

# 钱塘江中游水生昆虫群落功能多样性对土地利用变化的响应\*

张澍波<sup>1</sup> 刘东晓<sup>1</sup> 刘朔孺<sup>1</sup> 张 勇<sup>1</sup> 童晓立<sup>2</sup> 王备新<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup>南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; <sup>2</sup>华南农业大学资源环境学院, 广州 544400)

**摘 要** 基于 11 个反映水生昆虫生活史、对外界抵抗力和生理特征的生物学性状,应用目前国际上通用的 fourth-corner 统计方法,系统研究了浙江省钱塘江中游流域水生昆虫功能多样性对土地利用变化的响应.结果表明:部分生物学性状对土地利用变化敏感,且其随人类干扰强度的变化所发生的改变与预期吻合,其最大个体长度逐渐下降,呼吸方式从以鳃呼吸为主转变为以表皮呼吸为主,掘穴者数量显著增加.参照点的功能多样性指数(Rao 值)显著高于干扰点( $P<0.001$ ).说明人类活动引起的土地利用变化导致溪流水质和栖境质量下降,引起群落的变异和对生物性状组成的筛选,最终导致水生昆虫群落功能多样性改变.生物性状及功能多样性是未来评价生态健康的潜在指标.

**关键词** 生物性状 fourth-corner 统计方法 生物监测与评价 溪流

**文章编号** 1001-9332(2013)10-2947-08 **中图分类号** Q968; X832 **文献标识码** A

**Responses of functional diversity of aquatic insect community to land use change in middle reach of Qiantang River, East China.** ZHANG Lian-bo<sup>1</sup>, LIU Dong-xiao<sup>1</sup>, LIU Shuo-ru<sup>1</sup>, ZHANG Yong<sup>1</sup>, TONG Xiao-li<sup>2</sup>, WANG Bei-xin<sup>1</sup> (<sup>1</sup>College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>College of Resources & Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 544400, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(10): 2947-2954.

**Abstract:** Based on the biological traits such as life history, resistance ability against environmental disturbance, and physiological characteristics of aquatic insects, and by using the fourth-corner statistical method, this paper studied the responses of the functional diversity of aquatic insect community to land use change in the middle reach of Qiantang River, Zhejiang Province of East China. For the test aquatic insect community, some of its biological traits were sensitive to land use change, and altered along human disturbance gradients as expected. With the increasing intensity of human disturbance, the maximal insect body length decreased gradually, the dominant respiration pattern evolved from gill respiration to tegument respiration, and the abundance of burrowers increased significantly. At the same time, the functional diversity measured as Rao's quadratic entropy was significantly higher in reference sites than in disturbed sites ( $P<0.001$ ), demonstrating that the changes in the functional diversity of the aquatic community were mainly induced by the land use change caused by human activities, which resulted in the decline of stream water quality and habitat quality and the variations of aquatic insect community composition and biological traits. The aquatic insect biological traits and functional diversity could be the potentially effective indicators in the stream health assessment in the future.

**Key words:** biological trait; fourth-corner statistics; biomonitoring and bioassessment; stream.

近年来,生物多样性研究已不再局限于群落物种多样性,而是拓展至群落功能多样性层面.早期溪流大型无脊椎动物群落功能多样性研究多讨论有机

体的性状范围和分布(性状途径)<sup>[1-2]</sup>,而植物群落功能多样性研究则进一步提出了功能多样性指数<sup>[3-4]</sup>,这些指数有的后来也被应用到大型无脊椎动物群落研究中<sup>[5-7]</sup>.

目前国内有关溪流大型无脊椎动物群落功能多

\* 国家自然科学基金项目(41271525)资助.  
\* \* 通讯作者. E-mail: wangbeixin@njau.edu.cn  
2013-01-08 收稿,2013-07-24 接受.

样性的研究成果还很少,但国外研究发现:功能多样性能很好反映土地利用变化的生态效应,并且相比传统的物种多样性它还具有许多优势,如可以消除生物地理差异,进行跨生态区域比较<sup>[3]</sup>;在大尺度范围内,与物种多样性相比,它对自然环境变化或土地利用变化的响应更稳定<sup>[7-9]</sup>;功能多样性考虑了共存物种的互补和冗余<sup>[10]</sup>,把有机体和生态系统连接起来<sup>[11]</sup>,并且可以用多个性状描述不同的生态系统功能<sup>[12]</sup>,因而具有更准确的预测能力<sup>[13-16]</sup>.

溪流中大型无脊椎动物由于在分类上有很好描述,分布范围广,种群多度多,不同种群对大范围的胁迫有不同的响应,再加上采样方法简单,应用成本低,因此它们是检测当地自然条件以及长期环境影响的良好指示物种. 另外,大型无脊椎动物有着多样化的食性、生活史策略、繁殖策略以及对外界不良环境的应激方式、适应行为及种群的恢复能力,在维护淡水生态系统功能中具有重要作用<sup>[17]</sup>. 对其功能多样性的研究已成功应用于土地利用<sup>[18]</sup>、洪水<sup>[19]</sup>、水污染<sup>[20-22]</sup>和气候变化<sup>[6]</sup>等生态效应研究中.

分析生物性状与环境因子间的响应关系涉及到生物性状、物种组成、环境因子三者间的关系,如何直接确定三者间的关系以及检测有无显著相关性是一大难点,被称为“fourth-corner problem”<sup>[23]</sup>. 之前分析性状的方法包括:将有相似性状的生物进行聚类<sup>[1]</sup>,用多元分析方法分析物种性状与栖息地模式的关系<sup>[24]</sup>,以及根据物种的多度用回归模型来权重物种性状的亲缘度<sup>[20]</sup>. 后来,Dray 等<sup>[25]</sup>提供了一种更方便的 fourth-corner 统计方法 (fourth-corner statistic). 它是在 RLQ 方法的基础上进行改进,可以直接度量性状与环境因子之间的关系,并已被 Gallardo 等<sup>[5]</sup>应用到相关研究中.

流域土地利用变化如城镇化会显著导致溪流水质恶化和水生昆虫物种组成和结构的退化. 但对群落功能的影响还没有统一的结论. 一方面,生态系统受外界干扰后,物种多样性下降,由此导致功能多样性下降;但另一方面,环境恶化后也有可能提高物种间的竞争和性状多样化<sup>[26]</sup>,增加功能多样性.

本文在前期研究<sup>[27-30]</sup>的基础上对人类活动造成的土地利用(城镇化以及农田化)给钱塘江中游流域底栖动物功能多样性的影响进行探索性研究. 首先比较人类活动对土地利用干扰下当地溪流环境因子的变化,分析底栖动物群落的变异情况,然后分析环境因子、群落变异对水生昆虫生物性状及组成结构的影响,评估水生昆虫群落生物功能多样性指

数对土地利用变化的响应.

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域与数据来源

研究区为浙江省中西部的钱塘江中游流域 (28.242°—29.683° N, 118.021°—120.726° E), 研究流域总面积 19711 km<sup>2</sup> (图 1). 本文所用生物样本和环境数据为 2010、2011 年春季 (4 月) 调查获得, 具体信息包括钱塘江流域概况, 生物样本的采集和鉴定方法, 环境数据的测量方法等<sup>[27-30]</sup>. 本文选择其中的 14 个环境因子, 为方便后续测量和获得生物性状信息, 在生物样本中选择水生昆虫群落作为生物因子, 一般鉴定到属, 摇蚊科中的部分属缺少属级生物学性状信息, 最后合并到族或亚科, 共计 175 个分类单元. 为了避免后期计算功能多样性指数时出现空值, 剔除物种多度小于 3 的点位, 最后共选取 80 个点位. 将森林覆盖率 95% 以上、农田面积小于 2% 的 22 个样点作为参照点, 余下 58 个作为干扰点<sup>[27]</sup>.

1.2 水生昆虫生物学性状的选择

用 Usseglio-Polatera 等<sup>[1]</sup>和 Tachet 等<sup>[31]</sup>推荐的 11 个生物学性状来描述和反映水生昆虫群落在生态系统中的功能 (表 1). 反映生活史的性状: “最大体长”、“水生阶段”、“生命周期”、“每年能繁殖的代数”; 反映生物体对外界环境的抵抗力或者恢复力功能的性状: “扩散方式”、“运动和与底质的关系”、“抗胁迫策略”; 生理功能性状: “呼吸方式”; 繁殖策略和营养方面的性状: “繁殖”、“取食习性”、“食物”.

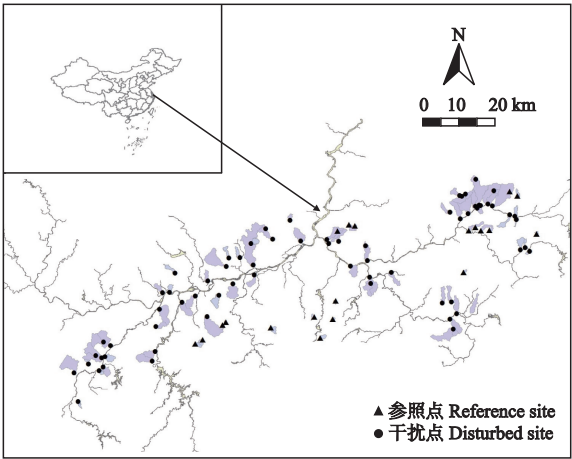


图 1 钱塘江中游 80 个采样点分布  
Fig. 1 Locations of 80 sampling sites in the middle reach of Qiantang River.

表 1 水生昆虫生物学性状及其类别  
Table 1 Biological traits and categories for aquatic insects

序号 No.	性状 Trait	类别 Category
1	最大体长 Maximal size (cm)	≤0.25 cm; 0.25 ~ 0.5 cm; 0.5 ~ 1 cm; 1 ~ 2 cm; 2 ~ 4 cm; 4 ~ 8 cm; >8 cm
2	生活史周期 Life cycle duration	≤1 年; >1 年
3	每年可以繁殖的代数 Potential reproduction cycles per year	<1; 1; >1
4	水生阶段 Aquatic stage	卵; 幼虫; 蛹; 成虫
5	繁殖 Reproduction	卵胎生; 游离的卵, 无附着物; 游离的卵, 带有胶团; 卵块, 带有胶团或者有固定物; 卵块, 游离; 卵或卵块产在植物内部(内生性); 卵块, 陆生; 无性繁殖
6	扩散方式 Dispersal pattern	水生被动; 水生主动; 空气被动; 空气主动
7	抗胁迫策略 Resistance form	卵体; 茧; 能造抵抗干旱的小室; 滞育或休眠; 无
8	呼吸方式 Breathing	表皮; 腮; 气盾; 用气门或气囊进行气氧呼吸
9	运动和与底质的关系 Locomotion and substrate relation	飞行; 在水面上游泳; 游泳; 爬行; 掘穴; 钻缝隙(内生性); 临时附着; 长期附着
10	食物 Food	细颗粒沉积物+微生物; <1 mm 的颗粒; ≥1 mm 的植物颗粒; 微小植物; 大型水生植物; 动物尸体 ≥1 mm; 小型无脊椎动物; 大型无脊椎动物; 脊椎动物
11	取食习性 Feeding habit	取食沉积物; 撕食者; 刮食者; 滤食者; 碎食者(植物或动物); 捕食者; 寄生

生物学性状信息的获取如最大体长通过直接测量得到,运动方式和呼吸方式通过野外观察和实验室培养观察获取,其他的生物学性状通过查找各种文献资料<sup>[1,31-34]</sup>(部分文献资料由于过于零散或未发表未一一列出)以及现有的生物性状数据库<sup>[35-36]</sup>或者请教相关专家的意见获知。

1.3 生物学性状信息编码

采用 Usseglio-Polatera<sup>[37]</sup>与 Chevent 等<sup>[38]</sup>的模糊编码法(fuzzy code),对每个物种在某一个性状下的性状类别按照亲缘度进行打分赋值,“0”表示没有亲缘度,“3”或者“5”表示亲缘度非常高.如果缺乏某个物种在某个性状上的记录资料,就用“0”表示.另外,将每个性状下类别的打评分值转化成百分比形式,以便所有物种的相应性状都能得到一个统一的描述<sup>[39]</sup>.个别性状的类别在所有物种上都没有分值分布,则舍去.最后一共用到 59 个类别。

1.4 功能多样性指数

功能多样性指数选用 Rao<sup>[40]</sup>的二次熵(Rao's quadratic entropy)<sup>[39]</sup>,用来反映群落生物性状多样性. Rao<sup>[40]</sup>1982 年定义了二次熵方程测量种群内和

种间的多样性和差异性, Botta-Dukat<sup>[41]</sup>2005 年提出把它用于功能性状多样性的计算,并得到广泛应用<sup>[5-7]</sup>. Rao<sup>[40]</sup>的二次熵计算的是群落中物种性状间距离的变异,反映功能多样性中的功能离散度<sup>[42]</sup>.

1.5 统计分析

首先,对参照点和干扰点位中的环境变量进行方差分析.为消除数据中可能出现的极值,原始数据均采用 lg(x+1)的转化(pH 和底质平均得分除外).

然后,在 CANOCO 4.5 中采用典范对应分析法(CCA)分析环境变量与生物群落变异之间的对应关系[点位-物种多度数据也采用 lg(x+1)转化].为减少多重共线性问题,采用手动向前逐步筛选法(P<0.1,膨胀因子<10)获取变量. P 值的计算用 Monte Carlo 置换检验。

接着,用 fourth-corner 方法检验环境变量与物种性状之间的关系<sup>[5]</sup>.其显著性采用两种零模型进行置换检验(model 2 和 model 4),并合并两模型的检验结果,以降低第一类误差(Type 1 error)的概率<sup>[25]</sup>.首先将点位向量进行置换来检验无效假设 H<sub>1</sub>,即物种多度与环境变量没有相关性(模型 2,置换 999 次).然后,将物种向量置换来检验无效假设 H<sub>2</sub>,即物种多度与生物性状没有相关性(模型 4,置换 999 次).物种性状与环境变量没有相关性的假设定义为无效假设 H<sub>0</sub>.若两个置换检验都显著,即可排除 H<sub>0</sub>,即环境变量、物种多度以及性状是有显著联系的.因此,只要 α<sub>1</sub>、α<sub>2</sub>达到显著水平,对应的 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub>就能排除;α<sub>0</sub>=α<sub>1</sub>α<sub>2</sub>就能达到显著水平,从而排除 H<sub>0</sub>.且 α<sub>1</sub>=α<sub>2</sub>=√α<sub>0</sub>.一般取 α<sub>0</sub>=0.05 为显著水平,则 α<sub>1</sub>=α<sub>2</sub>=√0.05=0.22.在本文中,有 14 个环境变量须进行 Bonferroni 矫正<sup>[5]</sup>,即 α<sub>0</sub>的显著水平为 0.05/14=0.00357.因此排除 H<sub>1</sub>和 H<sub>2</sub>的显著水平是 α<sub>1</sub>=α<sub>2</sub>=√0.00357=0.05976。

最后,计算各个采样点的群落功能多样性指数,并采用非参数 Wilcoxon 秩和检验(non-parametric Wilcoxon Rank sum test)评估参照点与干扰点之间的功能多样性指数的差异。

除典范对应分析(CCA),其余分析均在 R 统计软件下进行,加载“ade4”功能包。

2 结果与分析

2.1 研究区域的环境因子

参照点位与干扰点位上的环境变量,除流速、水



表 2 钱塘江流域参照点与干扰点的环境变量  
Table 2 Environmental variables measured in reference and disturbed sites in the Qiantang River basin

环境变量 Environmental variable	缩写 Abbrevia- tion	参照点位 Reference sites (n=22)		干扰点位 Disturbed sites (n=58)	
		均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD
坡度 Slope *	S	22.83	3.99	6.62	3.31
森林覆盖率 Forest (%) *	F	99.97	0.07	51.5	22.79
海拔 Altitude (m) *	Alt	301.59	124.89	79.69	29.75
平均深度 Average depth (m) *	AveD	0.18	0.07	0.45	0.60
底质平均得分 MSUBST *	M	-5.90	1.15	0.17	5.67
流速 Velocity (m · s <sup>-1</sup> )	V	0.38	0.21	0.39	0.28
水温 Temperature (℃)	T	14.87	2.02	18.24	2.85
pH	pH	7.24	0.37	7.30	0.66
电导率 Conductivity (μs · cm <sup>-1</sup> ) *	Cond	40.68	19.86	309.55	361.48
溶解氧 Dissolved oxygen (mg · L <sup>-1</sup> ) *	DO	10.03	0.48	7.98	1.42
总氮 Total nitrogen (mg · L <sup>-1</sup> ) *	TN	0.75	0.43	4.31	5.24
总磷 Total phosphorus (mg · L <sup>-1</sup> )	TP	0.03	0.03	0.12	0.20
化学需氧量 COD <sub>Mn</sub> (mg · L <sup>-1</sup> ) *	COD	1.22	1.18	3.17	3.25
叶绿素 a Chlorophyll a (mg · L <sup>-1</sup> ) *	Chl a	0.47	0.66	3.52	3.97

\* P<0.05.

温、总磷和 pH 外,均存在显著差异(表 2). 参照点中的坡度、森林覆盖率、海拔、溶解氧明显高于干扰点;底质平均得分(MSUBST)在参照点中的数值(负值)明显高于干扰点,说明参照点位溪流底质的大石块和粗颗粒组成比例高于干扰点,干扰点底质泥沙和有机质含量高于参照点;而电导率、溶解氧、总氮、化学需氧量(COD<sub>Mn</sub>)和叶绿素 a 在干扰点的值显著大于参照点,参照点位多位于源头上游地区,其平均水深小于干扰点. 水温和总磷在干扰点中略高于参照点.

CCA 分析最终筛选出 8 个关键环境变量,分别是海拔、流速、pH、电导率、溶解氧、总氮、COD<sub>Mn</sub>和叶绿素 a(图 2),对当地水生昆虫群落变异的总解释量为 28.4%,其中第一排序轴的解释量为 45.6%,

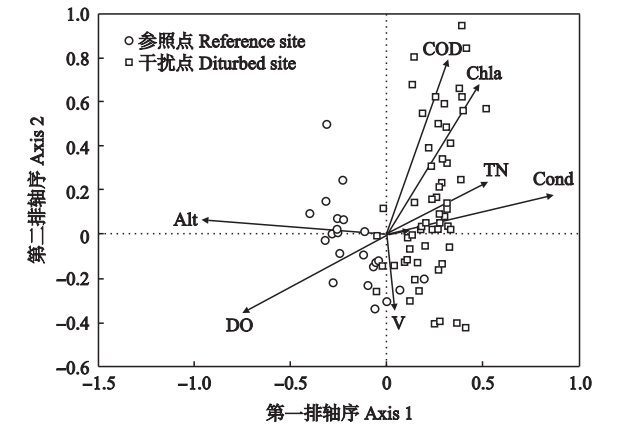


图 2 钱塘江流域 80 个采样样点的典范对应分析  
Fig. 2 Canonical correspondence analysis between sampling sites and environmental features in the Qiantang River basin.  
环境变量缩写见表 2 The abbreviation of environmental variables saw Table 2. 下同 The same below.

第二排序轴为 19.3%. 干扰点位受电导率、总氮、pH、COD<sub>Mn</sub>和叶绿素 a 的影响较高;参照点受海拔、溶解氧的影响较高.

2.2 环境因子影响水生昆虫群落性状的组成和结构

Fourth-corner 分析方法在 14 个环境变量与 59 个生物性状里找出了 132 组存在显著相关性的组合( $\alpha=0.00357$ ). 12 个环境变量都与 6 个以上的水生昆虫生物性状显著相关(图 3). 其中与底质平均得分、坡度、溶解氧、水温、海拔和森林覆盖率显著相关的生物学性状数在 10 个以上,与平均深度和 pH 呈显著相关的生物学性状最少.

表 3 列出了单一生物学性状与环境变量的显著相关性. 不难发现,在生活史性状中,最大体长中的

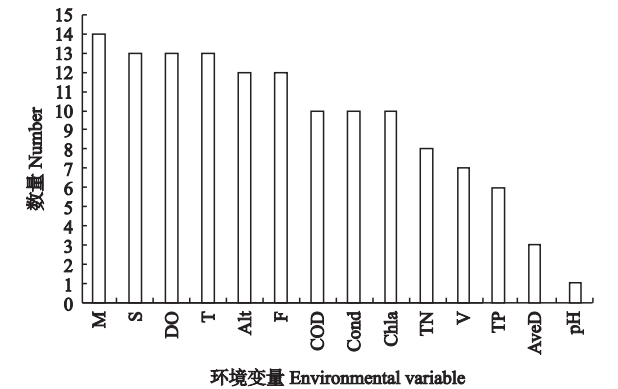


图 3 基于 fourth-corner 分析与环境因子显著相关的生物性状数量  
Fig. 3 Number of significant relationships found between each environmental variable and biological trait obtained by the fourth-corner method.

表 3 基于物种多度、生物学性状和环境变量的 fourth-corner 分析结果  
Table 3 Results from fourth-corner analysis on species abundance, species functional traits and environmental variables

性状 Trait	类别 Categories	S	F	Alt	AveD	M	V	T	pH	Cond	DO	TN	TP	COD	Chl a
最大体长	≤0.25	-	-	-		+		+			-	+	+		
Maximal size (cm)	0.5 ~ 1	+	+	+		-		-						-	
	4 ~ 8				-										
每年可以繁殖的代数	1						-								
Potential number of reproduction cycles per year	>1						+								
水生阶段	卵 Egg	+	+	+		-		-		-	+			-	-
Aquatic stage	幼虫 Larva	+		+				-		-	+	-			
	蛹 Pupa	-	-	-		+		+		+	-	+		+	+
繁殖	卵胎生 Ovoviviparity	-	-	-		+				+	-	+	+	+	+
Reproduction	游离的卵, 无附着物 Isolated eggs, free						+								
	游离的卵, 带有胶团 Isolated eggs, cemented	+	+	+		-		-		-	+				
扩散方式	水生被动 Aquatic passive							+	+		-				
Dispersal	空气被动 Aerial passive				+	+									
	空气主动 Aerial active	+	+			-				-	+				
抗胁迫策略	卵体 Eggs	+	+			-	+						-	-	-
Resistance form	无 None													+	
呼吸方式 Breathing	表皮 Tegument	-	-	-		+		+		+	-	+		+	+
	鳃 Gill	+	+	+		-		-		-	+	-	-	-	-
	气盾 Plastron				-										
运动和与底质	在水面上游泳 Surface swimmer							+			-			+	+
的依赖关系	掘穴者 Burrower					+								+	+
Locomotion and	钻缝隙(内生性) Interstitial (endobenthic)	-	-	-		+		+		+	-	+			+
substrate relation	临时附着 Temporarily attached (clinger)			+				-							
	食物 Food						+								
取食习性	取食沉积物 Deposit feeder						+								
Feeding habit	碎食者 Ppiercer (plants or animals)						-								
	寄生 Parasite, parasitoid	-	-	-		+		+		+	-	+	+	+	+

仅列出显著相关生物学性状与环境因子组合 ( $P<0.00357$ ) For ease of interpretation, only significant relationships ( $P<0.00357$ ) were shown. +/-; Pearson 显著正相关/负相关 Positive or negative Pearson correlation between the environmental variable and the functional trait. 环境变量缩写见表 2 The abbreviation of environmental variables saw Table 2.

小个体组成多度 ( $\leq 0.25\text{ cm}$ ) 与底质平均得分 (MSUBST)、水温、总氮、总磷含量呈正相关关系,与坡度、森林覆盖率、海拔和溶解氧呈负相关关系;而中等个体 ( $0.5 \sim 1\text{ cm}$ ) 多度与坡度、森林覆盖率、海拔呈正相关关系,与 MSUBST、水温和总磷呈负相关关系。

生理生化性状中,呼吸方式的表皮呼吸与坡度、森林覆盖率、海拔、溶解氧呈负相关关系,与 MSUBST、水温、电导率、总氮、COD<sub>Mn</sub> 和叶绿素 a 呈正相关关系。相反,用鳃呼吸与坡度、森林覆盖率、海拔和溶解氧呈正相关关系,与 MSUBST、水温、电导率、总氮、总磷、COD<sub>Mn</sub>、叶绿素 a 呈负相关关系,说明

随着水体质量下降,特别是水体溶解氧的下降,水生昆虫的呼吸方式从用鳃呼吸为主转变为用表皮呼吸。

掘穴者多度与 MSUBST、COD<sub>Mn</sub> 和叶绿素 a 含量呈正相关关系;MSUBST 的升高,表明溪流底质的粗颗粒含量减少,淤泥和细颗粒的含量升高,比较适合有挖掘能力的昆虫,如干扰点中常见的部分蜻蜓目的属、双翅目摇蚊科等。

**2.3 参照点和干扰点生物性状多样性比较**  
非参数 Wilcoxon 秩和检验的结果表明(图 4):参照点与干扰点的性状多样性,即功能多样性指数 Rao 的二次熵有显著差异 ( $W = 1038, P < 0.0001$ )。参照点的数值显著高于干扰点。

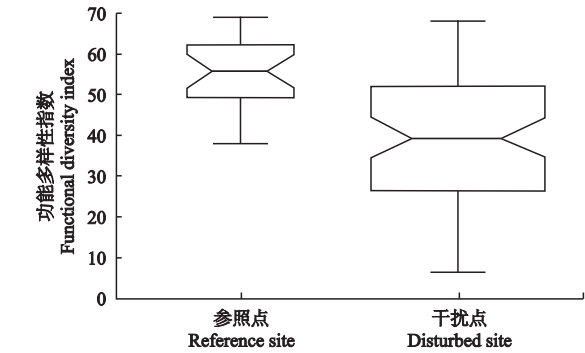


图4 钱塘江流域参照点和干扰点生物性状多样性  
Fig.4 Trait diversity in reference and disturbed sites of Qian-tang River basin.

3 讨 论

3.1 环境因子的变化及其对水生昆虫群落的影响  
本文方差分析的结果与前期研究结果<sup>[27-28]</sup>一致. 即与参照溪流相比, 干扰溪流受土地利用影响, 生态质量退化, 周围植被覆盖度降低, 底质多样性退化, 沉积物增多, 水体中营养盐浓度和电导率明显上升, 溶氧含量明显下降.

典范对应分析(CCA)筛选出了8个与水生昆虫群落关系最密切的环境因子, 解释了近1/3的生物群落变异. 参照点与干扰点在排序图上分布在不同的象限区域, 其中电导率、总氮、pH、COD<sub>Mn</sub>和叶绿素a与干扰点的分布呈正相关, 反映出土地利用对溪流生物群落影响; 参照点则与海拔、溶解氧关系更密切.

3.2 土地利用变化对水生昆虫群落功能多样性的影响

生物学性状是物种适应环境并长期进化的结果, 受环境因子的作用、筛选, 在特定的栖息地环境条件下, 会存在特定的生物性状<sup>[43]</sup>. 理论上, 环境改变达到一定程度后, 不仅会改变生活在其中的物种群落组成, 还会导致其生物学性状的改变, 从而使群落功能发生改变<sup>[44]</sup>, 如以撕食者为主即以分解功能为主, 以集食者为主即以次级生产为主. 另外还有反映群落抗逆力和恢复力的变化, 如生活史方式中的短生活史和无性繁殖; 扩散方式中的水生被动及主动等<sup>[6]</sup>.

Fourth-corner 分析的结果验证了生物性状可以反映生物对环境改变后的不同应激和适应能力. 在表3中, 能正向反映生物体对不良环境的抵抗能力的“小个体”(≤0.25 cm)<sup>[43]</sup>与干扰点中数值较高(表2)或对其影响较大(图2)的环境因子存在正相

关关系, 与参照点中数值较高或相关的环境因子呈负相关关系; 而“稍大个体”(0.5~1 cm)显示的则是完全相反的相关性(图2), 这与生态环境恶化后生物体会从K对策转变为R对策生存<sup>[44]</sup>的结论相吻合; “呼吸方式”的变化情况为参照点的呼吸方式以鳃呼吸为主, 受损点转变为以表皮呼吸为主(表3), 这与水体溶解氧含量变化(表2)密切相关; “运动与底质的依赖关系”也与方差分析结果中参照点和干扰点底质的变化密切相关, 即掘穴者性状的多度与淤泥和细颗粒的含量(高底质平均得分)呈正相关(表2). 上述这些生物学性状能够很好地反映出它们与环境参数间的相关关系, 并且可以解释其正确的生态意义, 因此可以作为评估生物性状多样性与人类土地利用活动影响的有效指标.

但是, 也有的生物性状没有很好地反映其原本生态学意义, 原因主要是: 1) 对不同物种生物性状进行打分、模糊编码时, 需查找大量文献, 由于资料有限, 缺乏相关描述, 许多信息缺失, 无法准确打分, 如反映抵抗外界不良环境能力的性状“繁殖”、“抗胁迫方式”; 2) 许多水生昆虫在栖境水体中存在成、幼虫两种状态, 本文一般只考虑幼虫生活史中的生物学性状, 如“食物”、“扩散方式”; 3) 所选用的水生昆虫群落在一些性状如“在水面上游泳”、“钻缝隙(内生性)”及“寄生”中分布的分值很小, 造成其显著相关性结果不可靠.

表3中, “取食沉积物”以及“细颗粒沉积物+微生物”与“流速”的相关性在本文中反映为正相关, 与正常情况相反. 原因是干扰溪流受渠道化的影响, 降低了溪流生境的复杂性, 扰乱了正常流速(水库、人工改造坡度等)<sup>[28]</sup>, 溪流底质淤泥化, 不适合撕食者、滤食者的生存, 故干扰点位中“取食沉积物”性状多度较高.

从非参数 Wilcoxon 秩和检验初步获知, 干扰溪流水生昆虫群落性状多样性显著下降, 参照点的 Rao 指数明显高于干扰点(图4). 这表明受环境因子胁迫, 研究区域不仅物种多样性显著下降<sup>[28]</sup>, 生物群落产生变异(图2), 功能多样性也有所下降.

3.3 fourth-corner 方法描述环境因子与生物性状关系的优点和不足

2008年, Dray等<sup>[25]</sup>改进后的 fourth-corner 统计方法与先前学者研究生物学性状和环境之间联系的统计方法不同<sup>[20, 24]</sup>, 它可以直接度量单个生物性状和环境变量的联系, 在计算的时候只要同时输入物种-性状、物种-点位及点位-环境数据就行, 不仅适用

于研究植物功能多样性性状中的二进制哑变量,而且也适用于溪流大型无脊椎动物的连续型性状变量。在 ade4 功能包中的计算过程也非常简单方便。

虽然 fourth-corner 方法总体表现优于先前的许多统计方法,但还是存在着许多不足,如 Dray 等<sup>[25]</sup>自己也提到, fourth-corner 还不能允许协变量存在于计算中,所以没法满足更复杂的假设。另外,生物性状不仅与栖息地环境有着显著关系,相互之间还存在着权衡(trade-off),比如不同的生存策略会面临相同的胁迫以及派生(spill-off),比如相互之间存在相互关系<sup>[45]</sup>。与其他的统计方法一样, fourth-corner 方法不能把性状之间存在的上述关系考虑在内。但不管怎样, fourth-corner 方法是一种可以验证物种性状与环境变量之间联系的有力方法。

#### 4 结 语

与物种多样性一样,生物功能多样性指标是一个用来监测土地利用变化的很好的工具。但由于种种原因,目前国内关于功能多样性的研究还以植物群落性状和功能多样性为主,溪流大型无脊椎动物群落生物性状及功能多样性的研究还很少。国外学者在这个领域已有许多研究结果<sup>[6-9,46]</sup>和综述<sup>[44,47]</sup>发表,意义深远。本文探索性地尝试在国内利用溪流水生昆虫生物性状途径及功能多样性指数来反映人类活动所造成的土地利用变化对当地溪流生态的影响。今后,还应该在更大尺度上进行大型无脊椎动物群落功能多样性的研究,并将其与传统的物种多样性方法进行比较,以解释许多物种多样性无法解决的生态系统结构和功能内在联系的科学问题。

#### 参考文献

- [1] Usseglio-Polatera P, Bournaud M, Richoux P, *et al.* Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: Relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 2000, **44**: 563–568
- [2] Vincent HR, Hildrew AG, Statzner B, *et al.* Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: A synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology*, 1994, **31**: 539–554
- [3] Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, **5**: 402–411
- [4] Mason NWH, Mouillot M, Lee WG, *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence;

- The primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, **111**: 112–118
- [5] Gallardo B, Gascón S, Garcia M, *et al.* Testing the response of macroinvertebrate functional structure and biodiversity to flooding and confinement. *Journal of Limnology*, 2009, **68**: 315–326
- [6] Bonada N, Dolédec S, Statzner B. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between Mediterranean and temperate regions: Implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 2007, **13**: 1658–1671
- [7] Péru N, Dolédec S. From compositional to functional biodiversity metrics in bioassessment: A case study using stream macroinvertebrate communities. *Ecological Indicators*, 2010, **10**: 1025–1036
- [8] Dolédec S, Phillips N, Townsend CR. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: Trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology*, 2011, **56**: 1670–1688
- [9] Magbanua FS, Townsend CR, Blackwell GL, *et al.* Responses of stream macroinvertebrates and ecosystem function to conventional, integrated and organic farming. *Journal of Applied Ecology*, 2010, **47**: 1014–1025
- [10] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**: 646–655
- [11] Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, **9**: 741–758
- [12] Schleuter D, Daufresne M, Massol F, *et al.* A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 2010, **80**: 469–484
- [13] Tilman D, Knops J, Wedin D, *et al.* The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, **277**: 1300–1302
- [14] Hulot FD, Lacroix G, Lescher-Moutoué FO, *et al.* Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 2000, **405**: 340–344
- [15] Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, *et al.* Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 2004, **306**: 1019–1020
- [16] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 2008, **96**: 884–893
- [17] Wallace JB, Webster JR. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 1996, **41**: 115–139
- [18] Dolédec S, Phillips N, Scarsbrook M, *et al.* Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 2006, **25**: 44–60
- [19] Townsend CR, Dolédec S, Scarsbrook MR. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: A test of habitat template theory. *Freshwater Biology*, 1997, **37**: 367–387
- [20] Charvet S, Statzner S, Usseglio-Polatera P, *et al.* Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French



- streams: An initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology*, 2000, **43**: 277–296
- [21] Gayraud S, Statzner B, Bady P, *et al.* Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: An initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, 2003, **48**: 2045–2064
- [22] Dolédec S, Statzner B. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: An assessment of specific types of human impact. *Freshwater Biology*, 2007, **53**: 617–634.
- [23] Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien ML. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 1997, **78**: 547–562
- [24] Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF, *et al.* Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 1996, **3**: 143–166
- [25] Dray S, Legendre P. Testing the link between species traits and environmental characteristics: The fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 2008, **89**: 3400–3412
- [26] Statzner B, Dolédec S, Huguény B. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: Assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, 2004, **27**: 470–488
- [27] Liu D-X (刘东晓). Impacts of Urbanization on Stream Water Quality and Macroinvertebrate Communities: A case Study of Middle Section of Qiantang River, China. Master Thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011 (in Chinese)
- [28] Liu D-X (刘东晓), Yu H-Y (于海燕), Liu S-R (刘朔孺), *et al.* Impact of urbanization on the water quality and macrobenthic's community structure of the tributaries in middle reach of Qiantang River, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2012, **23**(5): 1370–1376 (in Chinese)
- [29] Wang BX, Liu DX, Liu SR, *et al.* Impacts of urbanization on stream habitats and macroinvertebrate communities in the tributaries of Qiantang River, China. *Hydrobiologia*, 2011, **680**: 39–51
- [30] Zhang Y (张勇), Liu S-R (刘朔孺), Yu H-Y (于海燕), *et al.* Influence of different spatial-scale factors on stream macroinvertebrate assemblages in the middle section of Qiantang River Basin. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2012, **32**(14): 4309–4314 (in Chinese)
- [31] Tachet H, Richoux P, Bournaud M, *et al.* Fresh Water Invertebrates: Systematics, Biology, Ecology. 2nd Ed. Paris: CNRS, 2002
- [32] Statzner B, Hoppenhaus K, Arens M, *et al.* Reproductive traits, habitat use and templet theory: A synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology*, 1997, **38**: 109–135
- [33] Tomanova S, Usseglio-Polatera P. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: Relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology*, 2007, **170**: 243–255
- [34] Merritt RW, Cummins KW, Berg MB. An Introduction to the Aquatic Insects of North America. 4th Ed. Debuque, IA: Kendall Hunt Publishing Company, 2008
- [35] Schmidt-Kloiber A, Vogl R. The Taxa and Autoecological Database for Freshwater Organisms [EB/OL]. (2011-11-20) [2012-03-06]. <http://www.freshwater-ecology.info/index.php>
- [36] Vieira NKM, Poff NL, *et al.* A Database of Lotic Invertebrate Traits for North America. [EB/OL]. (2006-01-05) [2011-10-16]. <http://pubs.usgs.gov/ds/ds187/>
- [37] Usseglio-Polatera P. Synthetic graphical representation of the ecological significance of a stand: Application to a macroinvertebrate in the Rhone in Lyon. *Bulletin d'Ecologie*, 1991, **22**: 195–202
- [38] Chevenet F, Dolédec S, Chessel D. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 1994, **31**: 295–309
- [39] Champely S, Chessel D. Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, 2002, **9**: 167–177
- [40] Rao CR. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 1982, **21**: 24–43
- [41] Botta-Dukat Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 2005, **16**: 533–540
- [42] Díaz S, Lavorel S, De Bello F, *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**: 20684–20689
- [43] Townsend CR, Hildrew AG. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 1994, **31**: 265–275
- [44] Menezes S, Baird DJ, Soares AMVM. Beyond taxonomy: A review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 2010, **47**: 711–719
- [45] Resh VH, Hildrew AG, Statzner B, *et al.* Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: A synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhone River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology*, 1994, **31**: 539–554
- [46] Dolédec S, Phillips N, Townsend C. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: Trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology*, 2011, **56**: 1670–1688
- [47] Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. Review Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, **48**: 1079–1087

作者简介 张淑波, 男, 1988 年生, 硕士研究生. 主要从事淡水溪流底栖动物功能多样性研究. E-mail: 2010102122@njau.edu.cn

责任编辑 肖红