

集合群落及其在河流鱼类群聚研究中的应用

周天舒^① 唐文乔^{①*} 魏华^{①②} 张亚^①

① 上海海洋大学鱼类研究室, 上海市海洋动物系统分类与进化重点实验室 上海 201306; ② 上海农林职业技术学院 上海 201699

摘要: 集合群落 (metacommunity) 是指多个潜在相互作用的物种通过它们之间的扩散而连接在一起的一组局域群落, 目前已成为斑块生境下生物群落结构、格局和动态的重要理论基础之一。斑块动态、物种排序、群体效应和中性模型等 4 种理论模型, 可用于解释不同情形下集合群落内物种的迁移状况, 描述集合群落的动态。可采用群落结构或生态学机制等途径, 来阐述所研究的群落是属于哪一种特定的集合群落类型。集合群落可用于研究河流鱼类群聚, 解释鱼类的群落结构等问题。另外本文还结合我国水域生态环境及水生生物现状, 对今后集合群落的研究作了展望。

关键词: 集合群落; 斑块动态; 物种排序; 群体效应; 中性模型; 鱼类群聚

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2017) 02-342-14

Metacommunity and Its Application in the Study of Stream Fish Assemblage

ZHOU Tian-Shu^① TANG Wen-Qiao^{①*} WEI Hua^{①②} ZHANG Ya^①

① *Laboratory of Fishes, Shanghai Ocean University, Shanghai Key Laboratory of Marine Animal Taxonomy and Evolution, Shanghai* 201306;

② *Shanghai Vocational College of Agriculture and Forestry, Shanghai* 201699, China

Abstract: A metacommunity is defined as a set of local communities that are linked by diffusion of multiple potentially interacting species. Now it has become one of the most important basic theory of biological community structure, pattern, and dynamic in habitat patch. Four kinds of theoretical models, such as patch dynamics, species sorting, mass effects and neutral model can be used to explain species migration and describe metacommunity dynamics. The specific type of studied community can be explained by community structure or ecological mechanism. Metacommunity can also be used to study stream fish assemblage, explain fish community structure and so on. This paper prospects the future development of metacommunity research considering the current situation of water ecological environment and aquatic organisms in our country.

Key words: Metacommunity; Patch dynamics; Species sorting; Mass effects; Neutral model; Fish assemblage

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31472280), 上海高校水产学高峰学科项目;

* 通讯作者, E-mail: wqtang@shou.edu.cn;

第一作者介绍 周天舒, 女, 博士研究生; 研究方向: 鱼类生态学; E-mail: tiantian_zh@163.com。

收稿日期: 2016-08-12, 修回日期: 2016-10-10 DOI: 10.13859/j.cjz.201702019

群落的空间结构是生态学理论框架中至关重要的组成成分。一个生物群落所依存的生境出现破碎化或斑块化之后, 由空间上存在一定分离、功能上又有一定联系的这一组生物群落就构成了集合群落 (Leibold et al. 2004)。作为一个新近出现的群落生态学概念, 集合群落采用新颖的方式考虑了物种之间的相互影响, 已逐渐成为研究处于斑块化生境中生物群落结构、格局和动态的重要理论基础之一 (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005)。目前, 集合群落研究包括组成为竞争者的理论模型 (Zhang et al. 2015), 也有一些模型进行了实证检验, 包括物种排序 (Vanschoenwinkel et al. 2010, Vilmi et al. 2016)、中性模型 (Convertino 2011, White et al. 2012) 和竞争及定殖的权衡对物种共存的影响等 (Limberger et al. 2011)。其他的集合群落研究检验了斑块间的连通和扩散作用 (Angeler et al. 2010, Carrara et al. 2012)、在局域和集合群落尺度上扩散和捕食的影响 (Takimoto et al. 2012, Hammill et al. 2015) 以及环境和空间变量的相对重要性 (Erös et al. 2012, Dallas et al. 2014) 等。我国目前的生态

学论文和著作中还很少涉及到集合群落这一概念 (周淑荣等 2002, 刘静 2013, Xu et al. 2015)。本文阐述了集合群落理论的基本内容和研究方法, 介绍了在河流鱼类群聚 (fish assemblage) 中的一些应用, 旨在为国内该领域的研究提供参考资料。

1 集合群落的含义

Gilpin 等 (1991) 最早将集合群落定义为一个集合种群的群落 (a community of metapopulations), 它是指占据离散的生境场所, 通过物种的迁移而连结在一起的群落集。后来 Hubbell (2001) 将集合群落描述为一个或多个物种之间通过扩散相连接而成的一组局域群落 (local community)。Leibold 等 (2004) 则将集合群落定义为多个潜在相互作用的物种, 通过相互之间的扩散而连接在一起的一组局域群落。目前, 多数学者认为集合群落可以定义为“一组局域群落, 它们之间通过多个潜在相互作用的物种迁移而相互关联”。集合群落理论中包含了许多名词术语, 其中的部分术语存在层级结构 (图 1)。

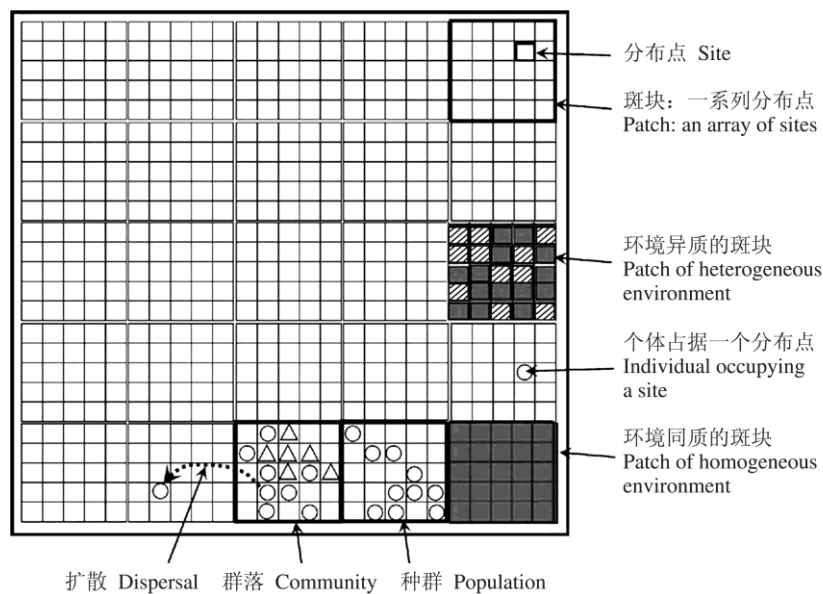


图 1 集合群落中部分名词术语的层级结构 (引自 Gonzalez 2009)

Fig. 1 Diagram showing the hierarchical structure of units used in the metacommunity (from Gonzalez 2009)

2 集合群落形成的 4 种解释模型

斑块动态 (patch dynamics)、物种排序 (species sorting)、群体效应 (mass effects) 和中性模型 (neutral model) 已被认为是描述集合群落动态的 4 种基本理论模型, 用于解释不同

情形下集合群落内物种的迁移状况 (图 2) (Leibold et al. 2004)。每个模型的环境异质性、斑块内的物种迁移和相互作用等情景都不尽相同 (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Logue et al. 2011)。

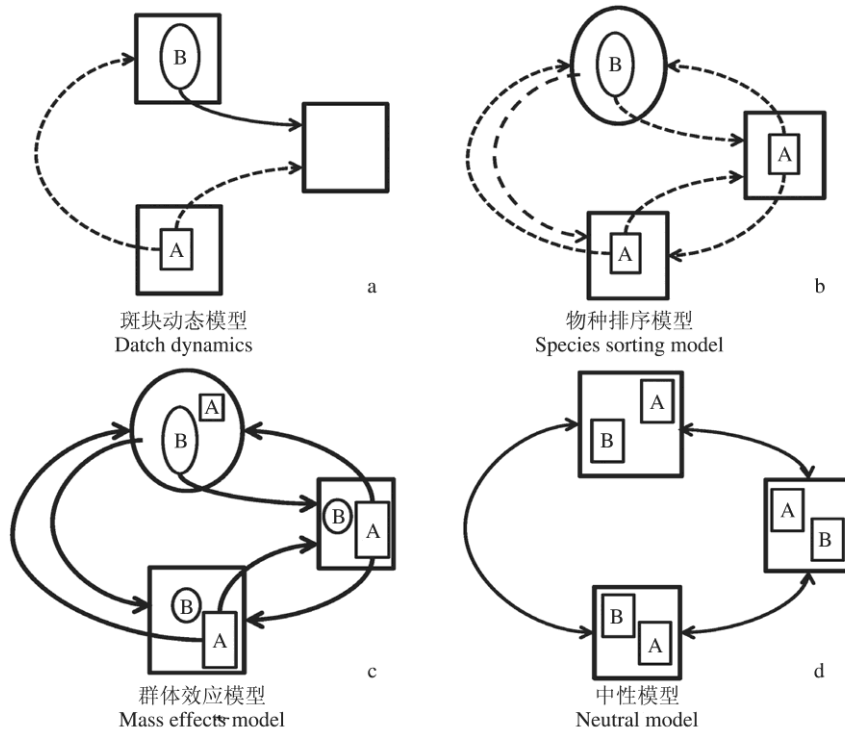


图 2 两个物种 A 和 B 在 4 种集合群落模型中的行为示意图 (引自 Leibold et al. 2004)

Fig. 2 Schematic representation of the four paradigms for metacommunity theory for two competing species with populations A and B (from Leibold et al. 2004)

箭头表示物种在不同生境斑块间的扩散, 粗实线表示快速扩散, 细实线表示适度扩散, 虚线表示低扩散。特定生态位的适应由物种和生境斑块的匹配程度来表示, 优势种用大字体、亚优势种用小字体表示。物种 A 是一个优秀的竞争者, B 是一个很好的殖民者, 可以迅速在空斑块内定殖。a. 斑块动态模型, 物种通过竞争和定殖的权衡而存留; b. 物种排序模型, 物种很适应特定的生境 (生态位), 扩散缓慢; c. 群体效应模型, 物种在斑块间迅速扩散。当物种适应时就留在源生境 (大字体), 不适应时就扩散到库生境 (小字体); d. 中性模型, 全部斑块中的所有物种, 有些由于缓慢的随机生态漂变而丢失, 但将通过适度的扩散和物种形成来补充。

Arrows represent dispersal among habitat patches; heavy, solid arrows represent rapid dispersal, light, solid arrows moderate dispersal, and dashed arrows represent slow dispersal. Adaptation for specific niches is represented by shapes that match for species and habitat patches. Dominant species are indicated by large letters, and subdominant by small letters. Species A is a superior competitor, but species B is a better colonizer and can rapidly colonize empty patches. The patch dynamics model (panel a) predicts that species persist by a trade-off between competition and colonization. Under the species sorting model (panel b), species are well adapted to particular habitats (niches), and dispersal is slow. In contrast, under the mass effects model (panel c), dispersal is rapid among patches. Species persist in source habitats (larger symbols), to which they are well adapted and disperse to sink habitats (smaller symbols) to which they are not well adapted. Finally, the neutral model (panel d) predicts that all species are in all patches, and some will be lost due to slow random ecological drift, but this will be countered by moderate dispersal and speciation.

2.1 斑块动态模型

斑块动态模型建立在岛屿生物地理学的平衡理论基础之上，认为在生境同质的斑块中，可以通过物种的定殖、扩散和灭绝的平衡，来决定斑块内物种的多样性（图 2a）（Holyoak et al. 2005）。这一模型假定，无论是占用的斑块还是空置的斑块都是相同的，物种都能在其中定殖，是一个空间隐含模型（spatially implicit model）（Falke et al. 2010）。多个同质斑块经历随机的和确定性的物种灭绝，这种灭绝可以受物种间相互作用的影响，并通过扩散来抵消。群落内各成员之间的区域性共存，是由竞争和扩散能力的权衡（trade off）来维持的（Tilman 1994）。在这个模型中，一个物种的定殖率与灭绝率是相关的，即低灭绝速率意味着高定殖率，这被认为是解释斑块内物种多样性的一个重要机制（Tilman 1994）。

2.2 物种排序模型

在生境异质的斑块中，不同物种有着不同的生境需求。物种可以通过缓慢而充分的扩散选择各自所需的生境，群落结构便沿着环境的梯度出现了有规律的变化。这种由于物种的分布来匹配环境的模型称为物种排序模型（图 2b）（Cadotte 2006）。

这一模型建立在经典的生态位理论之上，在物种与生境之间发生了强的生态位关系。它强调局域环境因子的重要性，着重于物种对环境特异性的适应，为空间显式模型（spatially explicit model）（Falke et al. 2010）。这一模型允许成员物种之间的扩散，但这种扩散主要由局域的非生物因素所决定，并不是由纯粹的空间效应所支配。

物种排序模型与传统的关于生态位分离与共存的理论有很多相通之处（Holyoak et al. 2005）。然而在更大的空间尺度上，物种排序模型允许局域群落的物种组成通过在局域环境中的轨迹修正（track changes）来维持局域环境条件与物种组成的一致性（Leibold et al. 2004）。但 Shurin 等（2004）的分析表明，除非有足够

的环境异质性，否则在集合群落中不太可能存在交替稳定的局域群落。

2.3 群体效应模型

在生境异质的斑块之间，一个物种如果能够适应就留存于源生境，不适应则会快速扩散到库生境，并且可以通过物种的迁入来营救局域种群所产生的竞争排斥，从而降低灭绝风险。这种导致源-库动态（source-sink dynamics）和营救效应（rescue effect）现象的模型称为群体效应模型（图 2c）（Leibold et al. 2004, Gonzalez 2009）。

群体效应模型假设局域群落斑块之间的种群动态受到了扩散的强烈影响（Holyoak et al. 2005），维持这种适度的扩散则会导致源-库动态，而库种群即由营救效应来维持（Gonzalez 2009）。这一模型的环境是异质的，也为空间显式模型。该模型预测，物种在某个局域生境斑块中的竞争力是不同的。但平均看来，在所有生境斑块的某些区域，其竞争力通常又是相似的，所以没有物种会趋向于灭绝。然而，在控制群落的组成方面，空间过程预计比环境因素更重要，所以如果没有从源种群的扩散，一些物种将不能在生境斑块中生存（Falke et al. 2010）。由于环境的异质性，群落成员的快速扩散是影响局域群落动态变化的主要因素，呈现出一个多物种的源-库动态和营救效应（Mouquet et al. 2002, 2003, Borthagaray et al. 2015）。扩散的作用是双重的，迁入可以补充出生率低的局域种群，提高局域密度，迁出则可以提高局域种群的损失率（Holyoak et al. 1999）。群体效应和斑块动态模型实际是物种排序模型的特殊情况，它们的区别主要在于扩散的差异。斑块动态中物种扩散受限制，物种排序模型中物种充分扩散，群体效应模型中物种快速扩散（Winegardner et al. 2012）。

2.4 中性模型

中性模型认为，在生境同质的斑块中，具有相似竞争力、迁移能力和适应性的所有物种，由于缓慢而随机的生态漂变，可能会出现物种

的缺失(灭绝、迁出),但可以通过适度的扩散(迁入)和物种形成来补充(Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Falke et al. 2010)(图 2d)。

该模型假定,所有的物种都具有相同的生态位关系和扩散能力(Hubbell 2001)。由于生态漂移(ecological drift)的随机性灭绝、扩散和物种形成等因素,而引起物种组成上的缓慢随机变化(Bell 2001)。这样,局域的或整个分布区的物种组成和丰度,主要由随机的统计和扩散过程所决定(Falke et al. 2010)。当不存在物种的形成或迁入时,最终会导致所有物种的损失而灭绝(Chesson et al. 1997)。这一模型假定没有生境异质性,但物种具有适当的扩散,也是空间隐含的(McGill et al. 2006)。

中性模型需要两个基本假设:1)群落内所有物种的个体总数固定,某一物种多度的上升必然会伴随着其他物种个体的数量同等程度的减少;2)所有物种都具有相同的出生率、死亡率和扩散率。该模型认为,发生在个体水平之上的统计随机性将成为影响群落结构形成的最主要决定因素,局域群落内物种的相对多度分布符合“零和多项式分布”(zero-sum multinomial distribution)(Hubbell 2001)。

3 集合群落的研究方法

集合群落的研究主要是通过群落结构(Holyoak et al. 2005, Driscoll et al. 2009)或生态学机制等途径(Leibold et al. 2002, Hausdorf et al. 2007)来阐述所研究的群落属于哪一种特定的集合群落类型。群落结构研究的核心,是通过评估来源于特定机制所产生的沿着环境梯度的物种分布,来显示集合群落结构的特定模式(Presley et al. 2009)。生态学机制研究则试图通过一些空间相关的模型来解释物种的分布(如上面所述的斑块动态、物种排序、群体效应和中性模型)(Leibold et al. 2004)。

群落结构研究可以通过一个物种与分布点的关联矩阵(site-by-species incidence matrix)法来识别物种共生的一致性格局,从而评估物

种的分布模式(Leibold et al. 2002, Presley et al. 2009)。这一方法将物种的分布模式抽象成 6 个简化的关联矩阵结构,考虑集合群落动态的 3 个方面:连贯性(coherence)、物种转换(species turnover)和边界聚集(boundary clumping)。集合群落结构参数(elements of metacommunity structure)(EMS)适用于试图通过评估连贯性、物种转换和边界聚集方面,从区域的角度来描述物种分布的总体模式。在物种范围内或群落组成内通过嵌入式的缺失的数量来计算连贯性;通过计算两个分布点的两个物种交换的次数来计算转换;边界聚集用 Morisita 指数来评估,代表在矩阵中的范围或者群落边界的一致性程度(Henriques-Silva et al. 2013, Dallas 2014)。关联矩阵的上述三个基本参数之间的相互作用可区分六种不同的模式(表 1, 图 3):嵌套(nestedness)、Clementsian 梯度(Clementsian gradients)、Gleasonian 梯度(Gleasonian gradients)、等间隔梯度(evenly-spaced gradients)、棋盘(checkerboards)和随机(random)(Leibold et al. 2002, Henriques-Silva et al. 2013)。通过嵌入式缺失的数量来计算连贯性,若连贯性呈显著负相关,则为棋盘分布模式;若随机,则是随机分布模式。连贯性呈显著正相关时,则通过替代量来计算转换,若呈显著负相关则为嵌套结构,不显著或者显著正相关时,则用 Morisita 指数计算边界聚集。Morisita 指数小于 1 为等间隔分布;接近 1 为 Gleasonian 梯度分布;大于 1 的则为 Clementsian 梯度分布(Henriques-Silva et al. 2013, Dallas 2014)。目前在陆生系统(Presley et al. 2011, Lopez-Gonzalez et al. 2012, de la Sancha et al. 2014)和水生系统(Heino 2005, Erős et al. 2014, Fernandes et al. 2014, Schwalb et al. 2015)方面均有应用。这种寻找物种分布模式的研究,可以为弄清调节生态群落的各种因素提供有价值的线索(Presley et al. 2010)。

在生态学机制研究中,可采用变量分区(variation partitioning)来调查环境和空间决定

表 1 6 种模式的来源及其描述 (引自 Leibold et al. 2002)

Table 1 Six hypothetical patterns of reference and their descriptions (from Leibold et al. 2002)

模式 Pattern	来源 Reference	应用实例 Current tests available	连贯性 Coherence	转换 Turnover	聚集 Boundaries	集合群落类型 Metacommunity type
棋盘 Checkerboards	Diamond 1975	Connor et al. 1979, Diamond et al. 1982, Schluter 1984, Stone et al. 1990, 1992, Scheiner 1992	负相关 Negative			斑块动态 Patch dynamic
随机 Random	Simberloff 1983	没有应用 Not applicable	无显著性差异 Not significantly different	无显著性 差异 Not significantly different	Morisita < 1 无显著性差异 Not significantly different	中性模型 Neutral model
嵌套子集 Nested subsets	Patterson et al. 1986	Patterson et al. 1986, Wright et al. 1992, Wright et al. 1998	正相关 Positive	负相关 Negative		群体效应 Mass effects
等间隔梯度 Evenly spaced gradients	Tilman 1982	Underwood 1978, Hoagland et al. 1997	正相关 Positive	正相关 Positive	负相关 Negative	物种排序/中性模型 Species sorting/ Neutral model
Clementsian	Clements 1916	Hoagland et al. 1997	正相关 Positive	正相关 Positive	正相关 Positive	中性模型/物种排序 Neutral model/ Species sorting
Gleasonian	Gleason 1926	Hoagland et al. 1997	正相关 Positive	正相关 Positive	Morisita > 1 无显著性差异 Not significantly different	群体效应/物种排序 Mass effects/ Species sorting

的、群落内跨多个局域的物种丰度动态和组成 (Peres-Neto et al. 2006)。通过冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 和典范对应分析 (canonical correspondence analysis, CCA) 等方法, 分析从单一反应变量 y 、多重预测因子 X (如环境预测因子), 延伸到多重响应变量 Y (如多个物种) 和常见预测因子 X 的矩阵 (图 4) (Peres-Neto et al. 2006)。

Cottenie (2005) 使用 CCA 法去尝试通过区分物种丰富度的变化和区分在不同组成中的出现率, 从而揭示环境和空间过程的相对影响, 其中环境包括空间及其相关的生态因子。环境和空间变量可以分为 4 类 (表 2), 但这些变量的划分既不能明确地区分 4 个集合群落模型 (除了物种排序模型 SS) (Ng et al. 2009), 也不能简单评估扩散的特性 (Jacobson et al. 2010)。Cottenie (2005) 分析了 158 篇自然群落中关于

环境和空间变量以及与群落结构相关的文献, 检验了不同类型的自然群落中环境和空间因素对决定群落结构的相对作用。他采用了一个多元变量分区方法, 通过局域生境异质性和区域扩散过程的相对影响, 对每一个集合群落进行分类。在中性模型或斑块动态模型中, 只有空间变量对群落结构有影响。物种排序模型中, 斑块的质量和物种的扩散影响局域群落结构, 环境变量对群落结构有显著性影响。在 158 篇文献中, 44% 适合于物种排序模型, 29% 适合于物种排序模型和群体效应, 斑块动态或者中性模型仅占 8%。

4 集合群落在河流鱼类群聚研究中的应用

河流受气象要素等影响, 一般具有季节性的流态, 生活在河流中的鱼类已经适应了这种

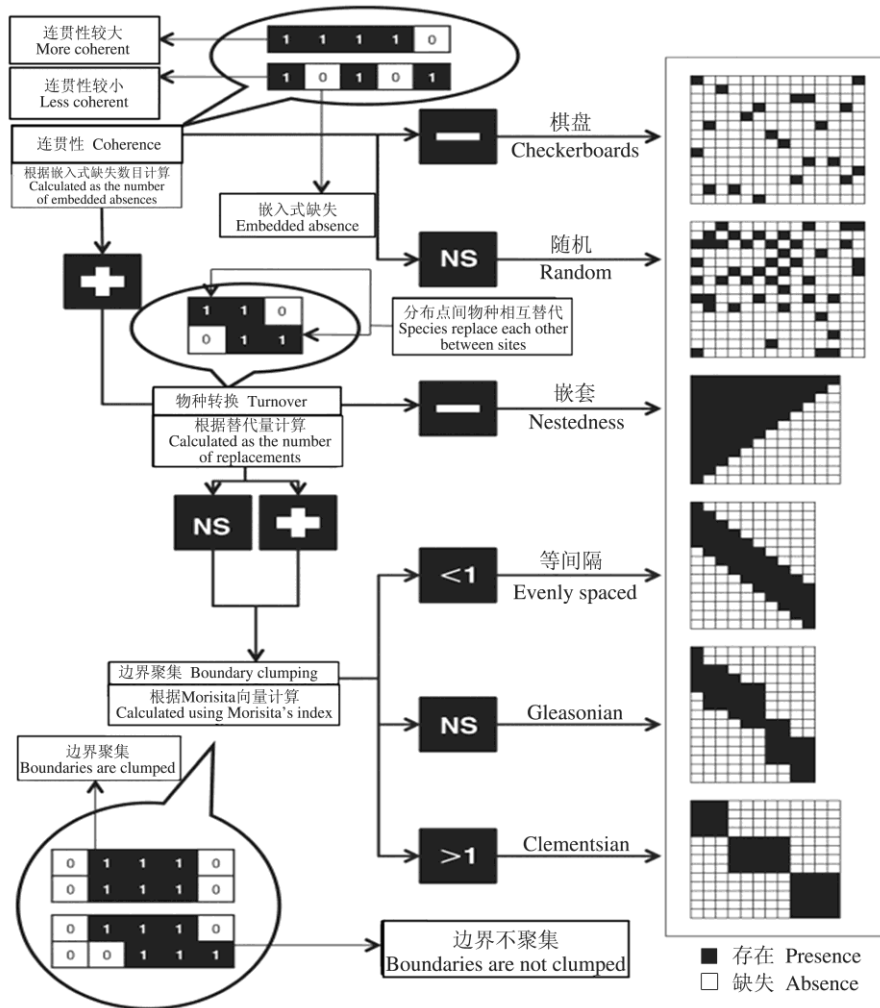


图3 基于连贯性、物种转换和边界聚集的集合群落结构参数 (EMS) 分析流程 (引自 Henriques-Silva et al. 2013)

Fig. 3 General framework for the elements of metacommunity structure (coherence, turnover and boundary clumping) (from Henriques-Silva et al. 2013)

列代表分布点，行代表物种。NS 表示不显著相关。“+”表示显著正相关，“-”表示显著负相关 ($P < 0.05$)。

Columns represent sites, and rows represent species; NS stands for nonsignificant. A plus sign signifies “significantly positive”, and a minus sign signifies “significantly negative” ($P < 0.05$).

环境 (Poff 1997, Brown et al. 2010)。河流鱼类需要多个生境类型 (如产卵、抚育、避难) 来完成其生命周期。由于这些生境通常在空间上是分离的, 鱼类必须在生境斑块中迁移才能完成它们的生活史 (Schlosser 1990, Fausch et al. 2002)。此外, 河流是一种直线型生境, 形成一个分层的树状模式 (Fagan 2002, Campbell-Grant et al. 2007, Altermatt 2013)。自

然和人为的障碍可以很容易地阻止鱼类在生境中的迁移 (Winston et al. 1991, Morita et al. 2002)。因此, 河流鱼类的续存和再定殖动态, 关键是生境的空间安排和鱼类在生境之间迁移的能力。扩散、定殖和局域种群的灭绝被认为是构建淡水鱼类群落过程的关键 (Taylor et al. 2001, Heino et al. 2015a)。

Urban (2004) 采用物种排序和群体效应模

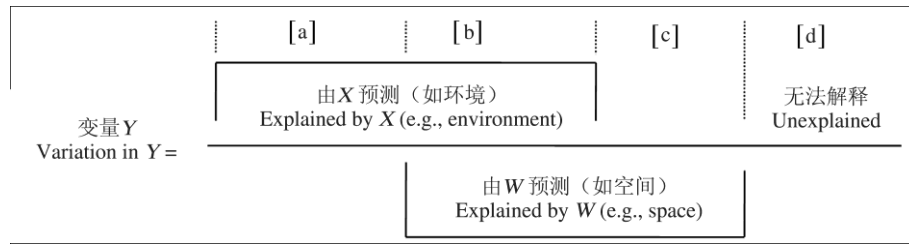


图 4 反应变量 Y 在两组预测因子 X (如环境因子)、W (如空间预测因子) 之间的变量分区 (引自 Peres-Neto et al. 2006)

Fig. 4 Variation partitioning scheme of a response variable Y between two sets of predictors X (e.g., environmental factors) and W (e.g., spatial predictors) (from Peres-Neto et al. 2006)

Y 中总变量被分为以下几个部分：(1) 基于预测矩阵[X,W]的[a + b + c] ($[a + b + c] = R^2_{Y|[X,W]}$)；(2) 基于矩阵 X 的[a + b] ($[a + b] = R^2_{Y|X}$)；(3) 基于矩阵 W 的[b + c] ($[b + c] = R^2_{Y|W}$)；(4) 由 X 解释的唯一变量[a] ($[a] = [a + b + c] - [b + c]$)；(5) 由 W 解释的唯一变量[c] ($[c] = [a + b + c] - [a + b]$)；(6) 由 X 和 W 共享的变量[b] ($[b] = [a + b + c] - [a] - [c]$)；(7) X 和 W 不能解释的变量[d] ($[d] = 1 - [a + b + c]$)。

The total variation in Y is partitioned into several fractions as follows: (1) fraction [a + b + c] based on both sets of predictor matrices [X,W] ($[a + b + c] = R^2_{Y|[X,W]}$); (2) fraction [a + b] based on matrix X ($[a + b] = R^2_{Y|X}$); (3) fraction [b + c] based on matrix W ($[b + c] = R^2_{Y|W}$); (4) the unique fraction of variation explained by X, [a] ($[a] = [a + b + c] - [b + c]$); (5) the unique fraction of variation explained by W, [c] ($[c] = [a + b + c] - [a + b]$); (6) the common fraction of variation shared by X and W, [b] ($[b] = [a + b + c] - [a] - [c]$); and (7) the residual fraction of variation not explained by X and W, [d] ($[d] = 1 - [a + b + c]$).

表 2 基于群落与环境 and 空间变量相关性的集合群落类型判别 (引自 Cottenie 2005)

Table 2 Decision tree for relationship between significance structure and metacommunity types (from Cottenie 2005)

环境变量 Environment [E]	空间变量 Space [S]	不依赖于空间的环境变量 Environment independent of space [E S]	不依赖于环境的空间变量 Space independent of environment [S E]	集合群落类型 Metacommunity type
(not) sig.	(not) sig.	sig.	not sig.	SS
(not) sig.	(not) sig.	sig.	sig.	SS + ME
(not) sig.	(not) sig.	not sig.	sig.	NM/PD
not sig.	not sig.	not sig.	not sig.	未确定的 No found

sig. 群落结构中的重要变量；not sig. 不重要变量；(not) sig. 重要或不重要变量。SS. 物种排序模型；ME. 群体效应模型；NM. 中性模型；PD. 斑块动态模型。

sig. Variation component explains a significant part of the variation in community structure; not sig. No significant part; (not) sig. Either. SS. Species sorting; ME. Mass effects; NM. Neutral model; PD. Patch dynamics.

型来解释淡水池塘的鱼类群落结构。斑块动态模型常被用来解释小溪和河流的群落结构 (Winemiller et al. 2000)。Walker 等 (2007) 用中性模型来描述全球湖泊中的鱼类和浮游动物群落，但这一模型无法预测浮游植物的群落结

构。在静水系统中，由于流域间的环境和空间结构不同，鱼类分布通常是嵌套或者 Clementsian 模式 (Henriques-Silva et al. 2013)，扩散能力较弱的鱼类受到空间结构的影响较大 (de Bie et al. 2012)。在流水系统，河流提供自

然的生态廊道 (Rodriguez-Iturbe et al. 2009), 鱼类可以通过顺流或逆流的游动来影响集合群落的动态 (Jacobson et al. 2010, Carrara et al. 2012), 符合 Gleasonian 模式 (Heino et al. 2005)。在具有强环境梯度或者河流受到严重的人为干扰时, 鱼类分布通常符合嵌套模式 (Cook et al. 2004, Ibarra et al. 2005)。Heino 等 (2015b) 分析了 45 个包含静水和流水的淡水集合群落, 结果显示大多数鱼类分布符合

Clementsian 和类似嵌套模式。

Falke 等 (2010) 研究了美国大平原鱼类的集合群落, 阐述了生境异质性和扩散对河流鱼类群聚季节变化的相对重要性 (图 5)。在春季及初夏, 物种基于各自的生活史需求栖息在不同的产卵生境斑块, 物种排序模型能很好地描述这一时期的集合群落动态。这一时期物种在斑块间的扩散受限, 随着水流量的下降, 物种从春季的

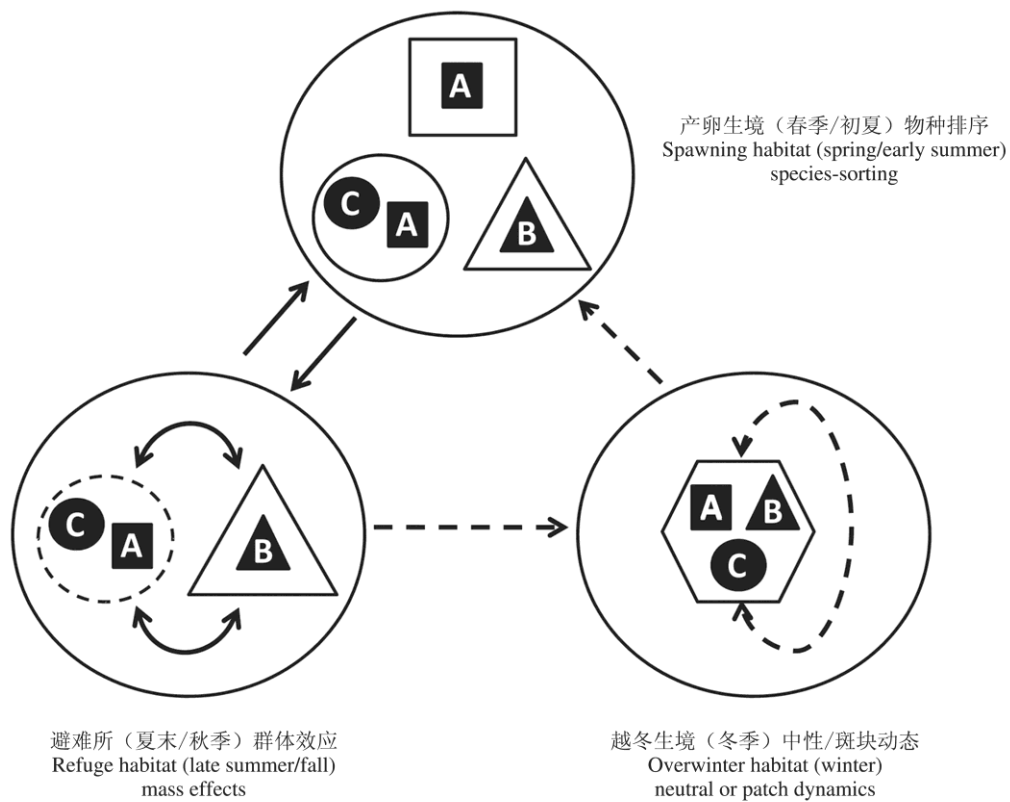


图 5 美国大平原河流鱼类集合群落的动态模型 (引自 Falke et al. 2010)

Fig. 5 The paradigms metacommunity dynamics of great plains fish (from Falke et al. 2010)

该模型的重点是 A、B、C 三个物种在异质生境中的季节性迁移, 用箭头连接季节性大生境 (产卵、避难所、过冬) 和季节内小生境 (斑块: 圆形、方形、三角形)。其中空圆形表示严酷的生境, 空三角形表示良好的生境, 空六边形表示所有同质的生境。实线箭头表示高扩散率, 虚线箭头表示低扩散率。

Theoretical model of Great Plains stream fish metacommunity dynamics with emphasis on habitat heterogeneity, movement, and seasonal flow variation for three species, A, B, C. Arrows connect seasonal macrohabitats (large open circles: spawning, summer refuge, and over winter) and metahabitats used within seasons (patches: smaller open circles, squares, and triangles). The open circles represent harsh habitat, the open triangles represent benign habitat and the open hexagon represent all homogenous habitat. Solid arrows indicate rapid dispersal rates; dashed arrows indicate slower dispersal rates.

产卵生境迅速迁移到夏末和秋季的避难所。鱼类在夏秋季严酷的和良好的避难所都有可能生存下来。如果生境之间是连通的，物种可以迅速在这两类避难所之间扩散，形成群体效应。到了冬季，物种随着河水的流动而去寻找越冬场所，并占据所有的越冬生境。此时的生境是同质的，可以用斑块动态模型或中性模型来表述这个时期的集合群落动态。冬季过后，由于不同鱼类自身的生态需求，慢慢又迁移到了各自的产卵生境。

Henriques-Silva 等 (2013) 应用集合群落的结构参数 (EMS) 框架模型，通过多个离散的物种分布类型来鉴定和归类集合群落。他们分析了加拿大安大略省的 9 000 个湖泊、85 个鱼类集合群落数据，检查了局域和空间因素的相对重要性。发现嵌套和 Clementsian 梯度适合于绝大多数集合群落的模式。嵌套集合群落在整个省份都有所分布，而 Clementsian 梯度集合群落集中出现在东南方区域。65% 的嵌套集合群落都位于低能量水域（相对寒冷的气候和较短的生长季节），而 Clementsian 梯度型的集合群落代表了高能量水域（气候相对温暖和生长季节较长）。研究结果显示，集合群落所在的环境和空间因素或多或少地影响了其物种的分布类型。

Xu 等 (2015) 运用添加分区和集合群落的嵌套模式研究了我国云南西南部 9 个高原湖泊 60 年来的鱼类群落多样性。首先采用空模型 (null models) 来确定鱼类群聚中所展现的集合群落的嵌套程度，然后通过分析同一时间段 α 、 β 、 γ 多样性的动态变化来阐明物种缺失（局域灭绝）或增加（入侵）对这些变化的相对贡献。结果表明，随着时间的推移，外来物种的入侵导致 α 多样性增加，但引起土著种和 β 、 γ 多样性的逐渐减少。由于存在物种的替换，转换成比嵌套成分对河流的贡献要高。

Torres 等 (2016) 运用集合群落结构的三个参数（连贯性、物种转换和边界聚集）研究了美国德克萨斯州淡水鱼类的分类学

(taxonomic) 和功能 (functional) 机制 (图 6)。按照食性（草食性 herbivore、无脊椎动物食性 invertivore、杂食性 omnivore、鱼食性 piscivore）和生活史策略（机会型 opportunistic、周期型 periodic、均衡型 equilibrium）来划分功能群。结果表明，分类学机制始终是 Clementsian 模式，而功能机制大多是 Gleasonian 或者类似 Gleasonian 模式。绝大多数物种对相同的环境梯度有着类似的反应。研究还显示这一淡水鱼类群落的主要机制是物种排序或者群体效应模型。

5 我国河流鱼类群聚的研究展望

生境的消失、退化及破碎化是导致物种灭绝的根本原因之一。集合群落可以解释更大尺度的生态模式过程，包含更真实的群落结构 (Falke et al. 2010)。Logue 等 (2011) 指出集合群落生态学今后的研究应当推进三个方面：(1) 不同的集合群落采用不同的实证方法；(2) 几种集合群落模型的相互结合；(3) 集合群落与物种进化机制的结合。

受独特的气候、地理及历史等因素的影响，我国水生生物具有特有程度高、孑遗物种数量大、生态系统类型齐全等特点（中华人民共和国农业部 2006）。特别是以长江流域为代表的我国南方地区，水量丰沛而水网密布，为鱼类和水生野生动物提供了良好的繁衍空间和生存条件。但随着经济的迅猛发展，水域生态环境受到诸如水利、水电工程、围湖造田、航运等多方面的影响。特别是水利、水电工程建设造成的大江截留、江湖阻隔、支流断流以及大规模的码头建设等等，自然水域被人为地分割，阻隔了鱼类的迁移通道，阻碍了物种交流，导致部分物种种群数量锐减甚至灭绝。国家虽然采取了诸如禁渔期、增殖放流等一系列措施，但所取得效果还不尽人意（长江渔业资源管理委员会 2011）。今后可结合集合群落理论研究水利水电工程及码头建设等对鱼类群聚的影响，为我国自然水域渔业资源的保护和岸线的

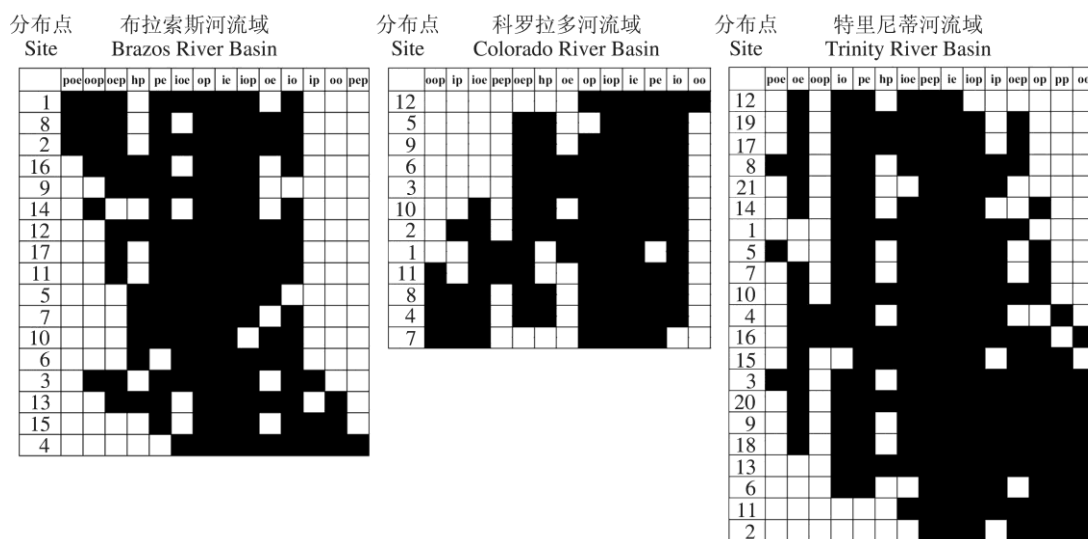


图 6 基于功能机制的 3 条河流数据矩阵 (引自 Torres 2016)

Fig. 6 Ordinated data matrices based on functional organization for each of the three focal river basins (from Torres 2016)

根据地理位置编号分布点, 较小的数字代表较低纬度 (下游), 较大的数字代表较高纬度 (上游)。机会型物种: 世代时间短、繁殖成效高、个体小、生殖力强、亲本投资少。周期型物种: 世代时间长、繁殖成效适中、个体大、生殖力强、亲本投资少。均衡型物种: 世代时间适中、繁殖成效低、个体多变、生殖力弱、亲本投资高。功能群的缩写为: 草食性-周期型 (h-p), 无脊椎动物食性-均衡型 (i-e), 无脊椎动物食性-机会型 (i-o), 无脊椎动物食性-机会型/均衡型 (i-oe), 无脊椎动物食性-机会型/周期型 (i-op), 无脊椎动物食性-周期型 (i-p), 杂食性-均衡型 (o-e), 杂食性-均衡型/周期型 (o-op), 杂食性-机会型 (o-o), 杂食性-机会型/周期型 (o-op), 杂食性-周期型 (o-p), 肉食性-均衡型 (p-e), 肉食性-均衡型/周期型 (p-op), 肉食性-机会型/均衡型 (p-oe), 肉食性-周期型 (p-p)。

Sites are numbered according to their geographic position with smaller numbers representing locations at lower latitudes (downstream) and higher numbers representing higher latitudes (upstream). Species that utilize opportunistic strategies have short generation times, produce lots of offspring per reproductive effort, are small in size, and show little parental investment. Species that use periodic strategies have long generation times, moderate reproductive effort, large body size, high batch fecundity, and little parental investment per offspring. Species that have an equilibrium life-history strategy have moderate generation times, low reproductive effort, variable body size, low batch fecundity, and high investment in offspring. Acronyms for functional groups are herbivore-periodic (h-p), invertivore-equilibrium (i-e), invertivore-opportunistic (i-o), invertivore-opportunistic/equilibrium (i-oe), invertivore-opportunistic/periodic (i-op), invertivore-periodic (i-p), omnivore-equilibrium (o-e), omnivore-equilibrium/periodic (o-op), omnivore-opportunistic (o-o), omnivore-opportunistic/periodic (o-op), omnivore-periodic (o-p), piscivore-equilibrium (p-e), piscivore-equilibrium/periodic (p-op), piscivore-opportunistic/equilibrium (p-oe), and piscivore-periodic (p-p).

合理开发提供生态学依据。

参考文献

Altermatt F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology*, 47(3): 365-377.

Angeler D, Alvarez-Cobelas M, Rojo C, et al. 2010. Phytoplankton community similarity in a semiarid floodplain under contrasting

hydrological connectivity regimes. *Ecological Research*, 25(3): 513-520.

Bell G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293(5539): 2413-2418.

Borthagaray A I, Pinelli V, Berazategui M. 2015. Effects of metacommunity networks on local community structures: from theoretical predictions to empirical evaluations // Belgrano A, Woodward G, Jacob U. *Aquatic Functional Biodiversity: an*

- Ecological and Evolutionary Perspective. Cambridge: Academic Press. 75–111.
- Brown B L, Swan C M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 79(3): 571–580.
- Cadotte M W. 2006. Metacommunity influences on community richness at multiple spatial scales: a microcosm experiment. *Ecology*, 87(4): 1008–1016.
- Campbell-Grant E H, Lowe W H, Fagan W F. 2007. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10(2): 165–175.
- Carrara F, Altermatt F, Rodriguez-Iturbe I, et al. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109(15):5761–5766.
- Chesson P, Huntly N. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist*, 150(5): 519–553.
- Convertino M. 2011. Neutral metacommunity clustering and SAR: River basin vs. 2-D landscape biodiversity patterns. *Ecological Modelling*, 222(11): 1863–1879.
- Cook R R, Angermeier P L, Finn D S, et al. 2004. Geographic variation in patterns of nestedness among local stream fish assemblages in Virginia. *Oecologia*, 140(4): 639–649.
- Cottenie K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8(11): 1175–1182.
- Dallas T. 2014. Metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography*, 37(4): 402–405.
- Dallas T, Drake J M. 2014. Relative importance of environmental, geographic, and spatial variables on zooplankton metacommunities. *Ecosphere*, 5(9): 1–13.
- de Bie T, De Meester L, Brendonck L, et al. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15(7): 740–747
- de la Sancha N U, Higgins C L, Presley S J, et al. 2014. Metacommunity structure in a highly fragmented forest: has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns? *Diversity & Distributions*, 20(9): 1058–1070.
- Driscoll D A, Lindenmayer D B. 2009. Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. *Ecological Monographs*, 79(3): 485–501.
- Erős T, Sály P, Takács P, et al. 2012. Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization—stream fish in a human-modified landscape. *Freshwater Biology*, 57: 1914–1928.
- Erős T, Takács P, Sály P, et al. 2014. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of streamfishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia*, 722(1): 31–43
- Fagan W F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12): 3243–3249.
- Falke J A, Fausch K D. 2010. From metapopulations to metacommunities: linking theory with empirical observations of the spatial population dynamics of stream fishes// Jackson D A, Gido K B. *Community Ecology of Stream Fishes: Concepts, Approaches, and Techniques*. Bethesda: American Fisheries Society, 207–233.
- Fausch K D, Torgersen C E, Baxter C V, et al. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes a continuous view of the river is needed to understand how processes interacting among scales set the context for stream fishes and their habitat. *BioScience*, 52(6): 483–498.
- Fernandes I M, Henriques-Silva R, Penha J, et al. 2014. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography*, 37(5): 464–475.
- Gilpin M E, Hanski I A. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press, 50–150.
- Gonzalez A. 2009. *Metacommunities: Spatial Community Ecology*. Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. [EB/OL]. [2009-12-15]. <http://dx.doi.org/10.1002/9780470015902.a0021230>.
- Hammill E, Fitzjohn R G, Srivastava D S. 2015. Conspecific density modulates the effect of predation on dispersal rates. *Oecologia*, 178(4): 1–10.

- Hausdorf B, Hennig C. 2007. Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities. *Oikos*, 116(5): 818–828.
- Heino J, Melo A S, Siqueira T, et al. 2015a. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5): 845–869.
- Heino J, Soininen J. 2005. Assembly rules and community models for unicellular organisms: patterns in diatoms of boreal streams. *Freshwater Biology*, 50(4): 567–577.
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J. 2015b. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecology Evolution*, 5(7): 1525–1537
- Henriques-Silva R, Lindo Z, Peres-Neto P R. 2013. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology*, 94(3): 627–639.
- Holyoak M, Leibold M A, Holt R. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. Chicago: Chicago University Press, 279–306.
- Holyoak M, Ray C. 1999. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters*, 2(5): 273–275.
- Hubbell S P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 115–151.
- Ibarra A A, Park Y S, Brosse S, et al. 2005. Nested patterns of spatial diversity revealed for fish assemblages in a west European river. *Ecology Freshwater Fish*, 14(3): 233–242.
- Jacobson B, Peres-Neto P R. 2010. Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: how close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology*, 25(4): 495–507.
- Leibold M A, Holyoak M, Mouquet N, et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7): 601–613.
- Leibold M A, Mikkelsen G M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2): 237–250.
- Limberger R, Wickham S A. 2011. Competition-colonization trade-offs in a ciliate model community. *Oecologia*, 167(3): 723–732.
- Logue J B, Mouquet N, Peter H, et al. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9): 482–491.
- Lopez-Gonzalez C, Presley S J, Lozano A, et al. 2012. Metacommunity structure of Mexican bats: a test of metacommunity paradigms in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography*, 39(1): 177–192.
- McGill B J, Maurer B A, Weiser M D. 2006. Empirical evaluation of the neutral theory. *Ecology*, 87(6): 1411–1423.
- Morita K, Yamamoto S. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conservation Biology*, 16(5): 1318–1323.
- Mouquet N, Loreau M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist*, 159(4): 420–426.
- Mouquet N, Loreau M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist*, 162(5): 544–557.
- Ng I S Y, Carr C M, Cottenie K. 2009. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. *Hydrobiologia*, 619(1): 133–143.
- Peres-Neto P R, Legendre P, Dray S, et al. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10): 2614–2625.
- Poff N L. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(2): 391–409.
- Presley S J, Higgins C L, López-González C, et al. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*, 160(4): 781–793.
- Presley S J, Willig M R, Bloch C P, et al. 2011. A complex metacommunity structure for gastropods along an elevational gradient: axes of specialization and environmental variation. *Biotropica*, 43(4): 480–488.
- Presley S J, Willig M R. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*, 19(2): 185–199.
- Rodriguez-Iturbe I, Muneeppeerakul R, Bertuzzo E, et al. 2009. River

- networks as ecological corridors: a complex systems perspective for integrating hydrologic, geomorphologic, and ecologic dynamics. *Water Resources Research*, 45(1): 1–22.
- Schlösser I J. 1990. Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management and assessment. *Environmental Management*, 14(5): 621–628.
- Schwalb A N, Morris T J, Cottenie K. 2015. Dispersal abilities of riverine freshwater mussels influence metacommunity structure. *Freshwater Biology*, 60(5): 911–921.
- Shurin J B, Amarasekare P, Chase J M, et al. 2004. Alternative stable states and regional community structure. *Journal of Theoretical Biology*, 227(3): 359–368.
- Takimoto G, Post D M, Spiller D A, et al. 2012. Effects of productivity, disturbance, and ecosystem size on food-chain length: insights from a metacommunity model of intraguild predation. *Ecological Research*, 27(3): 481–493.
- Taylor C M, Warren M L Jr. 2001. Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology*, 82(8): 2320–2330.
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1): 2–16.
- Torres K M M, Higgins C L. 2016. Taxonomic and functional organization in metacommunity structure of stream-fish assemblages among and within river basins in Texas. *Aquatic Ecology*, 50(2): 247–259.
- Urban M C. 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*, 85(11): 2971–2978.
- Vanschoenwinkel B, Waterkeyn A, Jocque M, et al. 2010. Species sorting in space and time—the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(4): 1267–1278.
- Vilmi A, Karjalainen S M, Hellsten S, et al. 2016. Bioassessment in a metacommunity context: Are diatom communities structured solely by species sorting? *Ecological Indicators*, 62: 86–94.
- Walker S C, Cyr H. 2007. Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. *Oikos*, 116(1): 143–155.
- White D, Rashleigh B. 2012. Effects of stream topology on ecological community results from neutral models. *Ecological Modelling*, 231: 20–24.
- Winegardner A K, Jones B K, Ng I S Y, et al. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(5): 253–254.
- Winemiller K O, Tarim S, Shormann D, et al. 2000. Fish assemblage structure in relation to environmental variation among Brazos River oxbow lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129(2): 451–468.
- Winston M R, Taylor C M, Pigg J. 1991. Upstream extirpation of four minnow species due to damming of a prairie stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120(1): 98–105.
- Xu J, Su G, Xiong Y, et al. 2015. Complimentary analysis of metacommunity nestedness and diversity partitioning highlights the need for a holistic conservation strategy for highland lake fish assemblages. *Global Ecology & Conservation*, 3(117): 288–296.
- Zhang Y X, Lutscher F, Guichard F. 2015. The effect of predator avoidance and travel time delay on the stability of predator-prey metacommunities. *Theoretical Ecology*, 8(3): 273–283.
- 长江渔业资源管理委员会. 2011. 长江水生生物资源养护工作中存在的问题及对策. *中国水产*, (11): 18–21.
- 刘静. 2013. 东江流域底栖硅藻多样性及集合群落的研究. 广州: 暨南大学博士学位论文, 1–4.
- 中华人民共和国农业部. 2006. 中国水生生物资源养护行动纲要.
- 周淑荣, 王刚. 2002. 集合群落 (metacommunity) 研究动态. *生态科学*, 21(2): 175–178.