

## 多水源水库浮游植物优势种生态位及种间联结性动态分析:以山东峡山水库为例\*

谭好臣<sup>1</sup>, 王媛媛<sup>1</sup>, 陈阳亮<sup>2</sup>, 刘国祥<sup>2</sup>, 刘本文<sup>2\*\*</sup>

(1: 潍坊市峡山水库管理服务中心, 潍坊 261325)

(2: 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

**摘要:** 为了解山东省战略水源地峡山水库在多水源(本地湖水、长江水及黄河水)共存条件下,浮游植物优势种生态位季节变化和群落结构稳定性状况,于2019年对峡山水库10个代表样点进行浮游植物季度采样,并运用生态位宽度、生态位重叠值、方差比率法、卡方检验及联结系数对优势种生态位及种间关联性进行分析。结果显示,峡山水库四个季度共鉴定到浮游植物7门78属95种,其中优势种4门12属12种,除春季外,其他三季均以蓝藻类群为绝对优势,其中赖氏浮丝藻(*Limnothrix redekei*)、阿氏浮丝藻(*Planktothrix agardhii*)以及项圈假鱼腥藻(*Pseudanabaena moniliformis*)为全年优势种。多样性指数显示出较为一致的趋势,即春季浮游植物多样性较高,夏季多样性最低。优势种生态位宽度差异较大,变化范围在0.526~2.224,最大值、最小值分别为秋季的项圈假鱼腥藻和春季的小金色藻(*Chromulina* sp.)。项圈假鱼腥藻在多个季节具有最大的生态位宽度及较强的适应多样化生境的能力。生态位重叠显示项圈假鱼腥藻与其他多个优势蓝藻在不同季节具有最大的生态位重叠值,且其是唯一一个在春、夏和秋三季处于衰退期,而在冬季迅速发展的优势蓝藻。四个季度优势种总体关联性差异较为明显,群落结构不稳定。卡方检验显示76%的物种对为显著正联结关系,形成以项圈假鱼腥藻为主导,与其他优势蓝藻共同占有同一资源和空间的稳定演替模式。建议水库管理及调水除关注夏秋季可能的藻华外,还需密切关注低温季节藻类的异常增殖,尤其是冬季的项圈假鱼腥藻。研究可为胶东调水工程相关水库的水华预警和多水源调度提供理论依据和数据支撑。

**关键词:** 峡山水库;浮游植物;优势种;生态位;种间联结性

## Dynamic analysis of niche and interspecific association of dominant phytoplankton species in Xiashan Reservoir\*

Tan Haochen<sup>1</sup>, Wang Yuanyuan<sup>1</sup>, Chen Yangliang<sup>2</sup>, Liu Guoxiang<sup>2</sup> & Liu Benwen<sup>2\*\*</sup>

(1: Weifang Xiashan Reservoir Management Service Center, Weifang 261325, P.R. China)

(2: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R. China)

**Abstract:** In order to understand the seasonal changes of niche and community structure stability of dominant species of phytoplankton under the coexistence of multiple water sources (local reservoir water, Yangtze River water, and Yellow River water) in the Xiashan Reservoir, the strategic water source of the Shandong Province, this study conducted the quarterly sampling of phytoplankton at 10 representative sampling sites of Xiashan Reservoir in 2019. Niche breadth, niche overlap, variance ratio method, Chi-square test and association coefficient were used to analyze the niche and interspecific associations of dominant species. The results showed that a total of 7 phyla, 78 genera and 95 species of phytoplankton were identified in Xiashan Reservoir, of which 4 phyla, 12 genera and 12 species were the dominant species. Phytoplankton in all seasons were dominated by Cyanobacteria except for spring. *Limnothrix redekei*, *Planktothrix agardhii* and *Pseudanabaena moniliformis* were the dominant species throughout the year. The diversity index showed a more consistent trend, with higher phytoplankton diversity in spring and the lowest diversity in summer. The niche breadths of dominant species varied greatly, ranging from 0.526 to 2.224, with the maximum and minimum val-

\* 2022-07-22 收稿;2022-08-03 收修改稿。

国家自然科学基金项目(32000168)和中国博士后科学基金项目(2019M662748)联合资助。

\*\* 通信作者;E-mail: liubw@ihb.ac.cn。

ues in *Pseudanabaena moniliformis* in autumn and *Chromulina* sp. in spring, respectively. *Pseudanabaena moniliformis* had the largest niche breadth and strong ability to adapt to diverse habitats in many seasons. Niche overlap analysis showed that *Pseudanabaena moniliformis* and other dominant cyanobacteria had the largest niche overlap values in different seasons, and it was the only dominant cyanobacteria that declined in spring, summer and autumn but developed rapidly in winter. The overall correlation difference of dominant species in four quarter was more obvious, and the community structure was unstable. The Chi-square test showed that 76% of the species pairs had significant positive associations, forming a stable succession pattern that community structure was dominated by *Pseudanabaena moniliformis*, sharing the same resources and space with other dominant cyanobacteria. In addition to the possible algal blooms in summer and autumn, reservoir management and water transfer department should also pay close attention to the abnormal proliferation of some algae in low temperature seasons, especially the *Pseudanabaena moniliformis* in winter. This research can provide theoretical basis and data support for algal bloom early warning and multi-source dispatching of related reservoirs in Jiaodong Water Transfer Project.

**Keywords:** Xiashan Reservoir; phytoplankton; dominant species; niche; interspecific association

峡山水库是山东省第一大水库、山东省重要战略水源地、胶东调水工程水源地。而胶东调水工程目前的水源与峡山水库水源相同,因此峡山水库的水质安全不仅关乎本地饮用水安全,还影响着整个胶东半岛。水库水资源的四分之三原由汛期降水形成,2013年的严重旱情迫使水库各级管理部门先后建成引黄济峡、南水北调、四河串联等大型原水调配工程,以解决其水资源不足问题。随着本地湖库水、长江水、黄河水等多水源共存,峡山水库水质呈现出复杂的局面,水体呈现富营养化<sup>[1]</sup>,浮游植物组成和群落结构发生了明显的变化。峡山水库浮游植物群落结构在月度、季度及年度间变化较大,部分监测点常发生阶段性的“水华”现象<sup>[1]</sup>。

浮游植物对水环境变化较为敏感,并能对其做出快速的响应,进而表现为不同的水质条件下浮游植物丰度和群落结构的不同<sup>[2-4]</sup>。而群落结构的变化主要表现为优势类群的时序性变化<sup>[3]</sup>。优势种群的丰度、生物量的时空变化及演替更能直观的反映水质变化情况<sup>[5]</sup>。生态位(niche)和种间关联性一直以来都是生态学领域的研究热点之一,常用于优势种群落结构的变化与演替的探讨,对研究群落结构、物种多样性及群落动态演替有着重要的参考价值<sup>[6]</sup>。生态位假说<sup>[7]</sup>认为在一定范围内,可以利用该区域内环境和资源的物种比只能利用边缘资源和生境的物种分布更广泛。生态位宽度是衡量生物利用资源多样性的一个指标,表示物种在环境中的分布和占有空间资源的多少;仅能利用现有资源谱中一小部分资源的生物具有狭生态位,而能利用大部分资源的具有广生态位<sup>[8]</sup>;同时反映物种的分布和数量,数量多和占据更多的资源位点的优势种具有更大的生态位宽度<sup>[9]</sup>。生态位重叠则是反映不同物种在同一空间分布上竞争资源的表现<sup>[10-11]</sup>。群落中的物种通过直接或间接的作用形成了复杂的种间关系。种间关联是对群落物种的空间分布上的分析,通过研究浮游植物种间关联性,有助于揭示浮游植物种群共存机制,有助于合理地预测群落的演替和发展动态,有助于探讨物种分布、群落结构、生物多样性和群落稳定性等与水生环境之间的响应关系<sup>[12-14]</sup>。

近年来,众多学者对国内多个水域的浮游植物优势种及其种间联结性展开了分析,已有较好的成果,为相关水域的水华预警提供了支撑<sup>[10-12, 15-19]</sup>,而这些相关研究多集中于单一水源的水库或河流。因此本文拟对典型多水源共存条件下的峡山水库的浮游植物优势种的生态位及种间联结性进行分析,探讨不同季节优势种间的共存、竞争、演变关系,以期掌握峡山水库浮游植物优势种的分布及变化趋势,为峡山水库水质安全管理提供参考,为胶东调水工程相关水库的水华预警和多水源调度提供理论依据和数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 样点布设

根据峡山水库(36°18′~36°31′N, 119°24′~119°32′E)水域特点共布设采样点10个(图1),其中库区设定7个采样点(A、B、C、D、E、F、G),入库河渠设定3个采样点(H、I、J)。于2019年4月、7月、9月和12月进行浮游植物季度采样。

### 1.2 样品的采集与处理

每个样点采集表层(距离水面约0.5 m)定量水样1000 mL,同时用25#浮游生物网捞取定性样品用于辅

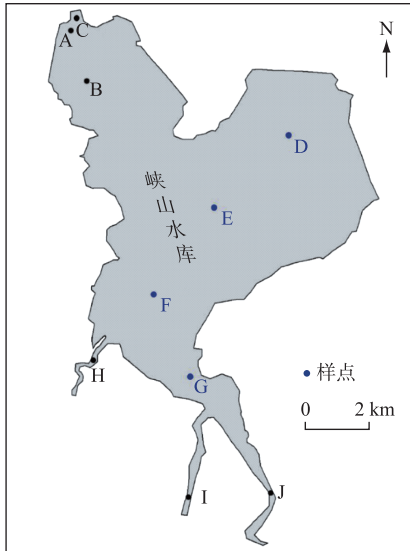


图1 峡山水库样点分布  
(A: 取水口; B: 取水口库湾中心;  
C: 库湾角落; D: 库湾中心; E: 水库中心  
(小岛); F: 库尾三河汇集处; G: 渠水、  
潍河汇集处; H: 浯河桥; I: 渠河桥; J: 潍河桥)

Fig.1 Distribution of sampling  
sites in Xiashan Reservoir

助物种鉴定。定量样品立即用鲁哥试剂固定,固定时每升水样加 10 mL,带回实验室静置 48 h 后用虹吸管法浓缩至 30 mL。定性样品每 30 mL 加 10% 的甲醛溶液 1 mL 进行固定。处理好的样品在普通光学显微镜下进行鉴定与计数。浮游植物鉴定参考《中国淡水藻类——系统、分类及生态》<sup>[20]</sup>,计数参考《淡水浮游生物研究方法》<sup>[21]</sup>。

### 1.3 数据分析

为探索及预测峡山水库浮游植物群落结构时空分布的变化规律,本研究进行以下数据分析:

1) 物种丰富度 (Richness) 指数  $S$  为样品中出现的物种数,香农 (Shannon) 多样性指数 ( $H'$ )、辛普森 (Simpson) 多样性指数 ( $D$ ) 和 Pielou 均匀度指数 ( $J$ ) 计算公式分别为<sup>[22]</sup>:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (n_i/N) \log_2(n_i/N) \quad (1)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (n_i/N)^2 \quad (2)$$

$$J = H' / \log_2 S \quad (3)$$

式中,  $S$  为种类数,  $N$  为同一样品中的总个体数,  $n_i$  为第  $i$  种个体数。

2) 优势种依据 Mcnaughton 优势度指数 ( $Y$ )<sup>[23]</sup> 进行确定,  $Y > 0.02$  则为优势种,  $Y > 0.1$  为绝对优势种<sup>[23-24]</sup>。计算公式为:

$$Y = \frac{n_i}{N} f_i \quad (4)$$

式中,  $n_i$  代表样点中第  $i$  种浮游植物的个体数,  $N$  代表所有样点中浮游植物细胞总数,  $f_i$  代表该种在各样点出现的频率。

3) 计算生态位宽度 ( $B_i$ )<sup>[25]</sup>, 其公式为:

$$B_i = \frac{1}{r} \times \sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \quad (5)$$

式中,  $P_{ij}$  表示物种  $i$  在第  $j$  个样点的个体数占总个体数的比例,  $r$  代表样点总数。

4) 生态位重叠值 ( $O_{ik}$ )<sup>[26]</sup>, 其公式为:

$$O_{ik} = \sum_{j=1}^r (P_{ij} \cdot P_{kj}) / \sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^r P_{kj}^2 \quad (6)$$

$$\Delta O_{ik} = \sum_{k=1}^r O_{ik} - \sum_{i=1}^r O_{ik} \quad (7)$$

$$R = \frac{B_i}{\Delta O_{ik}} (i = k) \quad (8)$$

式中,  $O_{ik}$  为生态位重叠值,  $P_{ij}$  和  $P_{kj}$  分别表示物种  $i$  和  $k$  在样点  $j$  中个体数占总个体数的比例,  $r$  代表样点总数。  $\Delta O_{ik} > 0$ 、 $< 0$ 、 $= 0$  分别表示该物种处于发展期、衰退期和中性。  $R$  代表生态响应速率。

5) 采用 Schluter 方差比率法 (VR)<sup>[27]</sup> 检验物种间总体关联性, 公式为:

$$\delta T^2 = \sum_{i=1}^S P_i (1 - P_i)^2 \quad (9)$$

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

$$VR = ST^2 / \delta T^2 \quad (11)$$

式中,  $P_i$  表示表示物种  $i$  出现的样点数与总样点数的比值,  $S$  代表浮游植物总的物种数,  $t$  代表物种数的平均

数,  $\delta T^2$  表示样点方差,  $ST^2$  代表总物种数方差。  $VR=1$ , 符合所有物种无关联的假设;  $VR<1$ 、 $>1$  分别表示物种间为负关联、正关联关系。采用统计量  $W=VR \times N$  检验  $VR$  值偏离 1 的显著程度。

6) 采用 Yates 的连续矫正公式进行卡方检验, 公式为:

$$\chi^2 = \frac{n [ |ad - bc| - 0.5n ]^2}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)} \quad (12)$$

式中,  $N$  代表样点总数,  $a$  代表一对物种共同出现的样点数,  $b$ 、 $c$  为一对物种分别出现的样点数,  $d$  代表一对物种均不出现的样点数。根据查表可知,  $\chi^2_{0.01}(1) = 6.635$ ,  $\chi^2_{0.05}(1) = 3.841$ , 当  $\chi^2$  大于 3.841 表示种对间的联结性显著, 大于 6.635 表示种对间联结性极显著, 小于 3.841 表示不显著。

7) 使用 Excel 2016 中进行基础数据整理并使用 R 3.5.2 spaa 包的 `sp.pair()` 和 `sp.assoc()` 函数和 `vegan()` 包完成相关参数的计算和分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 浮游植物群落结构特征及多样性季节变化

峡山水库 10 个采样点 2019 年 4 个季度共检测到浮游植物 7 门 (蓝藻门、绿藻门、硅藻门、隐藻门、金藻门、甲藻门、裸藻门) 78 属 95 种。其中蓝藻门 15 属 18 种, 绿藻门 29 属 39 种, 硅藻门 20 属 23 种, 隐藻门 2 属 2 种, 金藻门 6 属 7 种, 甲藻门 3 属 3 种, 裸藻门 3 属 3 种。绿藻门种类数最多。浮游植物细胞密度季节平均值变化范围为  $8.87 \times 10^6 \sim 295.71 \times 10^6$  cells/L。浮游植物细胞密度表现为夏季 > 秋季 > 冬季 > 春季。春季主要以蓝藻、硅藻和隐藻为主, 夏季、秋季和冬季均以蓝藻为主 (图 2)。

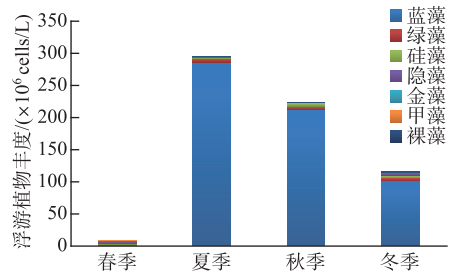


图 2 峡山水库浮游植物群落结构季节变化  
Fig.2 Seasonal variation of phytoplankton community structure in Xiashan Reservoir

峡山水库 2019 年 4 个季度浮游植物多样性变化如图 3 所示。物种丰富度、香农多样性指数、辛普森指数及均匀度指数在不同季节均存在显著差异。物种丰富度表现为夏季 > 秋季 > 冬季 > 春季; 香农多样性指数表现为春季 > 秋季 > 冬季 > 夏季; 辛普森指数表现为秋季 > 春季 > 冬季 > 夏季; 均匀度指数表现为春季 > 秋季 > 冬季 > 夏季。

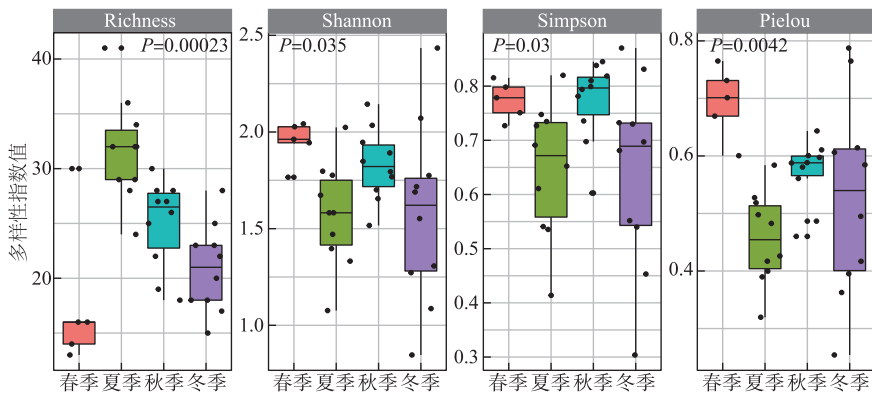


图 3 峡山水库浮游植物多样性比较

Fig.3 Comparison of phytoplankton diversity in Xiashan Reservoir

### 2.2 浮游植物优势种生态位

2.2.1 浮游植物优势种 根据优势度计算结果 ( $Y \geq 0.02$ ), 峡山水库 2019 年四季共出现优势种 4 门 12 属种, 且多为绝对优势种。整体上来看, 峡山水库四季均以蓝藻为优势种, 其中项圈假鱼腥藻 (*Pseudanabaena moniliformis*)、赖氏浮丝藻 (*Limnithrix redekei*) 和阿氏浮丝藻 (*Planktothrix agardhii*) 全年均为优势种。优势种

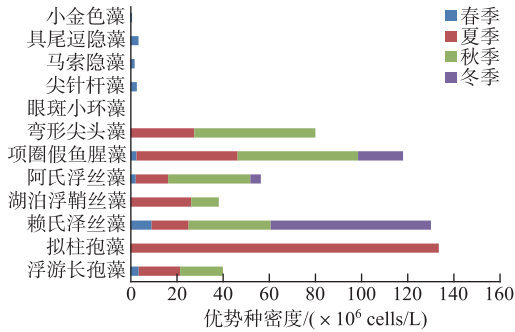


图4 峡山水库浮游植物优势种细胞密度  
Fig.4 Cell density of dominant species of phytoplankton in Xiashan Reservoir

的种类和优势度在不同的季节有所差异。春季优势种有 8 种,除蓝藻门之外,硅藻门的眼斑小环藻 (*Cyclotella ocellata*)和尖针杆藻 (*Synedra acus* var.), 隐藻门的马索隐藻 (*Cryptomonas marssonii*)和具尾逗隐藻 (*Komma caudata*),金藻门的小金色藻 (*Chromulina* sp.)均是春季的优势种。夏、秋和冬季均以蓝藻为优势种,在种数上有所差别,夏季 7 种,秋季 6 种,冬季减少至 3 种。从优势种的细胞密度来看(图 2、图 4 和表 1),夏、秋季浮游植物优势种的密度较高,夏季拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis raciborskii*)密度达  $1.33 \times 10^8$  cells/L,冬、春季优势种细胞密度较低,但大部分也达到  $10^6$  cells/L 水平(图 4)。

2.2.2 优势种生态位宽度 峡山水库 2019 年四个季度浮游植物优势种生态位宽度的变化情况见表 2。

结果显示,12 个优势种的生态位宽度变化范围为[0.526, 2.224]。生态位宽度最大值出现在秋季的项圈假鱼腥藻,最小值出现在春季的小金色藻。从季节上来看,夏秋季优势种的生态位宽度整体较冬春季高。春季的马索隐藻具有最大的生态位宽度为 2.103,而小金色藻具有最小的生态位宽度;夏季的湖泊浮鞘丝藻 (*Planktolyngbya limnetica*)具有最大的生态位宽度达 2.210,项圈假鱼腥藻具有最小的生态位宽度 1.737。秋季的项圈假鱼腥藻具有最大的生态位宽度达 2.224,湖泊浮鞘丝藻则具有最小的生态位宽度为 1.655。冬季优势种的生态位宽度相差不大,而项圈假鱼腥藻同样具有最大的生态位宽度。

表 1 不同季节浮游植物优势种密度 (D,  $\times 10^6$  cells/L) 及优势度 (Y)

Tab.1 Abundance (D,  $\times 10^6$  cells/L) and dominance (Y) of dominant phytoplankton species in different seasons

优势种			春季		夏季		秋季		冬季		
序号	中文名	拉丁名	D	Y	D	Y	D	Y	D	Y	
蓝藻	1	浮游长孢藻	<i>Dolichospermum planctonica</i>	3.586	0.032	17.941	0.036	18.494	0.066	—	—
	2	拟柱孢藻	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	—	—	133.365	1.940	—	—	—	—
	3	赖氏泽丝藻	<i>Limnothrix redekei</i>	9.2096	0.012	15.978	0.032	35.480	0.248	69.299	2.567
	4	湖泊浮鞘丝藻	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	—	—	26.320	0.080	11.927	0.022	—	—
	5	阿氏浮丝藻	<i>Planktothrix agardhii</i>	2.341	0.014	13.953	0.022	35.631	0.269	4.479	0.037
	6	项圈假鱼腥藻	<i>Pseudanabaena moniliformis</i>	2.642	0.003	43.758	0.235	52.087	0.611	19.476	0.350
	7	弯形尖头藻	<i>Raphidiopsis curvata</i>	—	—	27.654	0.091	52.389	0.473	—	—
硅藻	8	眼斑小环藻	<i>Cyclotella ocellata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
	9	尖针杆藻	<i>Synedra acus</i> var.	2.765	0.072	—	—	—	—	—	—
隐藻	10	马索隐藻	<i>Cryptomonas marssonii</i>	1.829	0.249	—	—	—	—	—	—
	11	具尾逗隐藻	<i>Komma caudata</i>	3.520	0.130	—	—	—	—	—	—
金藻	12	小金色藻	<i>Chromulina</i> sp.	0.699	0.053	—	—	—	—	—	—

“—”表示该物种在该季节不是优势种。

2.2.3 优势种生态位重叠 生态位重叠方面,峡山水库春季、夏季、秋季和冬季优势种生态位重叠值  $O_{ik}$  变化范围分别为[0.073, 0.943]、[0.181, 0.952]、[0.618, 0.956]和 [0.483, 0.731]。春季优势种间生态位重叠值差异最大,重叠最大值出现在阿氏浮丝藻和赖氏泽丝藻之间,最小值出现在项圈假鱼腥藻与小金色藻之间。夏季生态位重叠最大值出现在项圈假鱼腥藻与赖氏泽丝藻之间,最小值出现在项圈假鱼腥藻与浮游长孢藻之间。到秋季,生态位重叠值整体较高,重叠最大值出现在项圈假鱼腥藻与浮游长孢藻,最小值出现在项圈假鱼腥藻与湖泊浮鞘丝藻之间。而冬季生态位重叠值整体较低,最大值出现在项圈假鱼腥藻与阿氏浮丝藻之间,最小值出现在阿氏浮丝藻和赖氏泽丝藻之间。

表2 不同季节浮游植物优势种的生态位宽度( $B_i$ )、生态位重叠( $\Delta O_{ik}$ )和生态响应速率( $R$ )  
Tab.2 Niche width ( $B_i$ ), niche overlap ( $\Delta O_{ik}$ ) and ecological response rate ( $R$ ) of dominant phytoplankton species in different seasons

门类	优势种		春季			夏季			秋季			冬季		
	序号	中文名	$\Delta O_{ik}$	$R$	$B_i$	$\Delta O_{ik}$	$R$	$B_i$	$\Delta O_{ik}$	$R$	$B_i$	$\Delta O_{ik}$	$R$	$B_i$
蓝藻	1	浮游长孢藻	0.703	2.255	1.585	-0.259	-7.544	1.954	0.116	18.267	2.119	—	—	—
	2	拟柱孢藻	—	—	—	-0.429	-4.670	2.003	—	—	—	—	—	—
	3	赖氏浮丝藻	0.369	3.962	1.462	-0.281	-6.498	1.826	0.396	5.518	2.185	-0.135	-12.896	1.741
	4	湖泊浮鞘丝藻	—	—	—	0.480	4.604	2.210	-0.295	-5.610	1.655	—	—	—
	5	阿氏浮丝藻	0.523	3.203	1.675	0.510	4.112	2.097	-0.251	-8.303	2.084	-0.103	-16.592	1.709
	6	项圈假鱼腥藻	-1.786	-0.553	0.988	-0.594	-2.924	1.737	-0.104	-21.385	2.224	0.238	8.345	1.986
	7	弯形尖头藻	—	—	—	0.573	3.910	2.126	0.137	14.350	1.966	—	—	—
硅藻	8	眼斑小环藻	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	9	尖针杆藻	0.606	2.944	1.784	—	—	—	—	—	—	—	—	—
隐藻	10	马索隐藻	0.326	6.451	2.103	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	11	具尾逗隐藻	0.910	2.254	2.051	—	—	—	—	—	—	—	—	—
金藻	12	小金色藻	-1.650	-0.319	0.526	—	—	—	—	—	—	—	—	—

“—”表示该物种在该季节不是优势种。

为更好地描述和解释生态位重叠结果,计算了优势种的  $\Delta O_{ik}$  和生态响应速率( $R$ ) (表2)。各季节优势种的  $O_{ik}$  均有正负值,优势种处于不断变化状态。从季节来看,春季的优势种项圈假鱼腥藻和小金色藻处于衰退期,具尾逗隐藻处于发展期且发展空间最大;夏季随着弯形尖头藻、阿氏浮丝藻和湖泊浮鞘丝藻处于发展期,其他优势蓝藻种类均处于衰退期。而秋季优势种赖氏浮丝藻、弯形尖头藻和浮游长孢藻处于发展期,其他优势种类则处于衰退期。冬季与其他季节不同的是,项圈假鱼腥藻是唯一在前三季度处于衰退期后,在冬季处于发展期的优势蓝藻。从优势种来看,拟柱孢藻在夏季出现且出现后处于衰退期,因此不再成为下一季度的优势种;湖泊浮鞘丝藻在夏季处于发展期而在秋季处于衰退期,因此也不能成为冬季的优势种。阿氏浮丝藻在春夏季处于发展期,秋冬季处于衰退期,常年出现成为优势种。项圈假鱼腥藻常年出现,在春夏秋三季处于衰退期,且生态响应速率季节增大,而在冬季处于发展期,且生态响应速率较大( $R=8.345$ ),最有可能在冬季异常增殖。

### 2.3 联结性分析

2.3.1 总体联结性 峡山水库四季度优势种方差比率( $VR$ )差异较为明显(表3),且统计量  $W$  的卡方检验( $\chi^2$ )结果显示明显的季节差异。春季和秋季优势种方差比率  $VR$  均大于1,显示物种间总体为正协变关系,且统计量  $W$  均大于  $\chi^2_{0.05}(df)$  的临界值,表明关联显著。夏季和冬季优势种方差比率  $VR$  均小于1,但夏季的统计量  $W$  范围为  $[\chi^2_{0.95}(df), \chi^2_{0.05}(df)]$ ,显示夏季优势种之间的负关联关系不显著;而冬季的统计量  $W$  大于  $\chi^2_{0.05}(df)$  的临界值,表明冬季优势种间为显著的负关联关系。

表3 浮游植物优势种的总体关联性  
Tab.3 Overall association of dominant phytoplankton species

季节	方差比率 $VR$	统计量 $W$	$df$	$\chi^2$ 的临界值	校验结果
				$[\chi^2_{0.95}(df), \chi^2_{0.05}(df)]$	
春季	4.413	44.128	7	[2.17, 14.07]	显著正关联
夏季	0.706	7.058	6	[1.64, 12.59]	关联不显著
秋季	1.315	13.157	5	[1.15, 11.07]	显著正关联
冬季	0.876	8.757	2	[0.10, 5.99]	显著负关联

2.3.2 优势种间联结性 种间关联性分析如图5所示,4个季度共存在67对优势种间对,其中,联结性不显

著( $\chi^2 < 3.841$ ,  $P > 0.05$ )的物种对有 9 对, 联结性显著的有 58 对, 关联性显著率在 76%, 其中显著正联结有 7 对, 极显著正联结有 51 对。春季种间关联性差异明显, 夏秋冬三季优势种间以显著正联结为主。联结性不显著的物种对主要存在于春季金藻门的小金色藻与其他优势蓝藻之间, 以及项圈假鱼腥藻与其他优势蓝藻之间。

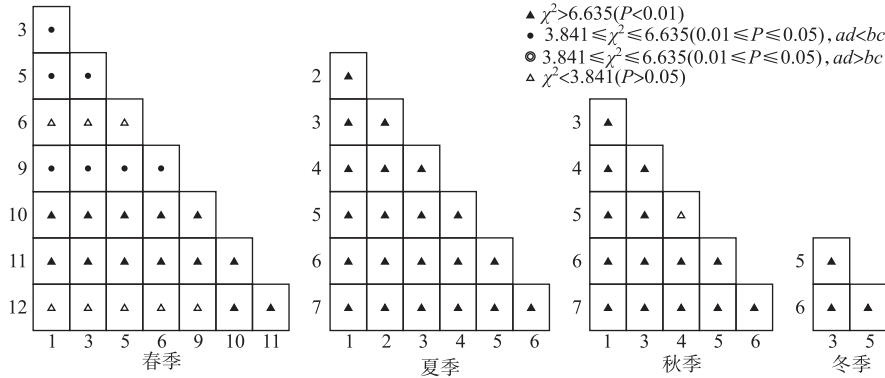


图 5 浮游植物优势种间 $\chi^2$ 检验半矩阵(图中数字代表优势种编号, 详见表 1)

Fig.5 Semi-matrix of  $\chi^2$  test for dominant phytoplankton species.

(The numbers in the figure represent the dominant species, as shown in Tab.1)

### 3 讨论

#### 3.1 浮游植物群落结构和多样性的季节变化

峡山水库 2019 年 4 季度浮游植物群落结构表现为绿藻门种类数最多, 蓝藻门优势度最大, 春季物种数最少。多样性指数显示出较为一致的趋势, 即春季浮游植物多样性较高, 夏季多样性最低。浮游植物多样性高低不仅与物种数相关, 还与物种分布的均匀度相关, 尽管春季的物种数较低, 但其涵盖浮游植物 7 个门类的多个属, 各物种分布较为均匀, 丰度差异较小, 相较于其他季节以蓝藻为主的浮游植物群落结构, 其细胞丰度远高于其他类群, 物种分布极不均匀, 这一差异导致春季多样性在 4 个季度中最高。

#### 3.2 优势种的生态位宽度与重叠

已有研究显示, 该水库多个位点呈现出明显的中-富营养状态<sup>[1]</sup>。偏好富营养的隐藻、硅藻和金藻在温度较低季节(春季)出现成为优势类群之一, 同时全年以蓝藻种类为优势类群, 并占有绝对优势。峡山水库水体的 COD 值较高, 全年均值在 42 mg/L, 可以很好地解释喜好有机质和低温的马索隐藻在春季成为优势种并具有最大的生态位宽度。尽管如此, 纵观全年来看, 隐藻仅在春季成为优势种, 具有狭生态位, 其分布范围较小, 分布样点较为集中, 持续时间较短。相比之下, 项圈假鱼腥藻成为峡山水库全年的优势种, 其细胞丰度较高, 在多个样点均有分布, 并在多个季节具有最大的生态位宽度, 具有较强的适应多样化生境的能力。湖泊浮鞘丝藻和项圈假鱼腥藻在夏、秋季交替具有最大的生态位宽度。峡山水库中-富营养的水体状态和夏秋季较高的温度, 项圈假鱼腥藻和湖泊浮鞘丝藻为代表的蓝藻具有较大的生态位宽度, 能很好地利用环境资源而成优势类群。

生态位重叠指数  $O_{ik}$  不仅表示物种间对资源利用的相似性程度, 也体现了物种分布地段的交错程度<sup>[28-29]</sup>。峡山水库春季物种间的生态位重叠值变化范围较大, 各优势种与其他优势种之间的生态位重叠相对较低, 群落相对稳定, 种间关系协调, 各物种利用资源交错程度较小, 相同环境资源下, 春季可以允许更多的物种成为优势种。这与春季浮游植物群落多样性较高(图 3)的研究结果相一致<sup>[30-31]</sup>。

夏秋季较高的温度及丰富的营养, 以蓝藻类群为唯一优势种的浮游植物种间生态位重叠值较高。多个蓝藻类群与具有较强资源利用能力的项圈假鱼腥藻间具有最大的生态位重叠值, 竞争激烈。而与之具有最小生态位重叠值的蓝藻类群利用边缘资源依然可以成为优势类群。

从优势种的  $\Delta O_{ik}$  值和生态响应速率 ( $R$ ) 来看,各季节优势种类并不稳定。隐藻类群处于发展期,适合春季生长,因而在其他季节不再是优势类群。拟柱孢藻在夏季出现后进入衰退期,因此不再成为下一季度的优势种;湖泊浮鞘丝藻在夏季处于发展期而在秋季处于衰退期,因此也不能成为冬季的优势种。项圈假鱼腥藻常年出现,且其是唯一一个在前三季处于衰退期后,在冬季处于发展期的优势蓝藻,且生态响应速率较大 ( $R=8.345$ ),最有可能在冬季异常增殖形成水华。

### 3.3 优势种总体与种间联结性

峡山水库 4 个季度优势种总体关联性差异较为明显。春秋两季优势种总体呈现显著正联结,表明春秋两季生态系统结构相对稳定,有正向演替的趋势<sup>[30]</sup>。夏季总体联结性不显著,显示这些优势种相互较为独立,在资源和空间上的相互依赖程度较低,联结程度较低,这可能是由于夏季多强降雨,对群落结构具有一定的扰动所致。冬季总体呈现显著负联结关系,说明物种间负相关性较强,种间竞争不利于种对间的另一物种的生存,这可能受冬季资源和温度影响。

种间联结性强弱能很好地反映浮游植物群落的稳定程度。优势种对间表现为正联结表示物种间的互补性较强,能够充分地利用资源和空间,群落较为稳定;相反,负联结则表示物种间的互补性较弱,对资源和空间竞争较为激烈,群落不稳定<sup>[32-33]</sup>。种间关联性分析显示四季度 67 对优势种间对中,联结性不显著的物种对有 9 对,正联结性显著的有 58 对。联结性不显著的物种对主要存在于春季金藻门的小金色藻与其他优势蓝藻之间,以及项圈假鱼腥藻于其他优势蓝藻之间,即这些优势种对相互独立,在资源和空间上的依赖程度较低,生活习性上存在一定的差异,从而导致联结性不显著。在显著正联结的物种对中,以项圈假鱼腥藻与优势种间的显著正联结最多,形成以项圈假鱼腥藻为主导,与其他的优势蓝藻共同占有同一资源和空间的稳定演替模式,这可能与蓝藻类群在 4 个季度均为优势种密切相关。此外,部分蓝藻类群只在单季节出现,且出现在不同的空间范围内,不存在多个优势种间激烈的竞争的情况,从而绝大多数物种间呈现正联结关系,这可能与取样面积过大,物种间相互竞争数量少、种间关系多为正联结结论相一致<sup>[34]</sup>。

综上,多水源共存的峡山水库水体呈现明显的富营养化且浮游植物以蓝藻为全年优势种。项圈假鱼腥藻在多个季节具有最大的生态位宽度及较强的适应多样化生境的能力。群落结构以项圈假鱼腥藻为主导,与其他优势蓝藻共同占有同一资源和空间的稳定演替模式。水库管理需密切关注低温季节的藻类异常增殖。此外,调水工程以峡山水库为水源地,应密切关注因调水可能造成的受水水库浮游植物多样性降低和群落结构改变等一系列影响水质安全的隐患。浮游植物优势种生态位及其种间联结性分析有助于掌握优势种的演替和变化趋势,可为相关水域的水华预警提供科技支撑。

## 4 参考文献

- [1] Tan HC, Wang YY, Li SY *et al.* A newly recorded species of freshwater blooming dinoflagellates from China and its ecological risks. *J Lake Sci*, 2020, **32**(3): 784-792. DOI: 10.18307/2020.0318 [谭好臣, 王媛媛, 李书印等. 中国淡水水华甲藻—新记录种及其生态风险. 湖泊科学, 2020, **32**(3): 784-792.]
- [2] Luan QS, Sun J, Song SQ *et al.* Canonical correspondence analysis of phytoplankton community and environmental factors in the Yangtze River estuary in summer. *J Plant Ecol*, 2007, **31**(3): 445-450. [栾青杉, 孙军, 宋书群等. 长江口夏季浮游植物群落与环境因子的典范对应分析. 植物生态学报, 2007, **31**(3): 445-450.]
- [3] Tian YQ, Yu CC, Wang L *et al.* Distribution characteristics of phytoplankton community and its affecting factors in Beixi, Jiulongjiang, Fujian. *J Applied Ecol*, 2012, **23**(9): 2559-2565. [田永强, 俞超超, 王磊等. 福建九龙江北溪浮游植物群落分布特征及其影响因子. 应用生态学报, 2012, **23**(9): 2559-2565.]
- [4] Shen HT, Liu CQ. Canonical correspondence analysis of phytoplankton community and its environmental factors in the Lake Baiyangdian. *J Lake Sci*, 2008, **20**(6): 773-779. DOI: 10.18307/2008.0616. [沈海涛, 刘存歧. 白洋淀浮游植物群落及其与环境因子的典范对应分析. 湖泊科学, 2008, **20**(6): 773-779.]
- [5] Qian KM, Chen YW, Song XL. Long term development of phytoplankton dominant species related to eutrophication in Lake Taihu. *Ecol Sci*, 2008, **27**(2): 65-70. [钱奎梅, 陈宇炜, 宋晓兰. 太湖浮游植物优势种长期演化与富营养化进程的关系. 生态科学, 2008, **27**(2): 65-70.]
- [6] Yang WH, Shen H, Zhou ML *et al.* Ecological characteristics of dominant phytoplankton community in Lake Nanhai (Baotou) during freezing-thawing period. *J Lake Sci*, 2020, **32**(2): 450-461. DOI: 10.18307/2020.0214. [杨文焕, 申涵, 周明利等. 冻融期包头南海湖浮游植物群落及优势种生态特征. 湖泊科学, 2020, **32**(2): 450-461.]



- [ 7 ] Venier LA, Fahrig L. Habitat availability causes the species abundance-distribution relationship. *Oikos*, 1996, **76**(3): 564-570. DOI: 10.2307/3546349.
- [ 8 ] 赵惠勋, 李俊清, 王凤有. 群体生态学. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1990: 13-28.
- [ 9 ] Lv SJ, Liu HM, Wu YL *et al.* Effects of grazing on niche of constructive and dominant species in the desert steppe. *Ecol Environ Sci*, 2014, **23**(10): 1600-1609. [ 吕世杰, 刘红梅, 吴艳玲等. 放牧对荒漠草原建群种和优势种生态位的影响. 生态环境学报, 2014, **23**(10): 1600-1609. ]
- [ 10 ] Xia T, Chen J, Cao FY *et al.* Niche analysis of phytoplankton in an urban river connected with the Yangtze River, Zhenjiang, China. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2014, **23**(3): 344-350. [ 夏霆, 陈静, 曹方意等. 镇江通江城市河道浮游植物优势种群生态位分析. 长江流域资源与环境, 2014, **23**(3): 344-350 ]
- [ 11 ] Xu CY, Yu QJ, Xu FJ *et al.* Niche analysis of phytoplankton's dominant species in Dianshan Lake of East China. *Chinese J Applied Ecol*, 2012, **23**(9): 2550-2558. [ 徐春燕, 俞秋佳, 徐凤洁等. 淀山湖浮游植物优势种生态位. 应用生态学报, 2012, **23**(9): 2550-2558. ]
- [ 12 ] Wang ZC, Wu WJ, Zuo M *et al.* Niche analysis of phytoplankton community in Lake Chaohu. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2010, **19**(6): 685-691. [ 汪志聪, 吴卫菊, 左明等. 巢湖浮游植物群落生态位的研究. 长江流域资源与环境, 2010, **19**(6): 685-691. ]
- [ 13 ] Wang X, Li LQ, Zheng BH *et al.* Composition and influential factors of algal function groups in Dongting Lake. *China Environ Sci*, 2016, **36**(12): 3766-3776. [ 汪星, 李利强, 郑丙辉等. 洞庭湖浮游藻类功能群的组成特征及其影响因素研究. 中国环境科学, 2016, **36**(12): 3766-3776. ]
- [ 14 ] Sun J, Liu DY, Ning XR *et al.* Phytoplankton in the Prydz Bay and the adjacent Indian sector of the southern ocean during the Austral summer 2001/2002. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2003, **34**(5): 519-532. [ 孙军, 刘东艳, 宁修仁等. 2001/2002 年夏季南极普里兹湾及其邻近海域的浮游植物. 海洋与湖沼, 2003, **34**(5): 519-532. ]
- [ 15 ] Ma YM, Li QH, Pan SP *et al.* Dynamic analysis of niche and interspecific association of dominant phytoplankton species in Huaxi Reservoir of Guizhou plateau. *J Lake Sci*, 2021, **33**(3): 785-796. DOI: 10.18307/2021.0314. [ 马一明, 李秋华, 潘少朴等. 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. 湖泊科学, 2021, **33**(3): 785-796. ]
- [ 16 ] Li X, Li JR, Li CY. Ecological niche analysis of dominant phytoplankton species in Wuliangshuai Lake, Inner Mongolia. *Journal of Hydroecology*, 2017, **38**(6): 40-47. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2017.06.006. [ 李兴, 李建茹, 李畅游. 内蒙古乌梁素海浮游植物优势种的生态位分析. 水生态学杂志, 2017, **38**(6): 40-47. ]
- [ 17 ] Wu JM, Xu NN, Zhang WE *et al.* Seasonal analysis of the niche and interspecific association of dominant species of phytoplankton in the Dinghai Moat, Zhoushan City. *J Lake Sci*, 2019, **31**(2): 429-439. DOI: 10.18307/2019.0212. [ 吴佳梦, 徐娜娜, 张文珥等. 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. 湖泊科学, 2019, **31**(2): 429-439. ]
- [ 18 ] Liu Y, Zheng YY, Ao YY. Niche and interspecific association of dominant bryophytes on different substrates. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(1): 286-293. DOI: 10.5846/stxb201711162042. [ 刘艳, 郑越月, 敖艳艳. 不同生长基质的苔藓植物优势种生态位与种间联结. 生态学报, 2019, **39**(1): 286-293. ]
- [ 19 ] Yang WH, Shen H, Zhou ML *et al.* Seasonal variation analysis of the niche and interspecific association with respect to the dominant phytoplankton species in Nanhai Lake. *China Environ Sci*, 2020, **40**(1): 383-391. [ 杨文焕, 申涵, 周明利等. 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. 中国环境科学, 2020, **40**(1): 383-391. ]
- [ 20 ] 胡鸿钧, 魏印心. 中国淡水藻类——系统、分类及生态. 北京: 科学出版社, 2006.
- [ 21 ] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991: 333-344.
- [ 22 ] Magurran AE eds. Ecological diversity and its measurement. New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [ 23 ] Mcnaughton SJ. Relationships among functional properties of californian grassland. *Nature*, 1967, **216**(5111): 168-169. DOI: 10.1038/216168b0.
- [ 24 ] Habib OA, Tippet R, Murphy KJ. Seasonal changes in phytoplankton community structure in relation to physico-chemical factors in Loch Lomond, Scotland. *Hydrobiologia*, 1997, **350**(1): 63-79. DOI: 10.1023/A: 1003037012226.
- [ 25 ] Guo K, Yang DG, Peng T *et al.* Ecological niche analysis of dominant species of phytoplankton in Lake Changhu, Hubei Province. *J Lake Sci*, 2016, **28**(4): 825-834. DOI: 10.18307/2016.0416. [ 郭坤, 杨德国, 彭婷等. 湖北省长湖浮游植物优势种生态位分析. 湖泊科学, 2016, **28**(4): 825-834. ]
- [ 26 ] Liang M, Jiang Q, Sun LY *et al.* Spatial niches of dominant macro-zooplankton and meso-zooplankton species in the coastal area of Caofeidian. *Ecol Environ Sci*, 2018, **27**(7): 1241-1250. [ 梁淼, 姜倩, 孙丽艳等. 曹妃甸近岸海域大、中型浮游动物优势种空间生态位研究. 生态环境学报, 2018, **27**(7): 1241-1250. ]
- [ 27 ] Liu H, Guo PJ, Chen ZJ *et al.* Niche and interspecific association of main crustaceans in the nearshore waters of Zhoushan. *Acta Oceanologica Sinica*, 2019, **41**(4): 83-93. [ 刘惠, 郭朋军, 陈洲杰等. 舟山近岸海域主要甲壳类的生态位及其与种间联结性. 海洋学报, 2019, **41**(4): 83-93. ]
- [ 28 ] Wang G, Zhao SL, Zhang PY *et al.* On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap. *Acta Ecol Sinica*,

- 1984, **4**(2): 119-127. [王刚, 赵松岭, 张鹏云等. 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. 生态学报, 1984, **4**(2): 119-127.]
- [29] Wang RZ. Study on niche breadth and niche overlapping of main plant populations in *leymus chinensis* grassland affected by grazing. *J Plant Ecol*, 1997, **21**(4): 304-311. [王仁忠. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报, 1997, **21**(4): 304-311.]
- [30] Jian XM, Shui W, Chen YP *et al.* Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded Tiankeng of Yunnan, China. *Chin J Applied Ecol*, 2018, **29**(2): 492-500. [简小枚, 税伟, 陈毅萍等. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种种间关系. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 492-500.]
- [31] Deng XY, Liu JG, Guo PJ *et al.* Niche and interspecific association of major nekton in Xiao Yangshan adjacent waters. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, **40**(1): 96-105. [邓小艳, 刘建国, 郭朋军等. 小洋山邻近海域主要游泳动物生态位及种间联结性. 海洋学报, 2018, **40**(1): 96-105.]
- [32] Zou S, Zhou GY, Zhang QM *et al.* Long-term (1992–2015) dynamics of interspecific associations among tree species in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve. *Acta Ecol Sin*, 2029, **39**(17): 6362-6371. DOI: 10.5846/stxb201804030753 [邹顺, 周国逸, 张倩媚等. 1992—2015年鼎湖山季风常绿阔叶林群落种间关联动态. 生态学报, 2019, **39**(17): 6362-6371.]
- [33] 张艺帆, 任哲, 邓荣艳等. 滨海自然植物群落物种多样性及种间垂直联结性. 广西科学, 2019, **26**(3): 324-334.
- [34] Zhang XP, Wang MB, Zhang WF *et al.* Interspecific relationships among woody plants of forest communities in Pangquangou National Nature Reserve at Mt. Guandi, Shanxi, China. *Bull Bot Res*, 2007, **27**(3): 350-356. [张先平, 王孟本, 张伟锋等. 庞泉沟自然保护区森林群落木本植物种间关系的分析. 植物研究, 2007, **27**(3): 350-356.]