



论文

金沙江下游水电开发对浮游植物多样性及群落构建的影响机制

周心怡^{1,2†}, 周雄冬^{3†}, 张家豪⁴, 翁楚彬^{1,2}, 徐梦珍^{1,2*}

1. 水圈科学与水利工程全国重点实验室, 北京 100084

2. 清华大学水利水电工程系, 北京 100084

3. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072

4. 重庆交通大学国家内河航道整治工程和技术研究中心, 重庆 400074

† 同等贡献作者

* E-mail: mzxu@tsinghua.edu.cn

收稿日期: 2024-09-22; 接受日期: 2024-11-18; 网络版发表日期: 2025-02-21

国家自然科学基金联合基金项目(批准号: U2240207, U2243222)和国家自然科学基金青年科学基金项目(批准号: 52309094)资助

摘要 金沙江下游水电开发极大改变了原有的山区自然激流环境, 形成片段化、缓流甚至静止的水库生境, 水生生态系统发生显著变化. 以往研究基于传统的采样调查和形态学鉴定方法揭示了该河段浮游植物多样性与群落结构的基本特征, 但对水电开发影响下的多样性变化、群落构建机制及影响因素缺乏研究. 本研究以向家坝 238 km 河段为研究区域, 基于 eDNA 方法对浮游植物进行了系统采样, 分析其多样性、群落结构及功能特征, 探讨向家坝水电站运行影响下浮游植物多样性及群落构建机制. 结果表明, 水动力条件对向家坝浮游植物 α 多样性的影响最为显著, α 多样性在空间上呈现“坝下干流>坝上支流>坝上干流”的梯度分布, 共现网络的结构、种间互动强度及鲁棒性沿此梯度增强, 表征浮游植物群落在面对环境变化和干扰时抵抗力的增强. α 多样性水平在大坝处发生突变, 尤其是 Chao1 和 PD 指数由上游随着接近大坝而显著下降模式转变为下游随着远离大坝而下降模式. 水动力和水质条件变化是引起浮游植物 β 多样性变化的主要驱动因素. 向家坝河段尺度上, β 多样性由周转组分驱动, 表征随机过程对群落构建起主要作用, 支流物种通过扩散和环境筛选影响干流群落. 大坝处的 β 多样性显著高于上、下游, 以嵌套组分为主, 表征环境筛选等确定性过程在该局部河段起关键作用. 本研究有助于理解水电开发影响下河流生态系统的演变与适应机制, 为山区河流保护与开发协调可持续发展提供了科学依据.

关键词 金沙江, 梯级水电开发, 浮游植物, 环境 DNA, 群落构建

1 引言

金沙江位于长江上游, 是长江流域中水能资源最丰富的河段, 水电资源约 1.2 亿千瓦, 占全国总量的

16.7%. 尤其在金沙江下游渡口至宜宾段, 783 km 河段范围内落差达 729 m, 集中了该河段最为丰富的水能资源. 2005 年至 2018 年间, 该河段建成了乌东德、白鹤滩、溪洛渡和向家坝四座巨型水电站, 将天然的激流

引用格式: 周心怡, 周雄冬, 张家豪, 等. 金沙江下游水电开发对浮游植物多样性及群落构建的影响机制. 中国科学: 技术科学, 2025, 55: 540–552
Zhou X Y, Zhou X D, Zhang J H, et al. Mechanisms of the impact of hydropower development on phytoplankton diversity and community assembly in the lower Jinsha River (in Chinese). Sci Sin Tech, 2025, 55: 540–552, doi: [10.1360/SST-2024-0250](https://doi.org/10.1360/SST-2024-0250)

河段阶梯化为库-坝相连河段, 库区形成缓流甚至静止水体, 水动力条件、河流景观发生显著改变^[1], 也深刻影响了水生生物的多样性、群落结构及生态系统生产力的重构与再平衡^[2]. 作为金沙江下游梯级的最后一级, 向家坝水电站自2012年10月蓄水以来, 库区的生境由河流逐渐转变为湖库, 其生态环境效应引起国内外广泛关注.

浮游植物作为水体中重要的初级生产者, 能够对环境变化作出快速且准确的响应. 大坝蓄水后, 浮游植物物种组成和功能性状发生改变, 导致群落多样性、结构和功能发生显著变化^[3]. 例如, 三峡大坝的运行引起冬季水温升高、水力停留时间延长及营养物质富集, 诱发浮游植物大量繁殖, 进而导致水库水体富营养化现象^[4]. 相比于三峡大坝河段, 向家坝河段本底寡营养, 水库缓流环境对河段的营养水平调控和生态环境的影响机制可能与前者不同. 目前, 金沙江流域浮游植物的研究主要集中于流域整体及局部江段的一般性生态调查^[5-7]. 在上游, 研究对比了浮游藻类和着生藻类的环境驱动因素差异^[8]; 在下游, 初步探讨了梯级电站蓄水形成的自然河流型、过渡型和类湖泊型三类水体的浮游植物多样性格局^[9]. 然而, 针对金沙江下游在水电建设影响下, 浮游植物多样性的形成、维持与变化过程, 以及群落构建机制及其影响因素缺乏系统深入研究.

此外, 上述研究大多依赖于浮游植物传统形态学鉴定, 该方法在识别体型微小、形态学特征不明显或稀有物种时存在较大偏差和局限性^[10]. 例如, 许多在湖泊食物网中扮演关键角色的微藻常未被准确鉴定. 相比之下, 依赖高通量测序和宏条形码技术的环境DNA(eDNA)方法能够更加准确有效鉴定各种尺寸的浮游植物, 为表征群落多样性、结构和功能提供了更加有效的手段^[11]. 近期的多项研究表明, eDNA方法在浮游植物多样性监测、群落动态分析及环境驱动因素研究、功能性群落分析等方面表现出显著优势^[12].

本研究基于eDNA方法, 对向家坝238 km河段的浮游植物及其环境要素进行了系统采样与监测. 研究的目标如下: (1) 研究水电大坝建设项目中三类型水体中的浮游植物群落的多样性、结构与功能特征及其空间分布格局; (2) 探讨该河段浮游植物群落的构建过程与机制; (3) 识别向家坝水电站对局部河段浮游植物多样性变化的影响模式; (4) 确定关键环境要素及其

对浮游植物群落的影响机制. 本研究为全面理解峡谷激流河段梯级水电开发的生态环境效应提供了理论基础, 为山区河流保护与开发协调可持续发展提供了科学依据.

2 研究区域与方法

2.1 研究区域与样点设置

金沙江下游(100°57'~104°38'E, 24°29'~28°53'N)指从渡口(雅砻江汇入金沙江处)至宜宾(岷江汇入金沙江处)河段. 区域气候属亚热带季风湿润型, 多年平均降水量约为893 mm, 水资源丰富且稳定. 金沙江下游地形落差大, 水能开发潜力巨大, 乌东德、白鹤滩、溪洛渡和向家坝四大水电站均位于该河段. 向家坝(XJB)水电站是梯级最下游一级, 位于四川省宜宾市和云南省水富县交界处的峡谷出口, 控制流域面积45.9万平方千米, 占金沙江全流域的97%. 向家坝水电站主要功能包括发电、航运、灌溉、拦沙和防洪等.

本研究于2023年2月份开展向家坝(XJB)河段野外采样工作, 采样范围覆盖238 km, 海拔落差130 m, 共布设了28个样点(图1). 根据水体类型的不同, 采样点划分为: 坝上干流样点15个(XJB01~XJB15), 坝上支流样点9个(大汶溪DWX01~DWX03、西宁河XN01~XN03、中都河ZD01~ZD03), 坝下干流样点4个(J01~J04). 其中, 坝上干流和坝上支流采样点均位于库区范围内.

2.2 eDNA样品采集及处理

2.2.1 现场采集及测量

使用2 L采水器在水体表层0.5 m深处采集水样, 储存于低温棕色采样瓶中, 并在24 h内使用真空电动泵进行抽滤, 滤膜为0.45 μm 醋酸纤维素膜. 为避免抽滤过程中发生DNA污染, 每次抽滤均设置一个空白对照. 抽滤完成后, 滤膜保存在干冰中运输回实验室, 保存在-20℃冰箱中至DNA提取. 现场采集水样同时, 使用多参数水质仪(EXO2, YSI)测量水温($Temp$)、酸碱度(pH)、溶解性有机物($fDOM$)、电导率(EC)、浊度($Turb.$)和溶解氧(DO). 基于卫星地图测量河宽(W); 下游水深(D)、水位日变幅(ΔL_d)、流速(v)则通过实地测量获得, 上游水深(D)、水位日变幅(ΔL_d)、流速(v)基于数值模拟得到的多年平均值.

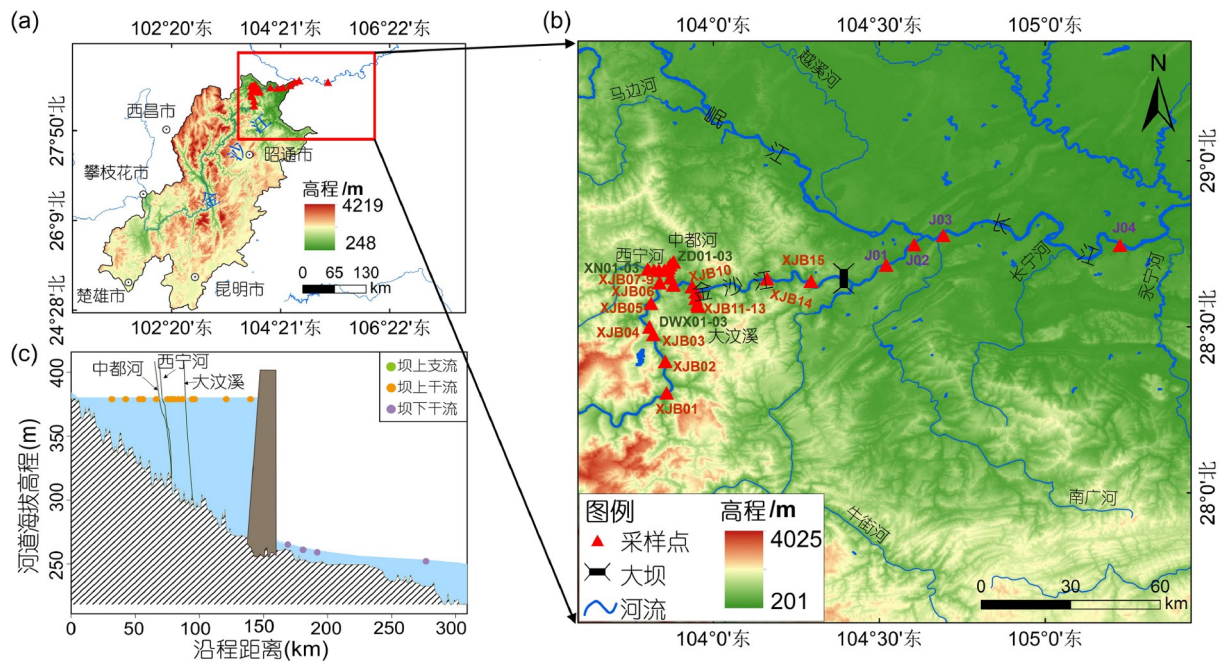


图 1 金沙江下游向家坝河段样点分布. (a) 研究区域整体情况; (b) 样点平面分布; (c) 样点纵剖面分布
Figure 1 Distribution of sampling sites in the Xiangjiaba section of the lower Jinsha River. (a) Overview of the study area; (b) planar distribution of sampling sites; (c) longitudinal profile of sampling sites.

2.2.2 eDNA的提取及PCR扩增

采用酚/氯仿法进行滤膜DNA提取, 包括抽滤时的空白对照和DNA提取时的空白对照. 提取后的DNA溶解于20 μ L的TE缓冲液中, 保存于-20 $^{\circ}$ C冰箱中. 使用微量分光光度计(NanoDrop2000, Thermo)检测DNA质量. 采用广泛使用的浮游植物通用引物(表1) A23SrV1F/A23SrV1R(第一轮)和A23SrV2F/A23SrV2R(第二轮)^[13]进行PCR扩增(GeneAmp 9700, ABI). PCR扩增反应体系为20 μ L, 包括4 μ L的5 $\times$ TransStart[®] FastPfu Buffer, 2 μ L的dNTPs(2.5 mmol/L), 正反向引物各0.8 μ L, 0.4 μ L的TransStart[®] FastPfu DNA 聚合酶

表 1 实验所用的引物序列

Table 1 Primer sequences used in the experiment

引物名称	引物序列(5'-3')
A23SrV1F	GGACARAAAGACCCATATG
A23SrV1R	AGATCAGCCTGT TATCC
A23SrV2F	CARAAAGACCCATGTMAGCT
A23SrV2R	TCAGCCTGTTATCCCTAG

(2.5 U/ μ L), 0.2 μ L的BSA, 10 ng的DNA模板, 并加ddH₂O至总量为20 μ L. PCR扩增条件为94 $^{\circ}$ C预变性2 min, 随后进行94 $^{\circ}$ C变性30 s, 55 $^{\circ}$ C退火30 s, 72 $^{\circ}$ C延伸45 s, 循环15次, 最后在72 $^{\circ}$ C进行末次延伸10 min.

2.2.3 高通量测序

将上述DNA样本片段进行高通量测序(MiSeq PE300, Illumina). 使用Cutadapt软件去除引物序列, 然后使用DADA2软件包对原始双端测序数据进行质量控制和去噪, 获得高质量的扩增子序列变异体ASV. 使用multi_blast将ASV序列在nt_v20221012数据库中进行比对注释. 为减少样本间因测序深度不同引起的偏差, 基于序列数量最少的样本对ASV进行了均一化处理. 为了专注研究浮游植物类群, 分析中排除了测序数据集中与其他生物相关的ASVs^[14].

2.3 数据分析

2.3.1 α 多样性计算

本研究的所有数据分析均在R软件(v 4.4.1)中完成. 使用vegan包计算 α 多样性指数, 包括Shannon多样

性指数、Chao1丰富度指数、Pielou均匀度指数和PD指数。其中, Shannon多样性指数、Chao1丰富度指数和Pielou均匀度指数用于表征物种多样性, PD指数则反映系统发育多样性(即遗传多样性)。通过单因素方差分析(ANOVA)及其最小显著差异(LSD)检验, 评估不同水体的 α 多样性差异。此外, 本研究还分析了干流 α 多样性指数的沿程变化, 并通过线性模型进行回归拟合, 探讨其空间分布模式。

2.3.2 β 多样性计算

为描述不同类型样点间浮游植物群落的差异, 使用betapart包基于Sørensen相异性指数计算了 β 多样性。总 β 多样性被划分为周转(β_{SIM})和嵌套(β_{NES})组分, 其中周转组分反映了两个样点间的物种替换, 而嵌套组分则表示由于物种的损失或增加引起的丰富度差异。本研究计算了不同水体内部和不同水体间的 β 多样性及其组分差异, 并通过Kruskal-Wallis检验和Dunn's test进行了事后比较。此外, 本研究还分析了干流沿程相邻样点的 β 多样性及其组分变化。

2.3.3 排序与群落结构差异比较

为比较不同水体间浮游植物群落结构的差异, 基于Bray-Curtis距离计算了各样点间的群落不相似性, 并使用vegan包中的主坐标分析(PCoA)对各样点在二维主轴空间中的分布进行排序和聚类。此外, 通过基于置换的多元方差分析(PerMANOVA)对各水体间浮游植物群落差异进行了显著性检验。

2.3.4 群落关键物种识别

为识别造成不同水体间浮游植物群落差异的关键物种, 使用microbiomeMarker包对ASVs水平进行线性判别分析效应值(LEfSe)分析, 采用线性判别分析(LDA)评分, 并以LDA>4.0和P<0.05作为标准, 筛选出在不同水体间差异最显著的分类群生物标志物, 确定其为区分不同水体浮游植物群落结构的关键物种。

2.3.5 共现网络分析

基于随机矩阵理论(RMT)对样品中ASV间的丰度进行相关性分析。通过计算在不同阈值条件下的相关性矩阵, 生成相应的邻接矩阵。调整阈值, 直至邻接矩阵的特征值分布近似于Poisson分布, 最终认定 $|r|>0.5$

且 $P<0.05$ 的相关性为显著, 以此确定生态网络的节点和边界。随后, 使用sparCC包计算网络的关键特征参数, 如节点数、连接数、平均度、平均路径长度、图密度和聚类系数, 并利用Gephi软件(<https://gephi.org>)进行网络可视化。

为评估浮游植物共现网络的稳定性, 计算了鲁棒性和脆弱性。共现网络的鲁棒性表示当网络中丢失部分节点时, 网络仍能保持基本功能^[15]。鲁棒性通过计算节点*i*的丰度加权平均交互作用强度($wMIS_i$)来评估, 其公式为

$$wMIS_i = \frac{\sum_{j \neq i} b_j s_{ij}}{\sum_{j \neq i} b_j}, \quad (1)$$

其中, b_j 为物种*j*的相对丰度, s_{ij} 为物种*i*和*j*之间的强度, 由Pearson相关系数度量。对于 $wMIS_i \leq 0$ 的节点, 将其从网络中删除, 剩余节点的比例作为网络鲁棒性。本研究计算了去除50%的随机节点后每个网络的鲁棒性。

脆弱性定义为每个节点对全局效率的相对贡献^[16]。网络的脆弱性由网络中节点的最大脆弱性(V_i)决定, 其公式为

$$V_i = \max \left(\frac{E - E_i}{E} \right), \quad (2)$$

其中, E 为网络的全局效率, E_i 为删除节点*i*及其相关链路后的全局效率。全局效率通过计算所有节点对之间的效率的平均值得出, 其公式为

$$E = \frac{1}{n(n-1)} \sum_{i \neq j} \frac{1}{d_{ij}}, \quad (3)$$

其中, d_{ij} 为节点*i*与节点*j*之间最短路径的边数。

2.3.6 关键环境因素及影响模式分析

为识别影响向家坝河段浮游植物群落多样性的关键环境因素及其影响模式, 使用randomForest包构建随机森林回归模型, 通过均方误差增量(IncMSE)评估环境因素对浮游植物多样性指数的贡献, 并使用rfPermute包检验环境因素的显著性, 以确定关键环境因素。此外, 使用pdp包进行偏依赖图(PDP)分析, 解释关键环境因素在连续梯度上对浮游植物多样性指数的影响模式, 并对其进行可视化。在浮游植物 α 多样性分析中, 经过模型表现的比较, 选择Chao1丰富度指数作为回归目标变量, 水动力、营养和水质条件作为解释变量;

在 β 多样性分析中, 以两两样点间的总 β 多样性指数及其周转和嵌套组分作为回归目标变量, 样点间水动力、营养和水质条件的变化量(归一化后差值)作为解释变量。

3 结果

3.1 向家坝河段浮游植物的多样性

eDNA样本检测结果表明, 向家坝河段的浮游植物有效ASVs共223个, 分属于8门22纲63目94科148属。通过使用Shannon, Chao1, Pielou和PD指数, 对坝上支流、坝上干流和坝下干流的浮游植物物种多样性(包含丰富度、均匀度)和系统发育多样性差异进行分析比较。结果表明, Shannon物种多样性指数变化范围为2.76~4.26, Chao1丰富度指数变化范围为42~89, Pielou均匀度指数变化范围为0.48~0.67, PD系统发育多样性指数变化范围为1.79~4.13。Shannon指数显示(图2(a)), 该区域的物种多样性水平依次为: 坝下干流(3.71 ± 0.20) > 坝上支流(3.31 ± 0.43) > 坝上干流(3.15 ± 0.19)。物种丰富度(Chao1指数: 坝上支流 64 ± 11 , 坝上干流 59 ± 10 , 坝下干流 83 ± 10)和均匀度(Pielou指数: 坝上支流 0.55 ± 0.06 , 坝上干流 0.54 ± 0.04 , 坝下干流 0.58 ± 0.04)均由坝上向坝下提高(图2(b)和(c))。此外, PD指数显示该区域浮游植物的系统发育多样性也表现为坝上干流(2.52 ± 0.43)低于坝上支流(2.80 ± 0.40)及坝下干流(3.78 ± 0.44)(图2(d))。总体上, 向家坝上、下游的浮游植物 α 多样性差异显著, 表现为坝下的物种多样性和系统发育多样性均高于坝上, 反映出坝上干流浮游植物群落比下游浮游植物群落更同质。

向家坝河段浮游植物的 β 多样性主要由物种周转驱动, 并在不同水体内和水体间表现出显著差异。如图3所示, 总体 β 多样性指数介于0.20~0.55之间, 其中周转组分(0.25 ± 0.07)显著高于嵌套组分(0.08 ± 0.06), 表明物种替代是该河段 β 多样性变化的主要原因。各类水体内部的 β 多样性范围为0.31~0.35, 均低于不同类型水体间的 β 多样性(0.35~0.41), 表征不同类型的水体间浮游植物群落组成差异更大。具体地, 同为坝上水体, 支流的 β 多样性最高(0.35 ± 0.09), 而干流最低(0.31 ± 0.05), 这表明支流群落变化较大, 反映其群落相对更加复杂或受到的生态干扰较少。相比之下, 干流的浮游植物群落组成相对同质。不同水体间, 坝上支流与坝下干流间的差异最大, β 多样性最高(0.41 ± 0.04), 这可能是筑坝系统中环境和空间因素共同作用的结果。此外, 坝下干流内 β 多样性的嵌套组分显著低于其他水体($P < 0.05$), 表明其物种组成具有更高的独特性, 与其他水体的物种重叠较少。而坝上、坝下干流间的嵌套组分显著高于其他水体($P < 0.05$), 表征随着下游自然河道的逐渐恢复, 坝下干流的物种丰富度较坝上干流有所增加, 进而增加了嵌套组分。

3.2 浮游植物群落组成及差异

向家坝河段的浮游藻类在门级水平上, 呈现出以硅藻-蓝藻-隐藻为主导的结构特征。从相对丰度来看, 硅藻、蓝藻和隐藻是该河段的优势类群, 其在各样点的相对丰度分别为 $80.92\% \pm 7.08\%$ 、 $8.08\% \pm 2.95\%$ 和 $5.01\% \pm 4.30\%$, 三门合计占比超过90%(图4(a))。相比之下, 各样点的物种丰富度构成更为均衡, 分别为硅藻

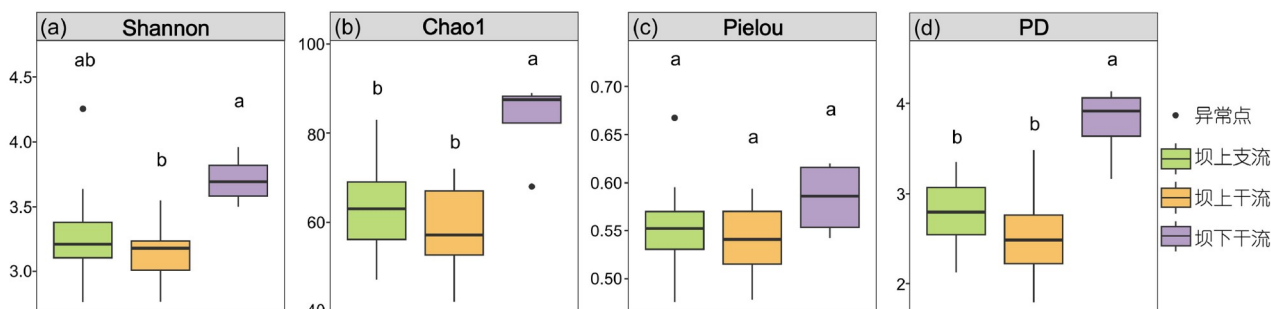


图2 向家坝河段坝上支流、坝上干流和坝下干流水体的浮游植物 α 多样性指数变化。注: 标有不同小写字母者表示组间有显著性差异($P < 0.05$), 标有相同小写字母者表示组间无显著性差异($P > 0.05$), 下同

Figure 2 Changes in phytoplankton α diversity indexes across upstream tributaries, upstream mainstem, and downstream mainstem of the Xiangjiaba section. Note: Distinct lowercase letters denote significant differences between groups ($P < 0.05$), whereas identical lowercase letters indicate no significant differences ($P > 0.05$); this notation is consistent in subsequent figures.

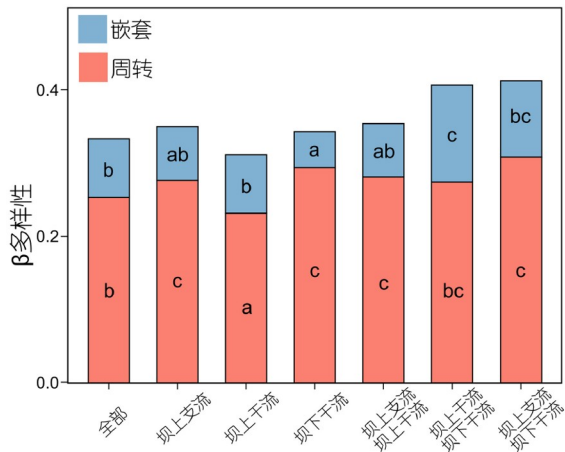


图3 向家坝河段浮游植物总 β 多样性与各组分贡献

Figure 3 Total β diversity of phytoplankton and the contribution of each component in the Xiangjiaba section.

($44.36\% \pm 6.60\%$)、蓝藻($16.73\% \pm 3.77\%$)、绿藻($15.69\% \pm 4.22\%$)和隐藻($13.53\% \pm 2.46\%$)(图4(b)). 然而, 从向家坝河段尺度看, 在223个浮游植物有效ASVs中, 共识别出硅藻59种, 物种丰富度占比仅为26.46%; 绿藻57种, 物种丰富度占比达25.56%; 蓝藻50种, 占比达22.42%; 隐藻18种, 占比达8.07%, 这表明各采样点间, 硅藻的物种组成相似度较高、其他藻类的物种相似度较低.

如图5, 基于Bray-Curtis距离的主坐标分析显示, 第一轴和第二轴分别解释了向家坝河段不同水体中浮游植物群落变化的42.0%和26.9% ($P=0.001$, $R^2=0.34$). 其中, 坝上支流样点间的群落组成差异较大; 相比之下, 坝上干流和坝下干流样点间群落组成差异较小, 且这些群落组成可视为坝上支流群落集合的子集.

基于Bray-Curtis距离的PerMANOVA分析结果表明, 三类水体间的浮游植物群落组成存在显著差异 ($P<0.05$). 如图6所示, LEfSe分析结果表明, 不同水体中共有28个标识性类群(线性判别分析LDA阈值大于4.0), 分属于3门5属. 在门级分类水平上, 隐藻门、甲藻门和绿藻门的类群表现出显著的水体分布差异. 其中, 坝上支流中隐藻门的相对丰度($8.42\% \pm 5.48\%$)显著高于其他水体($3.40\% \pm 2.44\%$); 坝上干流中甲藻门的相对丰度($3.85\% \pm 0.69\%$)显著高于其他水体($2.13\% \pm 1.32\%$); 而坝下干流中绿藻门的相对丰度($3.89\% \pm 3.52\%$)显著高于其他水体($1.85\% \pm 2.02\%$). 在属级分类水平上, 坝上支流中四片藻属(*Tetraselmis*; 3.08%

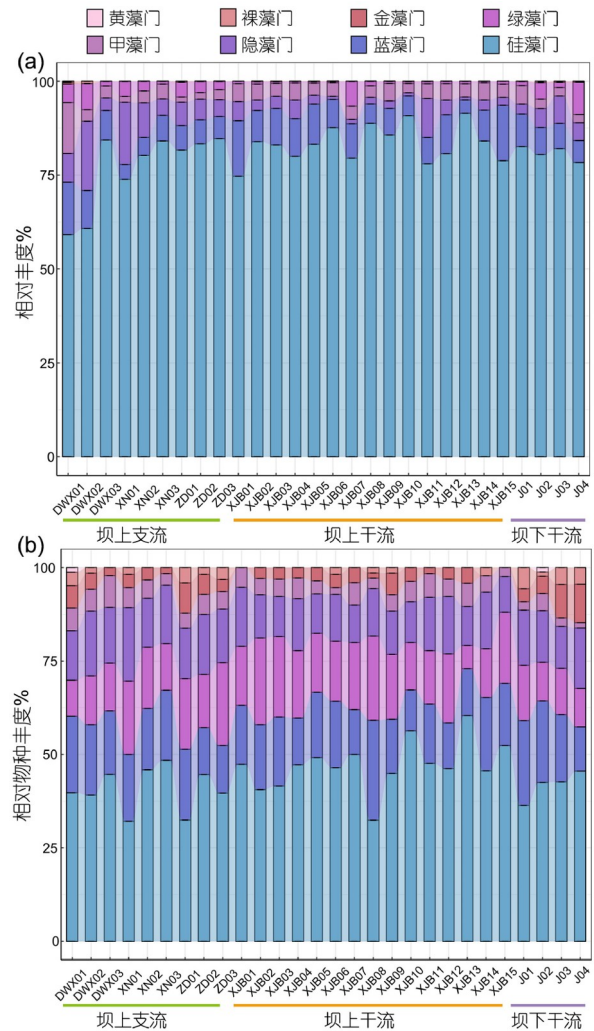


图4 浮游植物门级水平的群落组成. (a) 相对丰度; (b) 物种丰富度占比

Figure 4 Phytoplankton community composition at the phylum level. (a) Relative abundance; (b) proportion of species richness.

$\pm 1.93\%$)和隐藻属(*Cryptomonas*; $3.45\% \pm 3.26\%$)的相对丰度显著高于其他水体; 拟多甲藻属(*Peridiniopsis*; $3.71\% \pm 0.73\%$)在坝上干流的相对丰度显著较高; 而等片藻属(*Diatoma*; $3.61\% \pm 0.94\%$)和栅藻属(*Scenedesmus*; $3.24\% \pm 3.32\%$)在坝下干流的相对丰度显著更高. 它们是造成向家坝河段不同类型水体中浮游植物群落差异的主要类群.

3.3 浮游植物共现网络结构及稳定性

与坝上干流相比, 向家坝河段坝上支流和坝下干流的浮游植物共现网络具有更复杂的结构和更高的稳

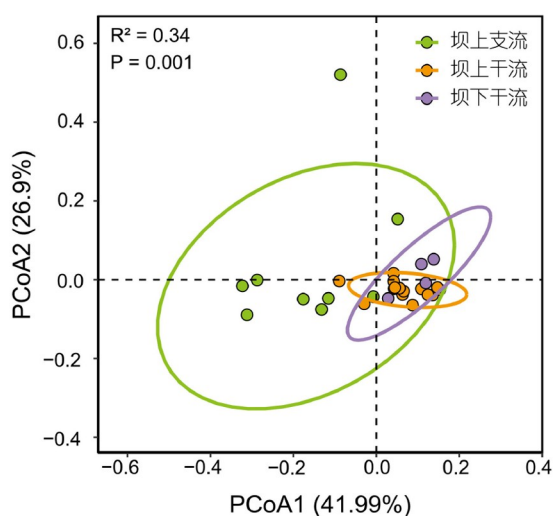


图5 基于河段浮游植物群落Bray-Curtis距离的PCoA
Figure 5 PCoA based on Bray-Curtis distances of phytoplankton communities in the river section.

定性。图7(a)结果显示, 坝上支流、坝上干流和坝下干流三类水体的浮游藻类共现网络在物种组成上保持一致, 节点数量最多的四个门类均为硅藻(38.54% $\pm$ 8.46%)、绿藻(20.75% $\pm$ 1.09%)、蓝藻(16.12%

$\pm$ 2.21%)和隐藻(11.50% $\pm$ 0.35%)。在网络结构方面, 坝上支流的浮游植物群落拥有136个节点和1094个连接, 坝下干流则有146个节点和1131个连接, 均显著高于坝上干流的81个节点和215个连接。这种结构差异也体现在网络的平均度、网络密度和聚类系数上(图7(b)), 表明向家坝河段不同水体中浮游植物共现网络结构及种间互动强度依次为: 坝下干流>坝上支流>坝上干流。在网络稳定性方面, 与坝上干流相比, 坝上支流和坝下干流的浮游植物网络表现出更高鲁棒性($P<0.001$)和更低的脆弱性(图7(c)), 在面对外部环境扰动时具有较强的抵抗力和更低的破坏风险。

3.4 大坝对浮游植物多样性与群落构建的影响

图8展示了干流沿程浮游植物 α 多样性指数的变化结果。对于Chao1和PD指数, 从上游至下游指数呈现下降趋势, 并在向家坝大坝位置发生突变, 具体表现为: 在坝上干流, Chao1和PD指数随着距离大坝的减小而显著下降($r=-0.59\sim-0.34$); 而在坝下干流, 指数随着距离大坝的增大而下降($r=-0.97\sim-0.95$)。Shannon指数值在坝上河段从上游至下游呈现下降趋势, 并在大坝位置发生突变, 而在坝下河段则受物种均匀性的影

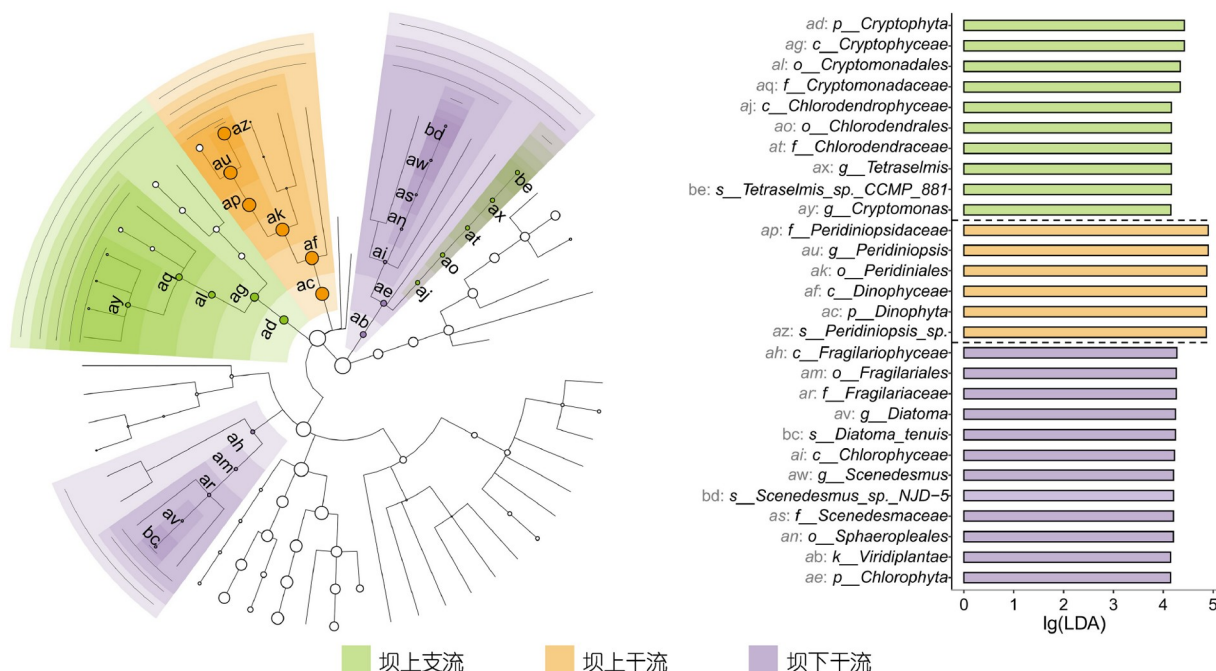


图6 向家坝坝上支流、坝上干流和坝下干流的差异物种LEfSe分析

Figure 6 LefSe analysis of differential species in the upstream tributaries, upstream mainstream, and downstream mainstream of the Xiangjiaba section.

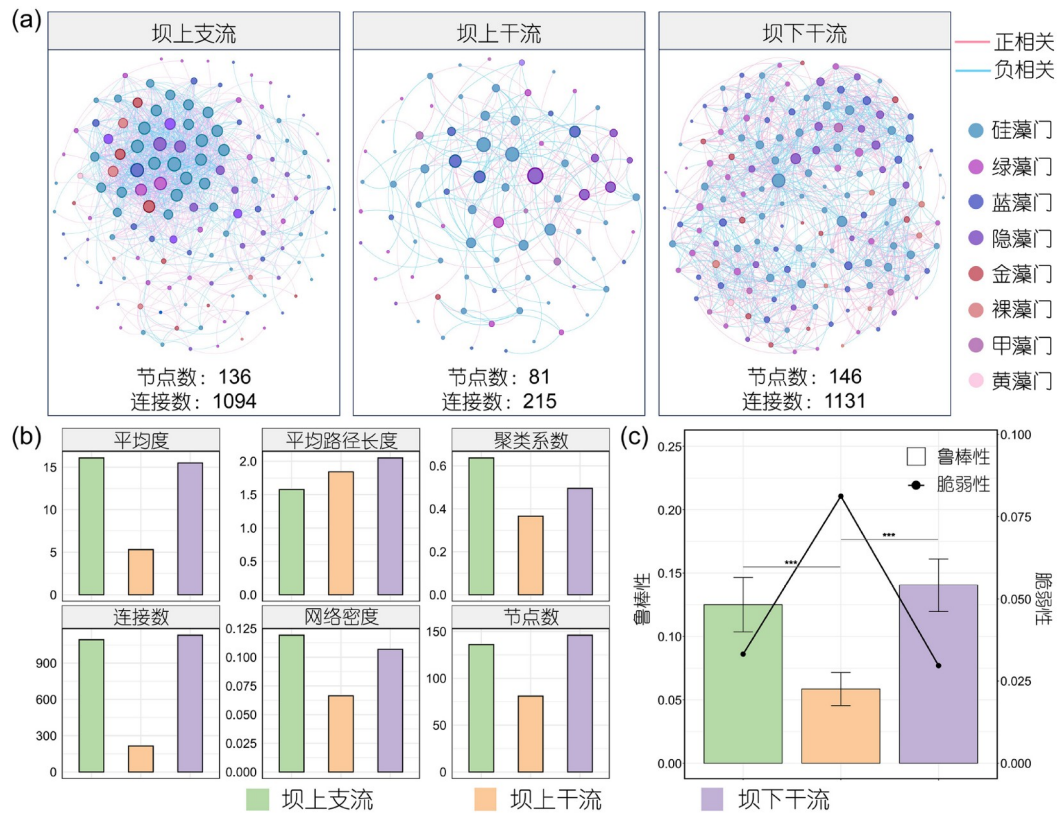


图 7 向家坝河段间浮游植物共现网络结构及稳定性比较

Figure 7 Comparison of phytoplankton co-occurrence network structure and stability among Xiangjiaba reaches.

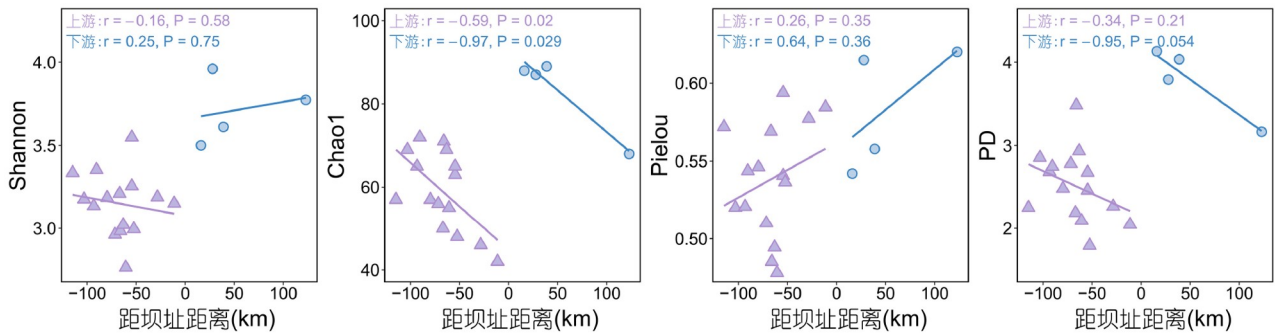


图 8 向家坝干流浮游植物物种多样性和系统发育多样性沿程变化

Figure 8 Changes in phytoplankton species diversity and phylogenetic diversity along the Xiangjiaba mainstream.

响, 表现为从上游至下游的上升趋势. 水动力条件是影响向家坝干流浮游植物Chao1多样性的最重要因素. 随机森林模型结果表明(图9(a)), 水动力条件(如水深 D 、水位日变幅 ΔL_d 、流速 v 和河宽 W)、营养条件(如可溶性有机物 $fDOM$)及水质条件(如溶解氧 DO 、电导

率 EC 等)对表征干流浮游植物 α 多样性的Chao1指数具有较强的解释能力($R^2=0.39$). IncMSE%的结果显示, 水动力条件 D (14.5%)、 ΔL_d (9.5%)和 v (7.5%), 营养条件 $fDOM$ (7.6%), 水质条件 DO (9.8%)对于浮游植物Chao1指数的影响显著($P<0.05$). 部分依赖图进一步揭示了

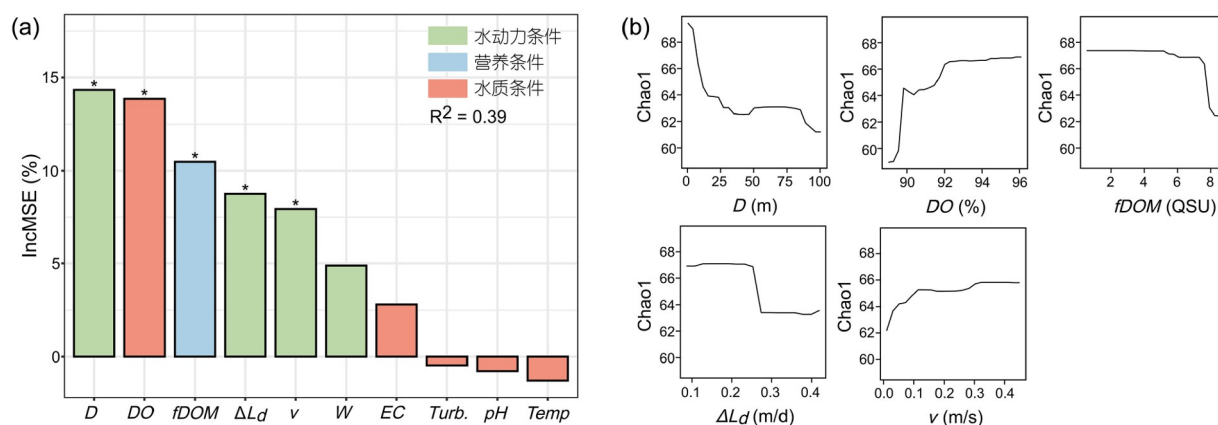


图9 基于随机森林模型和部分依赖图分析的干流浮游植物 α 多样性指数的(a)关键影响因素及(b)其影响模式

Figure 9 (a) Key influences and (b) their patterns of influence on the phytoplankton α diversity index in the mainstream based on the random forest model and partial dependency plot analysis.

浮游植物Chao1指数对显著影响因素的非线性响应模式。结果表明,随着 D 、 ΔL_d 和 $fDOM$ 的增大,浮游植物Chao1指数呈现下降趋势;而随着 DO 和 v 的增大,Chao1指数呈现上升趋势(图9(b))。以上响应模式均呈现非线性特征,导致在特定范围内,影响因素的小幅度变化会引起Chao1指数的强烈响应。例如, D 对Chao1指数的强烈负向影响主要集中在水深50 m以内,当 $D > 50$ m时,Chao1指数在较低水平上趋于稳定; ΔL_d 对Chao1指数的负向影响主要发生在水位日变幅0.2~0.3 m的范围内,Chao1指数在该范围内略有下降。当 ΔL_d 过小或过大时,浮游植物 α 多样性分别在较高或较低水平上保持稳定。

大坝和支流入汇处浮游植物 β 多样性显著升高,大坝位置浮游植物群落发生剧烈的嵌套变化。向家坝干流相邻样点的 β 多样性及其拆分结果表明,相邻样点间的 β 多样性中周转组分起主要贡献(82.99%±14.05%) (图10)。在大坝位置(J01)及西宁河(XJB7)、中都河(XJB8)和大汶溪(XJB13)三条支流汇入干流的位置,观察到 β 多样性显著提高(41.84%±13.90%)。且大坝位置 β 多样性的嵌套组分由18.22%±13.87%激增至72.36%。

水动力条件和水质条件的协同变化是影响向家坝干流浮游植物 β 多样性的重要因素。随机森林模型结果显示,水动力条件变化(如日水位变幅变化 ΔL_d 、河宽变化 ΔW 等)、营养条件变化(如可溶性有机物含量变化 $\Delta fDOM$)及水质条件变化(如电导率变化 ΔEC 、浊度变化 $\Delta Turb.$ 、溶解氧含量变化 ΔDO 等)对干流浮游植

物 β 多样性具有显著的解释能力。

其中,对总 β 多样性的解释能力最强($R^2=0.65$),而对其周转和嵌套组分的解释能力稍弱(R^2 分别为0.49和0.50)。如图11, IncMSE%的结果显示,水动力条件变化 ΔL_d 和 ΔW ,水质条件变化 ΔEC 、 $\Delta Turb.$ 和 ΔDO 对于 β 多样性及其组分均具有显著影响,重要性在17.52%~49.93%之间。相比之下,营养条件变化 $\Delta fDOM$ 对周转和嵌套组分的重要性较高(分别为33.38%和30.80%),而对总 β 多样性的重要性则相对较低(22.83%)。这表明 $\Delta fDOM$ 与浮游植物物种的替代和丧失驱动机制具有较强的相关性。然而,当解释群落整体差异时,这种相关性可能受到其他环境因素(如 ΔDO 、 ΔD 等)的干扰,

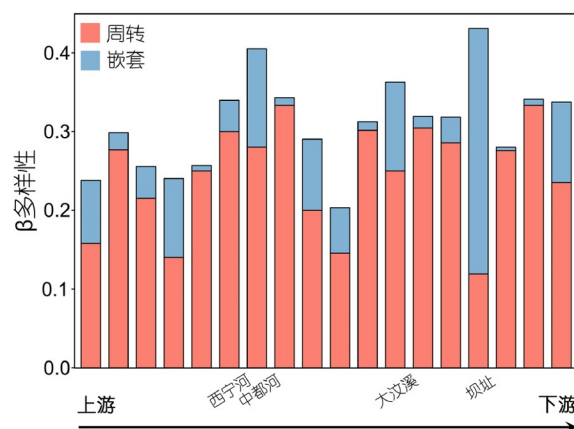


图10 向家坝干流浮游植物 β 多样性变化

Figure 10 Changes in phytoplankton β diversity in the mainstream of the Xiangjiaba section.

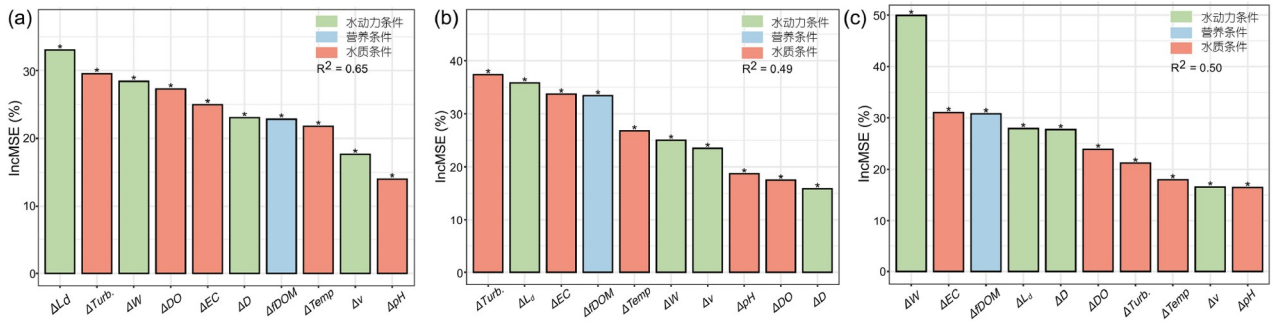


图 11 干流浮游植物 β 多样性关键影响因素分析。(a) 总 β 多样性; (b) 周转组分; (c) 嵌套组分

Figure 11 Analysis of key factors influencing phytoplankton β diversity in the mainstream. (a) Total β diversity; (b) turnover component; (c) nestedness component.

导致其在解释总体差异中的作用不如在各分项中的显著。

4 讨论

4.1 基于eDNA监测浮游植物的优势

本研究采用eDNA方法, 记录到向家坝2月份浮游植物的物种共148属223个ASVs。相比之下, 使用传统形态学方法监测同一河段的结果仅为52种~100种^[5,6,9], 表明eDNA方法在捕捉生境中“隐形”物种的能力上显著优于传统方法^[11]。其中, 与以往报道一致^[5,6,9], 本研究监测的优势类群为硅藻, 但其丰富度占比26.5%, 显著低于以往报道的47.3%~50.0%; 绿藻的丰富度占比为25.6%, 与以往的20.9%~33.8%基本一致; 蓝藻的丰富度占比22.4%, 显著高于以往的5.4%~8.1%。这可能与eDNA方法对不同门类浮游植物的识别能力和提升效果存在差异有关^[17]。具体而言, 硅藻的丰富度由传统方法监测到的35~43种提升至eDNA方法监测到的59种, 增幅37.2%~68.6%; 绿藻的丰富度由18~25种提升至57种, 增幅达128.0%~216.7%; 而蓝藻的丰富度则由4~7种提升至50种, 增幅高达614.3%~1150.0%。蓝藻为原核生物, 相较于硅藻和绿藻等真核生物, 其基因组结构更为简单, 更易通过23S rRNA引物扩增并进行鉴定^[18]。且蓝藻的形态简单, 传统形态学鉴定难度较大, 易受到目视识别的限制。相比之下, 硅藻和绿藻因具有更显著的形态特征, 传统方法较易精确识别这些类群, 因此基于eDNA方法的提升效果不及蓝藻的。

4.2 大坝对浮游植物 α 多样性的综合影响机制

本研究揭示的浮游植物的物种丰富度、均匀度和系统发育多样性, 以及物种相互作用网络的复杂度与连通度、系统的鲁棒性呈现的总体格局表明“坝下优于坝上, 支流优于干流”, 即坝下干流的浮游植物群落具有更高的功能冗余性和响应多样性^[19], 多个物种占据相似生态位, 对外界扰动表现出差异化响应。当系统中某一物种发生变化时, 其他生态位相似的物种能够迅速响应, 保证坝下干流的共现网络系统结构与功能快速恢复至稳定状态^[19-21]。这表明大坝对河流的生物多样性产生了显著影响。

基于随机森林的变量贡献分析, 可解释该生态格局的形成原因: (1) 水深 D : D 是影响向家坝浮游植物 α 多样性的最重要环境变量, 起负向影响。在 $D < 50$ m的范围内, 浮游植物 α 多样性随 D 增加迅速下降(图9(b))。当 D 较大时, 不同水深层的掺混较弱, 浮游植物分层现象明显^[22], 使得水下0.5 m处eDNA采样难以捕捉深层水体中浮游植物的群落信息; 当 D 较小时, 浮游植物分层不明显, eDNA采样能较好地反映整个断面上的群落信息。因此, 坝下干流 D 低于坝上, 导致坝下干流的 α 多样性提高。而坝上干流 D 沿程增加, 则进一步造成了 α 多样性的沿程降低。(2) 溶解氧 DO : 除少数对低氧或缺氧环境有耐受性的物种外, 大部分硅藻、绿藻、金藻、甲藻和隐藻均为需氧型生物。向家坝河段浮游植物群落中, 这些类群的丰度占比高达79.51%, 因此大坝下游由于水汽掺混形成的高 DO 环境(90%~100%)有助于提升 α 多样性^[23], 而下游 DO 沿程降低则导致 α 多样性相应降低。(3) 水位日变幅 ΔL_d 和流速 v : 二者皆反

映了水动力强度. 2月份向家坝的径流调节较弱, ΔL_d 及 v 较小. 在该范围内, 适度增强的 v 有助于营养物质的交换和不同介质中浮游植物的集结, 对浮游植物 α 多样性产生一定的积极影响; 而 ΔL_d 增大则会造成水体栖息地条件频繁变化, 部分敏感的浮游植物类群难以适应, 导致多样性降低.

4.3 大坝对浮游植物 β 多样性的综合影响机制

本研究结果表明, 向家坝河段浮游植物群落的 β 多样性格局呈现为: 坝上支流>坝下干流>坝上干流. 具体而言, 坝上三条支流(大汶溪、中都河和西宁河)之间由于天然河流形成的扩散限制^[24], 浮游植物群落的物种混合程度较低, 加之各支流间栖息地异质性相对高, 支流整体表现出较高的 β 多样性. 相比之下, 坝上干流水体整体呈现库区缓流状态, 栖息地异质性较低, β 多样性较低. 此外, 在大坝下游放水后, 一些适应能力强的物种能够迅速适应下游栖息地, 并可能取代其他物种, 进一步促进了具有适宜性状物种的功能替代. 坝上干流和坝下干流的浮游植物群落重叠性高, 群落相似性较高, 且干流群落为支流群落的子集(图5). 这表明支流中的浮游植物是干流的主要来源, 支流的物种经扩散和筛选后, 部分物种传递至干流, 形成干流群落的组分^[25].

总体上, 向家坝河段浮游植物 β 多样性主要由周转组分构成, 表明浮游植物群落构建以随机过程为主导. 值得注意的是, 支流入汇和大坝阻隔引起局部河段的环境条件变化, 会导致嵌套组分的增加, 进而在局部空间尺度上影响浮游植物群落构建, 即由随机过程(如扩散作用)向确定性过程(如环境筛选)的转变^[26].

5 结论

本文基于eDNA技术, 结合 β 多样性拆解、LEfSe、共现网络及随机森林回归等方法, 揭示了金沙江向家坝河段浮游植物多样性及群落构建的空间分布特征, 并探讨了大坝建设的潜在影响机制.

(1) 向家坝河段2月份浮游植物中硅藻的相对丰度最高(80.92%), 蓝藻和隐藻次之, 分别为8.08%和5.01%. 物种丰富度方面, 硅藻、蓝藻、绿藻和隐藻分别占26.46%, 22.42%, 25.56%和8.07%. 引起坝上支流、坝上干流和坝下干流浮游植物群落差异的主要类群为等片藻属、拟多甲藻属、栅藻属、四片藻属和隐藻属.

(2) 浮游植物的 α 多样性(包括物种多样性和系统发育多样性)呈现“坝下干流>坝上支流>坝上干流”的格局. 浮游植物共现网络的结构、种间互作强度及鲁棒性沿此梯度逐渐增强, 而网络脆弱性则呈现相反的变化趋势. 多样性指数在大坝位置发生突变, 尤其是Chao1和PD指数在大坝上下游的响应模式显著变化: 坝上游距离大坝越远多样性越高, 坝下游距离大坝越远多样性降低, 水动力条件影响最为显著.

(3) 浮游植物的 β 多样性主要由周转组分驱动, 表明随机过程是该河段群落构建的主要机制, 即大坝的阻隔并未对整个河段形成制约. 干流浮游植物群落的 β 多样性低于支流, 且其物种组成为支流的子集, 是支流物种通过扩散和环境筛选形成. 支流入汇及大坝会显著提升局部的 β 多样性, 其中嵌套组分在大坝位置占主导地位, 水位、河宽等水动力条件, 以及浊度、溶解氧和电导率等水质条件的变化是主要驱动因素, 表明环境筛选等确定性过程在该局部河段的浮游植物群落构建中起关键作用.

致谢 向家坝河段的水生态调查得到了南京水利科学研究院陆永军正高级工程师、刘怀湘正高级工程师、袁隆湖博士生和重庆交通大学谭寓宁博士的大力支持, 河段基础河流水动力数据由清华大学孙健副研究员、史立地博士以及王新璐博士生补充提供, 在此深表谢忱.

参考文献

- Li T, Tang L, Wang L, et al. Distribution characteristics and ecological types changes in fish communities under hydropower development from Xiluodu to Xiangjiaba reach (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2020, 40: 1473–1485 [李婷, 唐磊, 王丽, 等. 水电开发对鱼类种群分布及生态类型变化的影响——以溪洛渡至向家坝河段为例. *生态学报*, 2020, 40: 1473–1485]
- Dudgeon D, Arthington A H, Gessner M O, et al. Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev*,

2006, 81: 163–182

- 3 Li J, Dong S, Liu S, et al. Effects of cascading hydropower dams on the composition, biomass and biological integrity of phytoplankton assemblages in the middle Lancang-Mekong River. *Ecol Eng*, 2013, 60: 316–324
- 4 Cai Q H, Sun Z Y. Water environment and aquatic ecosystem of Three Gorges Reservoir, China: Progress and prospects (in Chinese). *J Lake Sci*, 2012, 24: 169–177 [蔡庆华, 孙志禹. 三峡水库水环境与水生生态研究的进展与展望. 湖泊科学, 2012, 24: 169–177]
- 5 Gao Q, Ni J R, Zhao X F, et al. Community structure characteristics of phytoplankton and their relationship with environmental factors in the typical section of Jinsha River River (in Chinese). *Acta Sci Nat Univ Pekin*, 2019, 55: 571–579 [高琦, 倪晋仁, 赵先富, 等. 金沙江典型河段浮游藻类群落结构及影响因素研究. 北京大学学报(自然科学版), 2019, 55: 571–579]
- 6 Wei Z B, He Y F, Gong J L, et al. Temporal and spatial variation of phytoplankton community structure in the main stream of the Jinsha River (in Chinese). *Resour Environ Yangtze Basin*, 2020, 29: 1356–1365 [魏志兵, 何勇凤, 龚进玲, 等. 金沙江干流浮游植物群落结构特征及其时空变化. 长江流域资源与环境, 2020, 29: 1356–1365]
- 7 Cui Y X, Zhang J, Chai Y B, et al. Research on phytoplankton community in the source region of the Yangtze River (in Chinese). *Environ Sci Technol*, 2020, 43: 20–25 [崔玉香, 张静, 柴元冰, 等. 长江源区浮游植物群落特征研究. 环境科学与技术, 2020, 43: 20–25]
- 8 Hu J C, Song Z B, Zhou J C, et al. Comparative study on planktonic and periphytic algal community patterns and their relationships with environmental variables in the upper reaches of the Jinsha River (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2022, 42: 590–599 [胡建成, 宋志斌, 周佳诚, 等. 金沙江上段浮游藻类和着生藻类群落格局及其与环境因子的关系比较研究. 生态学报, 2022, 42: 590–599]
- 9 Li B, Su W, Huang T, et al. Phytoplankton community ecology and its relationship with environmental factors in the lower Jinsha River (in Chinese). *J Hydroecol*, 2023, 44: 18–28 [李博, 苏巍, 黄涛, 等. 金沙江下游浮游植物群落生态特征及与环境因子关系. 水生态学杂志, 2023, 44: 18–28]
- 10 Jackson J K, Battle J M, White B P, et al. Cryptic biodiversity in streams: A comparison of macroinvertebrate communities based on morphological and DNA barcode identifications. *Freshwater Sci*, 2014, 33: 312–324
- 11 Zimmermann J, Glöckner G, Jahn R, et al. Metabarcoding vs. morphological identification to assess diatom diversity in environmental studies. *Mol Ecol Resour*, 2015, 15: 526–542
- 12 Kelly M G, Juggins S, Mann D G, et al. Development of a novel metric for evaluating diatom assemblages in rivers using DNA metabarcoding. *Ecol Indicators*, 2020, 118: 106725
- 13 Yoon T H, Kang H E, Kang C K, et al. Development of a cost-effective metabarcoding strategy for analysis of the marine phytoplankton community. *PeerJ*, 2016, 4: e2115
- 14 Ruan H T, Wang R L, Li H T, et al. Effects of sampling strategies and DNA extraction methods on eDNA metabarcoding: A case study of estuarine fish diversity monitoring. *Zool Res*, 2022, 43: 192–204
- 15 Yuan M M, Guo X, Wu L, et al. Climate warming enhances microbial network complexity and stability. *Nat Clim Chang*, 2021, 11: 343–348
- 16 Deng Y, Jiang Y H, Yang Y, et al. Molecular ecological network analyses. *BMC BioInf*, 2012, 13: 113
- 17 Obertegger U, Pindo M, Flaim G. Do inferences about freshwater phytoplankton communities change when based on microscopy or high-throughput sequencing data? *Freshw Biol*, 2021, 66: 640–655
- 18 Gu Y, Gao X, Jiang Y, et al. Molecular characterization and toxin quantification of *Microcystis panniformis*: A microcystin producer in Lake Taihu, China. *J Environ Sci*, 2019, 76: 359–367
- 19 Wagg C, Schlaeppli K, Banerjee S, et al. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nat Commun*, 2019, 10: 4841
- 20 Fierer N. Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat Rev Microbiol*, 2017, 15: 579–590
- 21 Soberon J, Peterson A T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers Inform*, 2005, 2: 1–10
- 22 Wang L, Liu J, Bao Z, et al. Predictable shifts in diversity and ecosystem function in phytoplankton and zooplankton communities along thermocline stratification intensity continua. *Sci Total Environ*, 2024, 912: 168981
- 23 Li H, Zhao W H, Zhao L Y, et al. Distribution of the summer phytoplankton community in source regions of the Yangtze River and Lancang River (in Chinese). *J Hydroecol*, 2022, 43: 77–85 [李欢, 赵伟华, 赵良元, 等. 长江和澜沧江源区夏季浮游植物分布特征研究. 水生态学杂志, 2022, 43: 77–85]
- 24 Liu H, Cheng W, Xiong P, et al. Temporal variation of plankton and zoobenthos communities in a freshwater reservoir: Structure feature,

- construction mechanism, associated symbiosis and environmental response. *Ecol Indicators*, 2023, 154: 110774
- 25 Stevens L E, Holway J H, Ellsworth C. Benthic discontinuity between an unregulated tributary and the dam-controlled Colorado River, Grand Canyon, Arizona, USA. *Ann Ecol Environ Sci*, 2020, 4: 1–16
- 26 Liu M K, Tong J, Zhu H F, et al. Phylogenetic processes and key driving factors of bacterial communities in Jinze Reservoir (in Chinese). *Environ Sci*, 2020, 41: 4062–4068 [刘明坤, 童俊, 朱慧峰, 等. 金泽水库库区细菌群落构建过程与关键驱动因子分析. *环境科学*, 2020, 41: 4062–4068]

Mechanisms of the impact of hydropower development on phytoplankton diversity and community assembly in the lower Jinsha River

ZHOU XinYi^{1,2}, ZHOU XiongDong³, ZHANG JiaHao⁴, WENG ChuBin^{1,2} & XU MengZhen^{1,2}

¹ State Key Laboratory of Hydrosience and Engineering, Beijing 100084, China

² Department of Hydraulic Engineering, Tsinghua University, Beijing 100084, China

³ Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

⁴ National Engineering Research Center for Inland Waterway Regulation, Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074, China

Hydropower development in the lower Jinsha River has drastically altered the natural torrent landscape of this mountain river. This has led to fragmented, slow-flowing, and even stagnant reservoir habitats, resulting in significant changes in aquatic ecosystems. Although previous studies have provided foundational insights into the diversity and community structure of phytoplankton in this reach based on traditional sampling surveys and morphological identification methods, there is a lack of research on the changes in diversity, community assembly, and the influencing factors under the impact of hydropower development. In this study, phytoplankton were sampled along the 238-km Xiangjiaba section using the environmental DNA method. The diversity, community structure, and functional characteristics of phytoplankton were analyzed, and the diversity and community construction mechanism of phytoplankton under the impact of the Xiangjiaba Hydropower Station were explored. The results revealed that hydrodynamic conditions were the most significant factor influencing α diversity. Phytoplankton α diversity showed a spatial gradient following “mainstream downstream of the dam > tributaries upstream of the dam > mainstream upstream of the dam”. Along this gradient, the structure, interspecies interactions, and robustness of the co-occurrence network increased, demonstrating the enhanced resistance of the phytoplankton community in the face of environmental changes and disturbances. Notably, there was a significant shift in α diversity at the dam location. In particular, the Chao1 and PD indices showed a significant downward trend from upstream to the dam, shifting to a decreasing pattern downstream when moving away from the dam. Changes in hydrodynamics and water quality were the primary drivers of shifts in β diversity. At the Xiangjiaba reach scale, phytoplankton β diversity was primarily driven by the turnover component, showing stochastic processes as the main mechanism of community assembly. Tributary species influenced the mainstream community through dispersal and environmental filtering. β diversity at the dam location was significantly higher than upstream and downstream and was dominated by the nestedness component, demonstrating deterministic processes such as environmental screening as playing a key role in this local reach. This study contributes to the understanding of the evolution and adaptation mechanisms of river ecosystems under the impact of hydropower development and offers a scientific basis for coordinated and sustainable development of mountain river conservation and development.

Jinsha River, cascade hydropower development, phytoplankton, environmental DNA, community assembly

doi: [10.1360/SST-2024-0250](https://doi.org/10.1360/SST-2024-0250)