

群落构建过程的定量指标——扩散-生态位连续体指数

Dispersal-niche Continuum Index: A Quantitative Metric of Community Assembly Processes

孟凡凡^{1,2}, Annika Vilmi^{1,3}, Corentin Gibert⁴, 王建军^{1,2,*}

¹ 湖泊与环境国家重点实验室, 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京市, 江苏省; ² 资源与环境学院, 中国科学院大学, 北京; ³ Freshwater Centre, Finnish Environment Institution, Oulu, Finland; ⁴ Laboratoire Paléontologie Evolution Paléoécosystèmes Paléoprimatologie (PALEVOPRIM), Univ. de Poitiers, Poitiers, France

*通讯作者邮箱: jjwang@niglas.ac.cn

引用格式: 孟凡凡, Annika Vilmi, Corentin Gibert, 王建军. (2021). 群落构建过程的定量指标——扩散-生态位连续体指数. *Bio-101* e2103988. Doi: 10.21769/BioProtoc. 2103988.

How to cite: Meng, F. F., Vilmi, A., Gibert, C. and Wang, J. J. (2021). Dispersal-niche Continuum Index: A Quantitative Metric of Community Assembly Processes. *Bio-101* e2103988. Doi: 10.21769/BioProtoc. 2103988. (in Chinese)

摘要: 基于 PER-SIMPER 方法, Vilmi *et al.* (2020)开发了一种新的群落构建过程定量指标,即扩散-生态位连续体指数(Dispersal-Niche Continuum Index, DNCI),用于评估扩散作用和生态位分化在群落构建过程中的相对贡献大小,进而使不同数据集中的群落构建过程具有可比性。该指数可以广泛应用于不同营养级水平和扩散潜力的生物体中,以一种简单和易于量化的方式揭示不同生物群落之间物种组成差异背后的驱动机制。

关键词: 群落构建, 扩散作用, 生态位分化, DNCI 指数

前言

生物群落的构建机制是群落生态学和生物地理学中的热点问题。在全球变化背景下,如何正确地回答这一问题对于生物群落的管理和保护有着重要的意义。生态位理论和中性理论是目前较为成熟的两种群落构建理论,分别代表了群落构建中的确定性过程(如生态位分化等)和随机性过程(如扩散作用等)。现有的研究表明,确定性过程和随机性过程在群落构建中均发挥作用,二者是相容互补而不是绝对对立的。因此,越来越多的研

究开始整合生态位理论和中性理论，并探究群落构建中确定性过程和随机性过程的相对贡献大小。

为了进一步将生态位理论和中性理论统一起来理解群落构建机制，Vellend(2010)提出了一个概念框架，即群落的多样性和动态一般受到四个高级生态过程控制：选择(Selection)、扩散(Dispersal)、物种形成/多样化(Speciation/Diversification)以及生态漂变(Ecological drift)。为了量化不同生态过程的相对重要性，Stegen *et al.*(2013)基于Chase *et al.*(2011)开发的分类学 Raup-Crick 指数 RC_{bray} ，结合系统发育 βNTI 指数，建立了一种基于群落水平的零模型(Entire-community null model)方法，从而获取整个群落的构建过程定量信息。由此，群落构建过程开始由“二分”法向“五分”法发展，具体而言，Stegen *et al.*(2015)将其由基本的确定性过程和随机性过程进一步划分为同质选择(Homogeneous selection, HoS)、异质选择(Heterogeneous selection, HeS)、扩散限制(Dispersal limitation, DL)、均匀扩散(Homogenizing Dispersal, HD)和漂变(Drift, DR)等五个部分(图 1)。在 Stegen 方法的基础上，考虑到不同的生态过程通常作用于更精细的生物组织水平(如基因型或种群)，而非整个群落，Ning *et al.*(2020)建立了一种基于系统发育分箱的零模型(Phylogenetic-bin-based null model)分析框架，通过将观察到的物种类群划分为不同的 bin，根据单个 bin 在群落或样本间的周转情况，并结合 bin 的相对多度，定量推断群落水平的构建过程。

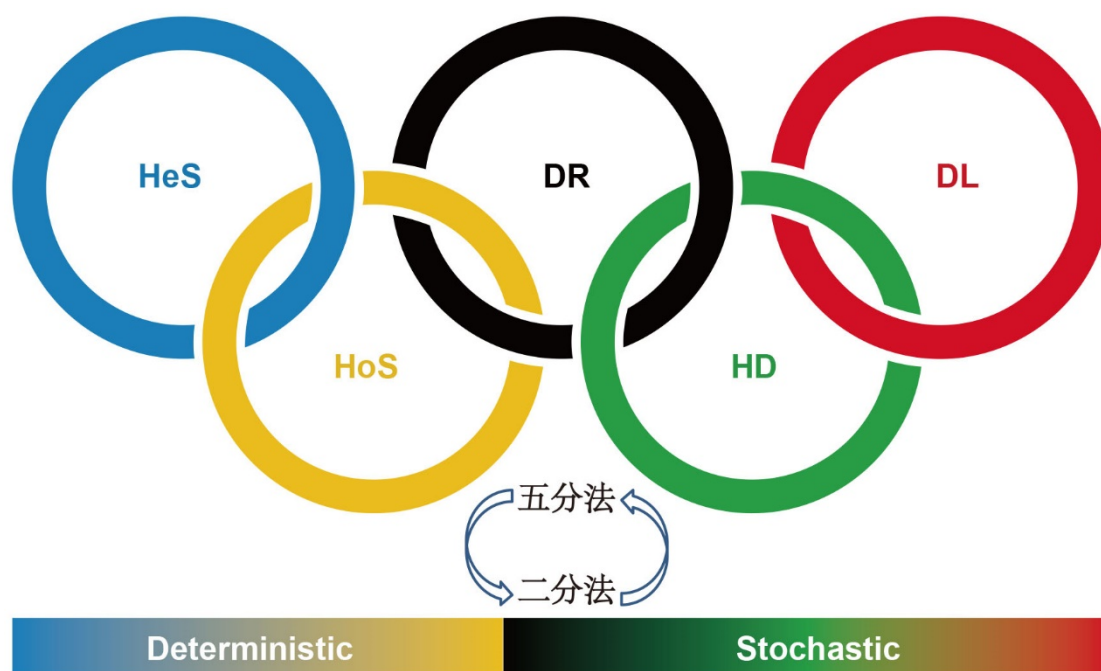


图 1 群落构建过程的两种划分方法(“二分”法和“五分”法)

群落构建过程由“二分”法向“五分”法的发展在很大程度上提升了我们对于群落构建机制的认识,但是这种细致的划分使得分析结果相对复杂化。同时,现有的定量方法仅关注 α 层次的群落构建过程,即群落组内不同生态过程的相对贡献大小,而忽略了 β 层次(群落组间)的群落构建过程。为了简化不同数据集中群落构建主导过程(确定性或随机性过程)的识别,弥补现有方法学和数据上的不足, Gibert 和 Escarguel(2019)提出了一种基于相似性百分比分析(SIMPER)的新方法 PER-SIMPER,可以仅根据物种有无的观测矩阵(Empirical matrix)定性识别群落构建中的主导过程,从而对缺少系统发育信息的生物群落依然适用。但是,由于多数生物群落的构建往往同时受到确定性过程和随机性过程的影响,导致这一定性方法缺少灵敏性,且不利于不同群落之间进行精确比较。因此,在 PER-SIMPER 方法的基础上, Vilmi *et al.*(2020)开发了一种新的群落构建过程定量指标,即扩散-生态位连续体指数(DNCI)。DNCI 指数用于定量 β 层次的群落构建过程,即群落组间而非群落组内,这与以往的群落构建定量方法迥异,从而突破了传统意义上 α 层次的群落构建认知,发展了一个崭新视角定量评估群落构建特征(如图 2)。

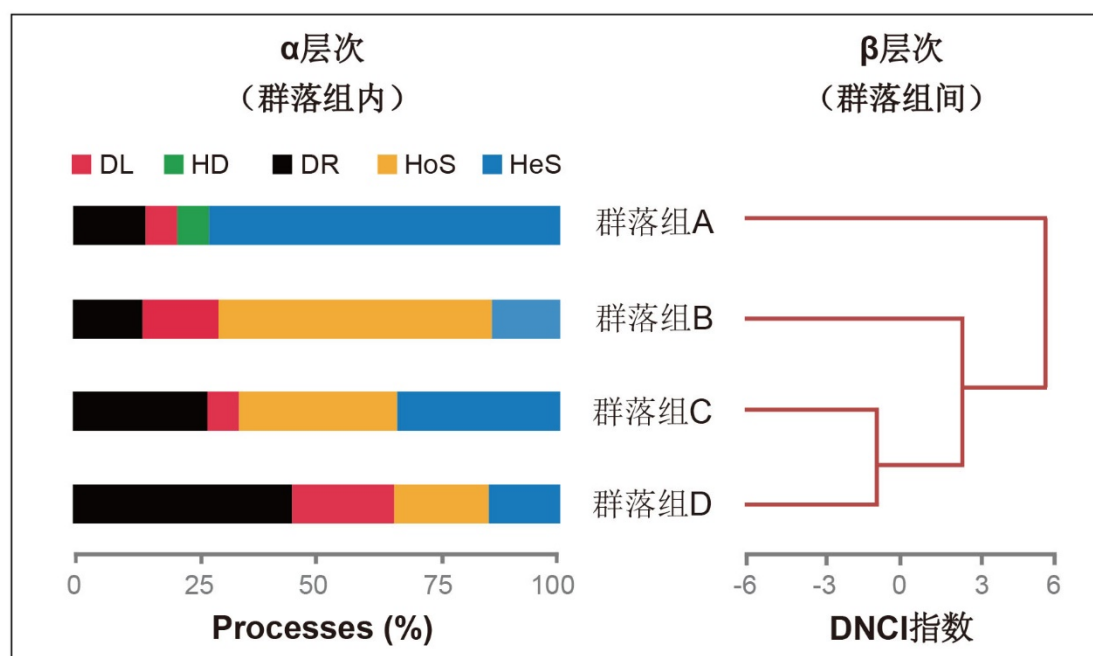


图 2 DNCI 指数和现有群落构建过程定量方法的比较

一、原理与方法

1. SIMPER 和 PER-SIMPER 分析

基于不同群落数据拼接出物种有无的观测矩阵，通过相似性百分比分析(SIMPER)表征群落间物种组成的差异模式(Empirical SIMPER profile)，并识别出导致这种差异的主要物种类群(图 3 和图 4)。

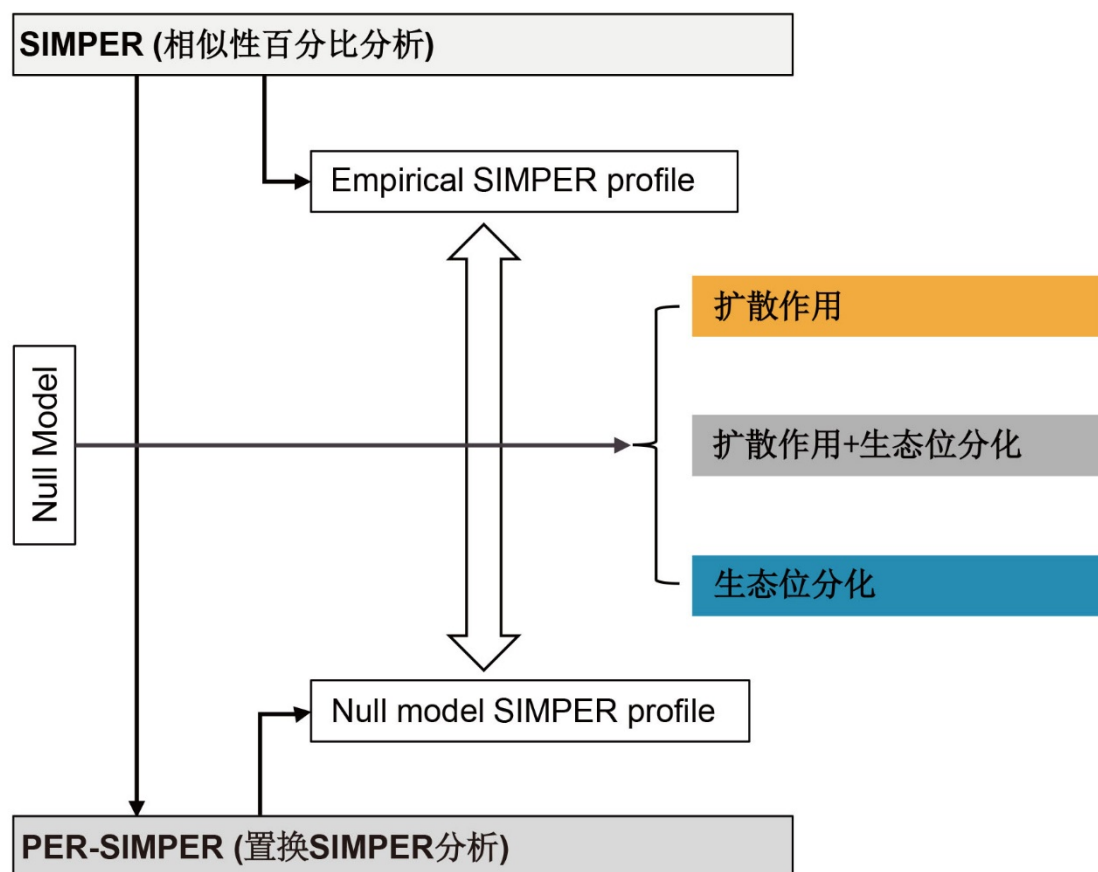


图 3 SIMPER 和 PER-SIMPER 分析的关联

PER-SIMPER 分析通过对物种有无的观测矩阵进行随机置换(Permutation)，生成三种类型的零模型矩阵(图 3 和图 4)：(1)在保持物种可能扩散的样点数目(即列总和)不变的基础上进行随机置换，即模拟物种在不同样点间进行迁移，以保留物种的潜在扩散能力信息(模拟“扩散作用”驱动)；(2)在保持行和列总和不变的基础上进行随机置换，以保留大部分的原始信息(模拟“扩散作用”和“生态位分化”共同驱动)；(3)在保持样点的物种丰富度(即行总和)不变的基础上进行随机置换，以保留样点的潜在生态位数量信息(模拟“生态位分化”驱动)。通过对三种零模型矩阵(默认 1000 次随机置换)进行 SIMPER 分析，获取群落间物种组成的差异模式(Null model SIMPER profile)，并将其与观测的物种组

成差异模式进行做差比较，平方之后加和再取对数，从而得到 **E-metric**。

$$E = \text{Log}_{10} \left(\sum_{i=1}^{i=p} (\bar{\gamma}_{i(\text{null})} - \bar{\gamma}_{i(\text{obs})})^2 \right)$$

其中， $\bar{\gamma}_i$ 表示物种类群*i*对两组或多组样点间观测到的总体平均不相似性(**Overall average dissimilarity, OAD**)的相对贡献；**null**表示零模型矩阵；**obs**表示观测矩阵。*E*值越小，表明该类零模型的 **SIMPER** 分析结果与观测值的 **SIMPER** 分析结果之间差异越小，进而可以定性判断群落构建的主要驱动过程。

2. DNCI 指数的计算

由于 **PER-SIMPER** 分析是定性分析，其灵敏性较弱，且不利于不同数据集之间进行精确比较。因此，**Vilmi et al. (2020)**提出了一种新的群落构建过程定量指标，即 **DNCI** 指数(图 4)。其计算公式为：

$$\text{DNCI} = \text{SES}_d - \text{SES}_n = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left(\frac{E_{d(i)} - \bar{E}_{dn}}{\sigma(E_{dn})} \right) - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left(\frac{E_{n(i)} - \bar{E}_{dn}}{\sigma(E_{dn})} \right)$$

其中， SES_d 和 SES_n 分别是 E_d 和 E_n 的标准效应值(**Standard effect size**)； E_d 、 E_n 和 E_{dn} 分别是 **PER-SIMPER** 分析中三种零模型(即模拟“扩散作用”驱动，模拟“生态位分化”驱动以及模拟“扩散作用”和“生态位分化”共同驱动)的 **E-metric**； $\sigma(E_{dn})$ 为 E_{dn} 的标准差；*N*表示 **PER-SIMPER** 分析中零模型置换的次数。

计算这一指数的 R 包 **DNCImper** 可从 **GitHub** 网站获取，链接为 <https://github.com/Corentin-Gibert-Paleontology/DNCImper>。

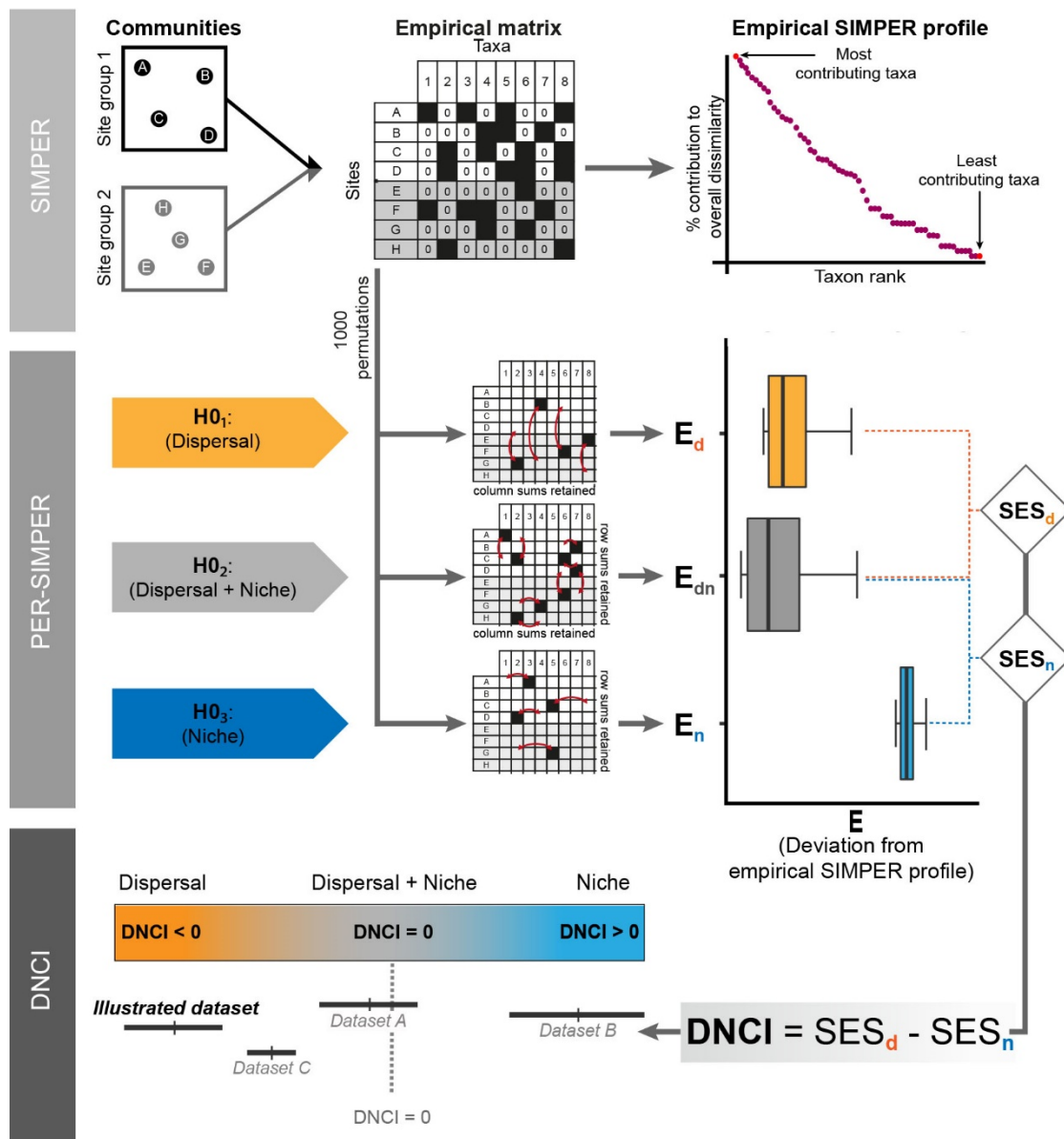


图 4 DNCI 指数开发和计算的流程图(Vilmi et al. 2020)

二、操作与实践

1. 仪器设备

个人电脑(安装 Windows 10 操作系统)

2. 软件

R 语言(≥ 4.0)

3. 操作步骤

本方法的最终计算结果为 **DNCI** 指数,能够反映生态位分化(确定性过程)和扩散作用(随机性过程)在群落构建中的相对重要性。具体而言,**DNCI** 指数的正或负分别表示生态位分化或扩散作用是群落构建的主导过程,而 **DNCI** 指数接近于零则表示生态位分化和扩散作用在群落构建过程中发挥同等作用。**DNCI** 指数的绝对值越高,表明某一主导过程在群落构建中的潜在作用强度越大。

3.1 安装和加载 R 包 DNCImp

安装: `devtools::install_github("Corentin-Gibert-Paleontology/DNCImp")`

加载: `library(DNCImp)`

3.2 示例数据及其结构

本教程使用的数据来源于 R 包 **DNCImp** 中的示例数据。示例中分别包含两组和四组群落数据及其分组信息。本教程借助示例数据介绍 **DNCI** 指数的计算过程和应用情境。示例数据的查看代码如下:

查看两组群落数据及分组信息: `DNCImp::Matrix`, `DNCImp::Group` ;

查看四组群落数据及分组信息: `DNCImp::Matrix_4groups` ,
`DNCImp::Group4`。

DNCI 指数的计算主要基于物种有无的观测矩阵(**Matrix**)和样点的分组信息(**Group**)。在物种有无的观测矩阵中,行是样点,列是物种类群;样点的分组信息表明样点归属的组别,可根据采样区域或实验设计进行划分,例如 `c(1,1,1,1,2,2,2,2)`表明前 4 个样点属于第 1 组,后 5 个样点属于第 2 组。使用实测数据进行计算时,需要将不同群落物种有无的观测矩阵拼接在一起,并指明样点的组别(图 4)。

3.3 **DNCI** 指数的计算

使用 R 包 **DNCImp** 中的 `DNCI_multigroup` 函数计算多组群落(两组及以

上)组间的 DNCI 指数。使用 `DNCI.ses_overall` 和 `DNCI.ses_overall_symmetrized` 函数计算多组群落(两组以上)整体的 DNCI 指数。函数及参数设置如下:

```
DNCImper::DNCI_multigroup (x, grouping, id = "no_name", Nperm = 1000,
count = TRUE, symmetrize = FALSE, plotSIMPER = TRUE)
```

```
DNCImper::DNCI.ses_overall (x, grouping, id = "no_name", Nperm = 1000,
count = TRUE, plotSIMPER = TRUE)
```

```
DNCImper::DNCI.ses_overall_symmetrized (x, grouping, id = "no_name",
NbrReRun = 100, Nperm = 100, count = TRUE)
```

其中, 参数 `x` 为物种有无的观测矩阵; 参数 `grouping` 为样点的分组信息; 参数 `id` 为数据集的名称, 默认为 "no_name"; 参数 `Nperm` 为零模型的置换次数, 默认为 1000 或 100 次; 参数 `count` 默认为 TRUE, 运行时显示已完成的置换次数; 参数 `symmetrize` 默认为 FALSE, 当其为 TRUE 时, 将对进行分析的两组中样点较多的组进行随机抽样, 使两组的样点数一致, 从而减少样点数差异过大对计算结果的影响; 参数 `plotSIMPER` 默认为 TRUE, 运行后显示 PER-SIMPER 分析的结果(如图 5); 参数 `NbrReRun` 表示对样点较多的组进行随机抽样的次数, 默认为 100 次。

3.4 DNCI 指数的正负揭示群落组间的构建过程

基于示例数据计算两组群落组间 DNCI 指数的代码如下:

```
DNCImper::DNCI_multigroup (x = Matrix, grouping = Group, symmetrize = T)
```


其输出结果如下：

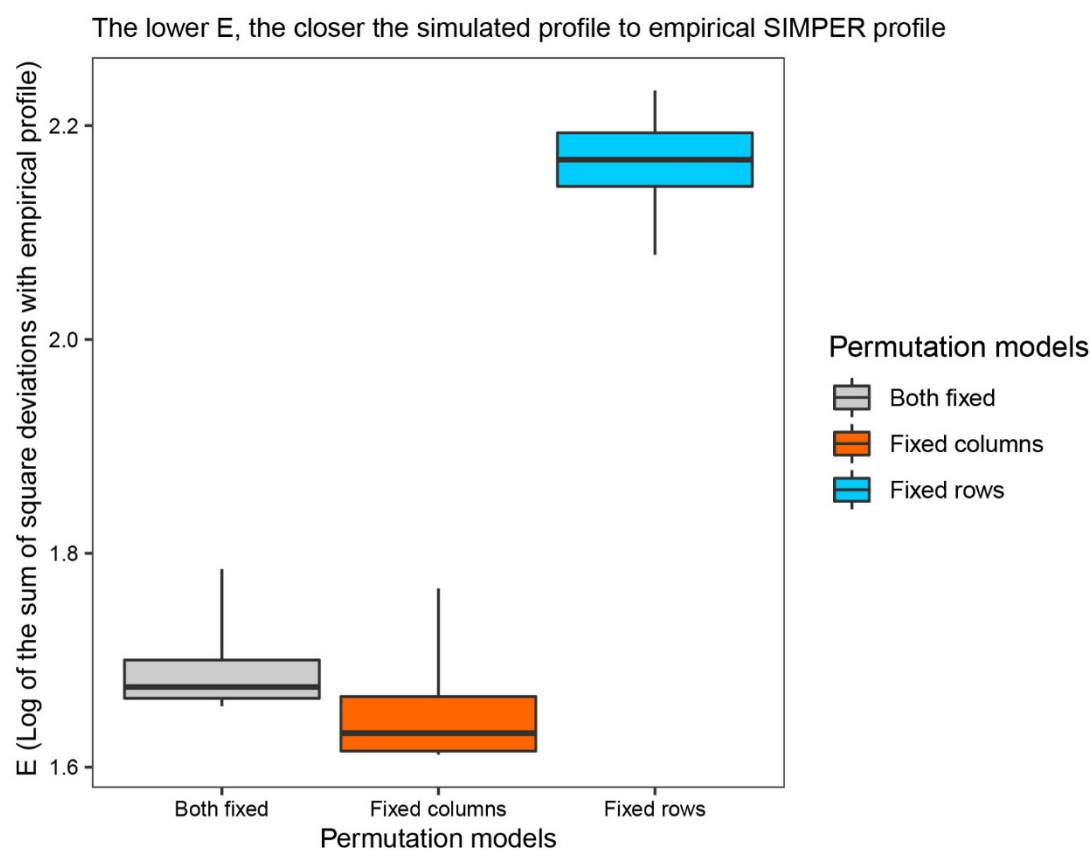


图 5 三种零模型的 E 值

如图 5 所示，Both fixed 是模拟扩散作用和生态位分化共同驱动为零模型，Fixed columns 是模拟扩散作用驱动为零模型；Fixed rows 是模拟生态位分化驱动为零模型。E 值越低，表示零模型中物种组成的差异模式与观测模式之间越接近。

表 1 两组群落组间的 DNCI 指数

	group1	group2	DNCI	CI.DNCI	S.DNCI
1	1	2	-14.72973	3.27545	1.637725

其中(1)DNCI: 扩散-生态位连续体指数

(2)S.DNCI: DNCI 的标准差

$$S.DNCI = \sigma_{DNCI} = \sqrt{\sigma_{SES_d}^2 + \sigma_{SES_n}^2}$$

(3)CI.DNCI: DNCI 的置信区间

$$CI.DNCI = 2 * S.DNCI$$

依据本示例数据计算的 DNCI 指数为-14.72973，该值小于 0，表示扩散作用(或随机性过程)在两个群落的构建过程中发挥主导作用。需要注意的是，这里 DNCI 指数的绝对值大小仅表示主导过程的潜在作用强度大小，并不能表示物种的实际扩散速率等信息。

3.5 DNCI 指数的绝对值大小反映群落组间的构建过程强度和差异

基于示例数据计算四组群落组间 DNCI 指数的代码如下：

```
DNCIImper::DNCI_multigroup (x = Matrix_4groups, grouping = Group4,
symmetrize = T)
```

其输出结果如下(由于四组示例数据两两之间的 PER-SIMPER 分析结果与图 5 类似，此处不再展示)：

表 2. 四组群落组间的 DNCI 指数

	group1	group2	DNCI	CI.DNCI	S.DNCI
1	1	2	-3.997022	0.8867909	0.4433954
2	1	3	-2.004562	0.4128737	0.2064369
3	1	4	-4.039323	0.4960997	0.2480499
4	2	3	-4.330708	0.8668810	0.4334405
5	2	4	-17.979731	2.4540966	1.2270483
6	3	4	-10.094028	1.2142827	0.6071413

其中：group1 和 group2 代指进行比较的两组群落，与图 6 中的 Group1 和 Group2 并不一致。

通过构建网络图可以直观展示群落组间的构建过程强度(图 6)。在四组示例群落中，Group2 和 Group4 之间的扩散作用强度最大，而 Group1 和 Group3 之间的扩散作用强度最小。当 DNCI 指数应用于实际的实验控制时，可以通过 DNCI 指数的变化反映不同实验设置之间的条件差异以及这些差异如何影响群

落的构建过程。

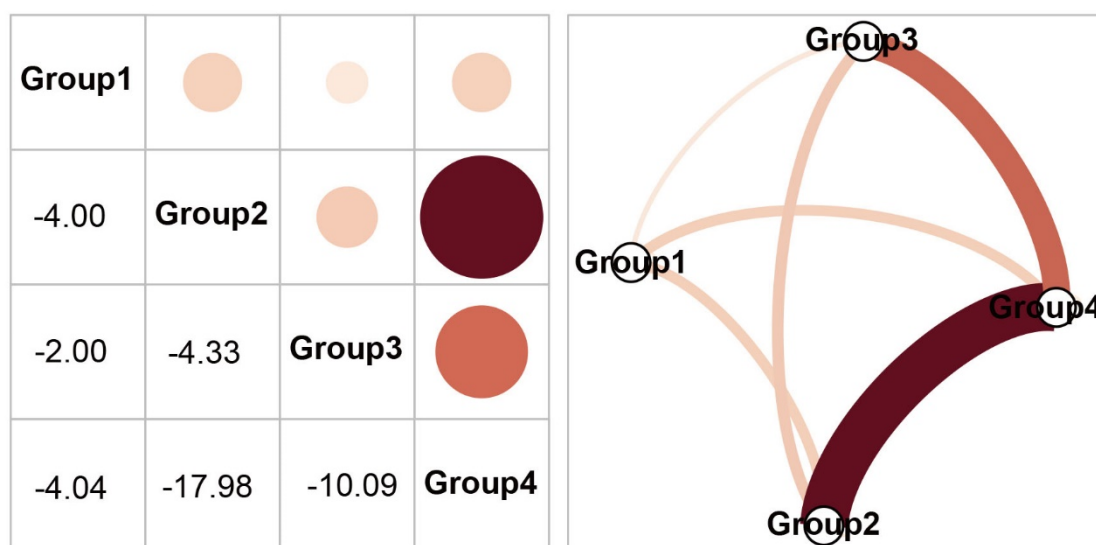


图 6. 四组群落组间的 DNCI 指数

3.6 DNCI 指数反映多组群落整体的构建过程

基于示例数据计算四组群落整体 DNCI 指数的代码如下：

```
DNCImper:::DNCl.ses_overall (Matrix_4groups, Group4)
```

其输出结果如下：

表 3. 四组群落整体的 DNCI 指数

	group1	group2	DNCI	CI.DNCl	S.DNCl
1	1	2	-8.832515	1.168785	0.5843926

为了使计算结果更稳健，通过如下代码对样点数较多的群落进行随机抽样，从而使群落之间的样点数保持一致，并计算 DNCI 指数：

```
DNCImper:::DNCl.ses_overall_symmetrized (Matrix_4groups, Group4,
NbrReRun = 10)
```

其输出结果如下：

表 4. 随机抽样后四组群落整体的 DNCI 指数

	group1	group2	DNCI	CI.DNCI	S.DNCI
1	1	2	-8.609635	0.911858	0.4559292
2	1	2	-7.976359	0.710590	0.3552951
3	1	2	-7.975725	0.776559	0.3882793
4	1	2	-9.037811	0.797928	0.3989640
5	1	2	-10.42733	1.095324	0.5476621

依据本示例数据计算的 DNCI 指数均小于 0，表示扩散作用(或随机性过程)在四组群落整体的构建过程中发挥主导作用。

三、应用与前景

1. DNCI 指数的优势和局限性

DNCI 指数与早期的零模型、方差分解和 PER-SIMPER 定性分析等方法相比具有明显的优势。其优势在于：(1)仅考虑物种的分布信息而不是统计信息，具有更好评估群落构建过程的潜力；(2)计算相对简单，不需要大量的环境或空间信息；(3)是一种定量指标，在样点数和物种数差异较大的不同数据集之间仍具有可比性。因此，DNCI 指数可以用于比较不同数据集中群落构建的主导过程及其作用强度是否存在差异。

DNCI 指数的局限性在于：(1)其仅考虑物种的有无信息，而不考虑丰度和环境信息，可能在某些群落中低估了生态位分化(确定性过程)的作用强度；(2)无法直接揭示何种环境因素引起了群落中物种组成的差异，但是可以借助 DNCI 指数的变化反映群落间的环境差异以及这种差异如何影响群落的构建过程。

2. DNCI 指数的应用和前景

DNCI 指数在使用过程中应注意：(1)选择适当的研究尺度，确保所有群落至少部分共享相同的区域物种库；(2)群落进行成对比较时，其物种数和样点数的差异分别不应超过 40%和 30%。

通过探讨 DNCI 指数的灵敏性可以用于指导未来的研究，以评估群落构建过程

是由何种因素以何种方式影响的。这些因素可能包括：(1)研究区域的空间范围；(2)群落内部和群落之间样点的空间距离；(3)生物类群、分类水平和功能性状(如扩散能力、抗应激能力或摄食行为等)；(4)环境的异质性与同质性；(5)群落的演替阶段；(6)季节变化；(7)短期的环境变化趋势(如富营养化，土地利用变化和气候变化等)。

DNCI 指数是对群落构建过程定量方法的有力补充。通过将其应用于不同环境和空间尺度的数据集，将进一步加深我们对自然界中生物群落构建过程的认识。

致谢

本项目得到国家自然科学基金(91851117)的支持。

参考文献

1. Vilmi, A., Gibert, C., Escarguel, G., Happonen, K., Heino, J., Jamoneau, A., Passy, S. I., Picazo, F., Soininen, J., Tison-Rosebery, J. and Wang, J. J. (2020). [Dispersal–niche continuum index: a new quantitative metric for assessing the relative importance of dispersal versus niche processes in community assembly](#). *Ecography* 44:1(10).
2. Vellend, M. (2010). [Conceptual synthesis in community ecology](#). *Q Rev Biol* 85:183-206.
3. Stegen, J. C., Lin, X. J., Fredrickson, J. K., Chen, X. Y., Kennedy, D. W., Murray, C. J., Rockhold, M. L. and Konopka, A. (2013). [Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them](#). *ISME J* 7:2069-2079.
4. Chase, J. M., Kraft, N. J. B., Smith, K. G., Vellend, M. and Inouye, B. D. (2011). [Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in \$\alpha\$ -diversity](#). *Ecosphere* 2:1-11.
5. Stegen, J. C., Lin, X. J., Fredrickson, J. K., and Konopka, A. E. (2015). [Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly](#). *Frontiers Microbiol* 6:370.
6. Ning, D. L., Yuan, M. T., Wu, L. W., Zhang, Y., Guo, X., Zhou, X. S., Yang, Y. F., Arkin, A. P., Firestone, M. K., and Zhou, J. Z. (2020). [A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming](#). *Nat Commun* 11:1-12.
7. Gibert, C. and Escarguel, G. (2019). [PER-SIMPER—A new tool for inferring community assembly processes from taxon occurrences](#). *Glob Ecol and Biogeogr* 28(3): 374-385.