	15.0	深水型	74.6	5
清水海	QSHH	金沙江水系	20.0	深水型	5.21	8
洱海	EH	澜沧江水系	10.5	浅水型	250	38
茈碧湖	CBH	澜沧江水系	11	浅水型	8.39	18
剑湖	JH	澜沧江水系	2.7	浅水型	4.81	18
抚仙湖	FXH	南盘江水系	87.0	深水型	212.0	29
阳宗海	YZH	南盘江水系	20.0	深水型	31.9	13
星云湖	XYH	南盘江水系	9.0	浅水型	34.7	11
杞麓湖	QLH	南盘江水系	4.0	浅水型	35.9	11
长湖	CH	南盘江水系	24	深水型	0.90	6
月湖	YH	南盘江水系	4.0	浅水型	1.69	5
异龙湖	YLH	元江水系	3.5	浅水型	30.63	9
大屯海	DTH	元江水系	1.3	浅水型	10.98	11

表 2 云南高原湖泊软体动物组成概况
Tab.2 Composition of mollusk in lakes of Yunnan Plateau

纲	科	种数	最多分布湖泊数	最少分布湖泊数
瓣鳃纲 Bivalvia	蚌科 Unionidae	16	7	1
	蜆科 Corbiculidae	9	7	1
腹足纲 Gastropoda	扁卷螺科 Planorbidae	5	13	1
	豆螺科 Bithyniidae	2	2	2
	盖螺科 Pomatiopsidae	17	3	1
	肋蜷科 Pleuroseridae	8	1	1
	田螺科 Viviparidae	33	12	1
	拟沼螺科 Assimineidae	1	1	1
	椎实螺科 Limnaeidae	17	12	1

1.2 数据整理

本文主要依据 20 世纪发表的广泛调查的记录,将云南高原湖泊软体动物分布情况编辑整理成数据集.数据每行代表一个湖泊,每列代表一个物种,某物种在该湖泊出现就记录为“1”,反之则标记为“0”,最终数据记录成为有/无类型的二元数据矩阵.对于同一物种出现不同中文名则依据其拉丁名统一为一个物种.为了使统计数据统一为物种水平,有的物种有多个亚种,则将所有亚种归为一个物种,例如圆背角无齿蚌(*Anodonta woodiana pacifica*)、椭圆背角无齿蚌(*A. woodiana elliptica*)、鱼形背角无齿蚌(*A. woodiana piscatorum*)和背角无齿蚌(*A. woodiana woodiana*)都统一记录为背角无齿蚌.有的文献中记录的物种虽然没有鉴定到种名,仍然将其作为独立物种计入分析数据中^[8].

1.3 β 多样性分解方法

采用 Baselga 提出的 β 多样性加法分解方法,将 β 多样性分解成周转和嵌套两部分^[5].首先,采用多位点计算方法,用 Sørensen 相异性指数计算总相异性(β_{SOR})以及其周转(β_{SIM})和嵌套(β_{SNE})成分: $\beta_{SOR} = \beta_{SIM} + \beta_{SNE}$.其次,利用配对的计算方法,分析各个湖泊对之间总 β 多样性(β_{SOR})及其组成(β_{SIM} 和 β_{SNE})变化: $\beta_{SOR} =$

$\beta_{sim} + \beta_{sne}$. Baselga 基于 Sørensen 相异性指数的 β 多样性分解方法计算公式见表 3.

表 3 公式中 a 为两个位点都有的物种数, b, c 分别为只在其中一个位点分布的物种数. 在 Baselga 分解方法中, 总 β 多样性以及周转成分是直接计算得到的, 嵌套成分是前二者相减得出的^[5].

除此之外, Baselga 还提出了基于 Jaccard 相异性指数的 β 多样性分解方法, 其多位点的总 β 多样性及其周转和嵌套组成分解方法为: $\beta_{JAC} = \beta_{JTU} + \beta_{JNE}$, 相应的配对计算的分解方法为: $\beta_{jac} = \beta_{jtu} + \beta_{jne}$. 计算公式见文献[6].

表 3 β 多样性指数及计算公式*

Tab.3 Dissimilarity index and formula of measurement to determine β diversity

相异性指数	符号	公式
配对 Sørensen 相异性指数	β_{sor}	$\frac{b+c}{2a+b+c}$
配对 Simpson 相异性指数	β_{sim}	$\frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)}$
配对 Sørensen 指数中嵌套组分	β_{sne}	$\beta_{sor} - \beta_{sim}$
多位点 Sørensen 相异性指数	β_{SOR}	$\frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}$
多位点 Simpson 相异性指数	β_{SIM}	$\frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}$
多位点 Sørensen 指数中嵌套组分	β_{SNE}	$\beta_{SOR} - \beta_{SIM}$

* S_i 是指位点 i 中的物种数, S_T 是指全部位点中物种总数; b_{ij} 和 b_{ji} 分别是位点 i 和位点 j 所独有的物种数.

1.4 统计分析

β 多样性分析计算过程在 R 语言环境中进行^[28], β 多样性分解采用 betapart 工具包^[29]以及 R 基础包完成. 用 beanplot 图^[30]展示各 β 多样性及其周转和嵌套组分度量值和分布密度. 为了可视化不同湖泊对之间的 β 多样性关系, 利用配对计算的相异性矩阵进行非度量多维尺度分析 (NMDS) 和聚类分析 (UPGMA 法). 为了进一步了解不同软体动物类群、不同水系、不同深度类型湖泊 β 多样性的变化特征, 进一步将数据按照类群、水系、深度进行分组, 探讨相应的 β 多样性.

2 结果与分析

2.1 多位点方法计算的 β 多样性

2.1.1 湖泊软体动物总 β 多样性 利用 Sørensen 和 Jaccard 指数计算云南高原 15 个湖泊软体动物组成总相异性 (总 β 多样性) 分别为 0.8903 和 0.9419. 其中周转组分分别是 0.7205 和 0.8375, 分别占总 β 多样性的 80.93% 和 88.92%. 嵌套导致的 β 多样性分别为 0.1698 和 0.1044, 嵌套组分所解释的比例都少于周转组分 (表 4).

2.1.2 不同类群 β 多样性 在云南高原湖泊分布的软体动物中, 利用 Sørensen 和 Jaccard 指数计算的不同类群总 β 多样性为瓣鳃类 (0.9291 和 0.9633) 大于腹足类 (0.8811 和 0.9367). 在不同组分中, 瓣鳃类周转成分所占总 β 多样性的比例 (83.87% 和 90.93%) 大于腹足类周转成分在其总 β 多样性的比例 (80.34% 和 88.49%), 嵌套成分则相反 (表 4).

2.1.3 不同水系 β 多样性 云南高原 15 个湖泊分属 4 个水系, 其中金沙江水系湖泊软体动物 β 多样性最高 (Sørensen 和 Jaccard 指数法分别为 0.8827 和 0.9377), 其次为南盘江水系和澜沧江水系, 元江水系 β 多样性最低 (0.5000 和 0.6667). 元江水系湖泊软体动物周转成分占 β 多样性比例最大 (88.88% 和 92.31%), 其次为南盘江水系和澜沧江水系, 金沙江水系湖泊软体动物周转成分占 β 多样性比例最小 (55.02% 和 69.72%) (表 4).

2.1.4 不同深度湖泊 β 多样性 云南高原湖泊软体动物 β 多样性是浅水型湖泊 (Sørensen 和 Jaccard 指数法分别为 0.8349 和 0.9100) 略高于深水型湖泊 (0.8136 和 0.8972). 周转成分在总 β 多样性所占比例为浅水型湖泊 (62.58% 和 75.43%) 小于深水型湖泊 (81.48% 和 88.85%), 嵌套成分相反 (表 4).

表 4 多位点计算的 β 多样性

Tab.4 β diversity based on multiple-site calculating method

类别	指数	周转 β_{SIM}	比例	嵌套 β_{SNE}	比例	总相异性 β_{SOR}
全部湖泊	Sørensen	0.7205	80.93%	0.1698	19.07%	0.8903
	Jaccard	0.8375	88.92%	0.1044	11.08%	0.9419
瓣鳃类	Sørensen	0.7792	83.87%	0.1499	16.13%	0.9291
	Jaccard	0.8759	90.93%	0.0874	9.07%	0.9633
腹足类	Sørensen	0.7079	80.34%	0.1732	19.66%	0.8811
	Jaccard	0.8289	88.49%	0.1078	11.51%	0.9367
金沙江	Sørensen	0.4857	55.02%	0.3970	44.98%	0.8827
	Jaccard	0.6538	69.72%	0.2839	30.28%	0.9377
澜沧江	Sørensen	0.3488	62.79%	0.2067	37.21%	0.5555
	Jaccard	0.5172	72.42%	0.1970	27.58%	0.7142
南盘江	Sørensen	0.6222	78.95%	0.1659	21.05%	0.7881
	Jaccard	0.7671	87.02%	0.1144	12.98%	0.8815
元江	Sørensen	0.4444	88.88%	0.0556	11.12%	0.5000
	Jaccard	0.6154	92.31%	0.0513	7.69%	0.6667
深水型	Sørensen	0.6629	81.48%	0.1507	18.52%	0.8136
	Jaccard	0.7972	88.85%	0.1000	11.15%	0.8972
浅水型	Sørensen	0.5225	62.58%	0.3124	37.42%	0.8349
	Jaccard	0.6864	75.43%	0.2236	24.57%	0.9100

2.2 配对方法计算的 β 多样性

2.2.1 基于 Sørensen 指数的 β 多样性 采用 Sørensen 指数进行配对的 β 多样性计算结果表明, β 多样性及其周转和嵌套组分分布形式不同 (图 1). β 多样性周转的成分分布比较均匀; 嵌套成分呈现一种单峰分布, 其值集中在低于平均值部分; 总 β 多样性值则近似于一种正态分布.

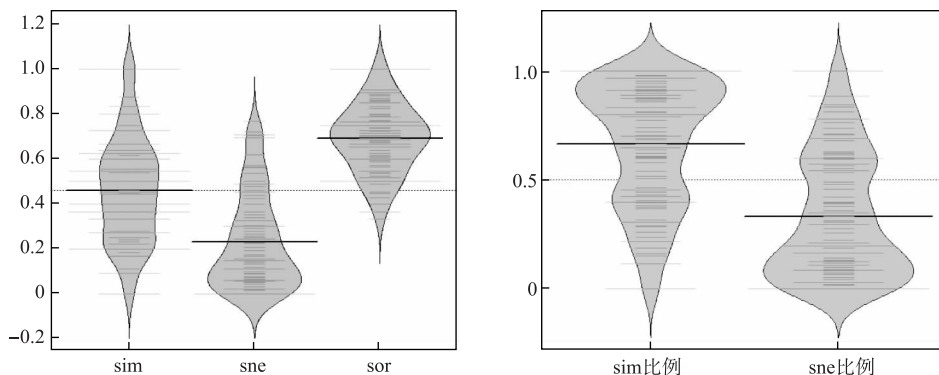


图 1 基于 Sørensen 指数算法的 β_{sim} 和 β_{sne} 及其在 β_{sor} 中所占比例分布

Fig.1 Distribution of β_{sim} , β_{sne} and their proportion in β_{sor} based on Sørensen index

不同湖泊对的软体动物 β_{sor} 最大值为 1, 最小值为 0.3333, 平均值为 0.6914. β_{sim} 最大值为 1, 最小值为 0, 平均值为 0.4601, β_{sim} 在 β_{sor} 中的比例平均为 66.60%. β_{sne} 最大值为 0.7674, 最小值为 0, 平均值为 0.2313, β_{sne} 在 β_{sor} 中的比例平均为 33.40%. 湖泊 CH 与 LGH、YH、YLH、DTH、CHH 和 DTH 之间的 β_{sim} 值为 1, 表明相应湖

泊对之间软体动物组成完全不同,相对应的湖泊对之间 β_{sne} 值为 0. 除此之外,湖泊 XYH 和 QLH、DTH、QLH 和 DTH、CHH 和 YH 之间的 β_{sne} 值也为 0,即 β 多样性完全是由于物种周转. 湖泊 YH 与 EH、CBH、FXH 之间的 β_{sim} 值为 0,表明这些湖泊对之间 β 多样性完全是由嵌套原因形成的.

根据配对计算的 β_{sim} 、 β_{sne} 和 β_{sor} 值分别进行非度量多维尺度分析(NMDS)和聚类分析(UPGMA 法)(图 2). 利用 β_{sim} 聚类分析表明,云南高原湖泊在 0.55 处分成 3 个类群,QSHH 和 CH 为一群,YZH 单独为一群,

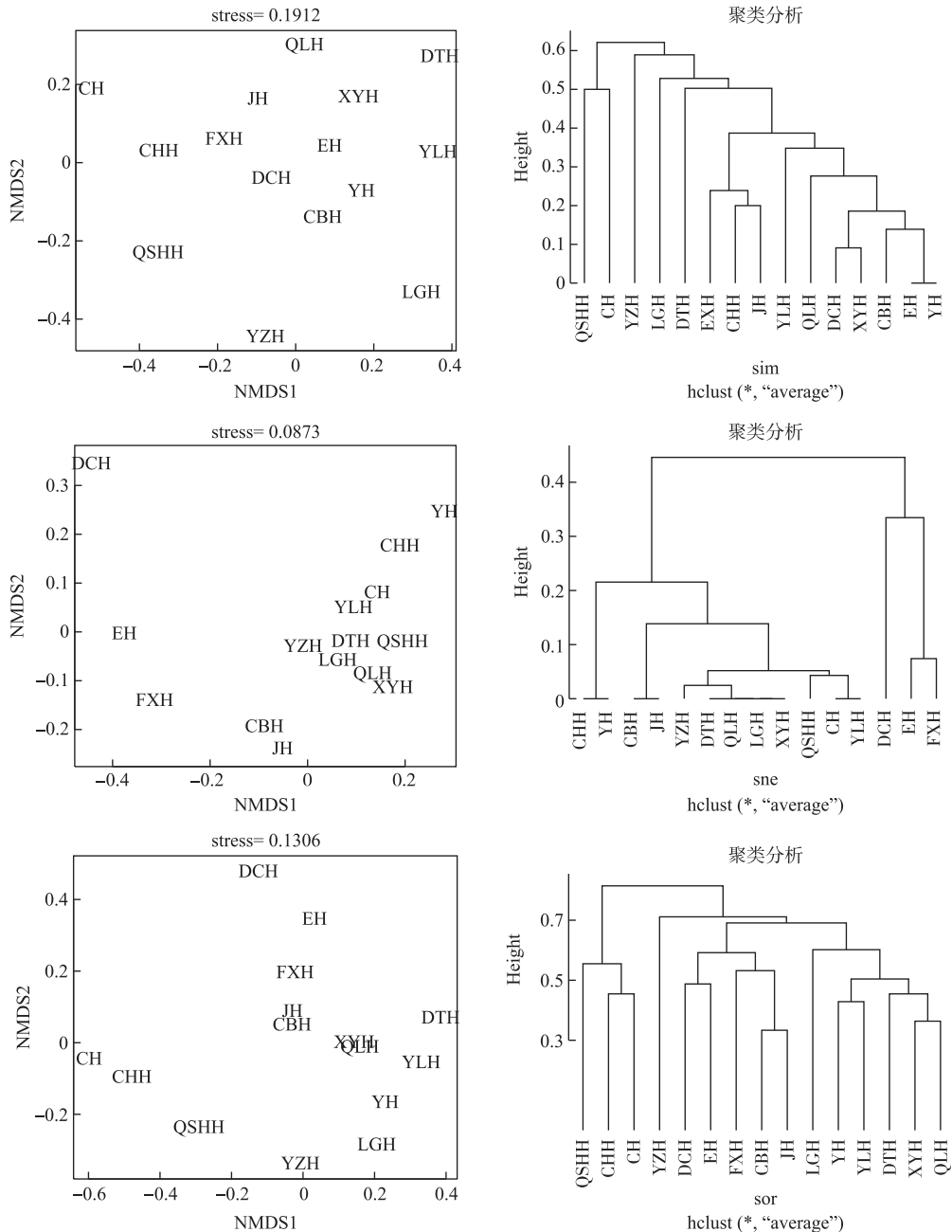


图 2 基于 Sørensen 指数算法的 β_{sim} 、 β_{sne} 和 β_{sor} NMDS 分析和聚类分析

Fig.2 NMDS analysis and cluster analysis of β_{sim} 、 β_{sne} and β_{sor} based on Sørensen index

其余为一群. NMDS 分析的应力函数值为 0.1912, 表明二维点阵图对原始距离有一定解释意义. 利用 β_{anc} 聚类分析表明, 云南高原湖泊在 0.25 处分成分 3 个类群, EH 和 FXH 为 1 群, DCH 单独为一群, 其余为一群. 其 NMDS 分析的应力函数值为 0.0873, 表明二维点阵图是较好的排序, 可以较好地反映云南高原湖泊软体动物分布的关系. 利用 β_{anc} 聚类分析表明, 云南高原湖泊在 0.75 处分成分 2 个类群, 第 1 群有 QSHH、CHH 和 CH, 其余 12 个湖泊为第 2 群. NMDS 分析的应力函数值为 0.1306, 表明二维点阵图对原始距离有参考作用.

2.2.2 基于 Jaccard 指数的 β 多样性 采用 Jaccard 指数进行配对方法计算, 结果显示 β 多样性及其周转和嵌套组分分布形式与 Sørensen 指数计算结果分布基本一致 (图 3). 不同湖泊对的软体动物 β_{ac} 最大值为 1, 最小值为 0.5, 平均值为 0.8080. β_{jtu} 最大值为 1, 最小值为 0, 平均值为 0.5939, β_{jtu} 在 β_{jac} 中的比例平均为 73.55%. β_{jnc} 最大值为 0.8684, 最小值为 0, 平均值为 0.2142, β_{jnc} 在 β_{jac} 中的比例平均为 26.45%. 各湖泊对间完全的周转或完全的嵌套格局与 Sørensen 指数计算结果一致. 利用配对计算的 β_{jtu} 、 β_{jnc} 和 β_{jac} 值分别进行非度量多维尺度分析 (NMDS) 和聚类分析 (UPGMA 法) 的结果 (图 4) 也与 Sørensen 指数分析结果基本一致.

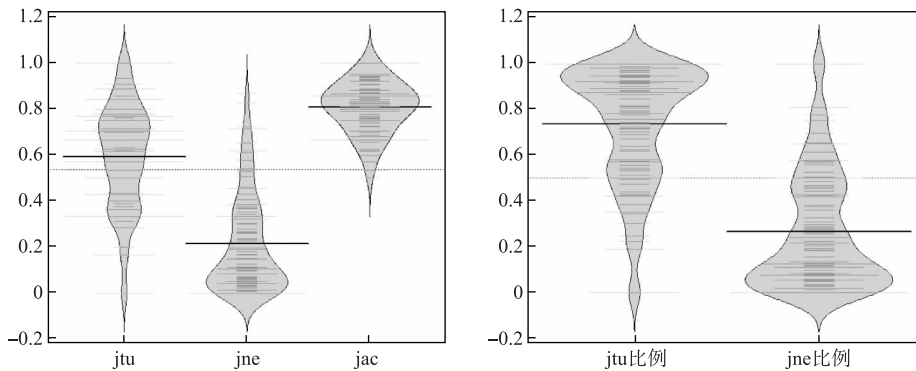


图 3 基于 Jaccard 指数算法的 β_{jtu} 和 β_{jnc} 及其在 β_{jac} 中所占比例分布

Fig.3 Distribution of β_{jtu} , β_{jnc} and their proportion in β_{jac} based on Jaccard index

3 讨论

软体动物类群的繁殖方式、摄食方式、扩散能力以及对栖息地环境要求等多种因素决定了软体动物的群落结构^[31], 从而影响软体动物的 β 多样性.

物种形成、扩散、生态位选择和生态随机漂变 4 个基本过程通过单独或综合作用影响着区域和局域物种多样性, 从而来决定 β 多样性^[32]. 此次研究表明, 瓣鳃类 β 多样性高于腹足类, 可能原因有两个方面, 一是云南高原湖泊中瓣鳃类主要分布在底质为草渣加淤泥或者粉砂的水域^[18,24], 而螺类在水草区、无水草的较深水域以及粗砂、砾石区域分布^[22], 因而和腹足类相比, 瓣鳃类分布范围更窄. 另外, 瓣鳃类一般营半底埋生活, 运动扩散能力比腹足类弱, 因而 β 多样性更高. 千岛湖中小岛繁殖鸟类和蜥蜴 β 多样性研究结果也表明, 扩散能力弱的蜥蜴因局部灭绝使得嵌套导致的 β 多样性值更高^[7], 因而运动能力差的物种一般容易形成比较高的 β 多样性^[33].

在一定程度内, 研究区域越大, 相应的环境异质性可能增加, 因而导致 β 多样性增大^[8]. 此次研究的 15 个湖泊分别属于金沙江水系 (4 个湖泊)、澜沧江水系 (3 个湖泊)、南盘江水系 (6 个湖泊) 和元江水系 (2 个湖泊). 其中金沙江水系湖泊软体动物 β 多样性最高 (Sørensen 和 Jaccard 指数法分别为 0.8827 和 0.9377), 元江水系 β 多样性最低 (0.5000 和 0.6667). 不同水系湖泊软体动物 β 多样性不同可能与 2 个因素有关: 一个因素是研究区域湖泊数量^[10]. 不同水系用于 β 多样性分析的湖泊数多寡不同. 为了消除不同水系湖泊数量不同而带来的 β 多样性计算上的差异, 以样本数为 2 (元江水系只有 2 个湖泊) 对金沙江水系、澜沧江水系、南盘江水系进行抽样 100 次计算^[29], 则不同流域平均总 β 多样性 (β_{SOR}) 从大到小依此为金沙江水系 (0.7668)、南盘江水系 (0.6888)、元江水系 (0.5000) 和澜沧江水系 (0.4563). 可见金沙江水系、澜沧江水系、

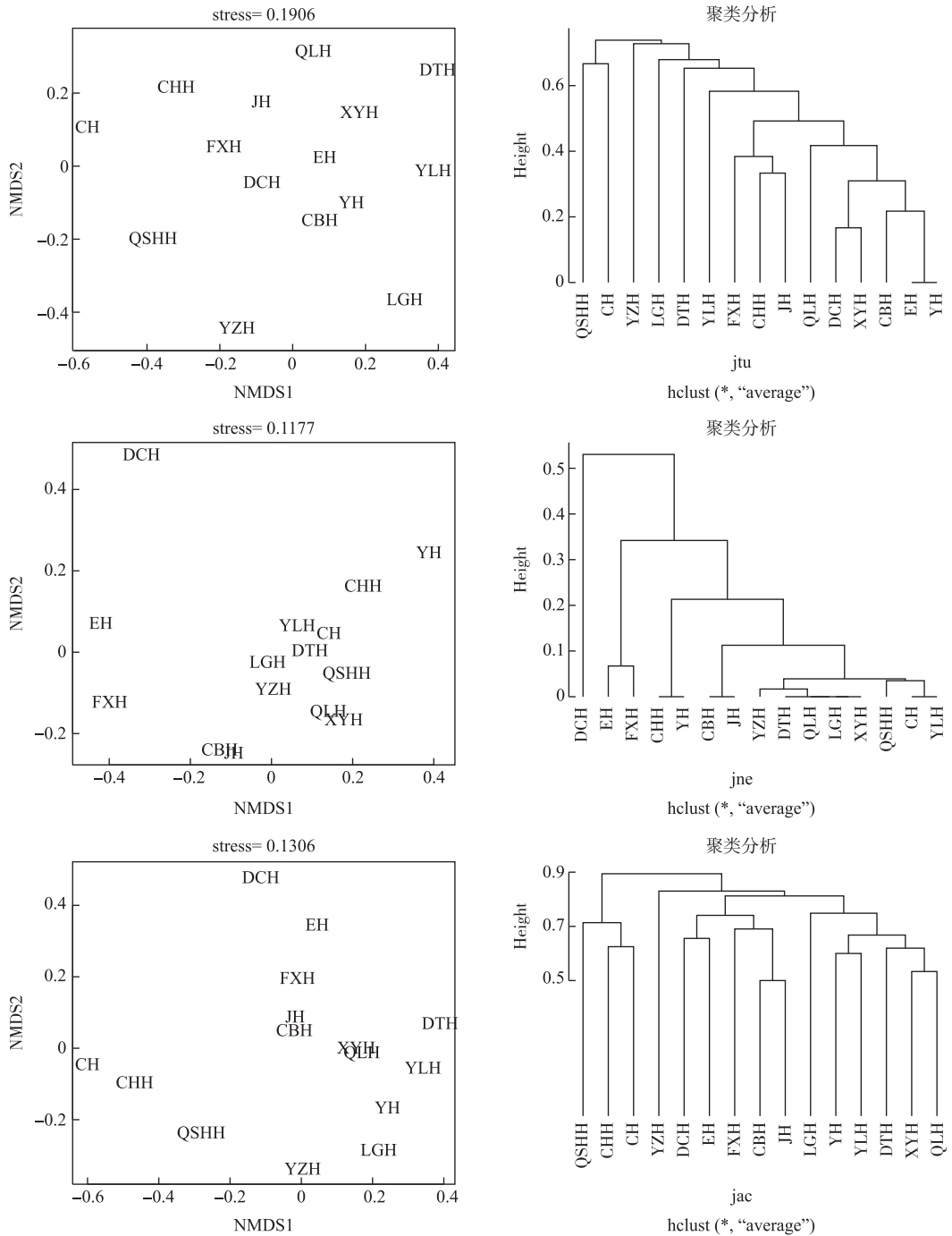


图 4 基于 Jaccard 指数算法的 β_{jtu} , β_{jne} 和 β_{jac} NMDS 分析和聚类分析

Fig.4 NMDS analysis and cluster analysis of β_{jtu} , β_{jne} and β_{jac} based on Jaccard index

南盘江水系总 β 多样性值有所降低, 并且澜沧江水系要低于元江水系. 但重抽样计算后金沙江水系总 β 多样性仍最大, 说明金沙江水系湖泊软体动物在较小区域(2 个湖泊)和较大区域(4 个湖泊)都有较高的 β 多

样性. 另一个因素是区域内物种数组成差异. 在金沙江水系, 虽然湖泊数量少于南盘江水系, 但湖泊间软体动物物种数差异大而导致 β 多样性值增加. 在金沙江水系的 4 个湖泊中, 滇池记录有软体动物种类 83 种, 远高于其他湖泊, 其他湖泊中分布的种类基本在滇池都有分布, 因此由于嵌套而形成的 β 多样性在总 β 多样性中比例高, 也远高于其他水系.

从湖泊深度类型来看, 深水型湖泊总 β 多样性大于浅水型湖泊. 以样本数为 6 (深水型湖泊数) 对浅水型湖泊抽样 100 次计算^[29], 总 β 多样性 (β_{SOR}) 平均为 0.7910, 和未抽样计算结果一致, 浅水型湖泊软体动物 β 多样性小于深水型湖泊. 但在浅水型湖泊中, 由于嵌套而导致的 β 多样性在总 β 多样性的比例明显高于深水型湖泊, 这也可能是浅水型湖泊滇池软体动物种类多的原因.

由于云南高原湖泊在形态、底质、水化学特征以及生物组成等各方面不同^[12], 因而导致云南湖泊软体动物 β 多样性变化的具体原因还有待进一步研究.

Baselga^[5-6] 将 β 多样性分解成周转和嵌套两部分, 在多位点分析云南高原湖泊软体动物 β 多样性时, 周转成分所占的比例均大于嵌套成分, 表明 β 多样性主要是由于软体动物物种在空间上的相互替换形成的. 在配对的 β 多样性分析时, 周转和嵌套成分具有 0 值出现, 表明湖泊对之间存在完全的周转和完全的嵌套格局. 周转成分为 0 值, 说明软体动物贫乏的湖泊中的物种在软体动物丰富的湖泊中也全部出现, 是其一个真正的子集. 嵌套成分为 0 值, 主要有 2 种原因: 一是两个湖泊所分布的软体动物物种数相等时, 即 $b=c$ 时, Sørensen 指数: $(b+c)/(2a+b+c) = b/(b+a)$, $\beta_{\text{SOR}} = \beta_{\text{SIM}}$; Jaccard 指数: $(b+c)/(a+b+c) = 2b/(2b+a)$, $\beta_{\text{JAC}} = \beta_{\text{JIN}}$. 二是两个湖泊中软体动物物种完全不同, 即 $a=0$, Sørensen 指数: $(b+c)/(b+c) = b/b$, $\beta_{\text{SOR}} = \beta_{\text{SIM}}$; Jaccard 指数: $(b+c)/(b+c) = 2b/2b$, $\beta_{\text{JAC}} = \beta_{\text{JIN}}$.

我们采用 Baselga 提出的利用 Sørensen 指数和 Jaccard 指数计算、分解 β 多样性, 虽然在具体数值上有些差异, 但两个指数计算的结果总体趋势是一致的. 利用 Sørensen 指数和 Jaccard 指数的计算结果进一步进行 NMDS 非约束性排序分析和聚类分析 (UPGMA 法) 得到的结论也相同, 反映了这两个指数均是 Whittaker 提出的比例 β 多样性的单调转换.

云南高原湖泊具有独特的自然地理环境, 其具有的丰富资源对经济发展和人民生活水平提高有重要作用, 因而也就面临着巨大的环境压力^[34]. 人类活动对物种 β 多样性也有多方面的影响, 有研究表明, 人类农业活动会造成河流生境同质化, 在微栖息地尺度上造成水生昆虫 β 多样性降低^[35]; 自然的选择压主要使得大型底栖生物 β 多样性周转成分发生变化, 而人为的选择压主要使嵌套组分发生变化^[9]. 对云南高原 15 个湖泊软体动物 β 多样性研究表明, 该区域软体动物 β 多样性值较高. 但由于环境变化、生态入侵等多种原因, 云南高原部分湖泊软体动物种类减少^[36], 区系组成也在发生着变化^[37-38], 相应地 β 多样性也会发生变化, 因此要注意对云南高原湖泊软体动物多样性的保护. 针对不同水系 (局域) 湖泊软体动物 β 多样性及其组分组成特点, 嵌套组分比例大的可采取重点区域保护, 而周转比例大的要采取多区域保护, 或者两者相结合.

4 参考文献

- [1] Whittaker RH. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, **30**: 279-338.
- [2] Anderson MJ, Crist TO, Chase JM *et al.* Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 2011, **14**: 19-28.
- [3] Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 2003, **72**: 367-382.
- [4] Hanna T. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry, Part I. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 2010, **33**: 2-22.
- [5] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, **19**: 134-143.
- [6] Baselga A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, **21**: 1223-1232.
- [7] Si XF, Baselga A, Ding P. Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-

- bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS One*, 2015, **18**: 1-19.
- [8] Langer TA, Murry BA, Pangle KL *et al.* Species turnover drivers β -diversity patterns across multiple spatial and temporal scales in Great Lake coastal wetland communities. *Hydrobiologia*, 2016, **777**: 55-66.
- [9] Gutiérrez-Cánovas C, Millán A, Velasco J *et al.* Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, **22**: 796-805.
- [10] Warburton EM, van der Mescht L, Stanko M *et al.* Beta-diversity of ectoparasites at two spatial scales: nested hierarchy, geography and habitat type. *Oecologia*, 2017, **184**: 507-520.
- [11] Dong ZG, Li JL. Biodiversity and conservation of freshwater mollusks. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, **28**(4): 440-444. [董志国, 李家乐. 淡水贝类生物多样性保育. 水生生物学报, 2004, **28**(4): 440-444.]
- [12] Li SH, Yu MJ, Li GZ *et al.* Limnological survey of the lakes of Yunnan Plateau. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1963, **5**(2): 87-114. [黎尚豪, 俞敏娟, 李光正等. 云南高原湖泊调查. 海洋与湖沼, 1963, **5**(2): 87-114.]
- [13] Wang WG, Wang LZ. Analysis on shell morphology and karyotype of *Margarya monodi* (Viviparidae). *Sichuan Journal of Zoology*, 2010, **29**(4): 622-624. [王魏根, 王丽珍. 螺蛳属牟氏螺蛳的壳形及核型分析. 四川动物, 2010, **29**(4): 622-624.]
- [14] Ding CZ, Jiang XM, Xie ZC *et al.* Seventy-five years of biodiversity decline of fish assemblages in Chinese isolated plateau lakes: widespread introductions and extirpations of narrow endemics lead to regional loss of dissimilarity. *Diversity and Distributions*, 2017, **23**: 171-184.
- [15] Wiersma YF, Urban DL. Beta diversity and nature reserve system design in the Yukon, Canada. *Conservation Biology*, 2005, **19**(4): 1262-1272.
- [16] Wright DH, Reeves JH. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 1992, **9**: 416-428.
- [17] Zhang L. A new species of genus *Cipangopaludina* from Dianchi Lake in Yunnan province, China (Mesocastropoda: Viviparidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1990, **15**(1): 25-27. [张立. 云南滇池圆田螺属一新种(中腹足目:田螺科). 动物分类学报, 1990, **15**(1): 25-27.]
- [18] Huang BY, Zhou XD, Zhang NG *et al.* Distribution and environment of the *Anodonta* in Dianchi Lake of Yunnan province. *Studia Marina Sinica*, 1997, **39**: 133-135. [黄宝玉, 周晓丹, 张迺光等. 云南滇池无齿蚌的分布与环境. 海洋科学集刊, 1997, **39**: 133-135.]
- [19] Wang LZ. A research of bigger invertebrates in Yunnan Dianchi Lake. *Journal of Yunnan University*, 1985, **7**(Supplement): 73-84. [王丽珍. 滇池的大型无脊椎动物. 云南大学学报, 1985, **7**(增刊): 73-84.]
- [20] Zhang NG, Hao TX, Wu CY *et al.* Primary investigation of freshwater gastropoda in Yunnan province. *Studia Marina Sinica*, 1997, **39**: 15-26. [张迺光, 郝天锡, 吴春云等. 云南省淡水腹足类的初步调查. 海洋科学集刊, 1997, **39**: 15-26.]
- [21] Wang LZ. An ecological study on mollusca population in plateau lakes of Yunnan. *Journal of Yunnan University*, 1988, **10**(Supplement): 37-43. [王丽珍. 云南高原湖泊贝类种群的生态学研究. 云南大学学报, 1988, **10**(增刊): 37-43.]
- [22] Zhang L. On the snails belonging to Viviparidae (Mesogastropoda) from the major lakes in Yunnan province. In: Chinese Society of Malacology ed. Transactions of the Chinese Society of Malacology (NO.4). Qingdao: Qingdao Ocean University Press, 1993: 69-75. [张立. 云南主要湖泊的田螺科种类. 见: 中国贝类学会编. 贝类学论文集(第四辑). 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1993: 69-75.]
- [23] Wang LZ. The species component and distribution of zoobenthos in Qingshuihai Lake, Xundian County. *Journal of Yunnan University*, 1988, **10**(Supplement): 154-157. [王丽珍. 寻甸清水海底栖动物种群结构及分布. 云南大学学报, 1988, **10**(增刊): 154-157.]
- [24] Huang BY, Zhang L. Freshwater lamellibranches from Erhai and Cibihu Lakes of Yunnan province China. *Memoirs of Nanjing Institute of Geography, Academia Sinica*, 1984, **2**: 36-46. [黄宝玉, 张立. 云南洱海、茈碧湖淡水瓣鳃类. 中国科学院南京地理研究所集刊, 1984, **2**: 36-46.]
- [25] Zhang L. Freshwater gastropods from Erhai lake in Yunnan province China. *Memoirs of Nanjing Institute of Geography, Academia Sinica*, 1985, **3**: 40-48. [张立. 云南洱海淡水腹足类. 中国科学院南京地理研究所集刊, 1985, **3**: 40-48.]
- [26] Wang LZ. Macrozoobenthos in Yunnan Fuxianhu Lake. *Yunnan Fisheries*, 1995, (2): 30-36. [王丽珍. 抚仙湖的底栖生物. 云南水产, 1995, (2): 30-36.]

- [27] Yang LF. The preliminary study on the original classification and distribution law of lakes on the Yunnan Plateau. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 1984, **1**: 34-39. [杨留法. 云南高原湖泊的成因类型及其分布规律的初步探讨. 海洋湖沼通报, 1984, **1**: 34-39.]
- [28] R Development Core Team ed. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. 2016.
- [29] Baselga A, Orme CDL. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, **3**(5): 808-812.
- [30] Kampstra P. Beanplot: a boxplot alternative for visual comparison of distributions. *Journal of Statistical Software*, 2008, **28**(c01): 1-9.
- [31] Kolodziejczyk A, Lewandowski K, Stanczykowska A. Long-term changes of mollusk assemblages in bottom sediments of small semi-isolated lakes of different trophic state. *Polish Journal of Ecology*, 2009, **57**: 331-339.
- [32] Soininen J, Lennon JJ, Hillebrand H. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, 2007, **88**(11): 2830-2838.
- [33] Silva VXD, Sacramento M, Hasui É *et al.* Taxonomic groups with lower movement capacity may present higher beta diversity. *Iheringia Série Zoologia*, 2016, **107**: e2017005.
- [34] Li CH, Zhang ST, Ye XC. Problems of development and protection of lakes on Yunnan Plateau. *Yunnan Geology*, 2005, **24**(4): 462-470. [李春卉, 张世涛, 叶许春. 云南高原湖泊面临的保护与开发问题. 云南地质, 2005, **24**(4): 462-470.]
- [35] Sueyoshi M, Ishiyama N, Nakamura F. β -diversity decline of aquatic insects at the microhabitat scale associated with agricultural land use. *Landscape and Ecological Engineering*, 2016, **12**: 187-196.
- [36] Du LN, Li Y, Chen XY *et al.* Effect of eutrophication on molluscan community composition in the Lake Dianchi (China, Yunnan). *Limnologica*, 2011, **41**: 213-219.
- [37] Du LN, Chen XY, Yang JX *et al.* A survey of molluscan compositions in four plateau lakes, northwest Yunnan, China. *Journal of Hydroecology*, 2012, **33**(6): 44-49. [杜丽娜, 陈小勇, 杨君兴等. 滇西北四大高原湖泊软体动物现状调查. 水生态学杂志, 2012, **33**(6): 44-49.]
- [38] Xiong F, Li WC, Pan JZ. Species composition and spatial distribution of benthic mollusk in Fuxian Lake. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, **27**(1): 122-125. [熊飞, 李文朝, 潘继征. 抚仙湖底栖软体动物的种类组成与空间分布. 生态学杂志, 2008, **27**(1): 122-125.]