

上海鸚鵡洲濕地與外圍河道浮游植物群落時空差異及其影響因子*

韋夢琳^{1,2}, 李法雲^{1,2}, 洪天宇¹, 吳海鵬³, 劉天依¹, 趙坤^{1,4**}

(1: 上海應用技術大學生態技術與工程學院, 上海 201418)

(2: 美麗中國與生態文明研究院(上海高校智庫), 上海 201418)

(3: 華東師範大學生態與環境科學學院, 上海 200241)

(4: 上海城市路域生態工程技術研究中心, 上海 201418)

摘要: 濱海濕地是全球氣候變化與人類活動的敏感區和脆弱區。為探究濱海濕地浮游植物群落時空差異及影響因子, 本研究在上海鸚鵡洲濕地與外圍城市河道共設置 14 個採樣點分 4 個季節進行浮游植物樣品採集, 共鑑定浮游植物 7 門 97 種, 矽藻門和綠藻門種類最為豐富。鸚鵡洲濕地與外圍河道共有種有 61 種(占總種類的 62.9%), 濕地特有種 19 種、外圍河道特有種 17 種。種類數的季節差異顯著, 表現為夏季(89 種)>冬季(68 種)>秋季(49 種)>春季(42 種), 四季共有種 23 種, 夏季特有種 12 種, 其他季節特有種僅 2~3 種。從生物量來看, 鸚鵡洲濕地浮游植物群落類型比外圍河道表現出更多樣的季節演替; 濕地從春季到冬季表現為矽藻-藍藻-裸藻-甲藻-隱藻-裸藻-綠藻的演替規律, 而外圍河道則表現為隱藻-矽藻-藍藻-隱藻-矽藻-隱藻的季節演替規律。鸚鵡洲濕地浮游植物主要優勢種為細小隱球藻(*Aphanocapsa elachista*)、尖尾藍隱藻(*Chroomonas acuta*); 外圍河道主要優勢種為嗜蝕隱藻(*Cryptomonas erosa*)、尖尾藍隱藻、細小隱球藻、歪頭顫藻(*Oscillatoria curviceps*)以及顆粒直鏈藻(*Melosira granulata*), 優勢種季節更替明顯。水溫、溶解氧、透明度、鹽度及營養鹽是影響上海鸚鵡洲濕地及外圍河道浮游植物群落分布最主要的环境因子, 其中鹽度是區分濕地與河道浮游植物群落的关键因子, 水溫與氨氮是區分四季浮游植物群落的关键因子。變差分解顯示, 環境因子對功能離散度(FDiv)的解釋率(18.8%)顯著高於對 Shannon-Wiener 多樣性的解釋率(10%), 表明環境對物種生態位的篩選強於對物種個體的篩選。受環境影響不顯著的功能均勻度(FEve)却受時間因子的顯著影響, 可能與季節更替過程中氣象條件、水生生態系統營養級結構的變化、浮游生物群落季節性演替過程中種間關係等因素有關。功能豐富度(FRic)表明秋季是四季中浮游植物群落抗干擾能力最弱的季節, 且濕地的抗干擾能力顯著強於河道。環境因子對 FRic 的解釋量(41.2%)顯著高於對物種豐富度的解釋量(16%), 表明 FRic 的環境敏感性比物種豐富度高。本研究將對濱海區域生物多樣性保護、生態系統功能恢復與管理提供科學依據。

关键词: 浮游植物; 群落类型; 功能多样性; 分类回归树; 变差分解; 鸚鵡洲濕地

Spatio-temporal differences of phytoplankton communities and their driving factors in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals, Shanghai*

Wei Menglin^{1,2}, Li Fayun^{1,2}, Hong Tianyu¹, Wu Haipeng³, Liu Tianyi¹ & Zhao Kun^{1,4**}

(1: School of Ecological Technology and Engineering, Shanghai Institute of Technology, Shanghai 201418, P.R.China)

(2: Research Institution of Beautiful China and Ecological Civilization, University Think Tank of Shanghai Municipality, Shanghai 201418, P.R.China)

(3: School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, P.R.China)

(4: Shanghai Engineering Research Center of Urban Road Ecological Technology, Shanghai 201418, P.R.China)

Abstract: Coastal wetlands are sensitive and vulnerable areas to global climate change and anthropogenic pressures. To study the

* 2023-12-18 收稿; 2024-04-28 收修改稿。

長江三角洲河口濕地生態系統教育部/上海市野外科學觀測研究站開放項目(K202204)、國家自然科學基金青年項目(32001153)、上海市城市化生態過程與生態恢復重點實驗室開放項目(SHUES2022A07)和上海應用技術大學引進人才科研啟動經費(YJ2022-39)聯合資助。

** 通信作者; E-mail: zhaokun@sit.edu.cn。

spatio-temporal differences and driving factors of phytoplankton communities in coastal wetlands, we collected phytoplankton samples from 14 sites for four seasons in the Yingwuzhou Wetland (YWW) and its surrounding urban canals (SUC). A total of 97 phytoplankton species belonging to 7 phyla were identified during the study period, most of which are Bacillariophyta and Chlorophyta. A total of 61 phytoplankton species (62.9% of total species) were identified in both sites. Besides, 19 species were only identified in the YWW, while 17 species were specific to SUC. The richness of phytoplankton species exhibited significantly seasonal changes, with species numbers ranked in summer (89 species) > winter (68 species) > fall (49 species) > spring (42 species). There are 23 shared species in all seasons, 12 species only identified in summer, and 2–3 typical species identified in other seasons. More diverse seasonal succession was found in YWW than those in SUC in terms of biomass in phytoplankton community types. The communities in YWW showed a succession from Bacillariophyta type (spring) to Cyanophyta–Euglenophyta–Chlorophyta type (summer), to Cryptophyta type (fall), and to Euglenophyta–Chlorophyta type (winter). While in SUC communities showed the other pattern from Cryptophyta–Bacillariophyta type (spring), to Cyanophyta–Euglenophyta–Pyrrophyta type (summer), to Cryptophyta–Bacillariophyta type (fall), and to Cryptophyta–Bacillariophyta type (winter). Seasonal dominant species varied significantly in both YWW and SUC. The dominant species of phytoplankton community in YWW were *Aphanocapsa elachista* and *Chroomonas acuta*, while the main dominant species of phytoplankton community in SUC were *Cryptomonas erosa*, *Chroomonas acuta*, *Aphanocapsa elachista*, *Oscillatoria curviceps*, and *Melosira granulata*. Statistical analyses revealed water temperature (WT), dissolved oxygen, secchi depth, salinity, and nutrients were the main physicochemical factors regulating the distribution of phytoplankton communities in this area. Salinity was the key factor in distinguish the phytoplankton community in the YWW from SUC. WT and $\text{NH}_3\text{-N}$ were the key factors in differentiating phytoplankton communities in different seasons. Variance partitioning analysis showed that the explained variance by environmental factors to the functional divergence (18.8%) was significantly higher than to the Shannon-Wiener diversity index (10%), which indicated that environmental filtering on niches was stronger than filtering on individuals. The functional evenness was not significantly influenced by the environmental factors but was significantly influenced by the temporal factors, which were possibly related to climate change, trophic structure shift of aquatic ecosystems, or biological interaction alter of seasonal plankton communities. The functional richness of both sites indicated that fall was most vulnerable to the disturbance, and the resilience of the wetland was significantly higher than that of its surrounding canals. The explained variance by environmental factors to the functional richness (41.2%) was significantly higher than to the species richness (16%), which indicated that functional richness was more sensitive to environmental changes than species richness. This study may provide scientific references for biodiversity conservation, ecosystem function restoration, and management in coastal areas.

Keywords: Phytoplankton; community types; functional diversity; classification and regression tree; variance partitioning analysis; Yingwuzhou Wetland

滨海湿地作为陆地、河流和海洋生态系统的生态交错区,具有固碳能力强、生物多样性高、对环境变化极为敏感的特点,是滨海河口区域生态系统结构与功能维持不可或缺的组成部分。然而,近半个世纪以来,气候变化以及沿海地区人类活动导致的生境破坏、环境污染等因素使得滨海湿地面积不断缩小、碳汇锐减、生物多样性降低,陆地与海洋生态系统服务功能均受到严重威胁^[1]。作为水域生态系统的一部分,湿地与周边城市化水系的物质、能量、信息交流频繁,联系紧密。入海河流是连接陆地与海洋生态系统的重要廊道,不断为滨海湿地及近海海域输送邻近陆地人类活动产生的营养物质、微塑料等污染物,导致近岸海域有害藻类水华暴发,滨海湿地生物多样性及生态系统功能受到威胁。

浮游植物作为水生生态系统中的初级生产者,在滨海河口区域生态系统中居重要地位。浮游植物个体小、世代周期短、对环境变化敏感,能够对湿地水环境状况做出迅速的响应。营养盐、透明度、浊度、盐度等环境因子^[2-4]的变化会导致湿地浮游植物群落结构发生改变,进而影响湿地生态系统的结构与功能。

鸚鵡洲生态湿地是正在建设的上海首个国家海洋公园的重要组成部分,是上海市“十三五”期间开展海洋生态保护修复取得的重要成果。该湿地是杭州湾北岸以提升生态系统服务为目标的人工恢复盐沼湿地,通过综合的海岸带生态工程恢复原有的受损滨海生态系统,已成为兼具生态修复和科普游憩等功能的城市滨海湿地,在加强区域海洋环境保护、改善海洋生态环境、维持生物多样性等方面发挥着积极作用。该人工恢复滨海湿地的环境独特且复杂,弄清此区域生物群落动态的驱动因子可以为盐沼湿地的生态修复与恢复、生物多样性维持等提供重要依据。目前关于鸚鵡洲湿地的研究主要集中于湿地生态修复^[5-6]、景观格局

变化^[7]、鸟类多样性研究^[8]等方面,有关浮游植物群落的相关研究相对较少,缺乏对湿地与周边城市水系及入海河流浮游植物群落动态变化及驱动因子的研究。本研究将上海鸚鵡洲湿地及外围河道中的浮游植物群落作为研究对象,从时间、空间和环境 3 个维度探究滨海湿地与周边区域城市河道水体中浮游植物群落差异的主要影响因子,以及物种多样性、功能多样性对环境因子和时间因子的响应差异,为滨海河口区域生态系统功能维持以及水生生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

上海鸚鵡洲湿地及外围河道(30°41′~30°46′N,121°17′~121°23′E)位于上海市金山区西南部杭州湾北岸,人口密集,工、农业活动频繁。研究区域属于黄浦江上游支流水系,年平均降雨量为 1159.4 mm,为亚热带季风气候。湿地面积为 23.2 hm²,平均水深为 1.8 m,由湿地净化展示区、盐沼湿地恢复区、自然湿地引鸟区三大部分组成。上海鸚鵡洲湿地在固碳增汇方面优于周边自然湿地,同时也是金山区发现鸟类种数最多的区域,生态系统服务价值极高^[9]。鸚鵡洲湿地自东侧金山城市沙滩海域进水,湿地进水口涵洞设置水阀,湿地内水位不受邻近海域潮汐影响,海水经湿地净化后重新流入金山城市沙滩海域。外围河道取邻近鸚鵡洲湿地北部的部分金山区城市河道,金山区是典型平原河网地区,区辖内河道总长度为 2500.26 km,面积为 42.68 km²,占区域面积的 7.28%,河水出海汇入杭州湾金山城市沙滩海域后与鸚鵡洲湿地连通。

1.2 采样点布设

本研究在上海金山鸚鵡洲生态湿地以及外围河道共设置 14 个采样点,于 2022 年 8 月(夏季)、2022 年 11 月(秋季)、2023 年 2 月(冬季)、2023 年 5 月(春季)进行浮游植物定性、定量样品和水样采集。其中上海金山鸚鵡洲湿地设置 7 个采样点(W1~W7),依次位于湿地进水口到出水口之间的不同湿地处理单元;外围河道设置 7 个采样点(R1~R7),分别位于鸚鵡洲湿地上游的金卫城河(R1、R7)、张泾河(R2)、红旗港(R3)、龙泉港(R4)、龙泉港出海闸(R5)、老龙泉港(R6)城市河道及其交汇处(图 1)。

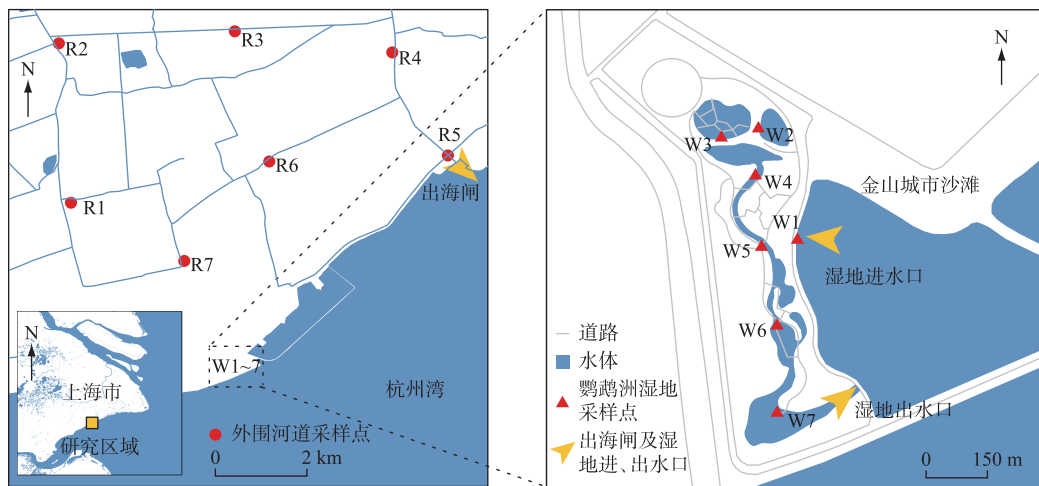


图 1 上海鸚鵡洲湿地与外围河道采样点分布

Fig.1 Distribution of sampling sites in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

1.3 样品采集与分析

1.3.1 水体理化样品采集与测定 利用哈希便携式多参数水质分析仪(HQ30d)现场测定水温(WT)、酸碱度(pH)、溶解氧(DO);采用塞氏盘测定水体透明度(SD);采用盐度计(MASTER-S/Mill α)测定盐度(Sal);采用浊度计(WGZ-500B)测定浊度(Turb)。使用有机玻璃采水器在水面以下 0.5 m 处采集水样 500 mL 于采样瓶中,水样冷藏保存立即送往实验室测定叶绿素 *a* (Chl. *a*)、硝态氮(NO₃-N)、亚硝态氮(NO₂-N)、氨氮

(NH₃-N)、溶解态无机氮(DIN)、溶解态无机磷(DIP)、化学需氧量(COD)等指标,测定方法参考《海洋调查规范第4部分:海水化学要素调查》(GB/T 12763.4—2007)。NO₃-N浓度采用锌镉还原法、NO₂-N浓度采用N-(1-萘基)-乙二胺分光光度法、NH₃-N浓度采用次溴酸盐氧化法、溶解态无机磷采用钼酸铵分光光度法、化学需氧量采用碘化钾碱性高锰酸钾分光光度法进行测定。DIN浓度为NO₃-N、NO₂-N、NH₃-N浓度之和。

1.3.2 浮游植物样品采集 浮游植物定性样品采集:采用25#浮游生物网(孔径64 μm)在水体表层至水面以下0.5 m处拖动数次,待水滤去后打开浮游生物网底部阀门,将过滤后得到的浮游植物样品置于50 mL标本瓶中,在瓶身贴上标签注明采样时间、地点等基本信息,加入4%甲醛溶液保存待检。浮游植物定量样品采集:采用有机玻璃采水器在水面以下0.5 m处采集水样置于1 L采样瓶中,加入1.5%鲁哥试剂,静置48 h后利用虹吸法缓缓吸去上清液,将浮游植物样品浓缩至50 mL,并加入4%甲醛溶液保存后待镜检计数。

1.3.3 浮游植物镜检鉴定 参照《中国淡水藻志》《中国淡水藻类——系统、分类及生态》等文献^[10-12],在显微镜(Motic BA200)下对上述浮游植物定性样品进行种类鉴定。将浓缩后的定量样品充分混合后吸取0.1 mL于计数框中,在10×40倍显微镜下对浮游植物细胞进行计数,每个样品重复2次。取平均值计算每个样品中的浮游植物细胞数量生物量,并换算为重量生物量。

1.4 数据处理与统计分析

使用ArcGIS绘制采样点图;优势度指数 $Y \geq 0.02$ 确定为优势种;将优势种相对丰度大于10%的功能类群定义为优势功能类群,功能类群的划分依据Reynolds等^[13-15]提出的FG功能群分类方法确定。采用物种丰富度(SRic)、Shannon-Wiener多样性指数(H')以及基于Simpson多样性指数计算的Simpson均匀度指数(J_{si})作为浮游植物群落的物种多样性特征。

基于浮游植物丰度以及细胞大小、几何形态、是否群体、行为特征、生殖方式、营养模式等形态、生理、行为三类功能性状特征分别计算功能离散度(FDiv)、功能均匀度(FEve)以及功能丰富度(FRic)3个功能多样性指数。其中功能离散度数值越高说明浮游植物生态位差异越大,种间资源竞争越弱;功能均匀度数值越高说明功能空间资源利用越充分,反之数值越低表明群落中物种功能性状越相似,资源利用率越低;功能丰富度值越高则反映群落中浮游植物功能性状占据的功能空间越大,群落对干扰的承受能力越强。

各指数的计算公式分别如下^[16-17]:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (1)$$

$$J_{si} = \frac{(1 - \sum P_i^2)}{\left(1 - \frac{1}{S}\right)} \quad (2)$$

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta |d| + \overline{dG}} \quad (3)$$

$$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_l, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (4)$$

$$FRic = \sum_{i=1}^S x_i \cdot P_i \quad (5)$$

式中, S 为物种数, P_i 为物种 i 个体数在总个体数中的比例, d 为多度权重离散度, \overline{dG} 为所有出现物种与重心距离的平均值, l 为分支长, PEW_l 为局部加权均匀度, x_i 为物种 i 的功能性状值。

为探究鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落差异的主要影响因子,开展了非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)、分类回归树分析(classification and regression tree analysis, CART)、冗余分析(redundancy analysis, RDA),数据统计分析、可视化、群落指标计算及指示种分析均在R(version 4.3.1)语言中完成。选择在该季节及区域优势度指数 ≥ 0.02 的物种进行排序分析,排序分析前进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA),根据梯度长度值(前两轴均 < 4)采用RDA排序,并将

所有测得的环境因子经前项选择并选出显著的环境因子分析其与浮游植物优势种的关系。此外,将挑选出的所有显著环境因子作为一组环境变量,取样时间(季节)作为一组时间变量,分别对浮游植物物种多样性和功能多样性进行方差分解。定量分析物种与功能多样性对环境变量和时间变量的响应。

2 结果与分析

2.1 鸚鵡洲湿地与外围河道水体理化指标特征

上海鸚鵡洲湿地与外围河道水体理化因子存在显著的季节与空间差异($P < 0.01$,表1)。鸚鵡洲湿地及外围河道水体 pH 和水温季节变化一致,水体均呈弱碱性,四季水温变化范围为 9.10~32.14 °C,河道水温略高于鸚鵡洲湿地。两个水体的浊度、盐度和透明度季节差异均较大,外围河道的浊度均高于鸚鵡洲湿地,鸚鵡洲湿地的盐度和透明度则均高于外围河道。春季鸚鵡洲湿地的叶绿素 *a* 浓度最高,夏季最低;河道的叶绿素 *a* 浓度夏季最高,秋季最低。湿地和河道的溶解氧浓度均表现为秋、冬季较高,春、夏季较低。夏季外围河道的叶绿素 *a* 以及溶解氧浓度均高于湿地,其他季节则低于湿地。四季中,鸚鵡洲湿地的 NO_3^- -N、 NO_2^- -N、 NH_3 -N、DIN 以及 DIP 浓度均低于河道,COD 则高于河道。冬季鸚鵡洲湿地及外围河道 DIN 浓度较高,春季鸚鵡洲湿地及外围河道 DIP 浓度较高。

表 1 上海鸚鵡洲湿地及外围河道水体理化指标
Tab.1 Physical and chemical indicators of water bodies of Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

理化指标	鸚鵡洲湿地				外围河道			
	春季	夏季	秋季	冬季	春季	夏季	秋季	冬季
WT/°C	24.53±0.94	31.91±0.61	10.63±0.60	9.10±0.41	24.68±0.64	32.14±0.81	13.13±0.68	11.19±0.23
DO/(mg/L)	9.26±1.30	5.98±0.76	14.40±1.07	13.43±0.48	4.34±0.94	6.07±1.15	6.36±1.09	8.55±2.44
pH	7.01±0.23	9.07±0.34	8.72±0.10	8.51±0.52	7.69±0.81	8.41±0.39	7.62±0.61	7.32±0.49
SD/m	0.51±0.10	0.91±0.25	1.03±0.30	0.64±0.18	0.22±0.06	0.21±0.02	0.36±0.06	0.54±0.08
Turb/NTU	11.22±2.13	6.79±0.99	4.39±1.29	16.33±2.93	68.99±12.22	56.51±9.79	38.62±13.82	32.30±6.13
Sal/‰	13.46±0.90	6.43±0.98	5.81±1.24	7.98±1.67	0.39±0.07	/	0.57±0.14	1.68±1.28
Chl. <i>a</i> /(μg/L)	30.39±8.34	8.49±2.50	10.45±1.98	8.52±1.30	10.16±3.67	11.91±2.72	4.28±0.99	6.78±1.84
NO_3^- -N/(mg/L)	0.05±0.01	0.05±0.02	0.02±0.01	0.16±0.04	1.07±0.12	0.37±0.05	0.95±0.07	1.29±0.12
NO_2^- -N/(mg/L)	0.001±0	0.003±0	0.002±0	0.01±0	0.08±0.02	0.03±0.01	0.07±0.02	0.06±0.01
NH_3 -N/(mg/L)	0.01±0	0.01±0	/	0.01±0	0.07±0.01	0.04±0.01	/	0.11±0.03
DIN/(mg/L)	0.06±0.01	0.06±0.01	0.03±0.01	0.18±0.04	1.22±0.13	0.44±0.06	1.02±0.07	1.46±0.12
DIP/(mg/L)	0.08±0.01	0.06±0.01	0.04±0.01	0.02±0	0.08±0.01	0.07±0.01	0.09±0.03	0.07±0.01
COD/(mg/L)	7.36±0.31	5.23±0.29	5.22±0.46	6.46±0.23	3.83±0.62	4.44±0.18	2.72±0.41	4.23±1.03

“/”表示缺失值。

2.2 鸚鵡洲湿地和外围河道浮游植物种类组成

上海鸚鵡洲湿地和外围河道的四季调查共鉴定出浮游植物 97 种,隶属于 7 门 28 科 62 属。其中硅藻门(Bacillariophyta)的种类最为丰富,为 25 属 40 种(占总物种数的 41.24%);绿藻门(Chlorophyta)次之,为 21 属 33 种(占比 34.02%);裸藻门(Euglenophyta)5 属 11 种(占比 11.34%);蓝藻门(Cyanophyta)6 属 7 种(占比 7.22%);其他门种类较少(图 2)。

浮游植物门水平上的组成在鸚鵡洲湿地和外围河道无明显差异,均以硅藻门和绿藻门为主。鸚鵡洲湿地共检出浮游植物 80 种,主要包括硅藻门 34 种、绿藻门 27 种、裸藻门 8 种。外围河道共检出浮游植物 78 种,主要包括硅藻门 37 种、绿藻门 23 种、裸藻门 8 种。但浮游植物物种组成则在湿地和河道存在一定差异性。两类水体共有种有 61 种(图 3a),鸚鵡洲湿地特有种有 19 种,主要包括绿藻门 10 种,有胶球藻(*Coccomyxa* sp.)、柠檬形顶棘藻(*Lagerheimia citrifomis*)、细小单针藻(*Monoraphidium minutum*)等;硅藻门 3 种,有优美旭氏藻(*Schroederella delicatula*)、近缘桥弯藻(*Cymbella affinis*)、尖头桥弯藻(*Cymbella cuspidata*);裸藻

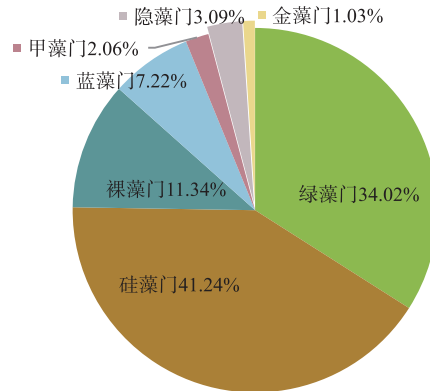


图2 上海鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物种类组成

Fig.2 The composition of phytoplankton species in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

门3种,有梨形扁裸藻(*Phacus pyrum*)、三脊扁裸藻(*Phacus trimarginatus*)、细尾鳞孔藻(*Lepocinclis gracilicauda*);甲藻门1种,为裸甲藻(*Gymnodinium aeruginosum*);蓝藻门2种,有居式腔球藻(*Coelosphaerium kuetzingianum*)、微小色球藻(*Chroococcus minutus*)。外围河道特有种有17种,主要为绿藻门6种,有空球藻(*Eudorina elegans*)、汉斯集星藻(*Actinastrum hantzschii*)等;硅藻门6种,有颗粒直链藻(*Melosira granulata*)、肘状肘形藻(*Ulnaria ulna*)等;裸藻门3种,有旋转囊裸藻(*Trachelomonas volvocina*)、曲尾扁裸藻(*Phacus lismorensis*)、陀螺藻(*Strombomonas* sp.);蓝藻门2种,有惠氏微囊藻(*Microcystis wesenbergii*)、螺旋浮丝藻(*Planktothrix spiroides*)。鸚鵡洲湿地中浮游植物种类数存在空间差异,湿地进水口(21种)种类数低于出水口(33种);种类组成上,湿地进水口隐藻门、蓝藻门、甲藻门浮游植物比例相对较高。

本研究区域内浮游植物种类组成季节差异显著($P < 0.01$,图3b)。4个季节浮游植物物种丰富度从高到低依次为:夏季(89种)、冬季(68种)、秋季(49种)、春季(42种)。在种类最为丰富的夏季,鸚鵡洲湿地及外围河道均检出浮游植物63种,以硅藻门(湿地27种,河道28种)及绿藻门(湿地22种,河道20种)为主。研究区域内四季共有种23种,主要为绿藻门衣藻属(*Chlamydomonas*)等4属;硅藻门脆杆藻属(*Fragilaria*)等10属;裸藻门裸藻属(*Euglena*);隐藻门蓝隐藻属(*Chroomonas*)、隐藻属(*Cryptomonas*)的种类。春、秋季浮游植物共有种最少(29种),夏、冬季共有种最多(66种)。夏季特有种12种,均为蓝藻门和绿藻门的种类;春季特有种3种,秋、冬季特有种均为2种。

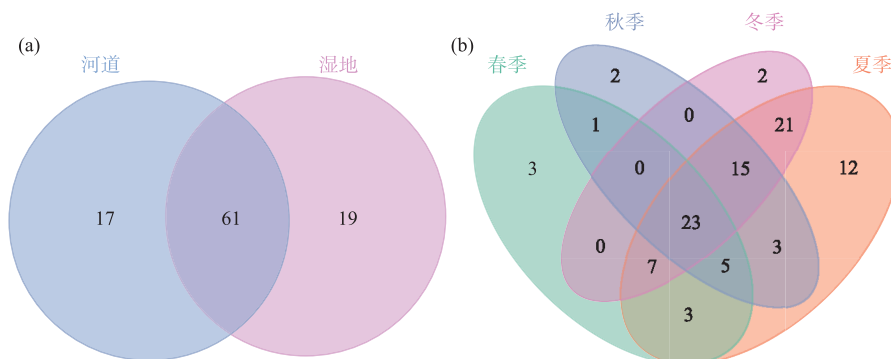


图3 上海鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物物种组成的空间(a)与季节(b)差异

Fig.3 Spatial (a) and seasonal (b) variation of phytoplankton species composition in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

2.3 鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物生物量

研究区域内浮游植物年平均生物量为 0.61 mg/L。鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物年平均生物量相当,分别为 0.58 和 0.62 mg/L。鸚鵡洲湿地内进、出水口的浮游植物年平均生物量差异较大,分别为 0.62、0.25 mg/L。鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物生物量季节差异显著($P < 0.01$, 图 4),湿地较河道的季节变幅小。鸚鵡洲湿地与外围河道浮游植物生物量季节变化均表现为夏季最高(分别为 0.87、1.89 mg/L),秋季(0.77、0.12 mg/L)和冬季(0.63、0.46 mg/L)次之,春季最低(0.03、0.008 mg/L)。夏季,鸚鵡洲湿地浮游植物生物量以蓝藻门(0.27 mg/L, 占总生物量的 31%)、裸藻门(0.19 mg/L, 占 21.3%)、甲藻门(0.15 mg/L, 占 16.9%)为主,而外围河道仍以蓝藻门为主(1.59 mg/L, 占 84.1%)。秋季,湿地和河道浮游植物生物量均转变为以隐藻门(分别为 0.64、0.05 mg/L, 占总生物量的 82.7%、43.73%)为主。冬季,湿地浮游植物生物量转变为以裸藻门(0.20 mg/L, 占 32.36%)和绿藻门(0.12 mg/L, 占 19.2%)为主,而河道则以隐藻门(0.25 mg/L, 占 54.21%)和硅藻门(0.14 mg/L, 占 30.8%)为主(图 4)。

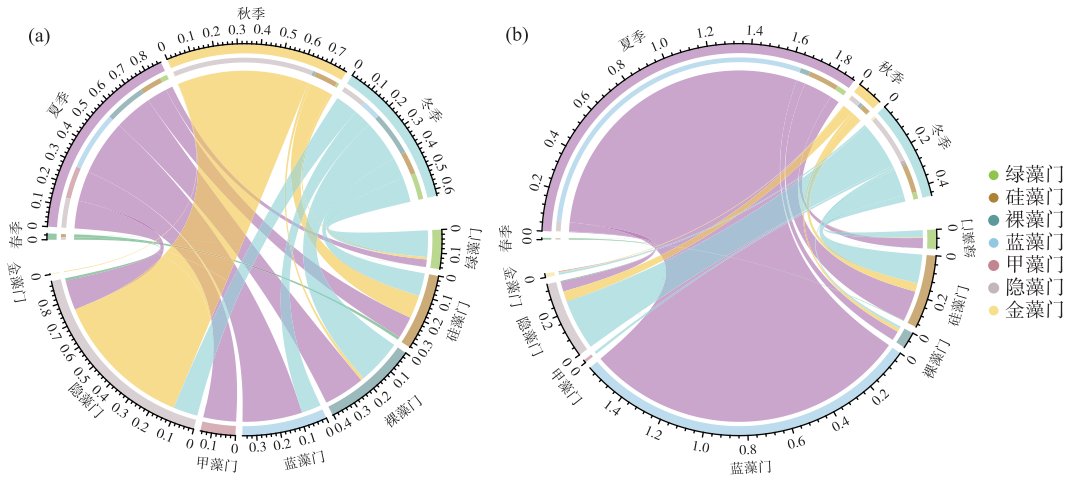


图 4 上海鸚鵡洲湿地(a)及其外围河道(b)浮游植物生物量(mg/L)组成及季节差异
Fig.4 Composition and seasonal variation of phytoplankton biomass (mg/L) in the Yingwuzhou Wetland (a) and its surrounding canals (b) in Shanghai

2.4 鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物优势种

鸚鵡洲湿地共确定浮游植物优势种 6 种,分别为蓝藻门的细小隐球藻(*Aphanocapsa elachista*),硅藻门的小环藻(*Cyclotella* sp.)、劳氏角毛藻(*Chaetoceros lorenzianus*),甲藻门的裸甲藻,隐藻门的尖尾蓝隐藻(*Chroomonas acuta*)和嗜蚀隐藻(*Cryptomonas erosa*)。外围河道共确定浮游植物优势种 9 种,分别为蓝藻门的细小隐球藻、惠氏微囊藻、歪头颤藻(*Oscillatoria curviceps*),硅藻门的小环藻、脆杆藻(*Fragilaria* sp.)、劳氏角毛藻、颗粒直链藻,隐藻门的尖尾蓝隐藻、嗜蚀隐藻、卵形隐藻(*Cryptomonas ovata*)。其中,细小隐球藻、尖尾蓝隐藻、嗜蚀隐藻是湿地与河道的共有优势种(表 2)。

细小隐球藻是鸚鵡洲湿地夏、冬季以及外围河道夏季的绝对优势种(Y 分别为 0.40、0.48、0.17);尖尾蓝隐藻是鸚鵡洲湿地春、秋季以及外围河道春、冬季的绝对优势种(Y 分别为 0.46、0.64、0.32、0.29);嗜蚀隐藻是外围河道春、秋、冬季的绝对优势种(Y 分别为 0.38、0.20、0.29)。

2.5 鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物物种多样性及功能多样性

鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物物种多样性与功能多样性存在显著的时空差异(图 5)。季节上,外围河道浮游植物物种多样性与功能多样性的季节差异均比湿地的季节差异大,即湿地的季节波动相对稳定。湿地与外围河道浮游植物 Shannon-Wiener 多样性指数与 Simpson 均匀度指数的季节变化表现为春季>夏季、冬季>秋季,外围河道的功能离散度与功能均匀度也表现出相似的季节变化规律,但湿地的功能离散度与功

表 2 上海鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物优势种和优势度指数*

Tab.2 Dominant species and dominance index of phytoplankton in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

优势种	鸚鵡洲湿地				外围河道			
	春季	夏季	秋季	冬季	春季	夏季	秋季	冬季
细小隐球藻	—	0.40	—	0.48	—	0.17	—	—
惠氏微囊藻	—	—	—	—	—	0.04	—	—
歪头颤藻	—	—	—	—	—	0.15	—	—
小环藻	0.30	—	—	—	—	—	—	—
脆杆藻	—	—	—	—	0.03	—	—	—
劳氏角毛藻	—	—	0.02	—	—	—	0.03	—
颗粒直链藻	—	—	—	—	—	—	—	0.13
裸甲藻	—	0.07	—	—	—	—	—	—
尖尾蓝隐藻	0.46	0.05	0.64	—	0.32	—	0.09	0.29
嗜蚀隐藻	0.15	—	0.12	—	0.38	—	0.20	0.29
卵形隐藻	—	—	—	—	—	—	0.03	—

* “—”表示在该季节没有成为优势种。

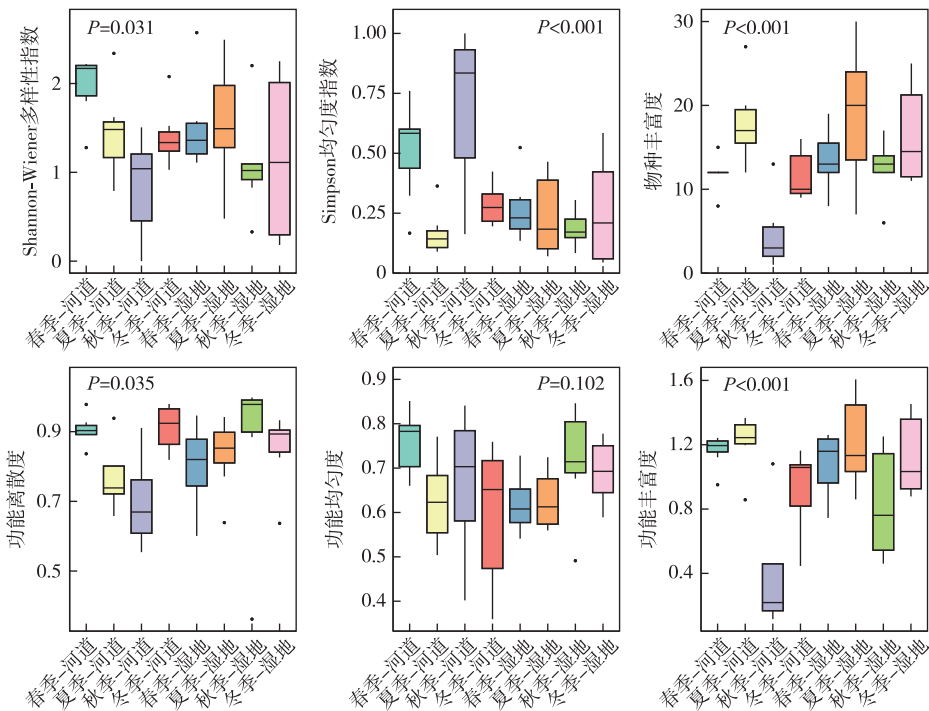


图 5 上海鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物物种多样性和功能多样性
Fig.5 Species diversity and functional diversity indices of phytoplankton in Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

能均匀度却呈现相反的季节变化规律,均在秋季最高,春、夏较低。此外,功能丰富度则与物种丰富度表现出相似的季节变化。空间上,外围河道浮游植物 Shannon-Wiener 多样性指数和 Simpson 均匀度指数各季节均略高于湿地,而物种丰富度则表现为湿地略高于河道。

2.6 鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物与环境因子的关系

非度量多维尺度分析结果显示,鸚鵡洲湿地和外围河道4个季节浮游植物群落差异性较大(图6),均具有明显的群落特征(表3)。鸚鵡洲湿地春季浮游植物群落位于排序轴的左上部分,群落优势功能类群为X2、B、Y,硅藻门是浮游植物生物量的主要组成部分。外围河道春季浮游植物群落位于排序轴的左下部分,群落优势功能群为Y、X2,浮游植物生物量以隐藻门为主。夏季鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物群落位于排序轴的右下部分,夏季鸚鵡洲湿地浮游植物优势功能类群为K,生物量以蓝藻门为主,指示种分析显示,此群落指示种为裸甲藻。夏季外围河道浮游植物优势功能类群为K、M、MP,生物量以蓝藻门为主,小环藻、歪头颤藻、螺旋浮丝藻是该群落的指示种。秋季鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落位于排序轴y轴正轴两侧。秋季湿地群落中浮游植物优势功能类群为X2、Y,以隐藻门生物量为主,指示种为硅藻门二头脆杆藻(*Fragilaria biceps*)和钝脆杆藻(*Fragilaria capucina*)。秋季外围河道浮游植物群落优势功能类群为Y、P、X2,以隐藻门生物量为主,卵形隐藻是该群落的指示种。冬季鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物群落位于排序轴的右上部分,其中湿地中浮游植物优势功能类群为K,生物量以裸藻门为主。绿藻门的球衣藻(*Chlamydomonas globosa*)、胶球藻,硅藻门的优美旭氏藻、劳氏角毛藻以及蓝藻门的细小隐球藻是该群落的指示种;而外围河道浮游植物优势功能类群为X2、P、Y,生物量以隐藻门为主,指示种有硅藻门的颗粒直链藻、隐藻门的嗜蚀隐藻以及金藻门的黄群藻(*Synura* sp.)。

表3 上海鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物功能类群、群落类型及指示种
Tab.3 Functional groups, community types and indicator species of phytoplankton in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

分类	鸚鵡洲湿地				外围河道			
	春季	夏季	秋季	冬季	春季	夏季	秋季	冬季
功能类群	X2/B/Y	K	X2/Y	K	Y/X2	K/M/MP	Y/P/X2	X2/P/Y
群落类型	硅藻	蓝 裸 甲藻	隐藻	裸 绿藻	隐 硅藻	蓝藻	隐 硅藻	隐 硅藻
指示种	*	裸甲藻	二头脆杆藻、钝脆杆藻	球衣藻、胶球藻、优美旭氏藻、劳氏角毛藻、细小隐球藻	*	小环藻、歪头颤藻、螺旋浮丝藻	卵形隐藻	颗粒直链藻、嗜蚀隐藻、黄群藻

“*”表示该季节无指示种。

前项选择结果表明,WT、Turb、pH、Chl.a、DIP、Sal、DO、SD是造成以上群落差异性的显著环境因子(图6)。其中影响群落差异最主要的环境因子是WT、DO、SD,其次为Sal、Turb、pH、DIP、Chl.a。WT、Turb、DIP与春、夏季鸚鵡洲湿地和外围河道浮游植物群落呈正相关关系,pH与夏季鸚鵡洲湿地和外围河道浮游植物群落呈正相关,Chl.a与春季群落呈正相关关系;Sal、DO、SD与秋、冬季鸚鵡洲湿地和外围河道浮游植物群落呈正相关关系。

分类回归树结果表明上海鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落时空分布主要受Sal、WT、NH₃-N的影响(图7)。仅考虑空间维度时,Sal是造成上海鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落差异的关键因子(图7a),Sal值<3.2‰时划分为外围河道浮游植物群落;Sal值≥3.2‰时划分为鸚鵡洲湿地浮游植物群落。仅考虑时间维度时,WT和NH₃-N是造成上海鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落季节差异的关键因子(图7b),当19℃≤WT值<28℃时划分为春季浮游植物群落;WT值≥28℃时划分为夏季浮游植物群落;WT值<19℃且NH₃-N值<0.003mg/L时划分为秋季浮游植物群落;WT值<19℃且NH₃-N值≥0.003mg/L时划分为冬季浮游植物群落。

冗余分析结果表明,WT、SD、Sal、DO、DIP、NH₃-N、NO₂⁻-N是鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物优势种分布具有显著解释性的影响因子(P<0.01),前两轴的累计解释量为56.08%。第一排序轴与WT呈正相关,与Sal呈负相关;第二排序轴与SD、DO呈正相关,与DIP、NO₂⁻-N呈负相关。优势种中,歪头颤藻与NH₃-N、WT呈显著正相关,与Sal呈显著负相关;颗粒直链藻、裸甲藻与NH₃-N呈显著正相关;脆杆藻与SD、DO、NH₃-N呈正相关;嗜蚀隐藻、尖尾蓝隐藻、细小隐球藻、劳氏角毛藻与SD、DO、Sal呈显著正相关;小环藻、卵形隐藻、

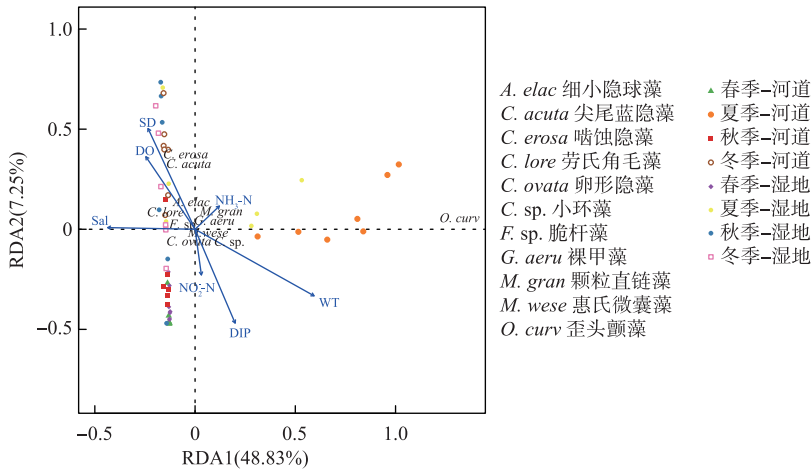


图8 上海鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物优势种与环境因子的 RDA 分析
 Fig.8 Redundancy analysis (RDA) of dominant species of phytoplankton and environmental factors in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai

异量。此外,两组因子对 Shannon-Wiener 多样性和功能均匀度的总解释率最低(分别解释了 21.5% 和 10.1%)。其中,环境因子仅显著解释了 10% 的 Shannon-Wiener 多样性变异量,同时解释了 3.8% 的功能均匀度,时间因子单独、显著解释了 6.3% 的功能均匀度,并与环境因子交互解释了 11.5% 的 Shannon-Wiener 多样性变异量(图 9)。

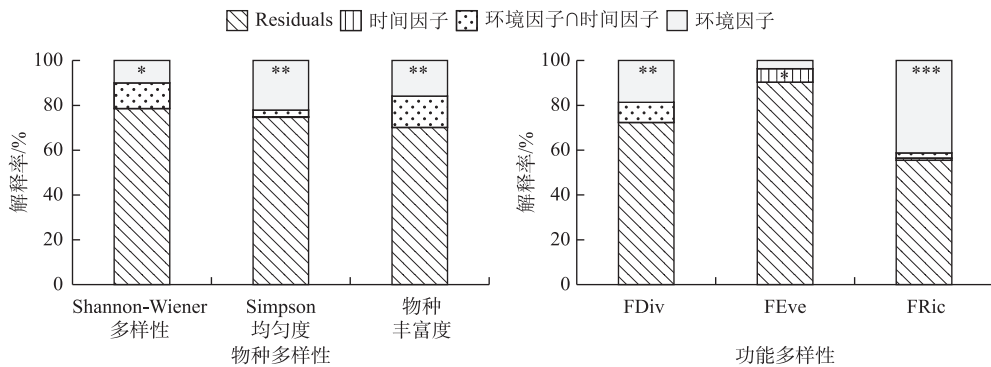


图 9 环境因子和时间因子对上海鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物物种多样性和功能多样性的变差分解 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$)
 Fig.9 Variance partitioning analysis of temporal and environmental factors for species diversity indices and functional diversity indices of phytoplankton in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals in Shanghai (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$)

3 讨论

3.1 鸚鵡洲湿地与外围河道浮游植物群落特征及时空差异

本研究在位于杭州湾北岸的上海鸚鵡洲湿地与外围河道的四季调查中共鉴定浮游植物 97 种,物种丰富度高于 Zhang 等^[18] 2004—2010 年夏季在杭州湾报道的 84 种、刘炜等^[19] 2018 年秋季在杭州湾北岸人工潟湖报道的 54 种;与杨娜等^[20] 2018 年夏季在杭州湾北岸人工潟湖鉴定到的 96 种接近;略低于刘巧等^[21] 2017

年7—12月在杭州湾生物修复区与非修复区记录到的103种。不同时间和空间尺度上物种丰富度差异在河口区域研究中较为常见,杭州湾河口区域水动力条件决定了水环境条件极不稳定,水体环境因子显著的时空变化使得浮游植物时空差异较大。上海鸚鵡洲湿地与外围河道浮游植物种类组成与已有河口区域浮游植物研究^[22-23]类似,均以硅藻门为主,绿藻门次之。绿藻门、裸藻门浮游植物在总种类数中的比例高于同区域其他研究,蓝藻门、甲藻门的组成比例则相对较低^[18-20]。鸚鵡洲湿地和外围河道共有种有61种,占总种类数的62.9%,可能是因为鸚鵡洲湿地与外围河道具有间接连通性,外围河道中包括了入海河流,它是连接陆地与海洋生态系统的重要生态廊道,在不断为滨海湿地及近海海域输送物质的同时,也加强了水生生物体的输入。

鸚鵡洲湿地与外围河道不同的水动力条件可能是主导两种水体浮游植物生物量组成空间差异的因素之一。外围河道中水体流速较快并且高度混合,具有较硬硅质外壳的硅藻等重量系数较大的藻类更能抵抗水流冲刷等物理环境^[24-25]而大量生长,使得浮游植物生物量较高。而湿地水体流速相对较缓、水体更加稳定,偏好弱紊动水体的小型绿藻、裸藻等具有较小重量系数的类群占比较高,从而导致鸚鵡洲湿地浮游植物生物量低于外围河道。从生物量季节演替的角度看,鸚鵡洲湿地从春季到冬季表现出硅藻—蓝—裸—甲藻—隐藻—裸—绿藻的演替规律,而外围河道则表现出隐—硅藻—蓝藻—隐—硅藻—隐—硅藻的季节演替规律。鸚鵡洲湿地浮游植物群落类型的季节更替比外围河道更明显、更多样,可能与湿地本身作为季节性积水带/水域会随季节性气候更替形成不同、但季节内相对稳定的水环境有关。与鸚鵡洲湿地不同,除夏季外外围河道均是以隐藻生物量为主的群落类型,可能是隐藻喜生于氮丰富的水体中^[26]且外围河道的氮浓度远高于湿地所致。湿地春季和外围河道冬季硅藻生物量也较高,与春、冬季水温较低以及光照不充分限制了很多藻类生长、但硅藻仍然能获得生长优势有关^[27-29]。此外,冬季水量少、流速缓、水力停留时间长、颗粒物沉降等因素使得水体透明度高于其他季节,促进浮游植物光合作用,造成冬季两种水体的浮游植物生物量高于春、秋季,与Wang等在杭州湾海域的研究结果一致^[30],同时也与冬季水体扰动减弱、为浮游植物提供稳定的生长环境有关。

鸚鵡洲湿地与外围河道浮游植物均为多优势种型群落,但优势种组成存在差异。外围河道是狭长的城市生态廊道,与周围陆地生态系统互动频繁,受周边人为活动影响较大,生境异质性较高,可以支持更多类型浮游植物大量生长繁殖,因而外围河道较鸚鵡洲湿地的浮游植物优势种组成更为多样,各优势种的优势度指数也相对较低。尖尾蓝隐藻和嗜蚀隐藻是春、秋、冬三季在鸚鵡洲湿地与外围河道均占有优势地位的浮游植物种类。隐藻作为混合营养型生物以及具有特殊光合作用的浮游植物,可以通过切换不同的营养机制在低光照强度下维持种群数量^[15,26,31]。夏季,蓝藻门的细小隐球藻则成为鸚鵡洲湿地与外围河道的共有优势种,这可能与蓝藻门在高温、强光条件下可以充分占据可利用空间、高效利用水体中的可获取资源而大量生长^[32-33]有关。劳氏角毛藻是秋季鸚鵡洲湿地与外围河道均出现的优势种,作为一种我国近岸海域常见的广布暖水种,劳氏角毛藻常在夏、秋季海域中形成优势种^[34]。

3.2 影响鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物群落的主要环境因子

本研究中NMDS结合envfit分析结果显示,WT、DO、SD、Sal、Turb、pH、DIP、Chl.a是对群落时空差异具有显著解释性的环境因子;分类回归树分析显示,当只考虑季节或空间单个因子时,Sal是区分鸚鵡洲湿地和外围河道浮游植物群落的关键因子,WT和NH₃-N是区分研究区域浮游植物群落季节差异的关键因子。RDA分析结果显示,WT、SD、Sal、DO、DIP、NH₃-N、NO₂-N是对优势种分布具有显著解释性的影响因子。综上所述,WT、DO、SD、营养盐及Sal是上海鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落分布最主要的影响因子。

水温是具有明显季节特征的影响因子,水温上升是浮游植物代谢和大量繁殖过程的主要驱动力^[35-37],较高的水温有助于蓝藻达到最大生长速率形成优势从而影响群落结构^[38-40]。夏季鸚鵡洲湿地及其外围河道浮游植物群落优势种惠氏微囊藻、歪头颤藻等蓝藻受水温的影响显著(图8),这几种优势种所属浮游植物群落分布也与水温呈显著正相关(图6),同时分类回归树分析显示,水温是区分夏季与其他季节浮游植物群落的关键因子(图7)。本研究中SD、DO与秋、冬季鸚鵡洲湿地及冬季外围河道浮游植物群落分布呈正相关关系,与夏季鸚鵡洲湿地及外围河道浮游植物群落分布呈负相关。透明度高的水体环境有利于浮游植物获得光照大量繁殖^[41-43];而透明度低的水体一方面由于水下光照不足从而限制浮游植物生长,另一方面由于

悬浮于水中的大颗粒物的扰动或物理作用对浮游植物的生长不利。DO 与浮游植物的正相关关系也在相关研究中得以证实^[44-45],本研究中夏、冬季鸚鵡洲湿地优势种细小隐球藻、尖尾蓝隐藻以及秋、冬季外围河道优势种嗜蚀隐藻、尖尾蓝隐藻、劳氏角毛藻均与 SD 和 DO 呈正相关。

营养盐是浮游植物生长与繁殖的重要物质基础,营养盐浓度变化会影响浮游植物的群落分布^[46-48]。磷是浮游植物光合作用、能量储存以及细胞分裂等生长过程的重要元素^[49-50], $\text{NH}_3\text{-N}$ 是浮游植物最容易利用的氮源^[51],一定浓度范围内的 $\text{NO}_2\text{-N}$ 也可作为浮游植物生长所用。本研究中 DIP、 $\text{NO}_2\text{-N}$ 与春季鸚鵡洲湿地和外围河道以及秋季外围河道浮游植物群落呈显著正相关,这些群落的优势类群均为隐藻和硅藻,两者均对低温及高营养盐的环境条件有较好的适应性而发展为优势类群^[52-54]。分类回归树还表明, $\text{NH}_3\text{-N}$ 是区分秋、冬季节浮游植物群落的关键因子,这与冬季枯水期水量减少导致营养盐浓度增大有关。盐度是影响河口区域浮游生物群落结构与分布的决定性因素之一^[55-56],特殊的水动力条件使得河口区域淡水与海水充分混合,成为较独特的海水—淡水生态交汇区。特殊的盐度条件筛选出具有能适应一定盐度种类的浮游植物群落,这与城市内河淡水条件下的浮游植物群落差异较大,因此本研究中 Sal 是区分鸚鵡洲湿地与外围河道浮游植物群落差异的关键因子。除以上环境因子外,本研究未涵盖的其他环境因子也可能影响鸚鵡洲湿地以及外围河道的浮游植物群落格局,如电导率、总溶解固体、重金属含量等^[57-58]。不同的环境组成可为浮游植物群落提供不同的生态位空间,使其群落组成发生改变。未来研究可进一步探究环境因子与浮游植物种群之间的具象关系,明晰种群对环境因子的具体响应机制。

除了 WT、Sal、营养盐等环境因素,滨海湿地作为季节性积水地带/水域和城市入海河流的独特水文动态特征、水体生物因子及周边人类活动等因素也可成为浮游植物群落的重要影响因子。此外,扩散限制等空间过程也可能在滨海湿地的浮游植物群落构建中发挥作用,对应浮游植物群落组成之间的相似度随着样点间地理距离发生改变。

3.3 浮游植物物种多样性与功能多样性对环境和时间因子的响应差异

外围河道浮游植物物种多样性与功能多样性的季节差异均比湿地的季节差异大,即湿地生物多样性的季节波动相对河道稳定(图 5)。这可能与湿地的调节功能有关^[59],其对季节性水文条件的调节及对季节变化所带来扰动的调节,对生物多样性起到一定的维稳作用。

物种多样性和功能多样性对环境与时间因子(季节)的响应存在较大差异(图 9)。功能离散度阐释了浮游植物生态位差异及与种间资源竞争的强弱^[60]。本研究中,环境因子显著解释了 Shannon-Wiener 多样性和功能离散度的变异,且对功能离散度的解释率(18.8%)显著高于对 Shannon-Wiener 多样性的解释率(10%),这表明环境对物种生态位的筛选要强于对物种个体的筛选。一般来说,如优势种分布在功能空间的边缘,则功能离散度高,表明生态位分化明显,种间资源竞争较弱;反之,如优势种接近功能空间中心,则功能离散度低,表明种间资源竞争激烈^[17,61]。本研究结果中,外围河道春、冬季与湿地秋季的功能离散度明显高于其他季节,表明群落种间资源竞争较弱,可能原因在于这 3 个群落均以嗜蚀隐藻和尖尾蓝隐藻占绝对优势,两个种的生态幅均较宽^[62,63],两个个体大小差异较大、且为混合营养型生物以及具有特殊光合作用,可以通过切换不同的营养机制实现生态位分化。功能均匀度值越高说明功能空间资源利用越充分,反之数值越低表明群落中物种功能性状越相似,资源利用率越低^[63]。本研究中,功能均匀度集中分布在 0.6~0.8 之间,表明功能空间的资源利用较为充分,资源利用率较高。本研究结果表明环境因子与时间因子对功能均匀度和 Simpson 均匀度的影响不同。环境因子仅对 Simpson 均匀度的影响显著,对功能均匀度的影响不显著,仅解释了少量的功能均匀度变异,这与王松波等^[64]的研究结果一致。而功能均匀度受时间因子的影响显著,可能与季节更替过程中气象条件、水体生态系统营养级结构的变化、浮游生物群落季节性演替过程中种间关系等因素有关。功能丰富度越高则反映群落中浮游植物功能性状占据的功能空间越大,群落对干扰的承受能力越强^[60]。本研究中鸚鵡洲湿地和河道功能丰富度均表现为秋季远低于其他季节,且秋季湿地的功能丰富度显著高于外围河道,表明秋季是该研究区域浮游植物群落四季中抗干扰能力最弱的季节,且湿地的抗干扰能力显著高于河道。虽然功能丰富度的大小受物种丰富度的直接影响^[64-65],但两者对环境的响应程度差异较大。变差分解结果表明,环境因子均显著解释了物种丰富度和功能丰富度的变异,但对功能丰富度的解释量(41.2%)显著高于对物种丰富度的解释量(16%)。这一结果表明功能丰富度对环境

的响应显著大于物种丰富度,也就是说功能丰富度的环境敏感性比物种丰富度高,在一定程度上佐证了“环境筛选的是物种的功能,而不是物种本身”这一观点。

4 结论

2022年8月—2023年5月分四季对上海鸚鵡洲湿地与外围河道进行浮游植物群落采集,共确定浮游植物97种。整个调查期内,鸚鵡洲湿地与外围河道水体中浮游植物种类组成较为相似、平均生物量基本相当,但优势种结构和群落类型的演替规律存在较大差异。浮游植物群落显著的季节与空间差异主要由WT、DO、SD、NH₃-N、DIP、Sal环境因子驱动,其中,Sal是区分湿地与河道浮游植物群落的关键因子,WT和NH₃-N是区分四季浮游植物群落的关键因子。环境对物种生态位的筛选要强于对物种个体的筛选,研究区域内功能空间的资源利用较为充分,秋季是浮游植物群落抗干扰能力最弱的季节,湿地的抗干扰能力显著高于河道,功能丰富度的环境敏感性比物种丰富度高。浮游植物群落结构以及功能多样性等特征能够较为有效地反映生态交错带水环境的时空变化,未来可用于滨海区域生物多样性保护以及生态系统功能恢复效果的评估与预测。

致谢:感谢华东师范大学陈雪初教授在野外样品采集工作中的帮助与支持。

5 参考文献

- [1] Rogers K, Kelleway JJ, Saintilan N *et al.* Wetland carbon storage controlled by millennial-scale variation in relative sea-level rise. *Nature*, 2019, **567**: 91-95. DOI: 10.1038/s41586-019-0951-7.
- [2] Li GG, Tu XX, Wang PE *et al.* Characteristics of plankton community and their relationships with environmental factors in mudflat wetland of Hangzhou Bay, East China. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(10): 2764-2771.
- [3] Pan CM, Liu Y, An RZ *et al.* Phytoplankton in Mitika Wetland, Tibet, China: 2. Characteristics of functional groups and their relationship with environmental factors. *J Lake Sci*, 2022, **34**(4): 1115-1126. DOI: 10.18307/2022.0406. [潘成梅, 刘洋, 安瑞志等. 西藏麦地卡湿地的浮游植物——2. 功能群特征及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, **34**(4): 1115-1126.]
- [4] Tarafdar L, Mohapatra M, Muduli PR *et al.* Co-occurrence patterns and environmental factors associated with rapid onset of *Microcystis aeruginosa* bloom in a tropical coastal lagoon. *Journal of Environmental Management*, 2023, **325**(Pt B): 116580. DOI: 10.1016/j.jenvman.2022.116580.
- [5] Chen XC, Zeng GQ, Xie QL *et al.* A novel combined recirculating treatment system for intensive marine aquaculture. *Aquaculture Research*, 2017, **48**(9): 5062-5071. DOI: 10.1111/are.13323.
- [6] Wu W, Li CX, Chen XC. Evaluation of the effectiveness of a coastal ecological restoration project based on ecosystem services: A case study on Yingwuzhou Wetland, China. *Journal of East China Normal University: Natural Science*, 2020, (3): 98-108. DOI: 10.3969/j.issn.1000-5641.2023.03.015. [吴威, 李彩霞, 陈雪初. 基于生态系统服务的海岸带生态修复工程成效评估——以鸚鵡洲湿地为例. 华东师范大学学报:自然科学版, 2020, (3): 98-108.]
- [7] Wu W, Li CX, Chen XC. Study on changes and characteristics of urban coastal landscape pattern driven by coastal zone rehabilitation—A case study of Yingwuzhou Wetland. *Journal of Northwest Normal University: Natural Science*, 2021, **57**(4): 24-30, 37. [吴威, 李彩霞, 陈雪初. 海岸带整治修复驱动下的城市滨海空间景观格局变化及其特征研究——以上海鸚鵡洲生态湿地为例. 西北师范大学学报:自然科学版, 2021, **57**(4): 24-30, 37.]
- [8] He K, Zhang ZY, Song AN *et al.* Impact of coastal ecological restoration project on bird diversity and community dynamics. *Journal of East China Normal University: Natural Science*, 2023, (3): 158-166. [贺坤, 张紫菀, 宋桢楠等. 海岸带生态修复工程对鸟类多样性及群落动态变化的影响分析. 华东师范大学学报:自然科学版, 2023, (3): 158-166.]
- [9] Yang HL, Tang JW, Zhang CS *et al.* Enhanced carbon uptake and reduced methane emissions in a newly restored wetland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2020, **125**(1): e2019JG005222. DOI: 10.1029/2019JG005222.
- [10] 毕列爵, 胡征宇. 中国淡水藻志 第八卷: 绿藻门绿球藻目(上). 北京: 科学出版社, 1998.
- [11] 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.
- [12] 王全喜, 曹建国, 刘妍等. 上海九段沙湿地自然保护区及其附近水域藻类图集. 北京: 科学出版社, 2008.
- [13] Reynolds CS, Huszar V, Kruk C *et al.* Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2002, **24**(5): 417-428. DOI: 10.1093/plankt/24.5.417.
- [14] Hu R, Lan YQ, Xiao LJ *et al.* The concepts, classification and application of freshwater phytoplankton functional groups. *J Lake Sci*, 2015, **27**(1): 11-23. DOI: 10.18307/2015.0102. [胡韧, 蓝于倩, 肖利娟等. 淡水浮游植物功能群的概念、划分方法和应用. 湖泊科学, 2015, **27**(1): 11-23.]

- [15] Fan XC, Dai CF, Lu XX *et al.* Study on phytoplankton functional group succession and driving parameters in the Jinhewan Urban Wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(16): 5726-5738. DOI: 10.5846/stxb2017102 51916. [范小晨, 代存芳, 陆欣鑫等. 金河湾城市湿地浮游植物功能类群演替及驱动因子. 生态学报, 2018, **38**(16): 5726-5738.]
- [16] Ma KP, Liu YM. Measurement of biotic community diversity Iqdiversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*, 1994, **2**(4): 231-239. DOI: 10.17520/biods.1994027. [马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(下). 生物多样性, 1994, **2**(4): 231-239.]
- [17] Villéger S, Mason NWH, Moullot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, **89**(8): 2290-2301. DOI: 10.1890/07-1206.1.
- [18] Zhang YX, Yu J, Jiang ZB *et al.* Variations of summer phytoplankton community related to environmental factors in a macro-tidal estuarine embayment, Hangzhou Bay, China. *Journal of Ocean University of China*, 2015, **14**(6): 1025-1033. DOI: 10.1007/s11802-015-2483-6.
- [19] Liu W, Yang N, Zhang SM *et al.* Relationship between phytoplankton community changes and environmental factors during the interchange of autumn and winter in a low-salinity lagoon. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(10): 3342-3349. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202010.027. [刘伟, 杨娜, 张晟曼等. 低盐潟湖秋冬交替期浮游植物群落变化与环境因子的关系. 生态学杂志, 2020, **39**(10): 3342-3349.]
- [20] Yang N, Duan YL, Bao YL *et al.* Relationship between summer phytoplankton community succession and environment factors in the artificial lagoon of Hangzhou Bay. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2020, **29**(5): 757-769. DOI: 10.12024/jsou.20200202922. [杨娜, 段元亮, 包炎琳等. 杭州湾人工潟湖夏季浮游植物群落演替与环境因子的关系. 上海海洋大学学报, 2020, **29**(5): 757-769.]
- [21] Liu Q, Liu MM, Yang N *et al.* Comparative analysis of phytoplankton community structure in bioremediation area and non-remediation area of Hangzhou Bay. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(2): 412-419. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201902.020. [刘巧, 刘萌萌, 杨娜等. 杭州湾生物修复区与非修复区浮游植物群落结构比较. 生态学杂志, 2019, **38**(2): 412-419.]
- [22] Shangguan XX, Xue JZ, Wu HX. Ecological features of phytoplankton community in the Yangtze River Estuary. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, **28**(5): 689-698. DOI: 10.12024/jsou.20181002414. [上官欣欣, 薛俊增, 吴惠仙. 长江口浮游植物群落结构的特征. 上海海洋大学学报, 2019, **28**(5): 689-698.]
- [23] Wang WJ, Fag YH, Hu XD. Spatio-temporal distribution of the phytoplankton community in Dadu River near angu reservoir and its relationship with environmental factors. *Journal of Hydroecology*, 2019, **40**(6): 16-23. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2019.06.003. [王文君, 方艳红, 胡晓东. 大渡河河口浮游植物群落时空分布及其与环境因子的关系. 水生态学杂志, 2019, **40**(6): 16-23.]
- [24] Zhang HH, Wang N, Zong RR *et al.* Research progress on influence of hydrodynamic conditions on algal physiology and ecology. *Research of Environmental Sciences*, 2022, **35**(1): 181-190. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2021.10.20. [张海涵, 王娜, 宗容容等. 水动力条件对藻类生理生态学影响的研究进展. 环境科学研究, 2022, **35**(1): 181-190.]
- [25] Zhang Q, Chen QS, Lin YQ *et al.* Characteristics of phytoplankton community structure and its driving factors along the cascade reservoirs in the Lancang River. *J Lake Sci*, 2023, **35**(2): 530-539. DOI: 10.18307/2023.0211. [张琦, 陈宇琛, 林育青等. 澜沧江梯级水库浮游植物群落结构特征及其关键驱动因子. 湖泊科学, 2023, **35**(2): 530-539.]
- [26] Chen S, Xie Q, Fu M *et al.* Structural characteristics of zooplankton and phytoplankton communities and its relationship with environmental factors in a typical tributary reservoir in the three gorges reservoir region. *Environmental Science*, 2021, **42**(5): 2303-2312. DOI: 10.13227/j.hjlx.202008263. [陈莎, 谢青, 付梅等. 三峡库区典型支流水库浮游动植物群落结构特征及其与环境因子的关系. 环境科学, 2021, **42**(5): 2303-2312.]
- [27] Nunes S, Latasa M, Gasol JM *et al.* Seasonal and interannual variability of phytoplankton community structure in a Mediterranean coastal site. *Marine Ecology Progress Series*, 2018, **592**: 57-75. DOI: 10.3354/meps12493.
- [28] Wang SX, Wei L, Wang S *et al.* Seasonal changes of phytoplankton community structure and its influencing factors in lakes and reservoirs adjacent to water sources in Shanghai. *J Lake Sci*, 2022, **34**(4): 1127-1139. DOI: 10.18307/2022.0407. [王三秀, 魏莱, 王爽等. 上海水源地毗邻湖库浮游植物群落结构的季节变化及其影响因子. 湖泊科学, 2022, **34**(4): 1127-1139.]
- [29] Sun X, Jiang XM, Song GF *et al.* Spatio-temporal patterns of phytoplankton communities and their driving environmental factors in Lake Qinghai. *J Lake Sci*, 2023, **35**(2): 540-552. DOI: 10.18307/2023.0212. [孙兴, 蒋小明, 宋高飞等. 青海湖浮游植物群落时空格局及其环境驱动因子. 湖泊科学, 2023, **35**(2): 540-552.]
- [30] Wang YH, Chen JF, Zhou F *et al.* Spatial and temporal variations of chlorophyll a and primary productivity in the Hangzhou Bay. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2022, **10**(3): 356. DOI: 10.3390/jmse10030356.
- [31] 段德麟, 胡自民, 胡征宇等. 藻类学. 北京: 科学出版社, 2012.
- [32] Cheng HM, Qiu BS. Cyanobacterial gas vesicles and their regulation on the vertical distribution of cyanobacteria in water body. *Plant Physiology Journal*, 2006, (5): 974-980. [成慧敏, 邱保胜. 蓝藻的伪空泡及其对蓝藻在水体中垂直分布的调节. 植物生理学通讯, 2006, (5): 974-980.]
- [33] Wang N, Xiong JQ, Wang XC *et al.* Relationship between phytoplankton community and environmental factors in landscape water with high salinity in a coastal city of China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, **25**(28): 28460-28470. DOI: 10.1007/s11356-

- 018-2886-1.
- [34] Zhang FR, Jin L, Ye Y. Spatial and temporal variation of phytoplankton community structure and species diversity in mangrove restoration area of Haicang Bay, Xiamen. *Chinese Journal of Ecology*, 2023, **42**(7): 1604-1609. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202306.029. [张富荣, 金亮, 叶勇. 厦门海沧湾红树林恢复区水体浮游植物群落组成与物种多样性的时空分布. 生态学杂志, 2023, **42**(7): 1604-1609.]
- [35] Xu Z, Yin DC, Chen J *et al.* Effects of temperature and illumination on Chlorophyll fluorescence characteristics of four common bloom algae. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2017, **34**(6): 39-44. DOI: 10.11988/ckyyb.20161004. [许珍, 殷大聪, 陈进等. 温度和光强对4种常见水华藻叶绿素荧光特性的影响. 长江科学院院报, 2017, **34**(6): 39-44.]
- [36] Lüring M, Eshetu F, Faassen EJ *et al.* Comparison of cyanobacterial and green algal growth rates at different temperatures. *Freshwater Biology*, 2013, **58**(3): 552-559. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02866.x.
- [37] Trombetta T, Vidussi F, Mas S *et al.* Water temperature drives phytoplankton blooms in coastal waters. *PLoS One*, 2019, **14**(4): e0214933. DOI: 10.1371/journal.pone.0214933.
- [38] Liu X, Lu XH, Chen YW. The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. *Harmful Algae*, 2011, **10**(3): 337-343. DOI: 10.1016/j.hal.2010.12.002.
- [39] Kosten S, Huszar VLM, Bécares E *et al.* Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*, 2012, **18**(1): 118-126. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x.
- [40] Qian XY, Li JB, Ao W *et al.* Seasonal dynamics of phytoplankton and its relationship with environmental factors in Lake Hulun. *J Lake Sci*, 2022, **34**(6): 1814-1827. DOI: 10.18307/2022.0603. [钱玺亦, 李金彪, 敖文等. 呼伦湖浮游植物群落季节动态及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, **34**(6): 1814-1827.]
- [41] An R, Wang F, Yu H *et al.* Characteristics and physical factors of phytoplankton functional groups in small Xingkai Lake. *The Research of Environmental Sciences*, 2016, **29**(7): 985-994. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2016.07.06.
- [42] Yu XP, Chen YW, Liu JF *et al.* Analysis on the current situation of phytoplankton in the typical river-lake ecotone of Lake Poyang. *Environmental Science*, 2023, **44**(9): 4954-4964. DOI: 10.13227/j.hjlx.202211066. [于新平, 陈宇炜, 刘金福等. 鄱阳湖典型河湖交汇区浮游植物现状分析. 环境科学, 2023, **44**(9): 4954-4964.]
- [43] Wu ZS, Liu JT, Huang JC *et al.* Do the key factors determining phytoplankton growth change with water level in China's largest freshwater lake? *Ecological Indicators*, 2019, **107**: 105675. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105675.
- [44] Xiang R, Li QY, Yu Y *et al.* Functional group characteristics of planktonic diatoms and their relationship with environmental factors in the Ruxi River. *Environmental Science*, 2017, **38**(8): 3290-3301. DOI: 10.13227/j.hjlx.201701111. [向蓉, 李巧玉, 喻焱等. 汝溪河浮游硅藻功能群特征及其与环境因子相关性分析. 环境科学, 2017, **38**(8): 3290-3301.]
- [45] Wang YR, Xu TT, Dong WT *et al.* Phytoplankton community characteristics and water quality assessment in Songbei National Wetland Park, Harbin. *Journal of Northeast Forestry University*, 2023, **51**(8): 71-76. [王云瑞, 徐甜甜, 董文涛等. 松北国家湿地公园浮游植物群落结构特征与水质评价. 东北林业大学学报, 2023, **51**(8): 71-76.]
- [46] Liu X, Li Y, Shen RJ *et al.* Reducing nutrient increases diatom biomass in a subtropical eutrophic lake, China—Do the ammonium concentration and nitrate to ammonium ratio play a role? *Water Research*, 2022, **218**: 118493. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118493.
- [47] Hou EG, Shang SQ, Guan SS *et al.* Spatial and temporal distribution and functional group characteristics of plankton community in Jixi wetland, Jinan City. *Journal of Dalian Ocean University*, 2023, **38**(3): 482-493. [侯恩光, 商书芹, 关思思等. 济南市济西湿地浮游生物群落时空分布及功能群特征. 大连海洋大学学报, 2023, **38**(3): 482-493.]
- [48] Wang YF, Zhou CT, Zhao ZH *et al.* Seasonal dynamics of phytoplankton and its relationship with the environmental factors in subtropical reservoirs. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(10): 4010-4022. DOI: 10.5846/stxb201911182498. [王远飞, 周存通, 赵增辉等. 亚热带水库浮游植物季节动态及其与环境因子的关系. 生态学报, 2021, **41**(10): 4010-4022.]
- [49] Ma Y, Lu XX, Fan YW. Correlation between phytoplankton community patterns and environmental factors in Harbin section of the Songhua River. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(1): 224-234. DOI: 10.5846/stxb201909262022. [马煜, 陆欣鑫, 范亚文. 松花江哈尔滨段浮游植物群落格局及其与环境因子的相关性. 生态学报, 2021, **41**(1): 224-234.]
- [50] Xiao YN, Cheng JH, Mo XC *et al.* Spatio-temporal variation of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in Danjiangkou Reservoir. *J Lake Sci*, 2023, **35**(3): 821-832. DOI: 10.18307/2023.0306. [肖玉娜, 程靖华, 莫晓聪等. 丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2023, **35**(3): 821-832.]
- [51] Zhou T, Li ZK, Feng LL. The different roles of ammonium and nitrate in the bloom self-maintenance of Lake Taihu. *China Environmental Science*, 2013, **33**(2): 305-311. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6923.2013.02.017. [周涛, 李正魁, 冯露露. 氨氮和硝氮在太湖水华自维持中的不同作用. 中国环境科学, 2013, **33**(2): 305-311.]
- [52] Li J, Yin W, Jia HY *et al.* Research progress on diatom blooms in the middle and lower Hanjiang River: Review and advances. *Journal of Hydroecology*, 2020, **41**(5): 136-144. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2020.05.016. [李健, 尹炜, 贾海燕等. 汉江中下游硅藻水华研究进展. 水生态学杂志, 2020, **41**(5): 136-144.]

- [53] Zhu WJ, Ding ZJ, Li YJ *et al.* Phytoplankton community structure of Hongcheng Lake in Haikou City, Hainan. *Journal of Safety and Environment*, 2020, **20**(2): 773-778. DOI: 10.13637/j.issn.1009-6094.2019.0716. [朱为菊, 丁兆建, 李亚军等. 海口市红城湖浮游植物群落结构特征分析. 安全与环境学报, 2020, **20**(2): 773-778.]
- [54] Liu JK, Zhang XR, Huo YB. Structural characterization of algal community in modern lakes of west Songnen Plain and identification of its influencing factors. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2023, **45**(2): 150-159. [刘嘉康, 张新荣, 霍元勃. 松嫩平原西侧现代湖泊藻类群落结构特征及其影响因素分析. 海洋湖沼通报, 2023, **45**(2): 150-159.]
- [55] Wong MW, Townsend DW. Phytoplankton and hydrography of the Kennebec Estuary, Maine, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, **178**: 133-144. DOI: 10.3354/meps178133.
- [56] Wang JH. Phytoplankton communities in three distinct ecotypes of the Changjiang Estuary. *Periodical of Ocean University of China*, 2002, **32**(3): 422-428. [王金辉. 长江口 3 个不同生态系的浮游植物群落. 青岛海洋大学学报, 2002, **32**(3): 422-428.]
- [57] Zhang GS, Wu TT, Yan JS *et al.* Effects of the sea water environmental factors on zooplankton community nearshore of the Yalu River estuary in winter. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(1): 390-399. DOI: 10.5846/stxb202003250677. [张广帅, 吴婷婷, 闫吉顺等. 鸭绿江口近岸海域水质环境对冬季浮游动物群落结构的影响. 生态学报, 2022, **42**(1): 390-399.]
- [58] Liu Y, An RZ, Yang H *et al.* Spatial-temporal distribution characteristics and its driving factors of phytoplankton community in Lhalu Wetland, Tibet, China. *J Lake Sci*, 2024, **36**(2): 403-415. DOI: 10.18307/2024.0216. [刘洋, 安瑞志, 杨号等. 西藏拉鲁湿地浮游植物群落时空分布特征及其驱动因子. 湖泊科学, 2024, **36**(2): 403-417.]
- [59] 《中国大百科全书》总编辑委员会. 中国大百科全书(第三版). 北京: 中国大百科全书出版社, 2021.
- [60] Zhao K, Wang LZ, You QM *et al.* Influence of cyanobacterial blooms and environmental variation on zooplankton and eukaryotic phytoplankton in a large, shallow, eutrophic lake in China. *Science of the Total Environment*, 2021, **773**: 145421. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.145421.
- [61] Mason NWH, Mouillot D, Lee WG *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, **111**(1): 112-118. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.
- [62] Xu CY, Yu QJ, Xu FJ *et al.* Niche analysis of phytoplankton's dominant species in Dianshan Lake of east China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 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.]
- [63] 宋倩桦. 淀山湖浮游植物种群动态及其影响因素[学位论文]. 上海: 上海师范大学, 2016.
- [64] Wang SB, Shi ZJ, Geng H *et al.* Effects of environmental factors on the functional diversity of crustacean zooplankton community. *J Lake Sci*, 2021, **33**(4): 1220-1229. DOI: 10.18307/2021.0422. [王松波, 史昭锦, 耿红等. 环境因子对浮游甲壳动物群落功能多样性的影响. 湖泊科学, 2021, **33**(4): 1220-1229.]
- [65] Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH *et al.* Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, **24**(4): 867-876. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x.