

集合群落及其在土壤动物群落构建中的应用

郭雨溪^{1,2} 高梅香^{2,3} 刘洁^{1,2} 吴东辉^{1,2*}

(¹ 吉林大学地球科学学院, 长春 130061; ² 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102; ³ 哈尔滨师范大学地理科学学院, 哈尔滨 150025)

摘要 集合群落(metacommunity)指的是一系列由多个潜在的相互作用的物种通过扩散联系起来的局域群落。集合群落研究的基本问题是同一系统中多物种共存的机理、多样性的成因与维持机制。为了解决这些经典问题,Leibold提出了集合群落理论的4个经典范式,即斑块动态理论、物种分配理论、中性理论和集群效应理论。集合群落理论可以应用于土壤动物群落构建研究领域,解决多空间尺度土壤动物空间分布模式与驱动机制等问题。本文采用文献计量学方法梳理了集合群落自1992年提出到目前为止,集合群落理论、结构、驱动力以及基于功能性状的集合群落机制研究等四大核心方向与研究热点。同时,本文结合目前国内外土壤动物集合群落理论研究现状,提出进一步深入开展多尺度土壤动物多样性时空格局动态研究,旨在为土壤生物多样性管理提供对策措施。

关键词 集合群落; 土壤动物; 文献计量分析; 群落结构; 驱动力; 机制分析

Metacommunity theory and its application in community assembly of soil animals. GUO Yu-xi^{1,2}, GAO Mei-xiang^{2,3}, LIU Jie^{1,2}, WU Dong-hui^{1,2*} (¹ College of Earth Science, Jilin University, Changchun 130061, China; ² Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China; ³ College of Geographical Sciences, Harbin Normal University, Harbin 150025, China).

Abstract: A metacommunity is defined as a set of local communities that are linked by diffusion of multiple potentially interacting species. The fundamental issues of the metacommunity studies are the mechanism of multiple species coexistence in the same system and the causes and maintenance of biodiversity. To solve these classic questions, four classical paradigms of the metacommunity theory were proposed by Leibold, namely patch dynamics, species sorting theory, neutral theory, and mass effect. The metacommunity theory can be used in the field of soil animal research and to solve spatial distribution pattern and driving mechanism of soil animals at different spatial scales. This review sorted out the four core directions and research hotspots of metacommunity since 1992 by using bibliometric analysis, such as the theory, structure, driving force and the mechanism of metacommunity based on functional traits. In addition, in combination with the current research status of soil animal community theory, we proposed further studies on spatial and temporal dynamics of soil animal diversity at multiple scales, aiming to provide technical support for the management of soil biodiversity.

Key words: metacommunity; soil animal; bibliometric analysis; community structure; driving force; mechanism analysis.

21世纪以来,生物多样性形成和维持机制即群落构建一直是生态学研究的核心内容。在不同的空

间尺度下,探求多样性的维持机制需要应用不同的生态学原理。目前,大量的群落理论集中于单一的研究尺度,并且假设局域群落是封闭式的、单一的群落(Leibold *et al.*, 2004);而集合群落则将局域过程和区域过程两种尺度完美地结合在一起。集合群落

国家自然科学基金项目(41430857)资助。

收稿日期: 2017-12-15 接受日期: 2018-05-24

* 通讯作者 E-mail: wudonghui@iga.ac.cn

在区域研究尺度上提出,将这些群落嵌入在一个由扩散作用联系的群落网络,称为一个集群(assembly),其中局域动态过程(即生物相互作用、斑块大小)和区域动态过程(即扩散、物种形成)是影响群落集聚(aggregation)和维持的关键。集合群落概念的出现,为不同空间尺度上的群落组成和动态过程更好的理解做出了巨大的推动。集合群落理论是生态学不同空间尺度之间联系的一个重要的方法,它的主要贡献是理清局域和区域在群落物种丰富度的作用。我国目前的生态学论文和著作中涉及到集合群落概念的还较少,但该概念正逐渐发展成为生态领域研究的热点内容(周淑荣等,2002;刘静,2013; Xu *et al.*, 2015; 周天舒等,2017)。

土壤动物多样性的维持、保护及其生态服务功能是目前土壤生态学科领域最重要的研究热点与科学前沿之一(Wall *et al.*, 2012)。探讨如何维持和保护土壤动物多样性,成为最近10年土壤动物多样性研究最重要的任务之一(Kardol *et al.*, 2009; Ayuke *et al.*, 2011)。土壤动物群落的组成和结构将决定当前生态系统不同于原来自然生态环境的物种间及物种与环境因子之间的关系,认识这些新的关系是我们了解土壤动物多样性维持与保护的钥匙。深入探索土壤动物多样性及群落构建机制是世界各国土壤动物生态学者接下来解决土壤动物多样性维持和保护这一科学问题必需的工作(Brennan *et al.*, 2006; Piskiewicz *et al.*, 2008; Ibáñez, 2013)。本文阐述了集合群落理论的基本内容和研究方法,介绍了在土壤动物群落构建及驱动过程中的一些应用,旨在为国内该领域的研究提供参考资料。

1 集合群落内涵与经典理论范式

集合群落最早由 Gilpin 等(1991)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合。后来 Hubbell(2001)对集合群落的定义进行了补充,描述为通过扩散作用连接在一起的局域群落。直到2004年 Leibold 等(2004)最终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,同时提出集合群落理论4个经典范式。目前,研究集合群落的多数学者都采用 Leibold 等(2004)提出的概念,强调一组局域群落之间存在相互作用并通过扩散作用而联系(周天舒等,2017)。

集合群落为群落构建提供了良好的思路和方法,解释了人们观察的物种时空分布格局,生物多样性的分布和维持机制。在物种维持机制中空间因子和环境因子都已被证明是生物群落空间特征的重要驱动因子。但是,空间和环境因子的相对作用的大小,以及不同空间尺度环境因子作用的大小,都会因所研究的生物类群、地区、或者干扰形式不同而有差异。针对以往研究群落物种共存机制的多样化结果,为了统一解释在群落物种共存机制中区域尺度还是局域尺度的重要性理论,Leibold 等(2004)提出了解释集合群落结构理论上的4个生态范式,它们都在一定程度上解释了群落的空间分布及动态规律。

1.1 物种筛选理论

物种筛选理论(species-sorting theory)假设环境由斑块构成,且斑块间环境存在着明显的异质性。这一理论侧重于由物种对异质性环境的反应导致的确定性过程,即生态位差异。在这里,物种将在一个非生物和生物环境均有利的生境发生(Tilman, 1982; Chase *et al.*, 2002)。理论上研究物种筛选理论应该建立在随环境梯度变化的群落上,并考虑局域非生物作用对种群动态和物种相互作用的影响。物种筛选强调物种具有普遍分布的特征,但栖息地环境特征是调节物种组成与分布的主要因素(任丽娟等,2013)。

1.2 斑块动态理论

斑块动态理论(patch-dynamics perspective)假设有多个相同的斑块,同时受随机过程和确定性的物种灭绝、种间相互作用的影响,并通过扩散来反作用这些斑块。这种理论证明了随机过程,同时这种情形多发生在斑块尺度。在 Levins(1969)原始集合种群模型中,斑块被认为是相似的,物种以一定的速率在斑块上入侵和灭绝。斑块动态理论认为斑块中物种的群落结构不受环境因子的影响,而是否受斑块间地理距离的影响还无定论(任丽娟等,2013)。

1.3 群体效应理论

群体效应理论(mass effects perspective)在支持环境异质性对物种群落分布有选择作用的同时,更强调物种的迁入和迁出对局域群落动态的影响(任丽娟等,2013)。该理论将斑块动态理论和物种筛选理论结合起来,并假设物种对环境条件、扩散和灭绝速率有不同的反应(Mouquet *et al.*, 2003; Amarasekare *et al.*, 2004)。该理论认为扩散影响当地的

动态,同时物种的共存和相对丰度将取决于迁入、迁出和灭绝的速率,以及每个物种不同生境的源库关系。物种因在斑块与斑块之间群落组成上不对称而发生交流,影响着物种的迁入和迁出。这种“源-库”间交流的动态影响着局域群落结构和空间分布特征。群体效应理论认为群落的动态变化受环境和空间距离的共同作用。

1.4 中性理论

中性理论(neutral perspective)假设物种在物种间的相互作用以及潜在的空间环境中是中性的。这意味着,在任何给定的局部环境中发生的个体和物种的数量来自纯粹的随机过程(迁入和迁出)。Hubbell(2001)和Chave(2004)都认为中性理论可以充分反映群落的真实性,中性理论强调了一个最简单的假设,即群落只由随机过程决定的假设。中性理论认为群落组成动态变化受地理距离远近的驱动,而不受环境条件的影响。

2 过去26年来国际“集合群落”研究主要进展

近年来,随着理论研究的不断深入,集合群落逐渐形成了一些核心领域和研究热点。为准确、客观地表达近年来集合群落研究取得的成就,在写作过程中采用文献计量学等定量研究方法。利用陈超美博士开发的CiteSpace软件,通过Web of Science核心数据库,以“集合群落(metacommunity)”为核心关键词进行检索,检索到从集合群落理论提出至今(1992年1月—2017年9月)本研究领域共发表国际英文文献1226篇(图1),绘制关键词共现关系图,揭示从集合群落理论提出至今的该领域的研究

热点。同时为明确不同时段引领科学发展前沿内容,同样利用CiteSpace,选取了1992年1月—2017年9月Top 20高被引论文进行分析,探讨高被引论文不同时段Top 20关键词变化,剖析集合群落发展的前沿科学问题与关注焦点。

2.1 近26年国际“集合群落”研究的核心方向与研究热点

以“集合群落(metacommunity)”为核心关键词在Web of Science核心数据库检索到的文章年限为1992—2017年,将该时间以5年为一个时间段划分了1992—1996年、1997—2001年、2002—2006年、2007—2011年、2012—2016年、2017年6个时间段。图2为1992—2017年“集合群落”研究领域SCI期刊论文关键词共现关系图,图中聚成了4个相对独立的研究聚类圈,在一定程度上反映了26年来国际“集合群落”研究的核心领域,主要包括“集合群落”理论、“集合群落”结构、“集合群落”驱动力及基于功能性状的“集合群落”机制分析等4个方面。

2.1.1 “集合群落”理论 从文献关键词共现关系图聚类圈中出现频词最高的集合群落(metacommunity)及其周围频次较高的扩散(dispersal)、群落聚集(community assembly)、格局(pattern)、生物多样性(biodiversity)、局域群落(local community)、区域尺度(region scale)、集合群落理论(metacommunity theory)、集群效应(mass effect)、中性理论(neutral theory)、扩散限制(dispersal limitation)等关键词,近年来该领域的研究者对“集合群落”理论研究的同时注重对不同空间尺度(局域/区域)的研究,并试图对集合群落概念及其同时产生的4个经典理论进

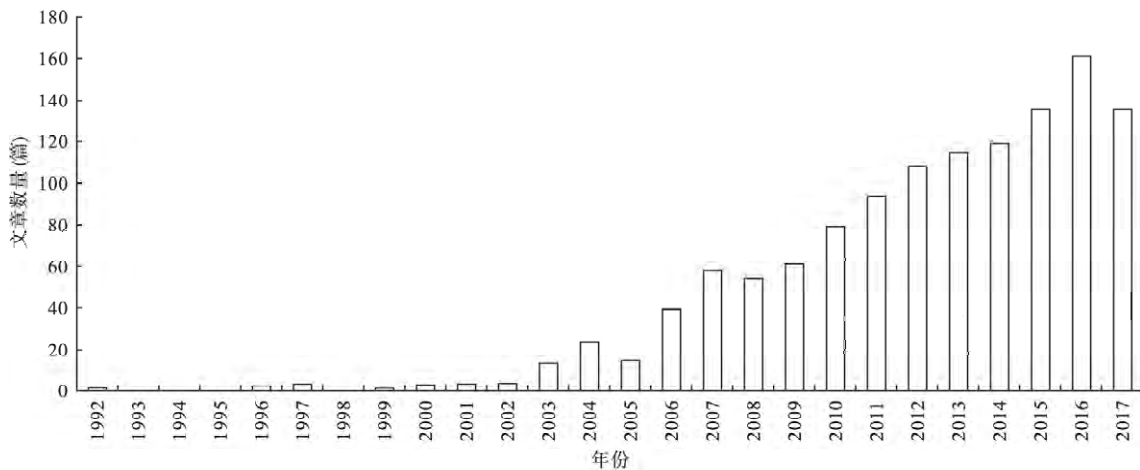


图1 1992—2017年“集合群落”领域SCI期刊每年论文数

Fig.1 Number of papers published per year in SCI journals in the field of “metacommunities” in 1992—2017

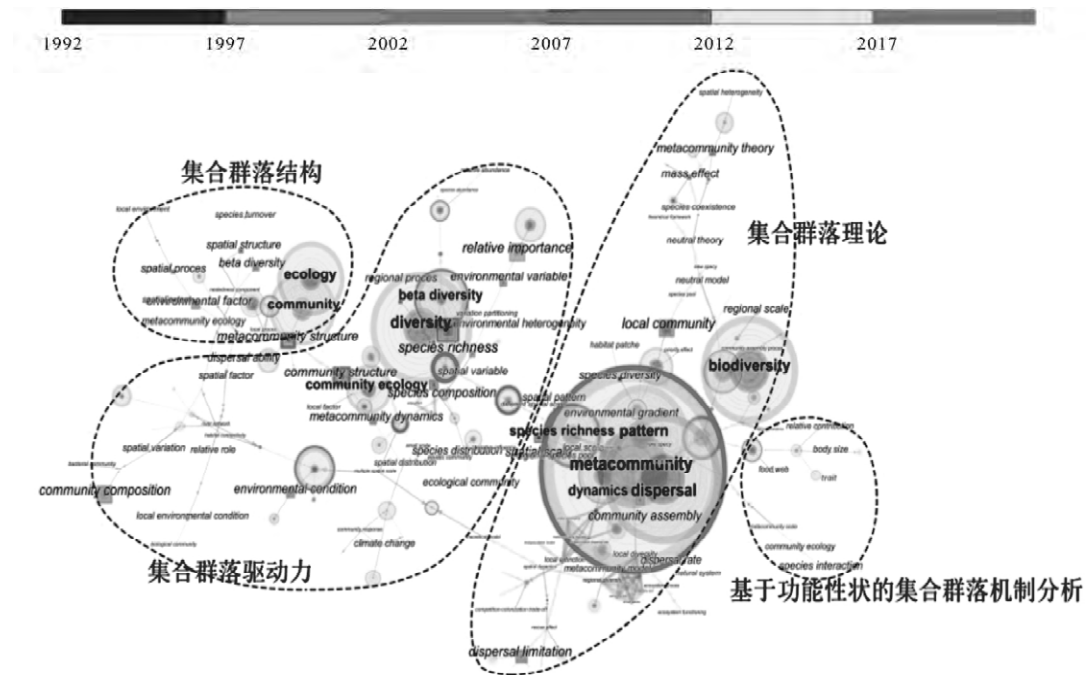


图 2 1992—2017 年“集合群落”领域 SCI 期刊论文关键词共现关系

Fig.2 Key words co-occurrence relationship of SCI journal articles in the field of “metacommunity” from 1992–2017

CiteSpace 中紫色圈表示对该类文献进行重点标注,引文年环代表着某文章的引文历史。引文年轮的颜色代表相应的引文时间,一个年轮厚度与相应时间分区内引文数量成正比。

行探索和研究。关于理论的研究,仍然是研究集合群落领域的一个重要核心部分。

2.1.2 “集合群落”结构 从聚类圈中可以看出,出现高频关键词有生态(ecology)、群落(community)、集合群落结构(metacommunity structure)、环境因素(environmental factor)、beta多样性(beta diversity)、物种转换(species turnover)、局域过程(local process)、嵌套格局(nested)、空间过程(spatial process)等关键词,其中物种转换(species turnover)、嵌套格局(nested)都是集合群落结构分析常见词语,而这些关键词的共同特征都是围绕集合群落结构进行发散。集合群落的空间格局是研究群落构建的第一步,通过物种分布是否为随机结构而判断种间关系。利用群落物种组成和物种栖息地环境数据进行群落结构分析是判断集合群落结构最常用且有效的方法。

2.1.3 “集合群落”驱动力 生态位理论和中性理论是群落构建两大基石,因此环境条件与空间变化这两个关键词与“集合群落”驱动力密切相关。该聚类圈中出现的代表性关键词如 beta多样性(beta diversity)、群落生态(community ecology)、环境条件(environmental condition)、相对重要性(relative role)、空间变化(spatial variation)、群落结构(com-

munity structure)、环境变量(environmental variable)、区域过程(regional process)、相对重要性(relative importance)、变差分解(variation partitioning)。说明近年来该领域的研究者主要通过变差分解这一方法对“集合群落”驱动力进行研究,同时关注不同尺度和空间过程对集合群落的影响。

2.1.4 基于功能性状的“集合群落”机制分析 图二聚类圈中体现的主要高频关键词有食物网(food web)、体长(body size)、性状(trait)、物种间相互作用(species interaction)、群落生态(community ecology)、集合群落尺度(metacommunity scale)等关键词,说明该领域的研究者对“集合群落”机制的研究侧重体长等功能性状指标,这一方向处于前沿热门领域。生物的功能性状随着资源梯度和物种占领的环境而变化,为功能合成提供了前提。通过功能性状对群落生态理论提出了新见解,说明基于功能性状的集合群落机制分析在今后具有很大发展前景。

2.2 近 26 年国际“集合群落”研究的研究热点

SCI 期刊论文关键词共现关系图反映了近年“集合群落”研究的核心领域(图 2),而不同时期的 TOP20 关键词可反映其研究热点(表 1)。TOP20 高频关键词提取方法如下:利用 Web of Science 数据库检索 1992—2017 年 SCI 论文,考虑到引用与发文

表 1 1992—2017 年“集合群落”领域不同时段 Top 20 关键词组合特征

Table 1 Top 20 keyword combination characteristics in “metacommunity” areas at different time periods in 1992—2017

1992—2017 年		1992—1996 年 (3 篇/校正系数 215)		1997—2001 年 (10 篇/校正系数 64.5)		2002—2006 年 (90 篇/校正系数 7.12)		2007—2011 年 (345 篇/校正系数 1.87)		2012—2016 年 (631 篇/校正系数 1.02)		2017—2017 年 (129 篇/校正系数 1.0)	
关键词	词频	关键词	词频	关键词	词频	关键词	词频	关键词	词频	关键词	词频	关键词	词频
metacommunity	515	model	645(3)	metapopulation	323(5)	metacommunity	370(52)	metacommunity	292(156)	metacommunity	250(245)	metacommunity	57
dispersal	339	history	645(3)	metacommunity	323(5)	biodiversity	214(30)	dispersal	193(103)	dispersal	174(171)	dispersal	37
biodiversity	304	dynamics	430(2)	framework	258(4)	dispersal	199(28)	biodiversity	174(93)	pattern	162(159)	pattern	33
framework	293	metapopulation	430(2)	biodiversity	129(2)	competition	178(25)	framework	166(89)	diversity	160(157)	biodiversity	33
pattern	268	metacommunity	430(2)	coexistence	129(2)	coexistence	164(23)	pattern	123(66)	biodiversity	138(135)	framework	32
ecology	204	-	-	patchiness	129(2)	framework	157(22)	community	103(55)	ecology	114(112)	ecology	26
community	200	-	-	edge effect	129(2)	dynamics	114(16)	ecology	97(52)	community	113(111)	beta diversity	24
species richness	159	-	-	metapopulation dynamics	129(2)	spatial scale	107(15)	species richness	92(49)	beta diversity	97(95)	community	21
dynamics	154	-	-	ecology	129(2)	model	107(15)	dynamics	88(47)	species richness	83(81)	dynamics	18
beta diversity	154	-	-	species richness	129(2)	ecology	100(14)	competition	77(41)	community ecology	75(74)	community ecology	18
community	139	-	-	extinction	129(2)	community	93(13)	metacommunity structure	73(39)	dynamics	72(71)	metacommunity structure	16
ecology	123	-	-	habitat destruction	129(2)	species diversity	93(13)	species diversity	71(38)	metacommunity structure	68(67)	species diversity	15
dispersal limitation	115	-	-	model	129(2)	species sorting	93(13)	community ecology	69(37)	trait	57(56)	conservation	14
metacommunity structure	114	-	-	landscape	129(2)	community ecology	71(10)	population	67(36)	framework	54(53)	species richness	14
community	113	-	-	conservation	129(2)	population	71(10)	coexistence	65(35)	competition	52(51)	assemblage	12
coexistence	110	-	-	-	-	pattern	71(10)	extinction	56(30)	species diversity	50(49)	dispersal limitation	12
population	81	-	-	-	-	food web	64(9)	beta diversity	54(29)	dispersal limitation	45(44)	community structure	11
conservation	76	-	-	-	-	extinction	64(9)	food web	50(27)	coexistence	44(43)	disturbance	11
model	75	-	-	-	-	stability	57(8)	assembly	50(27)	habitat	43(42)	trait	11
assembly	72	-	-	-	-	neutral theory	50(7)	metapopulation	50(27)	assemblage	40(39)	coexistence	11

时间关系,首先计算每年发文量百分比,按此比例将 Top 200 的论文数量分到每年,得到具体年份的 Top 论文数(例如,如果 1992—1995 年的发文量占 1992—2017 年总发文量的 5%,则 1992—1995 年的 Top 论文数为 10);然后从 Web of Science 数据库检索出每时段高被引论文,组合得到 26 年来 Top 200 论文;再以 5 年为一个时段,提取相应时段内高被引论文的所有关键词,鉴于不同时段内选取文章数量不同,其词情况不能真实反映研究热点问题随时间的变化情况,因此需要对各时段词进行校正。其思路是,以 2017 年发表论文为基数,将此阶段的论文数分别除以各时段论文数,作为对应时段的校正系数;最后将该时段 Top 论文关键词出现的词频乘以对应的校正系数,得到校正后词数,即可得到 1992—2017 年各时段高被引论文关键词组合特征。

从表 1 中 1992—2017 年,前 10 位关键词为 metacommunity(集合群落)、dispersal(扩散)、biodiversity(生物多样性)、framework(基本框架)、pattern(格局)、ecology(生态)、community(群落)、species richness(物种丰富度)、dynamics(动态)、beta diversity(beta 多样性)表明这些方向是研究热点。不同

时段高频关键词组合特征能反映研究热点随时间的变化情况,下文以 5 年为时间段的热点问题变化情况如下:

根据校正后高频关键词分布情况可知,集合群落的主要研究内容包括扩散(dispersal)、生物多样性(biodiversity)、基本框架(framework)、格局(pattern)、生态(ecology)、群落(community)、beta 多样性(beta diversity)、扩散(dispersal)一直是近年来研究重点,集合群落理论(metacommunity)在各时期均占重要地位。其中,1992—1996 年,集合群落理论刚刚提出,属于发展初期,仅有 3 篇相关文献,文章大多围绕理论提出背景历史意义,其概念模型也处于刚刚建立阶段;1997—2001 年,集合群落属于发展缓慢期,概念不断的完善和发展,framework 和 coexistence 仍处于热点方向;2002—2006 年,集合群落研究领域属于过渡期,一些热门词汇基本围绕 dispersal、spatial scale、species sorting 等;2007—2011 年,集合群落研究方向的文章快速发展,集合群落的结构及格局成为热门方向,诸如 pattern、metacommunity structure、beta diversity 等词大量出现;2012—2016 年,集合群落文章爆发性增长,其结构与驱动

过程方向的研究大幅度增长,出现了一些和机制研究相关的名词如 trait、dispersal limitation 等;2017 年至今出现了多篇与集合群落相关的文章主要也是围绕群落结构与机制相关的内容。

3 集合群落研究的主要方法

目前关于集合群落的研究主要通过两种方法:集合群落结构参数(element of metacommunity structure)分析和变差分解(variance partitioning)。这两种统计方法提供了集合群落理论中主要驱动过程的相对作用的互补测试,它们共同使用可以更好地了解集合群落的驱动过程(Meynard *et al.*, 2013)(图 3)。

集合群落结构参数(EMS)分析是基于 Leibold 等(2002)的思想,后经过 Presley 等(2010)重新归纳总结用于确定物种分布格局的一种重要方法。在进行 EMS 分析之前,需要将物种矩阵转换为存在-缺失矩阵,同时将环境因子矩阵进行标准化处理。然后将物种与分布点的关联矩阵(site-by-species incidence matrix)进行集合群落结构的三层分析。这三层分析每一层都致力于集合群落结构的不同方面:连贯性(coherence)、物种转换(species turnover)和边界聚集(boundary clumping)。通过计算这三层的指标,可以确定物种分布的理想化模式。物种与分布点关联矩阵的上述 3 个基本参数之间的相互作

用可区分集合群落 6 种不同的分布模式(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)。

变差分解可以用来评价群落对环境与空间变量响应机制(Legendre *et al.*, 1998; Cottenie, 2005),同时采用冗余分析(RDA)方法(Gao *et al.*, 2014)对选择的环境变量和空间变量进行分析。变差分解的目的是量化不同因素的比例,分别或共同解释反应变量的变化。最后得出结果是群落数据被解释为纯环境部分、空间和环境共同解释的部分、纯空间部分和无法解释的部分(Borcard *et al.*, 2011)。

这两种方法将生态过程与集合群落理论框架联系起来(Logue *et al.*, 2011),目的是揭示生态位理论与中性过程的重要性(Hubell, 2001);即,它考虑了群落聚集中的 4 个生态学过程(环境过滤、生物间相互作用、扩散限制和随机过程)的相对作用。第一种方法将物种空间分布与生态理论联系起来,使用物种与分布点的关联矩阵(site-by-species incidence matrix)来检测集合群落空间分布格局与边界(Leibold *et al.*, 2002)。第二种方法,变差分解,用于梳理群落数据中环境过滤与空间作用。采用冗余分析方法对空间和环境影响进行了分解(Borcard *et al.*, 1992),其中环境方差部分解释了群落变化因

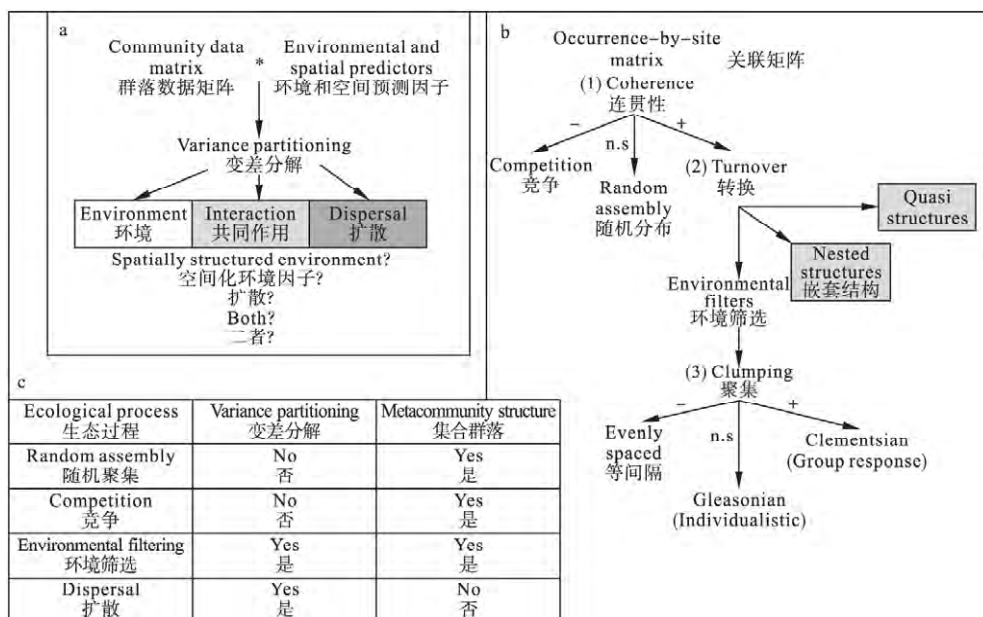


图 3 “集合群落”领域常用两种研究方法(引自 Meynard, 2013)

Fig. 3 Two approaches in the field of “metacommunity” (from Meynard, 2013)

(a) 集合群落结构参数分析过程(EMS 分析);(b) 变差分解过程;(c) EMS 分析及变差分解中的生态学过程。

环境过滤与环境变量联系在一起的部分;空间方差部分解释了群落因扩散过程对空间结构和非环境的驱动;环境与空间共同作用部分代表了环境与空间因素之间难以分离的共变关系(Borcard *et al.* ,1992; Cottenie 2005)。事实上,环境与空间结构共同相互作用部分代表了空间化环境因子,扩散作用或是二者共同作用(Meynard *et al.* 2011)。

4 集合群落理论在土壤动物群落构建研究中的应用

土壤动物作为陆地生态系统最活跃的地下生物组成部分之一,是土壤中重要的消费者和特殊的分解者(Larvelle *et al.* 2000; Wall *et al.* 2012)。土壤动物多样性是陆地生态系统生物多样性重要的组成部分,其物种数量据估计有超过百万种之多,个体密度更达 $10^4 \sim 10^6$ 只 \cdot m^{-2} 以上,它们的生存、活动和空间分布情况对土壤有机质的形成、土壤结构和土壤物理化学性质的变化,甚至对地上植被和昆虫等都能产生重要的作用(Copley 2000; Bardgett 2007; Brown *et al.* 2009; Godefroid *et al.* 2013)。土壤动物作为陆地生态系统中一个多样性和功能上重要的生物类群,其多样性及其对许多生态系统功能的贡献是公认的,但我们对不同时间和空间下影响土壤动物的组成和多样性变化的因素却知之甚少(Bardgett 2002),尤其关于集合群落理论在土壤动物群落构建中的应用更是处于科学前沿问题。

4.1 土壤动物“集合群落”结构

集合群落理论提高了我们对群落在多尺度下的群落结构的理解,但很少有集合群落小尺度空间分布研究,特别是对于那些生活在地下的生态系统中的土壤动物。其中, Gao 等(2016) 利用 EMS 分析和零模型等统计学方法, 2012 和 2013 年在中国黑龙江帽儿山生态温带森林中进行了土壤动物小尺度(50 m) 集合群落空间格局的研究。根据 EMS 分析结果,土壤动物集合群落显示为 Clementsian 结构(物种沿环境梯度的分组分布)。研究表明,水分和食物资源的环境过滤是形成小规模 Clementsian 结构的重要驱动力,而种间竞争可能不具有影响。

Dümmer 等(2016) 同样也使用了 EMS 分析来描述 4 个地理尺度 16 个欧洲地区(半径范围从 0.08 ~ 360 km) 的线虫集合群落特征,根据分析得出 174 种线虫在不同尺度上群落分布大多具有一致的结构。在不断增大的空间尺度上得出物种分布与相关尺度

有关,同时物种筛选在小尺度占主导作用,大尺度上群体效应理论起作用。

以往的工作表明,物种筛选在常见物种中占主导地位,在稀有土壤动物物种中群体效应理论起主要作用。Livingston 等(2014) 利用墨西哥南部一个种植园的咖啡植物上的蚂蚁群落探索这种可能的规律。其检验了优势种群分布模式分别对应于物种排序和群体效应理论,在 6 个样点中的 2 个样点中的稀有物种之间有显著的集群,而优势种之间没有集群。这些结果表明在该实验研究的尺度上发现常见土壤动物蚂蚁没有支持该假说。我们希望通过进一步的研究将集合群落理论与明确的空间模式联系起来,可以洞察空间格局和生态过程关系。

4.2 土壤动物“集合群落”驱动力

关于土壤动物“集合群落”驱动力,主要围绕“确定性过程和非确定性过程”展开。确定性过程包括环境过滤、生物间相互作用、寄生、捕食、竞争、共生等,非确定过程包括中性过程、扩散限制、地质历史事件、生态漂变、干扰等。群落生态学经典理论认为,群落结构取决于扩散限制、环境过滤和生物相互作用。Gao 等(2014) 在东北帽儿山生态系统研究站温带落叶阔叶林研究中,试图确定空间因子、环境过滤和生物相互作用在土壤螨群落微小尺度(5 m) 中的相对作用。通过 Moran 的特征向量图(MEMS)、变差分解和蒙特尔检验进行分析,结果表明在温带落叶森林中土壤螨类群落结构的驱动因子研究中空间和环境进程都很重要,而生物相互作用的影响较小。同样, Caruso 等(2012) 在地中海地区研究土壤螨类群落结构,应用 Moran 的特征向量。结果表明土壤螨类以确定性和随机性成分为主,多尺度进行活动。这说明,通过小尺度的生境竞争、环境过滤或两者都有助于群落的核心结构。

Brooks 等(2008) 在英国调查了局域和区域过程对步行虫群落构建的作用,其中作物类型被认为是步行虫群落组成的主要决定因素。步行虫集合群落是由物种筛选理论在两种不同的空间尺度上起调控作用,局域尺度上步行虫群落按照作物类型确定的资源梯度排序。

4.3 基于土壤动物功能性状的“集合群落”构建机制

过去的研究多是基于土壤动物丰富度数据进行分析,目前大多从土壤动物功能性状、食物网、系统发育树等角度来剖析构建机制,其中功能性状是一

个比较有效的方法。与植物生态学相比,基于功能性状的方法对动物生态机制分析仍然是比较新的方法。目前许多土壤动物群体缺乏可靠或相关的性状数据(Moretti *et al.* 2016),而这种情况正在迅速得到改善(Makkonen *et al.* 2011; Burkhardt *et al.* 2014)。环境因素和土壤动物性状之间的关系,直接影响了土壤动物生存和繁殖。例如,等足类土壤动物耐旱的特性解释了匈牙利的水资源供应情况下的其空间分布模式(Dias *et al.* 2013);还有一些与跳虫群落垂直结构有关的性状可以用来预测跳虫群落对环境变化的反应(Krab *et al.* 2010; Makkonen *et al.* 2011; Widenfalk *et al.* 2015);与水分条件有关的性状可以是岛屿上陆地蜗牛群落组成的重要驱动因素(Astor *et al.* 2014)。

Bonte等(2006)从自然沙丘和人为沙丘的稳定程度,研究了蜘蛛物种多样性和生态特征。在法国北部、比利时和荷兰进行了实地调查,研究表明在稳定和动态景观中,随着局部沙子的增加,局部 α 多样性逐渐减弱;在动态沙丘景观中, β 多样性显著下降。同时,生物性状的比较分析揭示了生活史模式的变化,表明了物种筛选主导了局部多样性格局。

在决定物种如何应对其环境方面,功能性状为物种与环境之间提供了直接的联系。Astor等(2017)研究表明,土壤动物的功能性状分析在解释群落组成方面明显优于物种丰富的数据分析的结果。此外,在解释陆生蜗牛的群落组成中环境条件比空间变量更重要,说明基于生态位的群落结构占优势。此外,耐环境胁迫(与水分相关)和生态位宽度(与植被特征相关)是影响陆生蜗牛群落组成的重要因素。

5 结 语

集合群落概念很好地将局域与区域尺度连接在一起,更好地反映了群落聚集的过程,还原了物种共存的机制是如何维持的,同时可以有效地解决土壤动物多样性群落构建的问题。土壤动物生活在种群相互作用而又复杂的群落系统中,彼此间有什么影响,又有多强烈?物种又是如何在相同环境中相互适应共存?这些是群落生态学家一直寻求回答基本问题(Mouquet *et al.* 2002)。许多问题仍处于探索阶段,理论上物种间相互作用对群落结构的影响是由确定性环境过程所决定的;另一方面,即使在相同的环境条件和相同的区域物种库中,物种由于随机

性变化,其群落结构也存在差异。集合群落在土壤动物群落构建中的应用推进了生态学的发展,解决了多尺度物种多样性维持中所运用基本原理不统一的生态学难点。

我们应深刻认识土壤动物多样性维持的过程,解决土壤动物群落构建的关键科学问题,进一步丰富和完善土壤动物多样性共存格局的科学理论。但由于我们对群落构建规则理解的不全面,且受学科水平的限制,难以解释复杂的群落构建过程。因此未来的研究热点及重点应围绕以下4个方面:(1)未来土壤动物群落构建机制的研究,应采纳新的技术方法(同位素示踪技术、基于功能性状和系统发育特征的研究),允许土壤生态数据的多尺度勘探,更有效地探求物种性状和环境关系、物种与土壤非生物因子之间的相互作用,这将是研究的关键;(2)建议在今后的研究中侧重于大规模采样研究,以便更好地了解群落在破碎景观中的响应机制;(3)在群落尺度上,应注意群落的空间和时间模式的驱动因素;(4)未来的研究需要在一系列的空间和时间尺度的基础上,通过物种的地理学、生态学和生理学等理论以进一步了解观察到的地理分布背后的实际机制。未来土壤动物集合群落的工作,需要从多空间不同尺度上研究生物多样性的变化及反馈作用来揭示土壤动物多样性共存维持机制,从而为土壤生物多样性管理的对策措施提供技术支撑。

参考文献

- 刘 静. 2013. 东江流域底栖硅藻多样性及集合群落的研究(博士学位论文). 广州:暨南大学.
- 任丽娟,何 聃,邢 鹏,等. 2013. 湖泊水体细菌多样性及其生态功能研究进展. *生物多样性*, **21**(4): 421-432.
- 周天舒,唐文乔,魏 华,等. 2017. 集合群落及其在河流鱼类群聚研究中的应用. *动物学杂志*, **52**(2): 342-355.
- 周淑荣,王 刚. 2002. 集合群落(metacommunity)研究动态. *生态科学*, **21**(2): 175-178.
- Amarasekare P. 2004. Spatial variation and density-dependent dispersal in competitive coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**: 1497-1506.
- Astor T, Strengbom J, Berg MP, *et al.* 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution*, **4**: 2090-2102.
- Astor T, Von Proschwitz T, Strengbom J, *et al.* 2017. Importance of environmental and spatial components for species and trait composition in terrestrial snail communities. *Journal of Biogeography*, **44**: 1362-1372.
- Ayuke FO, Pulleman MM, Vanlauwe B, *et al.* 2011. Agricultural management affects earthworm and termite diversity

- across humid to semi-arid tropical zones. *Agriculture ,Eco-systems & Environment* , **140**: 148–154.
- Bardgett R. 2007. *The Biology of Soil: A Community and Eco-system Approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Bardgett RD. 2002. Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology* , **105**: 367–375.
- Bonte D , Lens L , Maelfait JP. 2006. Sand dynamics in coastal dune landscapes constrain diversity and life-history characteristics of spiders. *Journal of Applied Ecology* , **43**: 735–747.
- Borcard D , Legendre P , Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* , **73**: 1045–1055.
- Borcard D , Gillet F , Legendre P. 2011. Numerical ecology with R. *Matisse* , **77**: 332–334.
- Brennan A , Fortune T , Bolger T. 2006. Collembola abundances and assemblage structures in conventionally tilled and conservation tillage arable systems. *Pedobiologia* , **50**: 135–145.
- Brooks DR , Perry JN , Clark SJ , et al. 2008. National-scale metacommunity dynamics of carabid beetles in UK farmland. *Journal of Animal Ecology* , **77**: 265–274.
- Brown GG , Sautter KD. 2009. Biodiversity , conservation and sustainable management of soil animals: The XV international colloquium on soil zoology and XII international colloquium on apterygota. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* , **44**: i–ix.
- Burkhardt U , Russell DJ , Decker P , et al. 2014. The Edapho-base project of GBIF-Germany: A new online soil zoological data warehouse. *Applied Soil Ecology* , **83**: 3–12.
- Caruso T , Taormina M , Migliorini M. 2012. Relative role of deterministic and stochastic determinants of soil animal community: A spatially explicit analysis of oribatid mites. *Journal of Animal Ecology* , **81**: 214–221.
- Chase JM , Leibold MA. 2002. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago , IL: University of Chicago Press.
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* , **7**: 241–253.
- Copley J. 2000. Ecology goes underground. *Nature* , **406**: 452–454.
- Cottenie K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* , **8**: 1175–1182.
- Dias ATC , Krab EJ , Marien J , et al. 2013. Traits underpinning desiccation resistance explain distribution patterns of terrestrial isopods. *Oecologia* , **172**: 667–677.
- Dümmer B , Ristau K , Traunspurger W. 2016. Varying patterns on varying scales: A metacommunity analysis of nematodes in European lakes. *PLoS One* , **11**: e0151866.
- Gao M , He P , Zhang X , et al. 2014. Relative roles of spatial factors , environmental filtering and biotic interactions in fine-scale structuring of a soil mite community. *Soil Biology & Biochemistry* , **79**: 68–77.
- Gao M , Liu D , Lin L , et al. 2016. The small-scale structure of a soil mite metacommunity. *European Journal of Soil Biology* , **74**: 69–75.
- Gilpin ME , Hanski IA. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press.
- Godefroid M , Delaville L , Marie-Luce S , et al. 2013. Spatial stability of a plant-feeding nematode community in relation to macro-scale soil properties. *Soil Biology & Biochemistry* , **57**: 173–181.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Ibáñez JJ , Bockheim JG. 2013. *Pedodiversity*. USA , Washington: CRC Press.
- Kardol P , Newton JS , Bezemer TM , et al. 2009. Contrasting diversity patterns of soil mites and nematodes in secondary succession. *Acta Oecologica* , **35**: 603–609.
- Krab EJ , Oorsprong H , Berg MP , et al. 2010. Turning northern peatlands upside down: Disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola. *Functional Ecology* , **24**: 1362–1369.
- Larvelle P , Spain A. 2000. *Soil Ecology*. New York , USA: Kluwer Academic Publisher.
- Legendre P , Legendre L. 1998. *Numerical Ecology* (2nd edition) . Amsterdam: Elsevier Science BV.
- Leibold MA , Holyoak M , Mouquet N , et al. 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* , **7**: 601–613.
- Leibold MA , Mikkelsen GM. 2002. Coherence , species turnover , and boundary clumping: Elements of meta-community structure. *Oikos* , **97**: 237–250.
- Levins R. 1969. Some genetic and demographic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* , **15**: 237–240.
- Livingston G , Jackson D. 2014. Spatial clustering of twig-nesting ants corresponds with metacommunity assembly processes. *Ecologia Austral* , **24**: 315–341.
- Logue JB , Mouquet N , Peter H , et al. 2011. The Metacommunity Working Group Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* , **26**: 482–491.
- Makkonen M , Berg MP , van Hal JR , et al. 2011. Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology & Biochemistry* , **43**: 377–384.
- Meynard CN , Devictor V , Mouillot D , et al. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: How do a , b and c components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography* , **20**: 893–903.
- Meynard CN , Lavergne S , Boulangeat I , et al. 2013. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography* , **40**: 1560–1571.
- Moretti M , Dias ATC , de Bello F , et al. 2016. Handbook of

- protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology* , **31**: 558–567.
- Mouquet N , Loreau M. 2002. Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* , **159**: 420–426.
- Mouquet N , Loreau M. 2003. Community patterns in source–sink metacommunities. *American Naturalist* , **162**: 544–557.
- Piskiewicz AM , Duyts H , Putten W. 2008. Multiple species-specific controls of root-feeding nematodes in natural soils. *Soil Biology and Biochemistry* , **40**: 2729–2735.
- Presley SJ , Willig MR. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology & Biogeography* , **19**: 185–199.
- Tilman D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wall D , Bardgett R , Behan-Pelletier V , *et al.* 2012. Soil Ecology and Ecosystem Services. Oxford: Oxford University Press.
- Widenfalk LA , Bengtsson J , Åsa Berggren , *et al.* 2015. Spatially structured environmental filtering of collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. *Oecologia* , **179**: 537–549.
- 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**: 288–296.

作者简介 郭雨溪,女,1994年生,本硕博连读,研究方向为土地利用与生物多样性。E-mail: chinaguoyuxi@163.com
责任编辑 魏中青
