

河流网络位置对赤水河底栖动物多样性和群落构建过程的影响*

陈展彦^{1,2,4}, 莫扬新^{2,5}, 赵先富³, 谢志才², 江忆南², 张君倩², 白雪², 陈笔^{1,4}, 王莉^{1**}, 李正飞^{2**}

(1: 贵州茅台酒股份有限公司, 仁怀 564501)

(2: 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

(3: 水利部中国科学院水工程生态研究所, 武汉 430079)

(4: 赤水河中游流域生态系统贵州省野外科学观测研究站, 仁怀 564500)

(5: 华中农业大学水产学院, 武汉 430070)

摘要: 河流具有独特且复杂的树枝状等级性网络拓扑结构, 使得河流连通性和生境异质性在不同河网位置上存在明显差异。长期以来, 河流生态系统通常被视为局部或线性结构进行研究, 忽略了河网位置对群落构建等生态过程的影响。本研究以具有复杂网络结构和自然流态的赤水河为研究区域, 探索了河流网络位置对底栖动物 α 、 β 多样性和群落构建过程的影响。其中, α 多样性使用物种数、Shannon-Wiener 多样性、Simpson 多样性和 Pielou 均匀度指数来度量; β 多样性使用 Sørensen 相异性指数 (β_{SOR}) 和 Bray-Curtis 相异性指数 (d_{BC}) 来表征, 并将其分割为置换和嵌套两种组分; 群落构建过程采用冗余分析和变差分解来实现。结果显示: 1) 赤水河全流域底栖动物群落主要受环境过滤驱动; 2) 河流网络位置塑造着赤水河底栖动物的多样性格局和群落构建过程。河网中心的干流底栖动物群落主要受环境过滤的影响, 而河网边缘的支流底栖动物群落则受到空间限制和环境过滤的共同作用, 该发现质疑了河流网络位置假说 (network position hypothesis, NPH) 在赤水河流域的适用性; 支流的 α 多样性明显高于干流, 而干流的 β 多样性则显著高于支流; β 多样性主要由置换组分构成, 这表明尽可能多地保护不同位点和生境是维持底栖动物物种多样性的重要举措。本研究有助于深入理解复杂河网影响下底栖动物的物种共存和维持机制, 为提出适用于我国亚热带季风区河网的新假说提供视角, 为长江上游水生生物保护区选址和设计提供参考和依据。

关键词: 河网位置; 底栖动物; 群落构建; β 多样性; 赤水河

Effects of river network position on benthic macroinvertebrate diversity and community assembly in the Chishui River*

Chen Zhanyan^{1,2,4}, Mo Yangxin^{2,5}, Zhao Xianfu³, Xie Zhicai², Jiang Yinan², Zhang Junqian², Bai Xue², Chen Bi^{1,4}, Wang Li^{1**} & Li Zhengfei^{2**}

(1: Kweichow Moutai Co., Ltd., Renhuai 564501, P.R.China)

(2: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R.China)

(3: Institute of Hydroecology, Ministry of Water Resources and Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430079, P.R.China)

(4: Chishui River Middle Basin, Watershed Ecosystem, Observation and Research Station of Guizhou Province, Renhuai 564500, P.R.China)

(5: College of Fisheries of Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, P.R.China)

Abstract: Rivers possess unique and complex branching hierarchical network topology, which leads to noticeable differences in connectivity and habitat heterogeneity across different sections of the river network. Historically, river ecosystems have been studied

* 2024-03-21 收稿; 2024-06-20 收修改稿。

国家重点研发计划项目 (2022YFC3203505-3)、科技基础资源调查专项 (2022FY100400) 和国家自然科学基金项目 (32271664, 32301370) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: 20213682@moutai.com.cn, lizhengfei@ihb.ac.cn。

as local or linear structures, overlooking the influence of river network positions on ecological phenomena, such as community assembly. We focused on the Chishui River, which has a complex network structure and natural flow regime, to explore the effects of river network positions on species diversity (α and β diversity) and community assembly of macroinvertebrates. α diversity was measured using species richness, Shannon-Wiener diversity index, Simpson diversity index, and Pielou evenness index. β diversity was characterized using the Sørensen dissimilarity index (β_{Sor}) and Bray-Curtis dissimilarity index (d_{BC}), which were further partitioned into turnover and nestedness components, respectively. Community assembly was assessed using Redundancy analysis (RDA) and associated variation partitioning. We found that: 1) Macroinvertebrate communities in the entire river basin are primarily regulated by environmental filtering. 2) River network positions affected the diversity patterns and community assembly processes in the Chishui River. Mainstream communities were primarily influenced by environmental filtering, while tributary communities were structured by both spatial constraints and environmental filtering. These findings challenge the applicability of the Network Position Hypothesis (NPH) in the Chishui River Basin. Additionally, α diversity was significantly higher in tributaries compared to the mainstream, whereas β diversity was significantly higher in the mainstream. β diversity of macroinvertebrate communities was mainly composed of turnover, suggesting that protecting different sites and habitats is crucial for maintaining regional species diversity. This study provides insights into the mechanisms of species coexistence and maintenance in benthic communities under the influence of complex river networks and contributes to the development of new hypotheses applicable to river networks in subtropical monsoon regions in China. It also provides reference and basis for site selection and design of biological protection zones in the upper reaches of the Yangtze River.

Keywords: River network position; macroinvertebrate; community assembly; β diversity; Chishui River

群落构建机制是生态学中的核心问题之一,对理解生物群落的形成和丧失、生物多样性的保护和维持至关重要^[1]。经典的生态位理论认为,环境过滤和生物间相互作用等确定性过程导致的共存物种间的生态位分化在群落构建中占主导地位^[2];而 Hubbell^[3]提出的中性理论则认为生物个体的扩散和生态漂变等随机性过程是群落构建的决定因子。这两种理论既相互对立又互为补充,在过去二十多年间成为生态学领域的焦点^[4-5]。如今,人们已认识到将两种理论进行整合可以更好地解释物种共存^[6]。在这些理论的指导下,国内外学者积极投身到群落构建的探索中,开启了群落生态学研究的新时代^[7]。然而,相比于陆生动植物,人们对河流生物群落构建的认识依然不足^[8-10]。

河流具有独特和复杂的树枝状等级性网络拓扑结构,不同的河网位置有着迥异的水文连通度、隔离度和生境异质性,这些属性深刻影响着河流生物多样性格局与群落构建过程^[11-13]。因此,处于不同河流网络位置(如干流和支流)上的群落,其组装机制可能存在差异。鉴于此,Brown 等^[14]对不同河网位置上的群落构建过程进行了预测;Schmera 等^[15]进一步对这一预测进行总结凝练,并命名为网络位置假说(network position hypothesis, NPH)。NPH 假说认为:1) 处于河流网络边缘、相对隔离且环境异质性高的源头/支流(低级别河流)群落,其构建过程主要受环境过滤主导;2) 对于河流网络中心、连通度高的干流(高级别河流),由于物种在位点间频繁扩散和交流,环境过滤和群体效应共同作用于群落构建。尽管 NPH 进行了开创性的预测,并受到了许多生态学研究者的关注,但迄今仅有少数研究对该假说进行了验证,所得结论也因生物类群和研究区域的不同而有所差异^[15-18]。因此,亟需开展相关研究对该假说在河流中的适用性进行验证。

赤水河被誉为生态河、美景河、美酒河、英雄河,是长江上游干流唯一未修建大坝的大型一级支流,也是长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区的重要组成部分,在水生生物多样性保护方面发挥着不可替代的作用^[19-20]。赤水河流域河网发达,支流众多,河流呈典型网状发散,保持着较为完好的生态环境和河流连续体,为验证 NPH 等生态学假说提供了理想的研究场所^[21-22]。

大型底栖无脊椎动物(简称底栖动物)是河流生态系统中的重要类群,在能量流动和物质循环中起着承上启下的作用^[23-24]。该类群种类繁多,对环境变化具有高度敏感性和可预测性等优点,是评估河流生态系统健康状况的关键类群^[25-26],亦是探索河流群落构建机制的模式生物^[27-28]。目前对底栖动物群落构建的研究主要聚焦于比较生态位和中性过程在不同时空尺度上的相对贡献,较少关注河网位置在群落构建中的作用^[14-16]。

本研究以赤水河为研究区域,以底栖动物为研究对象,探索河流网络位置对底栖动物多样性(α 和 β)

和群落构建(环境过滤 *vs.* 空间过程)的影响,同时对 NPH 假说在我国亚热带河流的适用性进行验证。研究提出了 3 个先验假设: 1) 基于 NPH 假说,赤水河支流的底栖动物群落主要受环境过滤驱动,而干流的群落则受到环境过滤和空间过程的共同作用^[14]; 2) 由于过度扩散(群体效应)通常会导致群落的均质化,干流群落的 β 多样性可能低于支流群落^[17]; 3) 考虑到赤水河较大的流域范围和较高的环境异质性,物种替换可能是 β 多样性的主要组成部分^[22]。本研究的开展有助于提高人们对亚热带复杂河网影响下底栖动物群落构建的认识水平,丰富和完善底栖动物多样性维持的理论体系,为长江上游生态环境和生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

赤水河(27°20'~28°50'N, 104°45'~106°51'E)发源于云南省镇雄县,流经云南、贵州、四川 3 个省份,最后在四川省合江县汇入长江。河流干流全长 437 km,流域面积 21010 km²。赤水河属于亚热带大陆性季风气候,温暖湿润,无霜期长,雨量充沛,夏季湿热而冬季干旱^[29]。此外,赤水河还是长江上游实施全面禁渔的首条试点河流,在长江上游水生生物保护等方面发挥着极其重要的作用^[30-31]。本研究选取赤水河干流及其重要支流(铜车河、倒流河、二道河、古蔺河、桐梓河和习水河等)进行调查。

1.2 样品采集和处理

在赤水河流域共布设位点 109 个(图 1),包括干流 54 个和支流 55 个,于 2023 年 4 月开展底栖动物的野外调查。在各位点所在的 100 m 河段内,选取底质、水深和流速等均有代表性的生境(如深潭、激流、有机质或沉水植物等)进行样本采集。每个位点均采集 2~3 个定量样品和 1 个定性样品。基于河道内的生境状况,在以石块底质为主、可涉水的河段,使用索伯网(孔径为 420 μm ,面积为 0.09 m²)进行定量采集;在以淤泥或细沙为主、不可涉水的河段则使用彼得逊采泥器(1/16 m²)进行定量采集。使用手抄网对各位点底栖动物进行定性采集,从而对定量样品进行补充和完善。所采样品经 450 μm 孔径的铜筛筛洗干净后,分别置入白瓷盘中,并进行初步分拣和保存。使用 75% 的酒精对标本进行固定,存放于 50 mL 标本瓶中。于解剖镜和显微镜下将底栖动物鉴定至最低的分类阶元(一般为种或属),并记录各物种的数量及湿重。底栖动物的形态鉴定参考相关文献^[32-36]。

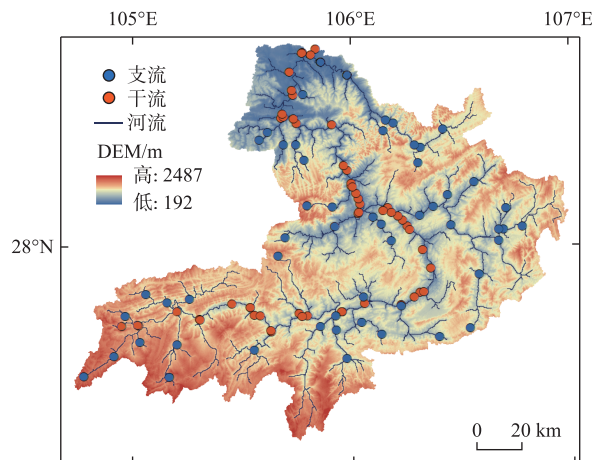


图 1 赤水河流域底栖动物调查样点分布

Fig.1 Distribution of sampling sites for benthic macroinvertebrates in the Chishui River Basin

1.3 环境及空间因子

在采集底栖动物的同时,对每个位点的环境指标进行测定。海拔和经纬度坐标用麦哲伦 GPS(探险家 210 型)测定,河宽用测距仪测定。于河流横断面上等距离测定水深,并用 LJD-10 流速仪于 0.6 倍水深处测

定流速。水温、溶解氧、电导率、pH 使用美国 YSI 公司水质多参数分析仪 (YSI6600) 测定。依照 Barbour^[37] 的标准,将底质分为巨石、卵石、砾石和泥沙,并估算每一类型的百分比。在每个样点水下 30 cm 采集 1 L 水样于聚乙烯瓶中,低温保存并在 24 h 内带回实验室内测定水化指标,依据《水和废水监测分析方法》(第四版)测定高锰酸盐指数、总氮、氨氮、总磷 4 项指标^[38]。

基于特征函数的分析方法可以有效地模拟多空间尺度上的生态格局与过程,因此被普遍应用于描述扩散等随机性过程^[39]。在本研究中,我们选用邻体矩阵主坐标分析 (principal coordinates of neighbour matrices, PCNM) 来定量刻画各样点间的空间构型^[40]。该分析的优点是能够同时考虑多个尺度的空间结构,从而更全面地理解样本之间的空间关系,同时还可以帮助识别在不同空间尺度下存在的空间模式和空间分布的变化,为研究人员提供了一种强大的工具来理解和解释复杂的空间数据^[39-40]。PCNM 是 Moran 特征向量图分析 (Moran's Eigenvector Map) 的一种,是基于位点之间地理等距离的一种空间分析模型,可对任何种类的空间构型进行建模^[41]。一个位点的空间因子可由多个空间参数来衡量,每个空间参数可以表征空间过程的一个方面。空间变量是具有正特征根的向量,可用作多元回归或排序分析的解释变量。由于底栖动物的生长、繁殖和扩散等重要生命活动多集中于河道内部,因此,我们采用位点间的水系距离矩阵计算多维空间向量。PCNM 分析使用 R 语言 vegan 包的 pcnm 函数完成^[42]。

1.4 数据分析

1.4.1 环境和群落的空间格局 首先,使用置换多元方差分析 (permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 来比较环境特征和群落结构在干、支流间是否存在差异。PERMANOVA 是一种非参数方法,通过对数据进行重排,对组间的差异进行检验,因此不需要假定数据符合特定的分布。PERMANOVA 利用欧式距离和 Bray-Curtis 距离分别对环境和群落的总方差进行分解,分析不同分组因素 (本文中为河网位置) 对样本差异的解释度,并使用置换检验对各个变量解释的统计学意义进行显著性分析。之后,分别采用主成分分析 (principal components analysis, PCA) 和主坐标分析 (principal co-ordinates analysis, PCoA) 对于支流间环境和群落的差异进行可视化。PERMANOVA 分析使用 R 语言 vegan 软件包的 adonis 函数运行;PCA 和 PCoA 分别使用 FactoMineR^[43] 和 stats 包^[44] 运行。

1.4.2 生物多样性指数 使用物种数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数来表征群落的 α 多样性。使用 Sørensen 相异性指数 (β_{sor}) 和 Bray-Curtis 相异性指数 (d_{BC}) 来度量群落的 β 多样性。许多学者认为, β 多样性可分为物种置换部分和嵌套部分^[45]。置换部分反映了由环境筛选、地理隔离或历史隔离形成的群落间的物种替换过程,而嵌套部分指两个群落间物种丰富度的差别,反映了导致物种损失的非随机过程^[46]。因此,将 β 多样性划分为置换和嵌套对理解多样性格局有着重要意义^[9,47]。本研究亦将 Sørensen 和 Bray-Curtis 指数分别分解为置换 (β_{sim} 和 d_{BC-bal}) 和嵌套 (β_{nes} 和 d_{BC-gra}) 部分。 α 多样性和 β 多样性的计算分别在 R 语言的 vegan 和 betapart 软件包中实现^[45]。

使用秩和检验 (rank sum test) 比较干支流间 α 多样性 (物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度指数)、密度和生物量的差异。秩和检验是一种非参数统计方法,适用于非正态分布或方差不齐的数据,用于比较两组独立样本的中位数是否存在差异^[48]。之后,采用置换多元离散度分析 (permutation multivariate dispersion, PERMDISP) 比较干流和支流 β 多样性的差异^[49]。秩和检验和 PERMDISP 分别使用 R 语言的 wilcox.test 及 betadisper 函数运行。

1.4.3 群落变化的解释 采用冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 分别解析全流域、干流、支流底栖动物群落结构与环境因子和空间因子的关系^[50]。数据分析前,对不满足正态分布的环境因子进行正态性转化。其中,对百分比数据 (如底质组成) 进行开平方根转化,对其他环境因子 (除 pH 外) 进行 $\lg(x+1)$ 转化。此外,考虑到环境因子间的相关性,需计算两两因子间的相关性,并剔除强相关的因子 ($|R| > 0.75$)。运行 RDA, 首先需对模型进行总体检验,如果总体模型显著,则使用前选方法筛选能够解释响应变量的最优因子组合。

采用变差分解 (variation partitioning) 分析环境因子和空间因子在解释生物群落变异中的相对作用^[51]。变差分解可将群落变异分解为 4 个部分:(1) 仅被环境因子解释的部分 [E];(2) 仅被空间因子解释的部分 [S];(3) 被环境因子和空间因子共同解释的部分 [E \cap S];(4) 未被解释的部分 [Residuals],并用置换检验来分析其显著性。最后,根据各部分对应的校正 R^2 值和 P 值,来确定影响生物参数的主要因素 (即空间因子

和环境因子哪个才是驱动参数变化的主要因素)。冗余分析和方差分解分别采用 R 软件 vegan 包的 rda 和 varpart 函数进行计算^[42]。

2 结果与分析

2.1 环境和群落结构

本次调查在赤水河流域共采集到底栖动物 231 种,隶属于 5 门 10 纲 23 目 86 科 191 属(附表 I)。其中,扁形动物门 1 种,线形动物门 2 种,环节动物门 15 种,软体动物门 13 种,节肢动物门 202 种。PCA 和 PERMANOVA 分析($F=61.877, P=0.001$) 表明,支流和干流的环境条件存在显著差异(图 2a,附表 II)。同样,PCoA 和 PERMANOVA($F=10.786, P=0.001$) 分析显示,支流和干流底栖动物的群落结构亦存在明显差异(图 2b)。

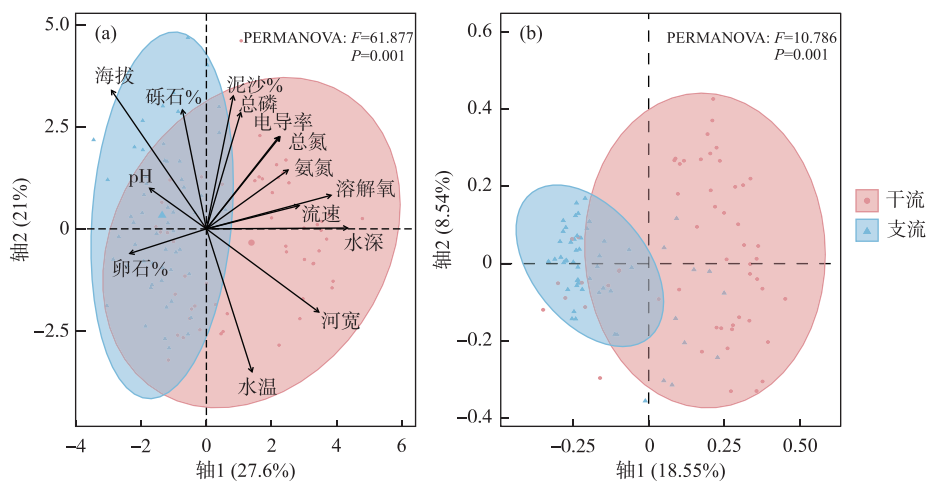


图 2 赤水河干流和支流环境条件和群落结构的 PCA(a) 和 PCoA(b) 排序图

Fig.2 PCA (a) and PCoA (b) ordination plots for environmental conditions and community structure in the mainstem and tributaries of Chishui River

2.2 多样性的空间格局

非参数检验结果显示,赤水河支流底栖动物的物种丰富度(图 3a)、密度(图 3b)和 Shannon-Wiener 多样性指数(图 3d)均显著高于干流,但干流的生物量(图 3c)极显著高于支流($P<0.001$)。Simpson 多样性指数(图 3e)和均匀度指数(图 3f)在干、支流间没有显著差异。

全流域底栖动物群落的总 β 多样性均值为 0.745 (Bray-Curtis 指数)和 0.726 (Sørensen 指数);置换组分是构成 β 多样性的主要部分,占 β 多样性的 87%;嵌套组仅占 13%。干、支流群落的 β 多样性亦主要由置换组分构成(表 1)。此外,PERMDISP 分析显示,干流底栖动物群落的 β 多样性显著高于支流 (Bray-Curtis: $F=33.551, P<0.001$; Sørensen: $F=31.205, P<0.001$)。

2.3 群落构建

冗余分析结果显示,影响赤水河全流域底栖动物群落结构的关键环境因子包括海拔、水深、流速、卵石%、总氮、溶解氧、pH 和总磷,空间因子包括 PCNM1、2、3、7、8、9、33 和 59 (图 4a)。驱动赤水河干流底栖动物群落结构变化的关键环境因子包括水深、河宽和水温,空间因子包括 PCNM2 和 PCNM23 (图 4c);对支流底栖动物群落结构有显著作用的环境因子为海拔、水深、流速和电导率,空间因子为 PCNM1、3、5、7、8、24 (图 4e)。

方差分解分析显示,在赤水河全流域,就单独贡献([E]和[S])而言,环境因子(10%)对群落变异的解释度高于空间因子(4%)(图 4b),表明环境过滤是驱动流域内底栖动物群落构建的主导因素;在赤水河干

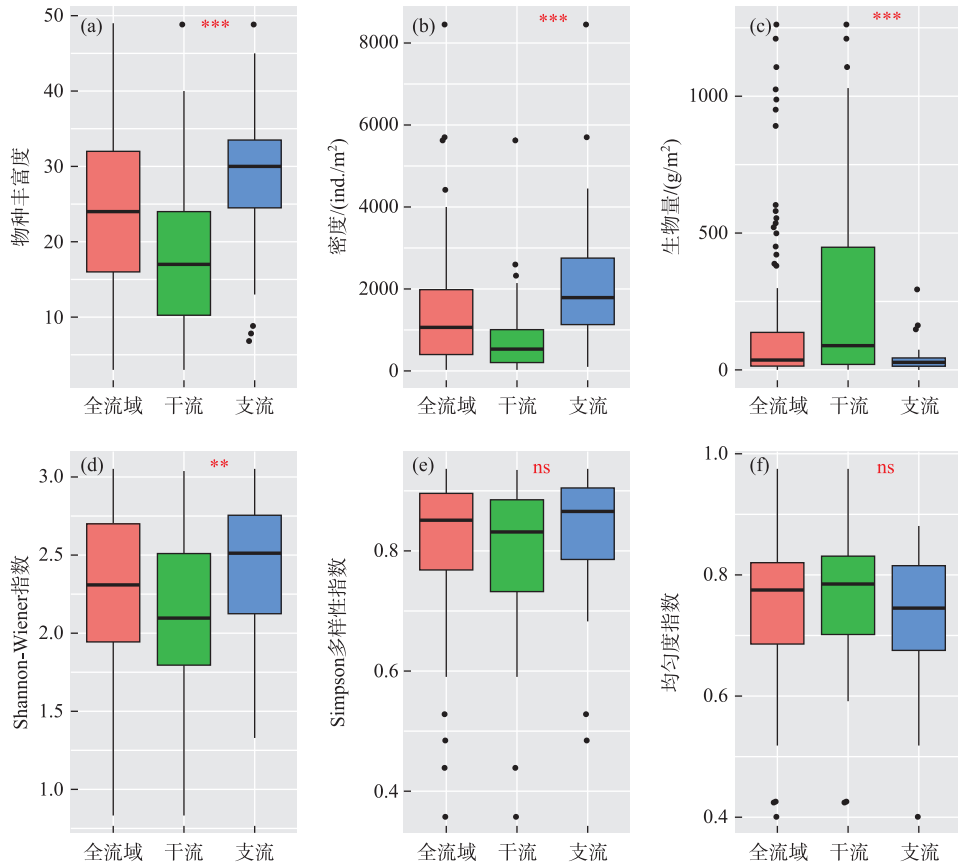


图3 赤水河干流和支流底栖动物 α 多样性(物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数和均匀度指数)、密度和生物量的差异 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, ns 为不显著)

Fig.3 Differences in macroinvertebrate α diversity (species richness, Shannon-Wiener diversity, Simpson diversity, and evenness index), density, and biomass between the mainstem and tributaries of Chishui River (Statistical significance was indicated by * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, while ns denoted non-significance)

表1 基于 Bray-Curtis 指数和 Sørensen 指数的 β 多样性分解结果

Tab.1 Results of β diversity partitioning based on Bray-Curtis and Sørensen indices

	Bray-Curtis 指数			Sørensen 指数		
	d_{BC}	d_{BC-bal}	d_{BC-gra}	$\beta_{sør}$	β_{sim}	β_{nes}
全流域	0.745	0.647 (87%)	0.098 (13%)	0.726	0.63 (87%)	0.096 (13%)
干流	0.776	0.674 (87%)	0.102 (13%)	0.759	0.653 (86%)	0.106 (14%)
支流	0.620	0.514 (83%)	0.106 (17%)	0.613	0.505 (82%)	0.108 (17%)

流,亦表现为环境因子(10%)的解释度高于空间因子(4%)(图4d);相反,对于赤水河支流的底栖动物,空间作用(8%)对其群落结构的影响高于环境因子(6%)(图4f)。

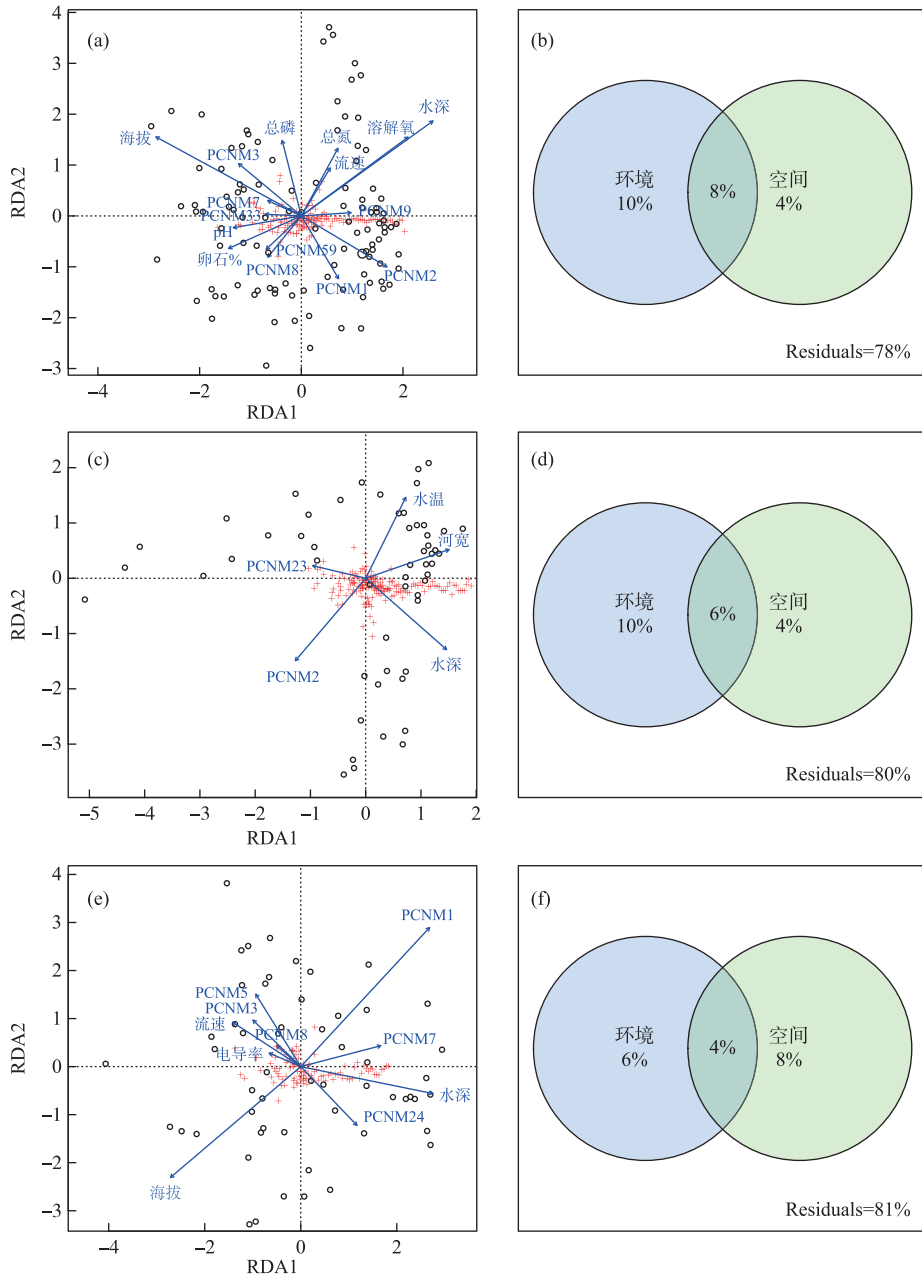


图4 全流域(a,b)、干流(c,d)和支流(e,f)底栖动物群落的冗余分析和变差分解结果
 Fig.4 Results of RDA and variation partitioning analyses for macroinvertebrate communities in the whole river basin (a, b), mainstem (c, d) and tributaries (e, f)

3 讨论

本文以具有复杂网络结构和自然流态的赤水河为研究区域,探索河流网络位置对底栖动物多样性格局和群落构建过程的影响。以此为基础,探讨 NPH 假说的适用性,并就该理论未来的发展与完善提出新的见

解和建议。研究发现赤水河底栖动物群落结构受到环境因子和空间因子的共同驱动,表明环境过滤和扩散过程均是影响群落构建的重要因素^[52-56]。此外,环境过滤在整个流域的重要性明显高于扩散过程。这主要是因为:1)赤水河流域具有较高的环境异质性^[19,22]。在自然条件(如海拔、底质类型和营养盐浓度)和人类活动(如城镇、农业和工业)的共同作用下,各位点间存在巨大的环境梯度,形成强大的“过滤器”,使环境过滤在底栖动物群落构建中占主导作用^[8,57-59]。2)赤水河底栖动物的优势类群为水生昆虫^[60],这些生物具有较强的迁移能力(尤其是羽化后的成虫),能够有效地寻找适宜其生存和繁衍的环境条件^[55,61]。此外,水生昆虫中的EPT类群(蜉蝣目、襉翅目和毛翅目)在物种组成中占据较高比例(约30%)。这类生物对环境变化非常敏感(通常被用作清洁水体指示生物),因而受到环境过滤的强烈作用^[62]。此外,空间过程亦解释了部分群落变异。然而,值得注意的是,基于图论的网络空间模型既可以表征扩散限制也可以表征群体效应,相对贡献难以通过变差分解来区分^[63-64]。考虑到赤水河较大的流域面积和复杂的地貌特征,我们推测在全流域尺度上的空间作用主要为扩散限制而非群体效应^[65]。

干流和支流底栖动物的群落构建过程存在一定差异,表明河流网络位置对底栖动物的群落构建产生了影响^[17]。然而,本研究发现干流群落主要受环境过滤驱动,而支流群落则受扩散限制和环境过滤的共同作用。上述结果与NPH的预测恰好相反(拒绝假设1),表明该假说在解释赤水河底栖动物群落构建时存在局限性。事实上,自NPH提出以来,已陆续有学者对其进行验证,但仅有部分研究结果支持该假说的预测。例如,Jamoneau等^[54]比较了上、中、下游硅藻的群落构建机制,发现环境过滤是各河段硅藻群落构建的主要驱动因素,而空间过程(群体效应)仅在中、下游的作用更为明显(部分验证了NPH)。Li^[55]分析了干、支流底栖动物群落构建过程的差异,发现支流群落受到环境和空间过程的共同驱动,而干流群落则主要受环境过滤影响(与NPH完全相反)。Henriques-Silva等^[16]基于28个流域的鱼类数据对NPH进行验证,发现仅有10个流域完全支持NPH,而其余18个流域并不支持或不完全支持。Schmera等^[15]使用硅藻、大型植物、底栖动物和鱼类数据分别验证NPH,发现仅有底栖动物群落完全符合NPH的预测。这些看似矛盾甚至相悖的结果表明,河流网络位置对群落构建过程的影响具有明显的场景依赖性^[6,36]。考虑到不同研究区域的独特性(如环境异质性、景观连通度和生物地理历史)和生物类群的特殊性(如生活史、迁移能力和环境耐受力),基于野外观测难以得出较为普适性的规律^[18]。因此,未来需要进一步研究,并提出适用于我国河流网络的新假说。

本研究未支持NPH的原因主要归因于以下两点:首先,支流通常处于河流网络结构的边缘,彼此之间相互阻隔,缺乏直接的水文连通,是河流景观中隔离程度最高的区域,故而生物在支流之间的迁移极为受限^[18]。扩散限制通常在隔离度高、连通性低的系统中发挥关键作用^[55-56]。相比之下,干流通常位于河流网络的中心位置,水网结构简单、连通度高且水流量大,生物在干流更易随水流扩散从而达到适宜的生境^[54]。因此,环境过滤对干流底栖动物群落的影响更显著^[17]。另外,支流比干流拥有更多的稀有种。相关研究表明,稀有种由于种群规模较小,更容易受到生态漂变和扩散限制等随机过程的影响^[66];而常见种占据生物群落的核心生态位,通常更易受环境过滤的调控^[67]。

本研究发现支流的 α 多样性显著高于干流,这可能是因为支流主要是高山激流生境,底质组成以卵石等大粒径石块为主。底质的颗粒大小、稳定程度、表面构造和营养成分等都对底栖动物群落组成和分布有着重要影响^[68]。研究表明,底质组成的异质性和稳定性越高,底栖动物的物种多样性就越丰富^[21]。较大粒径的底质可为底栖动物提供更多的生存空间、食物来源和产卵场所,还可作为底栖动物的避难所,以抵御外界环境的干扰(如洪水和鱼类捕食等)^[60]。相比之下,以泥沙底质为主的干流河段(主要指中下游)更易遭受水流冲刷,使得微生境稳定性较差,底栖动物难以定居和生存,导致 α 多样性处于较低水平^[69]。此外,激流通常携带着丰富的溶解氧,适宜于喜流水、富氧型底栖动物(尤其是EPT昆虫)的生存^[70]。因此,溪流生境通常比大河干流维系着更高的底栖动物 α 多样性,这一发现也与前人的研究结果相一致^[68,71-73]。

与假设2不一致的是,我们发现干流的 β 多样性显著高于支流,这与先前相关研究的结果恰好相反^[17,54,74]。这主要是由于赤水河作为一条接近自然状态的大型河流,保持了生态环境和生物群落较为原始的状况^[31]。赤水河干流的环境特征从上游(河宽仅有数米的可涉水小型溪流)到中下游(河宽达数百米的大型深水型河流)发生了一系列剧烈的变化,形成了高度的环境异质性^[19]。相应地,从上游至河口,生物群

落的组成上亦存在明显的纵向格局,从而维持着干流河段较高的 β 多样性。相反,本次调查的支流多为溪流生境,各位点间环境状况(如卵石底质、浅水、激流)较为接近,故而其物种组成上(相较于干流)更加相似, β 多样性也相对较低。

与假设 3 的预测相一致,基于有无和丰度数据的 β 多样性均主要由置换组分构成,表明群落间的物种替代是引起群落变化的主要原因^[45]。在保护生物学领域,对 β 多样性置换和嵌套组分的研究,可用于指导保护措施的制定,从而更有效地选择保护区域。通常,如果某地区具有较高的嵌套成分,则应优先保护物种丰富度高的位点^[22]。该方案只需较少数量或面积的保护区便能够尽可能多地保护物种^[9,46]。相反,如果某区域具有较高的置换成分,则意味着需要保护多个位点。因为这些位点在物种组成上具有明显的差异,需要增加保护区的面积或者数量以囊括物种变化梯度^[45,75]。在本研究中,置换组分是流域内底栖动物 β 多样性的主要成分,这说明尽可能多的保护不同位点/生境/河段/亚流域成为维护赤水河底栖动物多样性和特有性的重要举措,必要时可将整个赤水河流域(干流及其支流)纳入保护区进行保护。另一方面,由于局域环境是造成底栖动物群落结构变化的主导因素,因此保护和修复河流环境(尤其是物理栖境)、维持较高的生境异质性,亦是保护赤水河底栖动物多样性的可行之策^[55]。

现代河流生态学研究的重心和重心主要在西方发达国家,所提出的理论和假说、技术和方法也主要是基于这些国家的河流系统^[52-53]。这些理论和假说是否适合于研究较为欠缺的河流(主要是发展中国家和欠发达地区)仍未可知^[17,19]。因此,应在世界上不同河流开展广泛的调查研究,从而对这些理论和假说进行验证、修订和完善,使之能成为一般性的科学规律和知识,从而服务于人类社会。本研究探讨了河网位置在底栖动物群落构建中的作用,初步揭示了空间格局和潜在过程,但仍存在以下不足。首先,研究仅简单将位点划分为干、支流,而未对各位点所处的网络位置和连通度进行更为精细的统计和度量;其次,由于相关数据缺乏,本研究仅关注河网对底栖动物群落的影响,未纳入多生物类群响应机制的比较;另外,河流生态系统的水文情势具有较强的时间动态,其生物群落也表现出显著的时间变异,但目前关于 NPH 在时间维度上适用性的实证研究还相对缺乏;最后,本研究未考虑生态漂变和物种间相互作用等生态过程在群落构建中的贡献,导致模型解释率偏低。鉴于此,后续研究可从以下几个方面入手:(1) 精确度量河网位置和水系结构;(2) 综合比较多生物类群的响应模式;(3) 基于不同水文时期进行验证;(4) 整合多种生态过程与机制等,从而深化 NPH 内涵,拓展其应用。此外,未来还应在更多流域开展定量评估,将人类活动对水系连通性的影响纳入 NPH 框架,使之服务于河流生态系统管理和保护实践。这些研究的开展不仅有助于加深对河网生物多样性维持机制的理解,也为流域尺度河网优化和保护提供新思路 and 依据。后续研究可围绕这些思路,提出更具体的科学问题和技术路线,以丰富 NPH 的研究内容和方法体系。

4 附录

附表 I 和附表 II 见电子版(DOI: 10.18307/2025.0235)。

5 参考文献

- [1] Chase JM. Community assembly: When should history matter? *Oecologia*, 2003, **136**(4): 489-498. DOI: 10.1007/s00442-003-1311-7.
- [2] Godsoe W, Bellingham PJ, Moltchanova E. Disentangling niche theory and beta diversity change. *The American Naturalist*, 2022, **199**(4): 510-522. DOI: 10.1086/718592.
- [3] Hubbell SP. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [4] Niu KC, Liu YN, Shen ZH *et al.* Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 579-593. DOI: 10.3724/SP.J.1003.2009.09142. [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊等. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, **17**(6): 579-593.]
- [5] Zhou SR, Zhang DY. Neutral theory in community ecology. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2006, **30**(5): 868-877. DOI: 10.17521/cjpe.2006.0110. [周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论. 植物生态学报, 2006, **30**(5): 868-877.]
- [6] Datry T, Bonada N, Heino J. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 2016, **125**(2): 149-159. DOI: 10.1111/oik.02922.
- [7] Fang JY. Community ecology comes to a new era. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 531-532. [方精云. 群落生态学迎来新的辉煌时代. 生物多样性, 2009, **17**(6): 531-532.]

- [8] Heino J, Schmera D, Erös T. A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology*, 2013, **58**(8): 1539-1555. DOI: 10.1111/fwb.12164.
- [9] Li ZF, Heino J, Liu ZY *et al.* The drivers of multiple dimensions of stream macroinvertebrate beta diversity across a large montane landscape. *Limnology and Oceanography*, 2021, **66**(1): 226-236. DOI: 10.1002/lno.11599.
- [10] Tonkin JD, Altermatt F, Finn DS *et al.* The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, 2018, **63**(1): 141-163. DOI: 10.1111/fwb.13037.
- [11] Campbell Grant EH, Lowe WH, Fagan WF. Living in the branches: Population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 2007, **10**(2): 165-175. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.01007.x.
- [12] Dong XY, Li B, He FZ *et al.* Flow directionality, mountain barriers and functional traits determine diatom metacommunity structuring of high mountain streams. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 24711. DOI: 10.1038/srep24711.
- [13] Dong XY, Li B, Jia XH *et al.* The effects of interaction between mainstream and tributary and its hierarchy on benthic diatom community and diversity patterns in a dendritic stream network. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2018, **13**(4): 38-48. DOI: 10.7524/AJE.1673-5897.20180530002. [董笑语, 李斌, 贾兴焕等. 树枝状河网结构中干支流相互作用及其等级性对底栖硅藻群落及多样性格局的影响. 生态毒理学报, 2018, **13**(4): 38-48.]
- [14] Brown BL, Swan CM. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 2010, **79**(3): 571-580. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01668.x.
- [15] Schmera D, Árvá D, Boda P *et al.* Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshwater Biology*, 2018, **63**(1): 74-85. DOI: 10.1111/fwb.12973.
- [16] Henriques-Silva R, Logez M, Reynaud N *et al.* A comprehensive examination of the network position hypothesis across multiple river metacommunities. *Ecography*, 2019, **42**(2): 284-294. DOI: 10.1111/ecog.03908.
- [17] Li ZF, Xing Y, Liu ZY *et al.* Seasonal changes in metacommunity assembly mechanisms of benthic macroinvertebrates in a subtropical river basin. *Science of the Total Environment*, 2020, **729**: 139046. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.139046.
- [18] Göthe E, Baattrup-Pedersen A, Wiberg-Larsen P *et al.* Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshwater Biology*, 2017, **62**(2): 397-413. DOI: 10.1111/fwb.12875.
- [19] Jiang XM, Xiong J, Xie ZC *et al.* Longitudinal patterns of macroinvertebrate functional feeding groups in a Chinese River system: A test for river continuum concept (RCC). *Quaternary International*, 2011, **244**(2): 289-295. DOI: 10.1016/j.quaint.2010.08.015.
- [20] Liu F, Wang J, Zhang FB *et al.* Spatial organisation of fish assemblages in the Chishui River, the last free-flowing tributary of the Upper Yangtze River, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 2021, **30**(1): 48-60. DOI: 10.1111/eff.12562.
- [21] Wang J, Hu JC, Tang T *et al.* Seasonal shifts in the assembly dynamics of benthic macroinvertebrate and diatom communities in a subtropical river. *Ecology and Evolution*, 2020, **10**(2): 692-704. DOI: 10.1002/ece3.5904.
- [22] Xia ZJ, Heino J, Yu FD *et al.* Local environmental and spatial factors are associated with multiple facets of riverine fish β -diversity across spatial scales and seasons. *Freshwater Biology*, 2023, **68**(12): 2197-2212. DOI: 10.1111/fwb.14187.
- [23] Wang BX, Liu DX, Liu SR *et al.* Impacts of urbanization on stream habitats and macroinvertebrate communities in the tributaries of Qiangtang River, China. *Hydrobiologia*, 2012, **680**(1): 39-51. DOI: 10.1007/s10750-011-0899-6.
- [24] Gong ZJ, Xie P, Tang HJ *et al.* The influence of eutrophication upon community structure and biodiversity of macrozoobenthos. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, **25**(3): 210-216. [龚志军, 谢平, 唐汇涓等. 水体富营养化对大型底栖动物群落结构及多样性的影响. 水生生物学报, 2001, **25**(3): 210-216.]
- [25] Cai YJ, Gong Z, Qin B. Benthic macroinvertebrate community structure in Lake Taihu, China; Effects of trophic status, wind-induced disturbance and habitat complexity. *Journal of Great Lakes Research*, 2012, **38**: 39-48. DOI: 10.1016/J.JGLR.2011.12.009.
- [26] Zhang Y, Cheng L, Li KY *et al.* Nutrient enrichment homogenizes taxonomic and functional diversity of benthic macroinvertebrate assemblages in shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, 2019, **64**(3): 1047-1058. DOI: 10.1002/lno.11096.
- [27] Li ZF, Zhu H, García-Girón J *et al.* Historical and dispersal processes drive community assembly of multiple aquatic taxa in glacierized catchments in the Qinghai-Tibet Plateau. *Environmental Research*, 2024, **251**(Pt 2): 118746. DOI: 10.1016/j.envres.2024.118746.
- [28] Taurazzo D, Cesariani G, Scalici M. Diatom and macroinvertebrate communities dynamic: A co-occurrence pattern analysis on plastic substrates. *Science of the Total Environment*, 2024, **912**: 169071. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.169071.
- [29] Lei Y, Dong F, Liu XB *et al.* Short-term variations and correlations in water quality after dam removal in the Chishui River Basin. *Journal of Environmental Management*, 2023, **327**: 116917. DOI: 10.1016/j.jenvman.2022.116917.
- [30] Lu F, Lou BY, Liu HZ *et al.* Seasonal variations of fish assemblage in Chishui Reach of the Chishui. *River Freshwater Fisheries*, 2015, **45**(1): 34-41. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6907.2015.01.007. [刘飞, 娄必云, 刘焕章等. 赤水河赤水市江段鱼类群落结构季节变化特征. 淡水渔业, 2015, **45**(1): 34-41.]
- [31] Liu F, Liu DM, Yuan DC *et al.* Interannual variations of fish assemblage in the Chishui River over the last decade. *Acta Hydrobiologica Sinica*

- ica, 2020, **44**(1): 122-132. DOI: 10.7541/2020.015. [刘飞, 刘定明, 袁大春等. 近十年来赤水河不同江段鱼类群落年际变化特征. 水生生物学报, 2020, **44**(1): 122-132.]
- [32] Epler JH. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of Florida (Revised Edition). Tallahassee: Florida Department of Environmental Protection, 1995.
- [33] Morse JC, Hamilton SW, Hoffman KM. Aquatic insects of Lake Jocassee catchment in North and South Carolina, with descriptions of four new species of caddisflies (Trichoptera). *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 1989, **105**(1): 14-33.
- [34] Oscoz J, Galicia D, Miranda R. Identification guide of freshwater macroinvertebrates of Spain. Berlin: Springer Science & Business Media, 2011.
- [35] Wang JC, Fang ZG, Ju FH *et al.* Distribution of chironomidae larvae and its relation to water quality. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, (4): 27-37. [王俊才, 方志刚, 鞠复华等. 摇蚊幼虫分布及其与水质的关系. 生态学杂志, 2000, (4): 27-37.]
- [36] Zhou CF, Gui H, Zhou KY. Larval Key to Families of Ephemeroptera from China (Insecta). *Journal of Nanjing Normal University*, 2003, **26**(2): 65-68. [周长发, 归鸿, 周开亚. 中国蜉蝣目稚虫科检索表(昆虫纲). 南京师大学报, 2003, **26**(2): 65-68.]
- [37] Barbour MT. Rapid bioassessment protocols for use in wadeable streams and rivers; Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. United States: Environmental Protection Agency, Office of Water, 1999.
- [38] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法: 第4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [39] Legendre P, Legendre L. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier, 2012.
- [40] Borcard D, Legendre P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 2002, **153**(1/2): 51-68. DOI: 10.1016/s0304-3800(01)00501-4.
- [41] Borcard D, Gillet F, Legendre P. Numerical ecology with R. US: Springer, 2011.
- [42] Oksanen J, Kindt R, Legendre P *et al.* The vegan package. *Community Ecology Package*, 2007, **10**(631/637): 719.
- [43] Lê S, Josse J, Husson F. FactoMineR: An R Package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 2008, **25**(1): 1-18. DOI: 10.18637/jss.v025.i01.
- [44] Team RC. Team MRC, Suggests M *et al.* Package stats. The R Stats Package, 2018.
- [45] Baselga A, Orme CDL. Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, **3**(5): 808-812. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x.
- [46] Zellweger F, Roth T, Bugmann H *et al.* Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, **26**(8): 898-906. DOI: 10.1111/geb.12598.
- [47] Branco CCZ, Bispo PC, Peres CK *et al.* Partitioning multiple facets of beta diversity in a tropical stream macroalgal metacommunity. *Journal of Biogeography*, 2020, **47**(8): 1765-1780. DOI: 10.1111/jbi.13879.
- [48] Gehan EA. A generalized Wilcoxon test for comparing arbitrarily singly-censored samples. *Biometrika*, 1965, **52**(1/2): 203-224. DOI: 10.1093/biomet/52.1-2.203.
- [49] Anderson MJ, Walsh DCI. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 2013, **83**(4): 557-574. DOI: 10.1890/12-2010.1.
- [50] Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2011, **2**(3): 269-277. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2010.00078.x.
- [51] Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S *et al.* Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 2006, **87**(10): 2614-2625. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2.
- [52] Hauer FR, Lamberti G. Methods in stream ecology. Cambridge: Academic Press, 2011.
- [53] Cai QH, Tang T, Liu JK. Several research hotspots in river ecology. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, (9): 1573-1577. DOI: ir.ihb.ac.cn/handle/152342/2262. [蔡庆华, 唐涛, 刘建康. 河流生态学研究中的几个热点问题. 应用生态学报, 2003, (9): 1573-1577.]
- [54] Jamoneau A, Passy SI, Soininen J *et al.* Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*, 2018, **63**(1): 62-73. DOI: 10.1111/fwb.12980.
- [55] Li ZF, Chen X, Jiang XM *et al.* Distance decay of benthic macroinvertebrate communities in a mountain river network: Do dispersal routes and dispersal ability matter? *Science of the Total Environment*, 2021, **758**: 143630. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.143630.
- [56] Heino J, Melo AS, Siqueira T *et al.* Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems; Patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 2015, **60**(5): 845-869. DOI: 10.1111/fwb.12533.
- [57] Arribas P, Velasco J, Abellán P *et al.* Dispersal ability rather than ecological tolerance drives differences in range size between lentic and lotic water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae). *Journal of Biogeography*, 2012, **39**(5): 984-994. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02641.x.
- [58] Landeiro VL, Magnusson WE, Melo AS *et al.* Spatial eigenfunction analyses in stream networks: Do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology*, 2011, **56**(6): 1184-1192. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02563.x.

- [59] Leibold MA, Chase JM, Morgan Ernest SK. Community assembly and the functioning of ecosystems: How metacommunity processes alter ecosystems attributes. *Ecology*, 2017, **98**(4): 909-919. DOI: 10.1002/ecy.1697.
- [60] Zhang DP, Liu Y, Li ZF *et al.* Species diversity and recommended rehabilitative strategies of benthic macroinvertebrate in the Chishui River, a tributary of the Upper Yangtze River. *Biodiversity Science*, 2023, **31**(8): 56-68. DOI: 10.17520/biods.2022674. [张多鹏, 刘洋, 李正飞等. 长江上游支流赤水河流域底栖动物物种多样性与保护对策. *生物多样性*, 2023, **31**(8): 56-68.]
- [61] Ge YH, García-Girón J, Heino J *et al.* Dispersal syndromes mediate phylogenetic distance decay relationships in a dendritic stream network. *Journal of Biogeography*, 2023, **50**(5): 897-908. DOI: 10.1111/jbi.14583.
- [62] Zhang Y, Zhang J, Wang L *et al.* Influences of dispersal and local environmental factors on stream macroinvertebrate communities in Qinjiang River, Guangxi, China. *Aquatic Biology*, 2014, **20**(3): 185-194. DOI: 10.3354/ab00560.
- [63] Borges PP, Dias MS, Carvalho FR *et al.* Stream fish metacommunity organisation across a Neotropical ecoregion: The role of environment, anthropogenic impact and dispersal-based processes. *PLoS One*, 2020, **15**(5): e0233733. DOI: 10.1371/journal.pone.0233733.
- [64] Cai YJ, Xu H, Vilmi A *et al.* Relative roles of spatial processes, natural factors and anthropogenic stressors in structuring a lake macroinvertebrate metacommunity. *Science of the Total Environment*, 2017, **601/602**: 1702-1711. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.05.264.
- [65] Heino J, Alahuhta J, Ala-Hulkko T *et al.* Integrating dispersal proxies in ecological and environmental research in the freshwater realm. *Environmental Reviews*, 2017, **25**(3): 334-349. DOI: 10.1139/er-2016-0110.
- [66] Liu ZY, Heino J, Soinen J *et al.* Different responses of incidence-weighted and abundance-weighted multiple facets of macroinvertebrate beta diversity to urbanization in a subtropical river system. *Ecological Indicators*, 2022, **143**: 109357. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.109357.
- [67] Umaña MN, Zhang CC, Cao M *et al.* Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecology Letters*, 2015, **18**(12): 1329-1337. DOI: 10.1111/ele.12527.
- [68] Li ZF, Jiang XM, Wang J *et al.* Species diversity and driving factors of benthic macroinvertebrate assemblages in the middle and lower reaches of the Yarlung Zangbo River. *Biodiversity Science*, 2023, **30**(6): 21431. DOI: 10.17520/biods.2021431. [李正飞, 蒋小明, 王军等. 雅鲁藏布江中下游底栖动物物种多样性及其影响因素. *生物多样性*, 2023, **30**(6): 21431.]
- [69] Duan XH, Wang ZY, Yu GA. Ecological assessment of the Yangtze River ecosystem with benthic invertebrates as indicator species. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2009, **18**(3): 241-247. [段学花, 王兆印, 余国安. 以底栖动物为指示物种对长江流域水生态进行评价. *长江流域资源与环境*, 2009, **18**(3): 241-247.]
- [70] Xu MZ, Wang ZY, Pan BZ *et al.* Research on assemblage characteristics of macroinvertebrates in the Yalu Tsangpo River Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(8): 2351-2360. DOI: 10.5846/stxb201102220200. [徐梦珍, 王兆印, 潘保柱等. 雅鲁藏布江流域底栖动物多样性及生态评价. *生态学报*, 2012, **32**(8): 2351-2360.]
- [71] Ding JH, Yang W, Jin XW *et al.* Community structure of macrozoobenthos and biological evaluation of water quality in lower reaches of Ganjiang River. *J Lake Sci*, 2012, **24**(4): 593-599. DOI: 10.18307/2012.0413. [丁建华, 杨威, 金显文等. 赣江下游流域大型底栖动物群落结构及水质生物学评价. *湖泊科学*, 2012, **24**(4): 593-599.]
- [72] Yang HQ, Pan BZ, Zhu PH *et al.* Structure of macroinvertebrate communities and bioassessment of water quality in the Weihe River main-stream and its typical tributaries from the northern Qinling Mountains. *J Lake Sci*, 2020, **32**(6): 1793-1805. DOI: 10.18307/2020.0619. [杨海强, 潘保柱, 朱朋辉等. 渭河干流和秦岭北麓典型支流底栖动物群落结构及水质生物评价. *湖泊科学*, 2020, **32**(6): 1793-1805.]
- [73] Zhao WH, Liu XQ. Study on macrozoobenthos in Yarlung Zangbo River and its branches around Xiongcu, Tibet, China. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2010, **19**(3): 281-286. [赵伟华, 刘学勤. 西藏雅鲁藏布江雄村河段及其支流底栖动物初步研究. *长江流域资源与环境*, 2010, **19**(3): 281-286.]
- [74] Swan CM, Brown BL. Using rarity to infer how dendritic network structure shapes biodiversity in riverine communities. *Ecography*, 2014, **37**(10): 993-1001. DOI: 10.1111/ecog.00496.
- [75] Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE *et al.* How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, **31**(1): 67-80. DOI: 10.1016/j.tree.2015.11.005.

附表 I 赤水河底栖动物物种名录

Attached Tab.I List of benthic animal species in the Chishui River

序号	中文名	拉丁学名	干流	支流
1	线蚓科	<i>Enchytraeidae</i>		+
2	线虫纲	<i>Nematoda</i>	+	+
3	仙女虫属	<i>Nais</i> sp.	+	+
4	杆吻虫属	<i>Stylaria</i> sp.	+	+
5	参差仙女虫	<i>Nais variabilis</i>	+	
6	普通仙女虫	<i>Nais communis</i>	+	
7	巨毛水丝蚓	<i>Limnodrilus grandisetosus</i>	+	
8	头鳃虫属	<i>Branchiodrilus</i> sp.	+	
9	颤蚓属	<i>Tubifex</i> sp.	+	+
10	水丝蚓属	<i>Limnodrilus</i> sp.	+	+
11	霍甫水丝蚓	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	+	+
12	苏式尾鳃蚓	<i>Branchiura sowerbyi</i>	+	+
13	正颤蚓	<i>Tubifex tubifex</i>	+	
14	多毛管水蚓	<i>Aulodrilus pluriseta</i>	+	
15	舌蛭属	<i>Glossiphonia</i> sp.	+	+
16	石蛭属	<i>Erpobdella</i> sp.		+
17	鳞翅目 Potomamusa	<i>Potomomusa</i> sp.		+
18	鳞翅目 Eoophyla	<i>Eoophyla</i> sp.	+	+
19	螟蛾科	<i>Pyralidae</i> sp.	+	
20	星齿蛉属	<i>Protohermes</i> sp.	+	+
21	斑鱼蛉属	<i>Neochauliodes</i> sp.	+	+
22	鱼蛉科	<i>Chaulioidinae</i>	+	
23	环尾春蜓属	<i>Lamelligomphus</i> sp.	+	+
24	猛春蜓属	<i>Labrogomphus</i> sp.	+	
25	亚春蜓属	<i>Asiagomphus</i> sp.		+
26	华春蜓属	<i>Sinogomphus</i> sp.	+	
27	扩腹春蜓属	<i>Stylurus</i> sp.	+	
28	大蜻科一种	<i>Macromiidae</i>	+	
29	缅春蜓属	<i>Burmagomphus</i> sp.	+	
30	扩腹春蜓属 sp2	<i>Stylurus</i> sp.	+	
31	蜻属	<i>Libellulansp.</i>		+
32	虹蜻属	<i>Zygonyx</i> sp.	+	+
33	开臀蜻属	<i>Zyxomma</i> sp.	+	
34	弓蜻属	<i>Macromia</i> sp.	+	
35	高翔裂唇蜓	<i>Watanabeopetalia soarer</i>		+
36	佩蜓属	<i>Periaeschna</i> sp.		+
37	色螳属	<i>Archineura</i> sp.	+	
38	河螳科	<i>Euphaeidae</i>	+	
39	叉襁 Amphinemura	<i>Amphinemura</i> sp.	+	+
40	叉襁 Protonemura	<i>Protonemura</i> sp.		+
41	襁科 Paragnetina	<i>Paragnetina</i> sp.		+

42	襁科 <i>Togoperia</i>	<i>Togoperia</i> sp.	+	+
43	襁科 <i>Phanoperla</i>	<i>Phanoperla</i> sp.	+	+
44	诺襁属	<i>Rhopalopsyle</i> sp.	+	+
45	角石蛾属	<i>Stenopsyche</i> sp.	+	+
46	纹石蛾 sp1	<i>Hydropeyche</i> sp.	+	+
47	纹石蛾 sp2	<i>Hydropeyche</i> sp.	+	+
48	纹石蛾 sp3	<i>Hydropeyche</i> sp.	+	+
49	短脉纹石蛾属	<i>Cheumatopsyche</i> sp.	+	
50	多聚石蛾属	<i>Polycentropus</i> sp.	+	
51	长角石蛾 sp1	<i>Leptoceridae</i>	+	
52	原石蛾属	<i>Rhyacophia</i> sp.	+	+
53	喜马拉雅原石蛾属	<i>Himalopsyche</i> sp.		+
54	舌石蛾属	<i>Glossosoma</i> sp.	+	+
55	舌石蛾科 <i>Agapetus</i>	<i>Agapetus</i> sp.		+
56	小石蛾属	<i>Hydroptilabiuncialis</i> sp.	+	+
57	径石蛾属	<i>Economus</i> sp.	+	+
58	管石蛾属	<i>Psychomyia</i> sp.	+	+
59	螯石蛾属	<i>Apsilochorema</i> sp.		+
60	幻石蛾属	<i>Apatania</i> sp.		+
61	螯石蛾科 <i>Apsilochorema</i>	<i>Apsilochorema</i> sp.		+
62	幻沼石蛾科	<i>Limnophilidae</i>	+	
63	缺叉等翅石蛾	<i>Gunungiella</i> sp.	+	+
64	长角石蛾科一种	<i>Leptoceridae</i>	+	
65	长角石蛾科 <i>Mystacides</i>	<i>Mystacides</i> sp.	+	+
66	长角石蛾科 <i>Oecetis</i>	<i>Oecetis</i> sp.	+	+
67	长角石蛾科 <i>Setodes</i>	<i>Setodes</i> sp.		+
68	长角石蛾科 <i>Ceraclea</i>	<i>Ceraclea</i> sp.	+	+
69	长角石蛾科 <i>Triaenodes</i>	<i>Triaenodes</i> sp.		+
70	短石蛾科 <i>Micrasema</i>	<i>Micrasema</i> sp.		+
71	多距石蛾科 <i>Cernotina</i>	<i>Cernotina</i> sp.		+
72	多距石蛾科 <i>Neureclipsis</i>	<i>Neureclipsis</i> sp.		+
73	多距石蛾科 <i>Polycentropus</i>	<i>Polycentropus</i> sp.		+
74	鳞石蛾属	<i>Lepidostoma</i> sp.		+
75	剑石蛾属	<i>Xiphocentronidae</i> sp.	+	
76	蜉蝣属	<i>Ephemera</i> sp.	+	+
77	河花蜉属	<i>Potamanthus</i> sp.	+	+
78	等蜉属	<i>Isonychia</i> sp.	+	+
79	高翔蜉属	<i>Epeorus</i> sp.	+	+
80	锯形蜉属	<i>Serratella</i> sp.	+	+
81	小蜉属	<i>Ephemeterella</i> sp.	+	+
82	大鳃蜉属	<i>Torleya</i> sp.	+	+
83	带肋蜉属	<i>Cincticostella</i> sp.		+
84	弯握蜉属	<i>Drunella</i> sp.		+
85	细蜉属	<i>Caenis</i> sp.	+	+

86	四节蜉属	<i>Baetis</i> sp.	+	+
87	四节蜉属 sp2	<i>Baetis</i> sp2.		+
88	四节蜉属 sp3	<i>Baetis</i> sp3.	+	+
89	花翅蜉属	<i>Baetiella</i> sp.	+	+
90	花翅蜉属 sp2	<i>Baetiella</i> sp.	+	+
91	花翅蜉属 sp3	<i>Baetiella</i> sp.		+
92	宽基蜉属	<i>Habrophlebiodes</i> sp.	+	+
93	思罗蜉属	<i>Thraulius</i> sp.	+	
94	柔裳蜉属	<i>Habrophlebiodes</i> sp.	+	+
95	似动蜉属	<i>Cinygmia</i> sp.	+	+
96	背刺蜉属	<i>Notacanthurus</i> sp.		+
97	扁蜉科一种	<i>Heptageniidae</i>		+
98	扁蜉属	<i>Heptagenia</i> sp.	+	
99	溪颈蜉属	<i>Rhithrogena</i> sp.	+	
100	短丝蜉属	<i>Siphonurus</i> sp.	+	+
101	亚美蜉属	<i>Ameletus</i> sp.	+	
102	假二翅蜉属	<i>Pseudocloeon</i> sp.	+	
103	细裳蜉科	<i>Leptophlebiidae</i>	+	
104	丽翅蜉属	<i>Alainites</i> sp.	+	
105	天角蜉 sp1	<i>Uracanthella</i> sp.	+	
106	柔裳蜉属	<i>Habrophlebiodes</i> sp.	+	
107	天角蜉属 sp2	<i>Uracanthella</i> sp.	+	
108	豉甲科 Gyretges	<i>Gyretes</i> sp.	+	+
109	狭溪泥甲属	<i>Stenelmis</i> sp.	+	+
110	溪泥甲科 Gonielmis	<i>Gonielmis</i> sp.	+	+
111	溪泥甲科 Macronychus	<i>Macronychus</i> sp.		+
112	扁泥甲科 psephenoides sp1	<i>Psephenoides</i> sp.	+	+
113	扁泥甲科 psephenoides sp2	<i>Psephenoides</i> sp.	+	
114	扁泥甲科 Ectopria	<i>Ectopria</i> sp.		+
115	扁泥甲科 Sinopsephenus (6 鳃)	<i>Sinopsephenus</i> sp.	+	+
116	扁泥甲科一种	<i>Psephenidae</i>	+	
117	水龟甲科	<i>Hydrophilidae</i>	+	
118	牙甲科	<i>Paracymus</i>	+	+
119	沼甲科	<i>Scirtidae</i>		+
120	步甲科	<i>Carabidae</i>		+
121	龙虱科	<i>Dytiscidae</i>	+	+
122	小划蝽属	<i>Micronecta</i> sp.	+	+
123	盖蝽属	<i>Aphelocheirus</i> sp.		+
124	蚤蝽科 Distotrepes	<i>Distotrepes</i>		+
125	潜水蝽科	<i>Naucoroidea</i>	+	
126	蚋属	<i>Simulium</i> sp.	+	+
127	蚋科 Prosimulium	<i>Prosimulium</i> sp.	+	+
128	蚋属 sp2	<i>Simulium</i> sp.	+	+

129	虻科	<i>Tabanidae</i>	+	+
130	舞虻科	<i>Empididae</i>		+
131	长足虻	<i>Dolichopodidae</i>	+	+
132	水虻科	<i>Stratiomyidae</i>		+
133	花蝇科	<i>Anthomyiidae</i>	+	+
134	朝大蚊属	<i>Antocha</i> sp.	+	+
135	黑大蚊属	<i>Hexatoma</i> sp.	+	+
136	巨大蚊属	<i>Holorusia</i> sp.		+
137	雅大蚊属	<i>Cutipula</i> sp.		+
138	大蚊属	<i>Tipula</i> sp.	+	+
139	大蚊科一种	<i>Tipulidae</i>		+
140	大蚊科一种 sp2	<i>Tipulidae</i>		+
141	伪鹬虻科	<i>Athericidae</i>	+	+
142	鹬虻科	<i>Rhagionidae</i>	+	
143	蠓科一种	<i>Ceratopogonidae</i>		+
144	毛蠓科	<i>Psychodidae</i>		+
145	贝蠓属	<i>Bezzia</i> sp.	+	+
146	丽蝇科	<i>Calliphoridae</i>		+
147	细蝇科	<i>Megamerinidae</i>		+
148	直突摇蚊属	<i>Orthocladius</i> sp.	+	+
149	趋流摇蚊属	<i>Rheocricotopus</i> sp.	+	+
150	似波摇蚊属	<i>Symptothatia</i> sp.		+
151	心突摇蚊属	<i>Cardiocladius</i> sp.	+	+
152	刀突摇蚊属	<i>Psectrocladius</i> sp.		+
153	异三突摇蚊属	<i>Heterotrissocladius</i> sp.	+	
154	特维摇蚊属	<i>Tveteni</i> sp.	+	+
155	拟毛突摇蚊属	<i>Parachaetocladius</i> sp.		+
156	拟麦锤摇蚊属	<i>Parametricnemus</i> sp.		+
157	长足摇蚊亚科一种	<i>Tanypodinae</i>	+	+
158	长足摇蚊属	<i>Tanypus</i> sp.	+	+
159	刺铗长足摇蚊	<i>Tanypus punctipennis</i>	+	
160	流粗腹摇蚊属	<i>Rheopelopia</i> sp.	+	+
161	无突摇蚊属	<i>Ablabesmyia</i> sp.	+	+
162	前突摇蚊属	<i>Procladius</i> sp.	+	+
163	菱跗摇蚊属	<i>Clinotarypus</i> sp.	+	
164	波摇蚊属	<i>Potthastia</i> sp.	+	+
165	沼摇蚊属	<i>Limnophyes</i> sp.		+
166	环足摇蚊属	<i>Cricotopus</i> sp.	+	+
167	双线环足摇蚊	<i>Cricotopus bicinctus</i>	+	
168	三束环足摇蚊	<i>Cricotopus trifascia</i>	+	+
169	三带环足摇蚊	<i>Cricotopus trifasciatus</i>	+	+
170	三轮环足摇蚊	<i>Cricotopus triannulatus</i>		+
171	白色环足摇蚊	<i>Cricotopus albiforceps</i>	+	+
172	真开氏摇蚊属	<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	+

173	真开氏摇蚊属 sp2	<i>Eukiefferiella</i> sp2.		+
174	拟开氏摇蚊属	<i>Parakiefferiella</i> sp.	+	+
175	拟环足摇蚊属	<i>Paracricotopus</i>	+	+
176	布摇蚊属	<i>Brillia</i> sp.		+
177	摇蚊属	<i>Chironomus</i> sp.	+	+
178	摇蚊属一种（无侧副管）	<i>Chironomus</i> sp.	+	
179	小摇蚊属	<i>Microchironomus</i> sp.	+	+
180	二叉摇蚊属	<i>Dicrotendipes</i> sp.	+	
181	苍白摇蚊	<i>Chironomus pallidivittatus</i>	+	
182	隐摇蚊属	<i>Cryptochironomus</i> sp.	+	+
183	拟隐摇蚊属	: <i>Demicryptochironomus</i> sp.	+	+
184	多足摇蚊属	<i>Polypedilum</i> sp.	+	+
185	拟踵突多足摇蚊	<i>Polypedilum paraviceps</i>	+	+
186	云集多足摇蚊	<i>Polypedilum nubifer</i>		+
187	鲜艳多足摇蚊	<i>Polypedilum laetum</i>		+
188	白角多足摇蚊	<i>Polypedilum albicorne</i>		+
189	长跗摇蚊属	<i>Tanytarsus</i> sp.	+	+
190	流长跗摇蚊属	<i>Rheotimyarsus</i> sp.	+	+
191	枝长跗摇蚊属	<i>Cladotanyarsus</i> sp.	+	+
192	小突摇蚊属	<i>Micropectra</i>	+	+
193	拟枝角摇蚊属	<i>Paracladopelma</i> sp.		+
194	肛齿摇蚊属	<i>Neozavrelia</i> sp.	+	+
195	齿斑摇蚊属	<i>Stictochironomus</i> sp.	+	+
196	倒毛摇蚊属	<i>Microtendipes</i> sp.	+	+
197	白间摇蚊属	<i>Paratendipes</i> sp.	+	+
198	提尼曼摇蚊属	<i>Thienemanniella</i> sp.		+
199	弯狭摇蚊属	<i>Cryptotendipes</i>		+
200	尼罗摇蚊属	<i>Nilothauma</i> sp.	+	
201	棒脉摇蚊属	<i>Corynoneura</i> sp.	+	
202	骑蜉摇蚊属	<i>Epoicocladus</i> sp.	+	
203	毛突摇蚊属	<i>Chaetocladus</i> sp.	+	
204	脊突摇蚊属	<i>Cyphomella</i> sp.	+	
205	昏眼摇蚊属	<i>Stempellina</i>	+	
206	拟枝角摇蚊 sp2	<i>Paracladopelma</i> sp.	+	
207	无距摇蚊	<i>Acalcarella</i> sp.	+	
208	棒脉摇蚊	<i>Corynoneura</i> sp.	+	
209	拟刚毛突摇蚊	<i>Paratracheladus</i> sp.	+	
210	水螨	<i>Acarina</i>	+	+
211	涡虫	<i>Turbellaria</i>	+	+
212	钩虾	<i>Gammaridae</i>	+	+
213	水龟科	<i>Gerridae</i>	+	
214	水虱科	<i>Sphaeromatidae</i>	+	
215	米虾属	<i>Caridina</i> sp.	+	+
216	新米虾属	<i>Neocaridina</i> sp.	+	+

217	沼虾属	<i>Macrobrachium</i> sp.	+	
218	溪蟹科	<i>Potamidae</i>	+	+
219	华螯属	<i>Hua</i> sp.	+	+
220	宁波短沟蜷	<i>Semisulcospira ningpoensis</i>	+	
221	环棱螺属	<i>Bellamya</i> sp.	+	+
222	膀胱螺属	<i>Physa</i> sp.	+	+
223	萝卜螺属	<i>Radix</i> sp.	+	+
224	圆扁螺属	<i>Hippeutis</i> sp.	+	+
225	光滑狭口螺	<i>Stenothyra glabra</i>	+	+
226	河蚬	<i>Corbicula fluminea</i>	+	+
227	湖球蚬	<i>Sphaerium lacustre</i>	+	
228	华螯属	<i>Hua</i> sp.	+	
229	凸旋螺	<i>Gyraulusconvexiusculus</i>	+	
230	圆顶珠蚌	<i>Unio douglasiae</i>	+	
231	湖沼股蛤	<i>Limnoperna lacustris</i>	+	+

附表 II 赤水河流域主要环境因子特征

Attached Tab.II The main environmental factor characteristics of Chishui River Basin

环境因子	全流域			干流			支流		
	最大值	最小值	均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值	均值
海拔/m	1619.00	225.00	663.91	749.00	225.00	384.68	1619.00	275.00	767.98
流速/(m/s)	1.33	0.00	0.46	1.33	0.00	0.43	1.05	0.00	0.49
总氮/(mg/L)	6.64	0.41	2.66	4.54	1.71	2.76	6.64	0.41	2.60
总磷/(mg/L)	0.28	0.00	0.04	0.08	0.00	0.04	0.28	0.00	0.05
氨氮/(mg/L)	0.59	0.01	0.10	0.21	0.02	0.08	0.59	0.01	0.11
高锰酸盐指数/(mg/L)	1.44	1.06	1.24	1.44	1.09	1.26	1.36	1.06	1.23
pH	9.42	7.66	8.21	8.90	7.85	8.22	9.42	7.66	8.22
水温/℃	23.20	6.90	16.92	23.20	11.60	19.03	21.90	6.90	16.12
溶解氧/(mg/L)	14.58	7.54	9.71	13.28	7.91	9.74	14.58	8.27	9.77
电导率/(uS/cm)	876.00	64.10	371.07	615.00	105.80	366.02	876.00	64.10	373.56
水深/m	1.10	0.10	0.34	1.10	0.17	0.50	0.70	0.10	0.27
河宽/m	161.60	5.00	35.41	161.60	10.70	69.02	91.40	5.00	21.97
底质类型									
巨石%	100.00	0.00	61.41	100.00	0.00	62.32	100.00	0.00	60.73
卵石%	50.00	0.00	14.31	50.00	0.00	11.10	45.00	0.00	15.86
砾石%	40.00	0.00	8.78	30.00	0.00	5.46	40.00	0.00	10.35
泥沙%	100.00	0.00	15.46	100.00	0.00	24.20	100.00	0.00	13.05