

DOI: 10.20103/j.stxb.202312182749

赵茜, 潘福霞, 李斌, 贾晓波, 丁森. 山区河流底栖动物多样性和稳定性对土地利用方式的响应机制. 生态学报, 2024, 44(17): 7844-7858.

Zhao Q, Pan F X, Li B, Jia X B, Ding S. Response mechanism of benthic invertebrate diversity and stability to land-use patterns in mountainous rivers. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(17): 7844-7858.

山区河流底栖动物多样性和稳定性对土地利用方式的响应机制

赵 茜¹, 潘福霞¹, 李 斌¹, 贾晓波², 丁 森^{2,*}

1 山东师范大学环境与生态研究院, 济南 250358

2 中国环境科学研究院环境基准与风险评估国家重点实验室, 北京 100012

摘要:近年来生物“多样性与稳定性”理论是河流生态学关注的热点之一。为探究河流底栖动物多样性与群落稳定性的分布模式及其驱动因子,于2021年8月,基于环境DNA技术对黄河流域济南段山区河流进行生物监测。根据土地利用类型,将该山区河流分为低干扰区、中干扰区和高干扰区,分析不同干扰区环境因子、底栖动物多样性及群落稳定性的分布特征,并识别其影响要素。研究表明:①环境因子中电导率(EC)、总氮(TN)和硝态氮(NO₃-N)均值呈现出高干扰区>中干扰区>低干扰区的趋势。②Margalef丰富度指数(*d*)、Pielou均匀度指数(*J*)、群落稳定性指数(ICV)和凝聚力指数(凝聚力/正凝聚力)均在中干扰区最高。③氨氮(NH₃-N)和生物群落组成变化分别与*d*($r=0.67, P<0.05$)和物种丰度*S*($r=0.52, P<0.05$)具有显著正相关关系。④结构方程模型分析发现,EC、NH₃-N和NO₃-N是显著影响底栖动物群落稳定性的关键环境因子;*S*和*d*是显著影响底栖动物群落稳定性的关键生物因子。其中,EC、NH₃-N和*d*有利于群落趋于稳定;高浓度的NO₃-N和较低的*S*虽然不利于群落稳定,但会促进群落的种间竞争关系。研究揭示了生物与非生物因子对河流底栖动物多样性及其群落稳定性的作用机制,可为今后河流生态系统健康管理提供重要参考。

关键词:物种多样性;群落稳定性;底栖动物;驱动因子;山区河流

Response mechanism of benthic invertebrate diversity and stability to land-use patterns in mountainous rivers

ZHAO Qian¹, PAN Fuxia¹, LI Bin¹, JIA Xiaobo², DING Sen^{2,*}

1 Institute of Environment and Ecology, Shandong Normal University, Jinan 250358, China

2 State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

Abstract: In recent years, the theory of biological diversity and stability has become one of the hotspots in river ecology. To explore the distribution patterns of benthic invertebrate diversity and community stability, and identify their driving factors, a field investigation based on environmental DNA technology (eDNA) was conducted during August 2021 at 10 sampling sites in a mountainous river of Jinan section at lower Yellow River Basin. According to land-use types, the study area was divided into three categories: low disturbance zone (Low), moderate disturbance zone (Moderate), and high disturbance zone (High). Then, we analyzed the distribution patterns of environmental factors, benthic invertebrate diversity and community stability at the three disturbance zones, and simultaneously identified their driving factors. Results showed that: ① The environmental factors, including electrical conductivity (EC), total nitrogen (TN) and nitrate nitrogen (NO₃-N), exhibited a trend of high disturbance zone > moderate disturbance zone > low disturbance zone. Concentrations of these

基金项目:山东省自然科学基金(ZR2020QD127);国家重点研发计划(2021YFC3201003)

收稿日期:2023-12-18; 网络出版日期:2024-07-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bearnaise@163.com

environmental factors were (569.33 ± 37.44) $\mu\text{S}/\text{cm}$, (6.73 ± 1.20) mg/L and (6.17 ± 1.15) mg/L at high disturbance zone, (554.75 ± 47.58) $\mu\text{S}/\text{cm}$, (4.05 ± 0.63) mg/L and (2.84 ± 0.68) mg/L at moderate disturbance zone, and (359.67 ± 34.07) $\mu\text{S}/\text{cm}$, (3.02 ± 0.52) mg/L and (2.43 ± 0.58) at low disturbance zone, respectively. ② Biodiversity indices, such as Margalef abundance index (d), Pielou evenness index (J), community stability index (ICV), and cohesion index ($|\text{Negative cohesion}|/\text{Positive cohesion}$) showed the highest values at moderate disturbance zone with average \pm standard error of 3.75 ± 0.07 , 0.76 ± 0.02 , 1.90 ± 0.11 and 1.45 ± 0.27 , respectively. ③ Ammonia nitrogen ($\text{NH}_3\text{-N}$) and community composition change had positive effect on Margalef abundance index (d) ($r=0.52$, $P < 0.05$) and the species richness S of benthic invertebrate ($r=0.67$, $P < 0.05$), respectively. ④ Analysis of structural equation model (SEM) revealed that EC, $\text{NH}_3\text{-N}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ were the critical environmental stressors, and S and d were the primary biotic factors affecting the community stability (i.e., ICV and $|\text{Negative cohesion}|/\text{Positive cohesion}$) of benthic invertebrates. Among these factors, EC, $\text{NH}_3\text{-N}$ and d were conducive to the construction of a stable mechanism for benthic invertebrate community with effect size of 0.43, 0.07 and 0.53 for ICV, and 0.06, 0.39 and 0.92 for $|\text{Negative cohesion}|/\text{Positive cohesion}$, respectively. Although high concentrations of $\text{NO}_3\text{-N}$ and low species richness (S) significantly reduced the community stability, they promoted the relationships of species competition within the community. Overall, our study deeply revealed the mechanism of biotic and abiotic factors on the benthic invertebrate diversity and community stability in mountainous rivers, which provided a scientific basis for future ecosystem health management of mountainous rivers.

Key Words: species diversity; community stability; benthic invertebrate; driving factors; mountainous rivers

山区河流是连接陆地和水生态系统之间生物地球化学循环(如有机质和营养物质的迁移和转化)的重要枢纽^[1]。与下游河流相比,此类水体生境类型复杂,河岸植被类型丰富,是诸多敏感生物栖息的重要场所,对维系整个流域生态系统健康和生物多样性发挥着重要作用^[2]。与下游河流相比,山区河流具有汇水面积小、流量低、水文连通性差等特点;在受到人为干扰后,更容易出现栖息地丧失、水环境污染和水文节律改变等生态问题^[3]。因此,山区河流生态系统较为脆弱,是响应全球环境变化最为敏感的生态系统之一^[4]。近年来,上游河流生态环境不断受到人为干扰,导致河流中对水环境依赖程度较高的敏感生物难以在有限时间内找到庇护所,生物多样性显著下降^[5]。生物多样性丧失不仅会破坏生物群落的抗干扰能力,还会对生态系统的功能和稳定性产生威胁^[6-7],引发不可逆转的生态后果。

传统的生物多样性指标如 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数等,能够反映外界环境干扰下,物种数量以及相对多度分布均匀程度的变化,却无法反映群落的抗干扰能力^[8]。为科学有效地评估人为干扰驱动下生物群落的抗干扰能力,生态学家 Doak 等^[9]提出将群落稳定性作为衡量群落结构与功能特征的综合性指标,以反映外界环境变化或存在扰动时生物通过演替维持自身群落稳定性的能力。近年来,“多样性-稳定性”理论及其驱动因子备受关注^[10-13]。研究发现生物因子(生物组成)和非生物因子(人为干扰驱动的环境变化)均会导致生物多样性和群落稳定性发生变化^[9,14]。

目前,相关研究多关注于非生物因子与生物多样性及群落稳定性的关系。如 Collier^[15]发现流域景观变化不会影响河流底栖动物群落稳定性,而 Li 等^[16]发现建设用地和耕地比例增加会显著降低真菌、藻类和底栖动物群落的多样性和稳定性。以上研究均聚焦了土地利用变化对水生生物多样性及其群落稳定性的直接影响,却忽略了水生生物多样性作为群落结构自身要素对其群落稳定维持的作用。底栖动物由于生命周期长、移动能力弱和对污染敏感等特点^[17-18],对河流生态系统结构和功能变化具有良好的指示作用^[19]。因此,研究底栖动物多样性和群落稳定性的分布特征及其驱动因子对保护河流生态系统健康具有重要意义。以往利用底栖动物多样性评估河流健康主要是基于形态学鉴定的结果,该方法通常对技术人员要求较高^[20]。相比之下,环境 DNA 技术具有高时效等特点^[20]。同时有研究表明,利用环境 DNA 技术获取的生物相对丰度和分子可操作单元(Molecular Operational Taxonomic Units, MOTUs)数计算的生物多样性结果与形态学鉴定高度

一致^[21]。由此可见,环境 DNA 技术在快速、全面了解底栖动物种类和生物多样性方面展示出了巨大优势。

济南市南部山区是位于黄河流域下游的山区河流,分布有锦绣川、锦阳川和锦云川等重要支流。该河流承担着济南市南部山区 40 万居民的供水功能,同时也是济南诸泉的重要补给,是济南市重要的生态屏障^[22]。然而随着城市化进程的加快,该区域土地利用类型由以林地和草地为主,向耕地和建设用地为主转变^[23]。农业灌溉及工矿废水的排放导致该区域溶解性盐离子增加、营养盐富集,生态环境急剧恶化。以往有关该区域的研究主要集中于环境因子对底栖动物群落结构和摄食功能群的影响^[24-25]。而人为干扰下,环境因子-底栖动物多样性-群落稳定性三者之间的响应关系仍是未知。因此,本研究以济南市南部山区河流为研究对象,结合研究区污染特征,基于环境 DNA 技术,深入揭示人为干扰下,底栖动物多样性与群落稳定的分布特征及其驱动因子(包括环境因子和生物因子),量化这些驱动因子对底栖动物多样性及其群落稳定性的影响路径,为提高该区域生物多样性和维护群落稳定性提供数据支撑和理论依据。

1 材料与方法

1.1 采样点布设

考虑到研究区污染程度不同,共布设 10 个采样点(图 1)。在排除地理因素(海拔)的潜在干扰后(未发表数据),将土地利用方式的转变作为衡量人为干扰程度的指标。根据 Li 等^[6, 16]的方法,同时结合流域自身特点,将采样点划分为低、中和高干扰区三类。具体划分标准为:(1)低干扰区土地利用类型以林地为主(面积比例>35%),包括样点 NS01、NS02 和 NS04;(2)中干扰区耕地与建设用地面积所占比例高于 50%,主要包括样点 NS03、NS07、NS09 和 NS10。NS09 上游虽以耕地和建设用地为主,但该样点为保护区,故将其划分为中干扰区;(3)高干扰区土地利用类型以耕地和建设用地为主(面积比例>70%),主要包括样点 NS05、NS06 和 NS08。

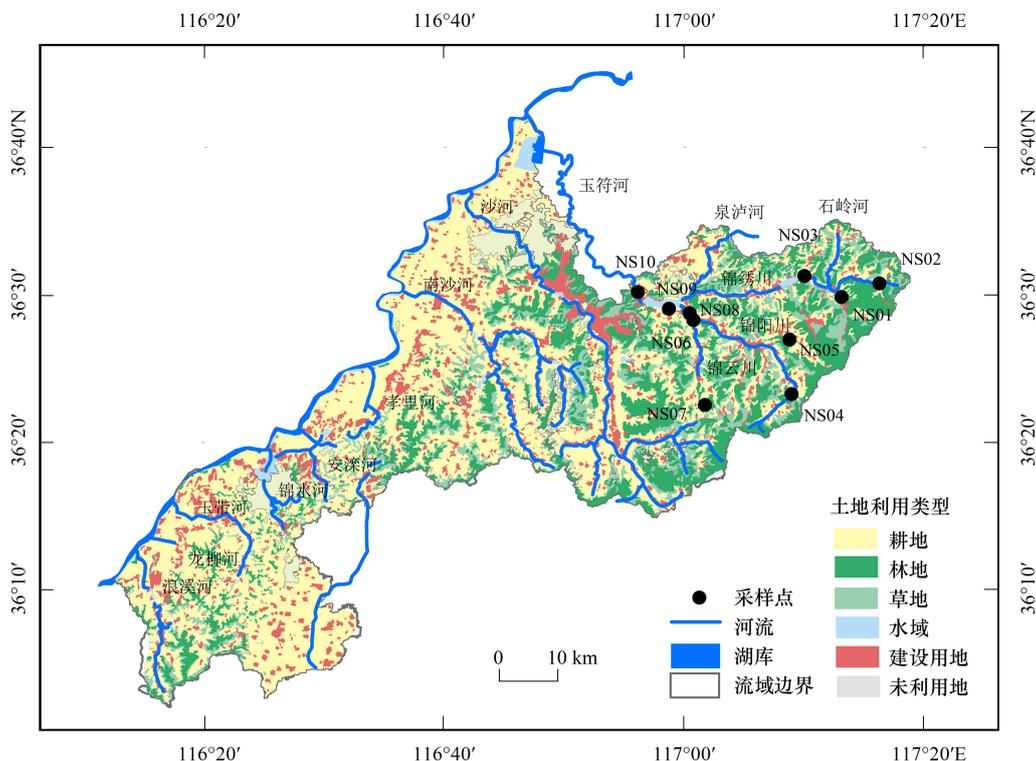


图 1 南部山区河流采样点分布图

Fig.1 Distribution of sampling sites in south mountainous rivers

土地利用数据是利用地理空间数据云 (<https://www.gscloud.cn/home>) 获取的遥感影像 Landsat 8 OLI_TIRS (30 m×30 m) 为数据源,在 ENVI 4.4 下对遥感影像进行处理后,以采样点为圆心,2 km 为半径,基于《土地利用现状分类》国家标准进行土地类型划分,提取采样点上游 2 km 范围内河岸带尺度耕地、林地、草地、水域、建设用地和未利用地的面积比例(图 1)。此外,本研究还结合野外调查,对解译结果进行校正。各干扰区的主要土地利用类型及占比详见表 1。

表 1 各干扰区土地利用比例的差异(平均值±标准误)

Table 1 Differences in the proportions of land use at each disturbance zone (Mean±SE)

土地利用类型 Land-use type	低干扰区 Low disturbance zone	中干扰区 Moderate disturbance zone	高干扰区 High disturbance zone	<i>F</i>	<i>P</i>
林地 Forest land	56.97±5.69a	18.99±5.05b	8.59±3.06b	10.68	<0.01
草地 Grassland	22.32±8.51	12.49±2.96	9.46±4.31	1.01	>0.05
建设用地 Built-up land	10.19±2.93	15.38±3.77	16.95±1.31	0.83	>0.05
耕地 Farmland	18.78±5.50a	45.82±4.78b	63.98±2.14b	16.04	<0.01

同行不同字母表示差异显著($P<0.05$)

1.2 水环境样品的采集与测定

于 2021 年 8 月对研究区水环境样品进行采集与测定。选取 8 个水环境因子进行监测,主要包括:pH、溶解氧(dissolved oxygen, DO)、水温(water temperature, WT)、电导率(electrical conductivity, EC)、总氮(total nitrogen, TN)、氨氮(ammonia nitrogen, $\text{NH}_3\text{-N}$)、硝态氮(nitrate nitrogen, $\text{NO}_3\text{-N}$)和总磷(total phosphorus, TP)。其中,pH、WT、DO 和 EC 在野外利用便携式水质参数仪(YSI, USA)进行现场测定。每个采样点设置 2 个平行样品,每个平行样品采集 500 mL 地表水,共计 1 L。水样经 0.25 μm 滤膜(Millipore, USA)过滤后,加高纯度 H_2SO_4 酸化至 $\text{pH}<2$,置于棕色玻璃瓶中避光保存,24 h 内运送到实验室进行 TN、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 TP 的测定。在实验室中,TN 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 采用紫外分光光度法测定、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 采用纳氏试剂光度法测定、TP 采用钼锑抗坏血酸分光光度法测定^[26]。

1.3 环境 DNA 样品的采集与测定

1.3.1 环境 DNA 样品的采集

采集水环境 DNA 样品用于底栖动物监测。在每个样点选取 100—200 m 作为监测河段,包含缓流区、急流区和回水区。采集河流表层距水面 10 cm 处的河水 3 L,水样经 0.25 μm 滤膜(Millipore, USA)过滤,每张滤膜过滤水样 300—500 mL,将过滤后 5 个平行样品的滤膜分别放入 5 mL 离心管中,贮存于 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 冰箱中备用。

1.3.2 DNA 提取与 PCR 扩增

根据 E.Z.N.ATM Mag-Bind Soil DNA Kit(OMEGA, USA)试剂盒提供的操作说明,对滤膜上富集的 DNA 片段进行提取。

采用通用引物 mlCOIintF 和 dgHCO2198 对底栖动物线粒体细胞色素氧化酶 I (COI) 进行 PCR 扩增^[27]。正向引物为 mlCOIintF: 5'-GGWACWGGWTGAACWGTWTAYCCYCC-3', 反向引物为 dgHCO2198: 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAARAAYCA-3'。PCR 扩增共进行 2 轮(表 2)。第 1 轮 PCR 扩增体系为 30 μL , 主要由 2×Hieff[®] Robust PCR Master Mix、正反向引物、DNA 模板和无菌水组成;由高温变性、低温退火(复性)和适温延伸等步骤组成,循环进行。第 2 轮扩增是在第 1 轮的基础上引入 Illumina 桥式 PCR 兼容引物,扩增体系与扩增步骤与第 1 轮相同。待 PCR 扩增完毕后,于 Illumina PE300 平台进行高通量测序(生工生物工程(上海)股份有限公司)。下机得到的双端序列数据(PE reads),再根据 PE reads 之间的重叠关系,将成对的 reads 拼接成一条序列,然后按照条形码标签序列识别并区分样品,得到各样本数据。去除其中的冗余和单一序列数据,对具有 97% 相似度的 Operational Taxonomic Unit (OTU) 进行聚类。根据 OTU 聚类结果,将每个 OTU 的代表序列与 GenBank 检索的 COI 网络数据库进行比对和注释。

表 2 COI 基因扩增反应体系和循环条件

Table 2 Reaction systems and cycling conditions for COI gene amplification

第一轮扩增 The first round of amplification				第二轮扩增 The second round of amplification			
组份 Component	体积/质量	循环	循环条件	组份 Component	体积/质量	循环	循环条件
2×Hieff® Robust	15 μL	1-预变性	94°C 3min	2×Hieff® Robust	15 μL	1-预变性	95°C 3min
PCR Master Mix		2-变性	94°C 30s	PCR Master Mix		2-变性	94°C 20s
正向引物 Forward primer	1 μL	3-退火	45°C 20s	正向引物 Forward primer	1 μL	3-退火	55°C 20s
反向引物 Reverse primer	1 μL	4-延伸	65°C 30s	反向引物 Reverse primer	1 μL	4-延伸	72°C 30s
DNA 模板 DNA template	10—20 ng	5-循环	2—4 循环 20 次	DNA 模板 DNA template	10—20 ng	5-循环	2—4 循环 5 次
无菌水 Sterile water	9—12 μL	6-末次延伸	72°C 5min	无菌水 Sterile water	9—12 μL	6-末次延伸	72°C 5min
总体积 Total volume	30 μL	保存	4°C	总体积 Total volume	30 μL	保存	4°C

1.4 数据分析

首先,剔除所有子样本中相对丰度<0.001%和检测频率<10%的 OTUs。然后,剔除每个监测点位 5 个子样本中检出频次<3 的 OTUs;将子样本中剩余的 OTUs 数据取平均,作为每个监测样点的生物数据。最后,查阅剩余 OTUs 的生物学信息,仅保留淡水底栖动物的 OTUs 数据,用于物种多样性和群落稳定性指数的计算。

1.4.1 生物多样性

选取物种丰度(Species richness, S)、Margalef 丰富度指数(Margalef abundance index, d)和 Pielou 均匀度指数(Pielou evenness index, J)三个指标,从物种层面(d 和 J)和群落整体特征(S)表征生物多样性。各指数主要参考相关标准^[28]及文献^[17]进行计算,计算方法如下:

Margalef 丰富度指数:

$$d = (S - 1) / \ln N$$

Pielou 均匀度指数:

$$J = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i / \ln S$$

式中, S 为样点物种丰度, N 为样点底栖动物的总序列数, P_i 表示物种 i 的 OTU 序列数/底栖动物总序列数。生物多样性指数越大,生物多样性越高。

1.4.2 群落稳定性

底栖动物群落稳定性以群落物种密度变异系数的倒数(ICV)^[29]和凝聚力^[16]表示。ICV 的计算方法如下:

$$ICV = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S \frac{\mu(n_i)}{\sigma(n_i)}$$

式中, S 同上, μ 为样点内每个物种的平均密度, σ 为样点内每个物种的标准差, n_i 为物种 i 的 OTU 序列数。ICV 值越大,表示各物种密度变异性越小,群落稳定性越高。

凝聚力指标的计算方法:

$$C_j^{\text{pos}} = \sum_{i=1}^n a_i \bar{r}_{i,r} > 0$$

$$C_j^{\text{neg}} = \sum_{i=1}^n a_i \bar{r}_{i,r} < 0$$

式中, a_i 为物种 i 在样点 j 中的相对丰度; C_j^{pos} 和 C_j^{neg} 分别表示正、负凝聚力,物种 i 的正连通性($\bar{r}_{i,r} > 0$)和负连通性($\bar{r}_{i,r} < 0$)计算为其与样点中所有其他物种的所有显著正相关或负相关的均值。通常|负凝聚力|/正凝聚力的值越大,群落物种间的竞争关系越激烈,种间依赖的级连性越低,生物群落更稳定。

1.4.3 数据分析

对选取的 8 个环境因子和 7 个生物指标进行单因素方差分析(One-way ANOVA),以研究不同干扰区环

境因子和底栖动物多样性及其群落稳定性的差异性。由于 Shapiro-Wilk (S-W) 检验结果显示,环境因子和生物多样性指数均符合正态分布 ($P > 0.05$)。为识别驱动底栖动物多样性变化的因子,分别选用 Pearson 相关性、逐步判别回归模型 (stepwise regression model) 和 Mantel 检验 (置换分析 9999 次) 筛选对底栖动物多样性具有显著影响的环境因子和生物因子;以 $P < 0.05$ 和方差膨胀因子 (Variance Inflation Factor, VIF) ≤ 1 作为标准,筛选出最优模型。

同时,应用指示种分析辨别干扰区内对群落组成变化具有指示作用的物种,显著水平取 0.05。通过分析指示种沿关键环境因子的变化,揭示不同干扰区的物种更替情况。基于环境因子、底栖动物多样性及群落稳定性指标构建结构方程模型 (Structural Equation Model, SEM), 确定环境因子和生物多样性指标对底栖动物群落稳定性的影响路径。建模之前,对环境因子、底栖动物多样性和群落稳定性指数之间的多重共线性进行检验,以 Pearson 相关性系数 $|r| > 0.7$ 为准则,剔除冗余变量 (表 3)。

表 3 环境因子与生物指数之间的 Pearson 相关性分析

Table 3 Pearson correlation between environmental factors and biological indices

参数 Parameters	环境因子 Environmental factors							
	pH	DO	WT	EC	TN	NH ₃ -N	NO ₃ ⁻ -N	TP
pH	1.00							
溶解氧 DO/(mg/L)	-0.40	1.00						
水温 WT/(°C)	0.13	-0.23	1.00					
电导率 EC/(μS/cm)	-0.44	0.71 *	0.06	1.00				
总氮 TN/(mg/L)	-0.34	0.22	-0.40	0.58	1.00			
氨氮 NH ₃ -N/(mg/L)	-0.46	0.13	-0.24	-0.13	0.08	1.00		
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/(mg/L)	-0.23	0.17	-0.48	0.48	0.98 **	0.04	1.00	
总磷 TP/(mg/L)	-0.05	-0.45	0.06	-0.43	-0.13	-0.32	-0.08	1.00
物种丰度 S	0.55	-0.01	-0.41	-0.17	-0.08	-0.09	-0.04	-0.37
Margalef 丰富度指数 d	-0.38	0.30	0.18	0.11	-0.32	0.67 *	-0.43	-0.60
Pielou 均匀度指数 J	-0.43	0.30	0.43	0.12	-0.40	0.50	-0.50	-0.40
群落稳定性指数 ICV	0.10	0.12	0.50	-0.13	-0.82 **	0.04	-0.90 **	-0.28
负凝聚力 / 正凝聚力 $ C_j^{neg} / C_j^{pos}$	-0.62	-0.03	0.09	0.07	0.19	0.44	0.16	0.14
参数 Parameters	生物指数 Biological indices							
	S	d	J	ICV	$ C_j^{neg} / C_j^{pos}$			
pH								
溶解氧 DO/(mg/L)								
水温 WT/(°C)								
电导率 EC/(μS/cm)								
总氮 TN/(mg/L)								
氨氮 NH ₃ -N/(mg/L)								
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/(mg/L)								
总磷 TP/(mg/L)								
物种丰度 S	1.00							
Margalef 丰富度指数 d	-0.02	1.00						
Pielou 均匀度指数 J	-0.37	0.82 **	1.00					
群落稳定性指数 ICV	0.11	0.68 *	0.66 *	1.00				
负凝聚力 / 正凝聚力 $ C_j^{neg} / C_j^{pos}$	-0.85 **	0.25	0.38	-0.17	1.00			

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$; DO: 溶解氧 Dissolved oxygen; WT: 水温 Water temperature; EC: 电导率 Electrical conductivity; TN: 总氮 Total nitrogen; NH₃-N: 氨氮 Ammonia nitrogen; NO₃⁻-N: 硝态氮 Nitrate nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus; S: 物种丰度 Species richness; d: Margalef 丰富度指数 Margalef abundance index; J: Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; ICV: 群落稳定性指数 Community stability index; $|C_j^{neg}|/|C_j^{pos}|$: |负凝聚力|/|正凝聚力| Negative cohesion | ratio to positive cohesion

为了降低环境因子和生物指数之间的数量级差异,将用于构建 SEM 的数据进行 z-score 标准化,标准化方法如下所示:

$$z\text{-score}_{ij} = (D_{ij} - \text{Mean}D_{ij}) / \text{SDD}_{ij}$$

式中, D_{ij} 为采样点 j 环境因子或生物指数 i 的值, $\text{Mean}D_{ij}$ 和 SDD_{ij} 分别表示采样点 j 环境因子或生物指数 D_i 的均值和标准差。

以近似均方差根 (the Root of Mean Square Error of Approximation, RMSEA)、比较拟合指数 (the Comparative Fit Index, CFI)、标准化根残差 (Standardized Root-Mean-Squared Residual, SRMR)、卡方值 (Chi-squared value, χ^2) 和显著性概率值 (P) 为依据,选取符合 $0 \leq \text{RMSEA} \leq 0.05$ 、 $\text{CFI} \geq 0.95$ 、 $0 \leq \text{SRMR} \leq 0.05$ 、 $0 \leq \chi^2 \leq 3$ 且 $0.05 < P \leq 1.00$ 的模型。

数据分析均在 R 语言操作平台 (版本 4.2.1) 进行。其中, S-W 检验、One-way ANOVA 分析、逐步判别回归以及凝聚力的计算均采用 R 语言自带的程序包进行;底栖动物多样性的计算和 Mantel 检验使用“vegan”程序包^[30];群落稳定性的计算选用“codyn”程序包^[31];Pearson 相关性分析利用“corrplot”程序包^[32];指示种分析及其沿关键环境因子的更替情况分析分别采用“indicspecies”程序包^[33]和“ggtern”程序包^[34];SEM 的构建利用“lavaan”程序包^[35]。

2 结果与分析

2.1 环境因子的分布特征

不同干扰区的环境因子差异显著 (图 2)。其中,高干扰区中 EC、TN 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的平均浓度显著高于低干扰区 ($P < 0.05$),分别为 $(569.33 \pm 37.44) \mu\text{S}/\text{cm}$ 、 $(6.73 \pm 1.20) \text{mg}/\text{L}$ 和 $(6.17 \pm 1.15) \text{mg}/\text{L}$; $\text{NH}_3\text{-N}$ 平均浓度在高干扰区最低,为 $(0.31 \pm 0.09) \text{mg}/\text{L}$ 。综合各环境因子来看,低干扰区水环境质量较好;高干扰区较差。

2.2 底栖动物多样性及群落稳定性的分布特征

各干扰区底栖动物多样性存在差异 (表 4)。其中, Margalef 丰富度指数 d 、Pielou 均匀度指数 J 、群落稳定性指数 ICV 和 $|$ 负凝聚力 $|$ /正凝聚力值均在中干扰区最高,分别为 3.75 ± 0.07 、 0.76 ± 0.02 、 1.90 ± 0.11 和 1.45 ± 0.27 ;除 $|$ 负凝聚力 $|$ /正凝聚力外,其余指标均在高干扰区最小,分别为 2.58 ± 0.31 、 0.50 ± 0.08 和 1.35 ± 0.10 。相反,物种丰度 S (16.50 ± 0.56) 和正凝聚力 (0.25 ± 0.03) 在中干扰区最小;低干扰区最高,分别为 21.00 ± 1.41 和 0.51 ± 0.12 。综合底栖动物多样性和群落稳定性指标来看,中干扰区的多样性最高,群落稳定性最强;高干扰区的多样性最低,群落稳定性最差。

表 4 不同干扰区底栖动物多样性及群落稳定性分布特征 (平均值 \pm 标准误)

Table 4 Distribution patterns of benthic invertebrate diversity and community stability in different disturbance zones (Mean \pm SE)

多样性指数 Diversity index	低干扰区 Low disturbance zone	中干扰区 Moderate disturbance zone	高干扰区 High disturbance zone	F	P
物种丰度 S	$21.00 \pm 1.41\text{a}$	$16.50 \pm 0.56\text{b}$	$17.70 \pm 1.19\text{ab}$	3.53	>0.05
Margalef 丰富度指数 d	$3.17 \pm 0.29\text{ab}$	$3.75 \pm 0.07\text{a}$	$2.58 \pm 0.31\text{b}$	4.80	<0.05
Pielou 均匀度指数 J	$0.57 \pm 0.02\text{a}$	$0.76 \pm 0.02\text{ab}$	$0.50 \pm 0.08\text{b}$	6.19	<0.05
群落稳定性指数 ICV	$1.79 \pm 0.12\text{ab}$	$1.90 \pm 0.11\text{a}$	$1.35 \pm 0.10\text{b}$	4.61	>0.05
正凝聚力 C_j^{pos}	$0.51 \pm 0.12\text{a}$	$0.25 \pm 0.03\text{b}$	$0.25 \pm 0.03\text{b}$	5.03	<0.05
$ $ 负凝聚力 $ $ $ C_j^{\text{neg}} $	0.25 ± 0.11	0.32 ± 0.04	0.35 ± 0.02	0.59	>0.05
$ $ 负凝聚力 $ $ /正凝聚力 $ C_j^{\text{neg}} /C_j^{\text{pos}}$	0.68 ± 0.43	1.45 ± 0.27	1.08 ± 0.10	1.80	>0.05

2.3 底栖动物多样性变化的驱动因子

不同底栖动物多样性指数对不同环境因子具有显著响应 (图 3, 表 5)。Margalef 丰富度指数 d 与 $\text{NH}_3\text{-N}$

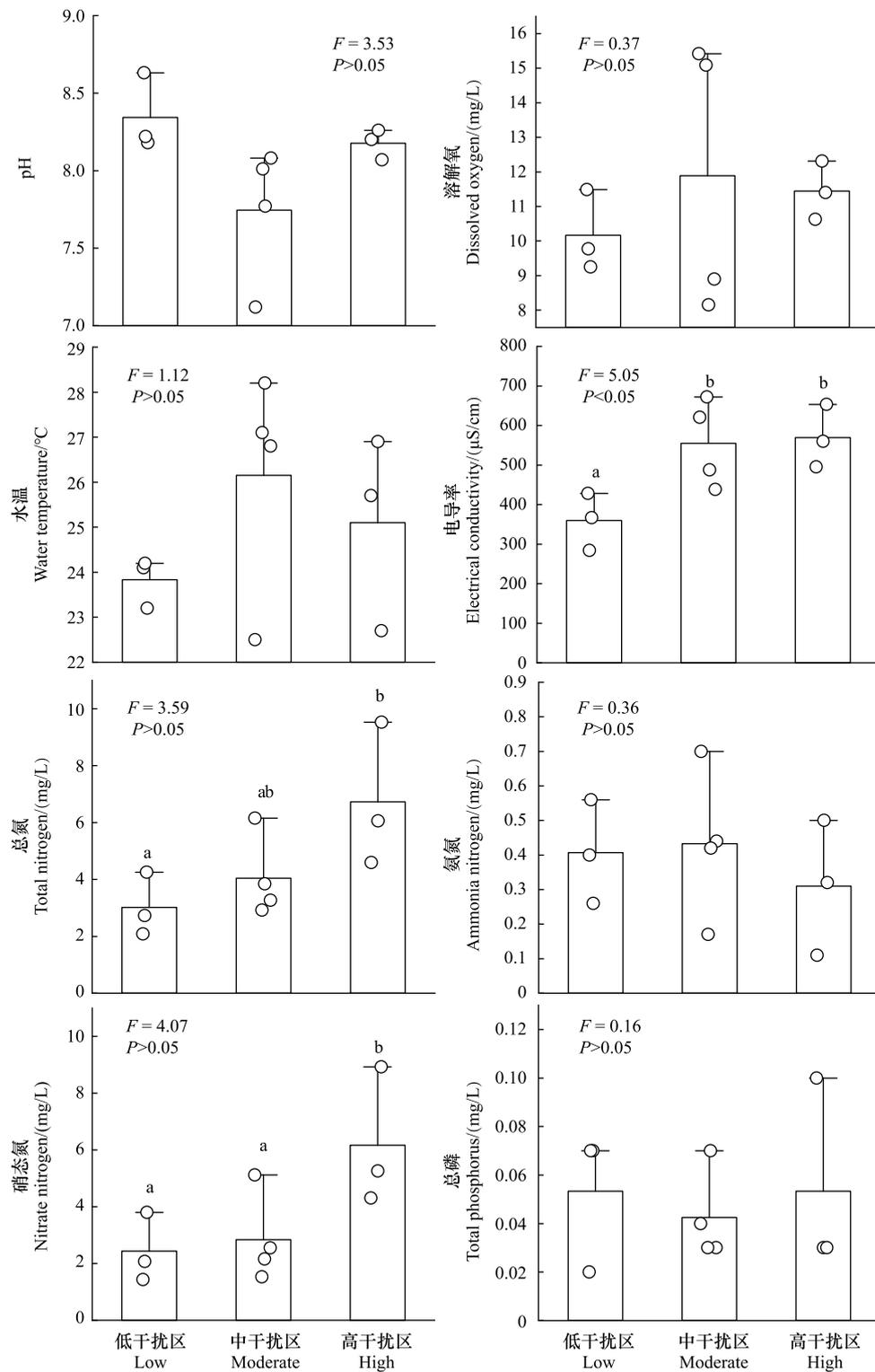


图2 不同干扰区环境因子的分布特征

Fig.2 Distribution patterns of environmental factors at different disturbance zones

Low: 低干扰区 Low disturbance zone; Moderate: 中干扰区 Moderate disturbance zone; High: 高干扰区 High disturbance zone; 图中不同字母表示环境因子在各干扰区中存在显著差异 ($P < 0.05$)

呈显著正相关 ($r=0.67, P < 0.05$)。物种丰度 S 和均匀度指数 J 与环境因子之间响应关系不显著 ($P > 0.05$)。由此可见, $\text{NH}_3\text{-N}$ 是影响底栖动物多样性的关键环境因子。

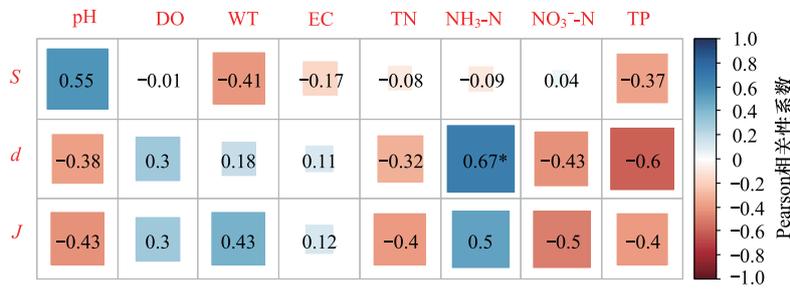


图3 影响底栖动物多样性的环境因子

Fig.3 Environmental factors affecting the diversity of benthic invertebrate

* $P < 0.05$; DO:溶解氧 Dissolved oxygen; WT:水温 Water temperature; EC:电导率 Electrical conductivity; TN:总氮 Total nitrogen; NH₃-N:氨氮 Ammonia nitrogen; NO₃⁻-N:硝态氮 Nitrate nitrogen; TP:总磷 Total phosphorus; S:物种丰度 Species richness; d: Margalef 丰富度指数 Margalef abundance index; J:Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index

表5 环境因子与生物多样性之间的响应关系

Table 5 Response relationships between environmental factors and biodiversity

生物多样性指标 Biodiversity index	回归方程 Regression equation	方差膨胀因子 VIF Variance inflation factor	R^2_{adj}	P
物种丰度 S	$S = 0.09 \text{ pH} + 0.55$	1.00	0.19	0.11
Margalef 丰富度指数 d	$d = 0.30 \text{ NH}_3\text{-N} + 0.64$	1.00	0.46	0.02
Pielou 均匀度指数 J	$J = 0.22 \text{ NH}_3\text{-N} - 0.11$	1.00	0.13	0.16

环境因子变化导致底栖动物发生了群落演替。指示种及其与关键环境因子 NH₃-N 之间的响应关系表明,水环境较好的低干扰区由大蚊 (*Tipula abdominalis*) 和蜉蝣 (*Ephemera simulans*) 等清洁指示种组成;中干扰区由大蚊和摇蚊 (*Chironomus tepperi*) 共同组成;而水环境质量较差的高干扰区主要由摇蚊等耐污指示种为代表(图4,表6)。由此可见,物种更替和物种丧失是造成底栖动物在各干扰区发生群落演替的主要原因。底栖动物群落组成改变显著增加了其物种丰度 $S(r = 0.52, P < 0.05, \text{图} 5)$ 。

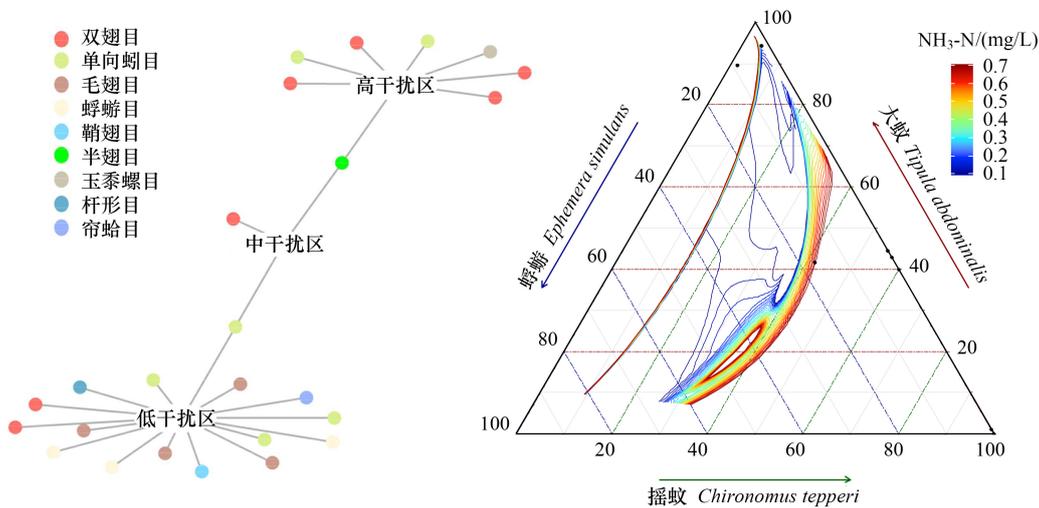


图4 各干扰区中底栖动物的群落演替及指示种分布特征

Fig.4 Community succession of benthic invertebrate and distribution patterns of indicator species at disturbance zones

2.4 底栖动物群落稳定性变化的驱动因子

EC、NH₃-N 和 NO₃⁻-N 是影响底栖动物群落稳定性的主要环境因子,主要通过直接和间接路径产生影响(图6,表7)。EC 和 NH₃-N 对 ICV 具有显著正影响 ($P < 0.01$),影响效应分别为 0.43 和 0.07。其中,直接效应

表 6 各干扰区底栖动物指示种
Table 6 Indicator species of benthic invertebrate at each disturbance zone

分组 Group	物种 Species	指示值 Indicative value	耐污值 ^[36] Tolerance value	P
低干扰区 Low disturbance zone	蜉蝣 <i>Ephemera simulans</i>	0.64	2.4	<0.05
低干扰区 Low disturbance zone	大蚊 <i>Tipula abdominalis</i>	0.54	2.2	<0.05
高干扰区 High disturbance zone	摇蚊 <i>Chironomus tepperi</i>	0.65	9.1	<0.01

为 0.15 和 -0.26;通过生物因子(*d* 和 *S*)产生的间接影响为 0.28 和 0.33。 NO_3^- -N 对 ICV 具有显著负影响($P < 0.05$),影响效应为 -0.90。其中,直接效应为 -0.73,通过生物因子产生的间接影响为 -0.17。EC、 NH_3 -N 和 NO_3^- -N 对|负凝聚力|/正凝聚力具有显著正影响($P < 0.01$),影响效应分别为 0.06、0.39 和 0.14。其中,直接效应为 -0.64、-0.41 和 0.83;通过生物因子产生的间接影响分别为 0.70、0.80 和 -0.69。由此可见,EC 和 NH_3 -N 有利于底栖动物群落稳定性机制的构建; NO_3^- -N 虽然会驱动底栖动物群落稳定性指数 ICV 下降,但会增加|负凝聚力|/正凝聚力值,促进群落的种间竞争关系。

物种丰度 *S* 和 Margalef 丰富度指数 *d* 是影响底栖动物群落稳定性的主导生物因子(图 6,表 7)。其中,*S* 和 *d* 对底栖动物群落稳定性 ICV 呈显著正影响,影响效应分别为 0.09 和 0.53。然而,*S* 和 *d* 对|负凝聚力|/正凝聚力分别具有显著负影响和正影响,影响效应分别为 -0.86 和 0.92。说明 *d* 越高,ICV 和|负凝聚力|/正凝聚力指数值越大,底栖动物群落越稳定;而物种数越多,正凝聚力值越大,种间的互利关系越强。

表 7 环境因子和底栖动物多样性对群落稳定性的影响效应

Table 7 Effect size of environmental stressors and benthic invertebrate diversity on community stability

预测变量 Predictable variable	群落稳定性指数 ICV Community stability index			负凝聚力 /正凝聚力 $C_j^{\text{neg}}/C_j^{\text{pos}}$ Negative cohesion /Positive cohesion		
	直接路径	间接路径	总和	直接路径	间接路径	总和
	电导率 EC	0.15	0.28	0.43	-0.64	0.70
氨氮 NH_3 -N	-0.26	0.33	0.07	-0.41	0.80	0.39
硝态氮 NO_3^- -N	-0.73	-0.17	-0.90	0.83	-0.69	0.14
物种丰度 <i>S</i>	0.09	—	0.09	-0.86	—	-0.86
Margalef 丰富度指数 <i>d</i>	0.53	—	0.53	0.92	—	0.92

3 讨论

3.1 底栖动物多样性变化的驱动因子

底栖动物多样性是生物个体对外界环境干扰适应性的筛选结果。物种多样性变化不仅与外界干扰强度有关,还与干扰类型有关^[16]。由人为活动引起的土地利用变化是导致水环境恶化^[37-38]、驱动生物多样性下降的重要原因之一^[6, 39]。本研究证实了这一结论,随着人为干扰加剧,耕地和建设用地所占比例显著增加,水质污染程度加剧,底栖动物多样性指数 *d* 和 *J* 在高干扰区显著下降(表 4,图 2)。

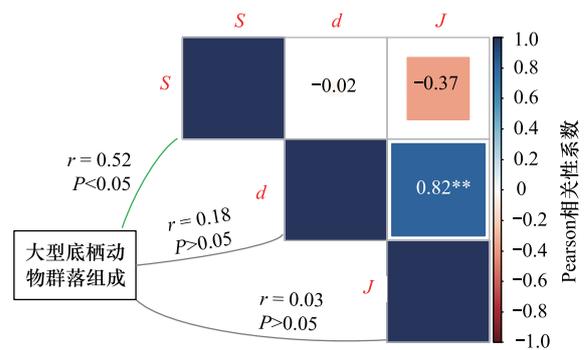


图 5 影响底栖动物多样性的生物因子(大型底栖动物群落组成为每个物种在各样点的 OTU 数据)

Fig.5 Biological factors affecting the diversity of benthic invertebrate (Community composition of benthic invertebrate represents the OTU data of each species at each sampling site)

** $P < 0.01$

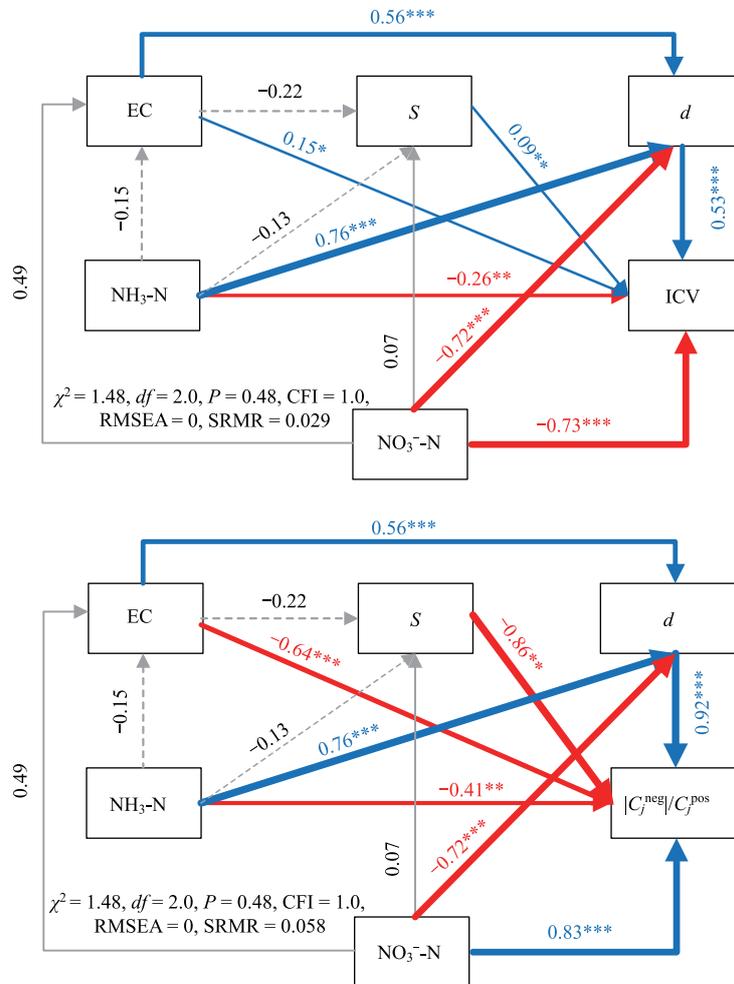


图6 影响底栖动物群落稳定性及凝聚力的生物因子和环境因子

Fig.6 Biological factors and environmental factors affecting the community stability and cohesion of benthic invertebrate

蓝色和红色箭头分别表示具有显著性的正影响和负影响;灰色实线和虚线分别表示非显著性的正影响和负影响; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; RMSEA: 近似均方差根 the Root of mean square error of approximation; SRMR: 标准化残差 Standardized root-mean-squared residual; CFI: 比较拟合指数 the Comparative fit index

由于不同山区河流的干扰类型和强度不同,水环境因子的响应也不相同,导致底栖动物多样性的分布规律各异。如西苕溪山区段的干扰源为建设用地,快速的城市扩张导致水体营养盐(TN)浓度激增,并伴随底栖动物多样性显著下降^[40]。黄河中游地区的伊洛河自上游至下游的主要土地类型由林地转为耕地和建设用,这种变化模式造成下游 TN 和有机物浓度(COD)升高,底栖动物多样性呈现出不断降低的分布模式^[41]。与此相比,本研究区干扰要素为耕地,随耕地比例增加, NH₃-N 等参数成为影响底栖动物多样性的关键因子。研究发现,底栖动物多样性指数 d 和 J 并未随干扰增强呈现出持续下降趋势,而是在中干扰区最高,这符合“中度干扰假说”^[42],与 Li 等^[3]在辽河流域的研究结论一致。多项研究表明^[40,43-44],中度干扰能够促进不同地理亲和性物种生存,从而维持较高的生物多样性,这可能是本研究区底栖动物丰富度和均匀度在中干扰区最高的原因之一。

研究表明^[42,45],人为干扰能够显著改变底栖动物的群落组成,加快物种沿干扰梯度的更替速率(species turnover, β_{sim})。一旦外界干扰程度超过物种所能承受的生态阈值,敏感生物就会被耐污生物取代,对生态系统造成不可逆转的影响。本研究中底栖动物指示种对 NH₃-N 的响应结果显示,沿“低-高”干扰梯度由以大蚊、蜉蝣等清洁指示种向摇蚊等耐污指示种转变。当耐污指示种在种类和数量上的增速低于清洁指示种消失

速度时,底栖动物物种丰度 S 显著下降($r=0.52, P<0.05$)。与丰富度指数 d 和均匀度指数 J 的抛物线形(\cap)分布相反,物种丰度 S 沿干扰梯度呈倒抛物线(\cup)形变化。

底栖动物多样性指数变化的潜在机制与物种更替以及物种个体优势有关。低干扰区河流生境条件独特,如寡营养、低温、急流与深潭交替等^[46],这种生境通常具有较多特有物种。从低到中-高干扰区,水质明显恶化,低干扰区中清洁物种天角蜉(*Uracanthella punctisetae*,耐污值=2.0^[36])和蜉蝣消失(表8);同样由中至高干扰区,中等耐污生物短脉纹石蛾(*Cheumatopsyche speciosa*,耐污值=4.5)^[47]消失。可知随干扰增加,底栖动物群落表现出生境特有种逐渐消失变化过程,群落嵌套组分对物种组成格局发挥更强的作用^[48],嵌套性增加也使中干扰区的普适性物种占据优势^[49]。从物种丰富度来看,低和高干扰区的特有种和常见种个体数差异较大,而中干扰区底栖动物个体数均匀度较高,故多样性指数 d 和 J 呈现出中干扰区>低干扰区>高干扰区的趋势。

表 8 各干扰区底栖动物种类组成及差异性

Table 8 Species composition and differences of benthic invertebrate at each disturbance zone

物种 Species	低干扰区 Low disturbance zone	中干扰区 Moderate disturbance zone	高干扰区 High disturbance zone	P
红斑瓢体虫 <i>Aeolosoma hemprichi</i>	+++	+	+	<0.05
瓢体虫 <i>Aeolosoma</i> sp.	++	+	+	>0.05
普通仙女虫 <i>Nais communis</i>	++	+	+	>0.05
沿岸拟仙女虫 <i>Paranais litoralis</i>	++	+	+++	>0.05
颤蚓 <i>Tubifex ignotus</i>	+	+	+	>0.05
正颤蚓 <i>Tubifex tubifex</i>	+	+	+	>0.05
隐翅虫 <i>Placusa tachyporoides</i>	+	+	+	>0.05
无突摇蚊 <i>Ablabesmyia rhamphe</i>	+++	+	+	>0.05
亮异环足摇蚊 <i>Aricotopus lucens</i>	++	+	+++	>0.05
摇蚊 <i>Chironomus tepperi</i>	+	+	++	<0.05
双线环足摇蚊 <i>Cricotopus bicinctus</i>	+	+	+++	>0.05
刀铰多足摇蚊 <i>Polypedilum cultellatum</i>	+	+	+	>0.05
长跗摇蚊 <i>Tanytarsus</i> sp.	+	+	+	>0.05
大蚊 <i>Tipula abdominalis</i>	+	+	+	>0.05
二翅蜉 <i>Cloeon emmanueli</i>	+	+	+	>0.05
天角蜉 <i>Uracanthella punctisetae</i>	+			>0.05
蜉蝣 <i>Ephemera simulans</i>	+			<0.05
蜉蝣 <i>Ochterus marginatus</i>	+	+	+	>0.05
短脉纹石蛾 <i>Cheumatopsyche speciosa</i>	+		+	>0.05
纹石蛾 <i>Hydropsyche</i> sp.	+	+	+	>0.05
缺纹石蛾 <i>Potamyia flava</i>	+	+	+	>0.05
石蛾 <i>Phryganea cinerea</i>	+	+	+	<0.05
河蚬 <i>Corbicula fluminea</i>	++	+	+	<0.05
拟沼螺科 <i>Paludinellassiminea japonica</i>	+	+	+	>0.05
秀丽隐杆线虫 <i>Caenorhabditis remanei</i>	+	+	+	>0.05

由于单因素方差结果为非齐次,物种在各干扰区的差异性采用非参数检验(Kruskal Wallis 检验),显著差异性取 $P < 0.05$; +表示干扰区出现该物种, +的多少表示物种丰富度的高低

3.2 底栖动物群落稳定性变化的驱动因子

底栖动物群落稳定性随着群落演替而变化,这一变化还与外界干扰强度和生物多样性相关。本研究结果发现,环境因子和生物多样性均是决定底栖动物群落稳定性的关键因素。同时,环境因子不仅对底栖动物群落稳定性有直接影响,也会通过改变生物多样性而影响群落稳定性。对于 EC 和 $\text{NH}_3\text{-N}$ 而言,其对群落稳定

性(ICV 和|负凝聚力|/正凝聚力指数)的间接影响效应大于直接影响效应。实际上在人为干扰下,由环境因子驱动的底栖动物群落稳定性变化仅是表象,其背后“隐匿着”物种的更替和丧失过程。

变化环境下任一物种的更替和丧失,都可能会驱动生物组成和多样性发生变化,这是引发底栖动物群落稳定性变化的内在因素^[50-51]。相关研究表明,高多样性往往造就较强的群落稳定性^[10, 16]。本研究证实,物种丰度 S 越高、物种分布越均匀,底栖动物群落稳定性就越高。本质上在物种丰度越高、分布越均匀的区域,物种间相互作用就越强,群落生态网络结构就越复杂^[12]。这类群落在面临环境干扰时,经历物种更替和丧失后,被环境过滤后的物种密度变异性小,从而将群落稳定性维持在较高水平^[52]。然而随着外界环境压力的增加,河流中高质量的食物来源减少,以藻类为食的底栖动物数量降低,使群落的种间竞争关系增强^[53],在一定程度上提高了群落的抵抗性。由此可见,环境干扰对水生生物的影响并非单一方向的有利或损伤。

由于底栖动物群落稳定性变化往往伴随或先于物种灭绝,因此,群落稳定性的重建往往比物种恢复更难实现。采用群落稳定性指示区域生态系统变化,深入揭示人为干扰下,环境因子通过“物种更替和丧失-生物组成变化”这一隐匿路径对底栖动物群落稳定性的驱动作用,对认识这些效应对区域生态系统稳定性的影响,维护生态系统健康具有重要指示意义。虽然,环境 DNA 技术在底栖动物的检测和鉴定方面仍存在部分问题和不足^[20],但该技术能快速识别人为干扰对生物多样性及其群落稳定性的影响方面展示出了巨大优势^[2, 15]。因此,今后应加强基于环境 DNA 技术探讨人为干扰对生物多样性和群落稳定性的直接或间接影响机制的研究,为恢复水生生态系统稳定性及制定有效的生态修复策略提供数据支撑和理论依据。

4 结论

(1)底栖动物多样性及其群落稳定性在各干扰区差异显著。其中, Margalef 丰富度指数 d 、Pielou 均匀度指数 J 、群落稳定性指数 ICV 和凝聚力指数 C_j^{neg}/C_j^{pos} 在中干扰区最高;相反,物种丰度指数 S 在中干扰区最低。综合各生物指数来看,中干扰区生物多样性最高,群落稳定性最强;高干扰区生物多样性最低,群落稳定性最差。

(2)环境因子与生物因子均对底栖动物多样性产生影响。其中,环境因子中的 $\text{NH}_3\text{-N}$ 对 d 具有显著正影响;生物因子中的群落组成变化是显著提高底栖动物物种丰度 S 的主要因素。

(3)环境因子与底栖动物多样性共同驱动其群落稳定性变化。其中,环境因子中的 EC、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 和生物因子中的 Pielou 均匀度指数 d 均有利于底栖动物群落稳定机制的构建,而高浓度的 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和较低的物种丰度 S 虽然会导致底栖动物群落稳定性下降,却增加了群落的种间竞争关系,提高了生物群落的抵抗性。

参考文献(References):

- [1] Colvin S A R, Sullivan S M P, Shirey P D, Colvin R W, Winemiller K O, Hughes R M, Fausch K D, Infante D M, Olden J D, Bestgen K R, Danehy R J, Eby L. Headwater streams and wetlands are critical for sustaining fish, fisheries, and ecosystem services. *Fisheries*, 2019, 44(2): 73-91.
- [2] Meyer J L, Strayer D L, Wallace J B, Eggert S L, Helfman G S, Leonard N E. The contribution of headwater streams to biodiversity in River Networks I. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 2007, 43(1): 86-103.
- [3] Li F L, Wang S P, Zhang Y, Zhang N, Cai Y P, Yang Z F. DNA metabarcoding reveals human impacts on macroinvertebrate communities in polluted headwater streams; evidence from the Liao River in Northeast China. *Environmental Pollution*, 2022, 300: 118929.
- [4] Wang J J, Meier S, Soininen J, Casamayor E O, Pan F Y, Tang X M, Yang X D, Zhang Y L, Wu Q L, Zhou J Z, Shen J. Regional and global elevational patterns of microbial species richness and evenness. *Ecography*, 2017, 40(3): 393-402.
- [5] 张宇航, 颜旭, 姜兵琦, 渠晓东, 张敏, 张海萍, 荆红卫, 刘保献, 彭文启. 应用底栖动物完整性指数评价北京市河流水生态环境质量. *湖泊科学*, 2023, 35(6): 2010-2022.
- [6] Li F L, Altermatt F, Yang J H, An S Q, Li A M, Zhang X W. Human activities' fingerprint on multitrophic biodiversity and ecosystem functions across a major river catchment in China. *Global Change Biology*, 2020, 26(12): 6867-6879.
- [7] Best J. Anthropogenic stresses on the world's big rivers. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 7-21.

- [8] 孙龙, 国庆喜. 生态学基础. 北京: 中国建材工业出版社, 2013.
- [9] Doak D F, Bigger D, Harding E K, Marvier M A, O'Malley R E, Thomson D. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, 1998, 151(3): 264-276.
- [10] 袁梓裕, 张路, 廖李容, 王杰, 雷石龙, 刘国彬, 方怒放, 张超. 黄土高原草地植物多样性与群落稳定性的关系及其驱动因素. *生态学报*, 2023, 43(1): 60-69.
- [11] Hautier Y, Zhang P F, Loreau M, Wilcox K R, Seabloom E W, Borer E T, Byrnes J E K, Koerner S E, Komatsu K J, Lefcheck J S, Hector A, Adler P B, Alberti J, Amillás C A, Bakker J D, Brudvig L A, Bugalho M N, Cadotte M, Caldeira M C, Carroll O, Crawley M, Collins S L, Daleo P, Dee L E, Eisenhauer N, Eskelinen A, Fay P A, Gilbert B, Hansar A, Isbell F, Knops J M H, MacDougall A S, McCulley R L, Moore J L, Morgan J W, Mori A S, Peri P L, Pos E T, Power S A, Price J N, Reich P B, Risch A C, Roscher C, Sankaran M, Schütz M, Smith M, Stevens C, Tognetti P M, Virtanen R, Wardle G M, Wilfahrt P A, Wang S P. General destabilizing effects of eutrophication on grassland productivity at multiple spatial scales. *Nature Communications*, 2020, 11: 5375.
- [12] Zelikova T J, Blumenthal D M, Williams D G, Souza L, LeCain D R, Morgan J, Pendall E. Long-term exposure to elevated CO₂ enhances plant community stability by suppressing dominant plant species in a mixed-grass prairie. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(43): 15456-15461.
- [13] 张奇奇, 韩广轩, 路峰, 周英锋, 王晓杰, 李培广, 初小静, 贺文君, 于冬雪, 宋维民, 许景伟. 不同修复年限对黄河三角洲湿地植物多样性和群落稳定性的影响. *生态学杂志*, 2022, 41(7): 1249-1257.
- [14] Ouyang S, Xiang W H, Gou M M, Chen L, Lei P F, Xiao W F, Deng X W, Zeng L X, Li J R, Zhang T, Peng C H, Forrester D I. Stability in subtropical forests: the role of tree species diversity, stand structure, environmental and socio-economic conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(2): 500-513.
- [15] Collier K J. Temporal patterns in the stability, persistence and condition of stream macroinvertebrate communities: relationships with catchment land-use and regional climate. *Freshwater Biology*, 2008, 53(3): 603-616.
- [16] Li F L, Zhang Y, Altermatt F, Yang J H, Zhang X W. Destabilizing effects of environmental stressors on aquatic communities and interaction networks across a major river basin. *Environmental Science & Technology*, 2023, 57(20): 7828-7839.
- [17] Aida Campos C, Kennard M J, Gonçalves J F Jr. Diatom and Macroinvertebrate assemblages to inform management of Brazilian savanna's watersheds. *Ecological Indicators*, 2021, 128: 107834.
- [18] 蒋万祥, 蔡庆华, 唐涛, 渠晓东. 香溪河水系大型底栖动物功能摄食类群生态学. *生态学报*, 2009, 29(10): 5207-5218.
- [19] 段学花, 王兆印, 徐梦珍. 底栖动物与河流生态评价. 北京: 清华大学出版社, 2010.
- [20] Knudsen S W, Ebert R B, Hesselsøe M, Kuntke F, Hassingboe J, Mortensen P B, Thomsen P F, Sigsgaard E E, Hansen B K, Nielsen E E, Møller P R. Species-specific detection and quantification of environmental DNA from marine fishes in the Baltic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2019, 510: 31-45.
- [21] 王萌, 金小伟, 林晓龙, 杜丽娜, 崔永德, 吴小平, 孙红英, 谢志才, 王新华, 王备新. 基于环境 DNA-宏条形码技术的底栖动物监测及水质评价研究进展. *生态学报*, 2021, 41(18): 7440-7453.
- [22] 刘丽芳, 王中根, 姜爱华, 梁康, 刘晓洁. 近 50 年济南三川流域降雨-径流关系变化分析. *南水北调与水利科技*, 2018, 16(1): 22-27, 56.
- [23] 刘莉莉. 济南南部山区河流生态修复与景观设计研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [24] 李欣, 付瑶, 代静, 汪兴中, 余雪芳, 郑雯雯, 申恒伦. 应用底栖动物功能摄食群评价济南南部山区溪流生态系统健康. *上海海洋大学学报*, 2023, 32(1): 126-133.
- [25] 季雨琦, 仲振, 刘虎, 张显睿, 汪兴中. 济南南部山区城镇溪流底栖动物群落的季节性差异. *湖州师范学院学报*, 2023, 45(2): 39-45.
- [26] 国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法(第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [27] Leray M, Yang J Y, Meyer C P, Mills S C, Agudelo N, Ranwez V, Boehm J T, Machida R J. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in Zoology*, 2013, 10(1): 34.
- [28] 张效伟, 张咏, 张丽娟, 杨江华, 金小伟, 杨雅楠, 王书平, 吕学研, 田颖, 徐杉, 赵峥, 贾世琪, 王志浩, 孙晶莹. 淡水生物监测环境 DNA 宏条形码法:T/CSES 81—2023. 北京: 中国环境科学学会, 2023.
- [29] McWilliams C, Lurgi M, Montoya J M, Sauve A, Montoya D. The stability of multitrophic communities under habitat loss. *Nature Communications*, 2019, 10: 2322.
- [30] Diniz-Filho J A F, Soares T N, Lima J S, Dobrovolski R, Landeiro V L, de Campos Telles M P, Rangel T F, Bini L M. Mantel test in population genetics. *Genetics and Molecular Biology*, 2013, 36(4): 475-485.
- [31] Hallett L M, Jones S K, MacDonald A A M, Jones M B, Flynn D F B, Ripplinger J, Slaughter P, Gries C, Collins S L. Codyn: an R package of

- community dynamics metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(10): 1146-1151.
- [32] Wei T, Simki V. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). 2021. <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- [33] De Cáceres M, Legendre P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 2009, 90(12): 3566-3574.
- [34] Hamilton N E, Ferry M. ggtern: Ternary diagrams using ggplot2. *Journal of Statistical Software, Code Snippets*, 2018, 87(31): 1-17.
- [35] Rosseel Y. lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software*, 2012, 48(2): 1-36.
- [36] 王备新, 杨莲芳. 我国东部底栖无脊椎动物主要分类单元耐污值. *生态学报*, 2004, 24(12): 2768-2775.
- [37] Bu H M, Meng W, Zhang Y, Wan J. Relationships between land use patterns and water quality in the Taizi River Basin, China. *Ecological Indicators*, 2014, 41: 187-197.
- [38] Zhao Q, Zhang Y, Guo F, Jia X B, Ding S. Decadal patterns of anthropogenic salinisation in typical mountain streams in northeastern China: increased rates and sources. *Chemosphere*, 2020, 246: 125789.
- [39] Stefanidis K, Panagopoulos Y, Mimikou M. Impact assessment of agricultural driven stressors on benthic macroinvertebrates using simulated data. *Science of the Total Environment*, 2016, 540: 32-42.
- [40] 俞建, 于海燕, 丁宁, 韩鸣花. 城镇化对西苕溪大型底栖动物群落的影响. *环境监控与预警*, 2016, 8(5): 45-48.
- [41] 黄宇. 伊洛河土地利用类型对底栖动物群落格局的影响[D]. 洛阳: 河南科技大学, 2022.
- [42] Miller A D, Roxburgh S H, Shea K. How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(14): 5643-5648.
- [43] 项珍龙. 在浑太河流域水生态系统检验中度干扰假说[D]. 大连: 大连海洋大学, 2017.
- [44] 田爽, 刘钢. 辽河流域大型底栖动物群落调查检验中度干扰假说. *江西水产科技*, 2022(1): 48-50.
- [45] Zhao Q, Zhang Y, Guo F, Leigh C, Jia X B. Increasing anthropogenic salinisation leads to declines in community diversity, functional diversity and trophic links in mountain streams. *Chemosphere*, 2021, 263: 127994.
- [46] 贺佳云, 张东, 储玲, 严云志. 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. *生物多样性*, 2021, 29(7): 927-937.
- [47] 赵瑞, 高欣, 丁森, 张远, 渠晓东, 刘思思. 辽河流域大型底栖动物耐污值. *生态学报*, 2015, 35(14): 4797-4809.
- [48] Whittaker R J, Fernández-Palacios A J M. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- [49] Gutiérrez-Cánovas C, Millán A, Velasco J, Vaughan I P, Ormerod S J. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(7): 796-805.
- [50] Wang S P, Loreau M. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. *Ecology Letters*, 2014, 17(8): 891-901.
- [51] Wang S P, Loreau M. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology Letters*, 2016, 19(5): 510-518.
- [52] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 2002, 5(4): 558-567.
- [53] Guo F, Ehm N, Bunn S E, Brett M T, Hager H, Kainz M J. Longitudinal variation in the nutritional quality of basal food sources and its effect on invertebrates and fish in subalpine rivers. *Journal of Animal Ecology*, 2021, 90(11): 2678-2691.