

潮白河(北京段)大型底栖动物多维度多样性及群落稳定性特征*

曾春芽^{1,2}, 张敏^{1,2**}, 渠晓东^{1,2}, 杜龙飞¹, 张宇航¹

(1: 中国水利水电科学研究院 流域水循环与水安全全国重点实验室, 北京 100038)

(2: 水利部京津冀水安全保障重点实验室, 北京 100038)

摘要: 潮白河流域是北京市生物多样性热点区域, 研究潮白河大型底栖动物生物多样性和群落稳定性对了解潮白河水生态系统、提升生态系统保护质量有重要意义。本研究在潮白河北京段山区和平原布设 44 个样点, 于 2020 年 9 月(秋季)、12 月(冬季)和 2021 年 4 月(春季)、7 月(夏季)开展大型底栖动物群落及多样性调查。本研究基于四次调查的底栖动物数据, 分析潮白河北京段底栖动物多维度生物多样性和群落稳定性的时空变化, 利用 Pearson 相关性系数和广义线性模型分析各生物多样性指数和各群落稳定性指数之间的关系。结果表明, 潮白河北京段底栖动物的生物多样性和群落稳定性季节变化不显著, 山区与平原区差异显著。山区 Margalef 丰富度指数等物种多样性较高, 但是 Pielou 均匀度指数较低 ($P < 0.05$)。此外, 各功能多样性指数表示山区底栖动物功能性状更丰富, 冗余种更多。山区底栖动物次级生产力、周转率、物种竞争强度比平原区低, 凝聚力比平原高, 山区底栖动物群落特征季节变化比平原小, 这表明山区群落稳定性比平原区高。从 Pearson 相关性分析得知, 不同的生物多样性指数之间存在显著相关性 ($P < 0.05$), 而表征群落稳定性的不同指数之间相关性较弱且不显著 ($P > 0.05$)。若分析多样性与稳定性之间的相关性发现, 物种分布越均匀、物种丰富度越高、生态位分化程度越高, 则次级生产力越低, 周转率越大, 物种竞争越小, 群落凝聚力越小。山区和平原底栖动物群落稳定性最简约模型都更倾向于用分类多样性和功能多样性解释潮白河底栖动物群落稳定性的变化, 功能分异度 (FDiv) 被选择的次数最多, 表明物种性状丰度的差异性和种间生态位的互补程度是影响潮白河北京段底栖动物群落稳定性的关键因素。但是仅有平原次级生产力的最简约广义线性模型的模型解释度较高, 其余各模型解释度均较低, 环境因素可能对潮白河底栖动物群落稳定性影响更大。

关键词: 大型底栖动物; 生物多样性; 群落稳定性

Multiple biodiversity and community stability of benthic macroinvertebrates in the Beijing section of Chaobai River*

Zeng Chunya^{1,2}, Zhang Min^{1,2**}, Qu Xiaodong^{1,2}, Du Longfei¹, Zhang Yuhang¹

(1: State key Laboratory of Water Cycle and Water Security in River Basin, China Institute of Water Resource and Hydropower Research, Beijing 100038, China)

(2: Key Laboratory of Water Safety for Beijing-Tianjin-Hebei Region of Ministry of Water Resources, Beijing 100038, China)

Abstract: The Chaobai River basin, a biodiversity hotspot in Beijing, plays a crucial role in understanding the river's ecosystem and improving protection quality. This is achieved through studies on benthic macroinvertebrates, biodiversity and community stability. In this study, 44 sampling sites were established in the mountainous and plain sections of the Chaobai River basin, and surveys of benthic macroinvertebrates communities and their diversity were conducted in September 2020 (autumn), December 2020 (winter), April 2021 (spring), and July 2021 (summer). Utilizing the data obtained from these surveys, a comprehensive analysis was conducted to examine the spatiotemporal variations in the multidimensional biodiversity and community stability of benthic macroinvertebrates within the Beijing section of the Chaobai River basin. This analysis employed Pearson correlation coefficients and generalized linear models to explore the relationships between various biodiversity and community stability indices. The results indicated that the biodiversity and community stability of benthic macroinvertebrates in the Chaobai River exhibited no significant seasonal fluctuations, while pronounced differences were observed between mountainous and plain regions. The Margalef richness index and other species diversity indices were found to be elevated in the mountainous area, while the Pielou evenness index was reduced ($p < 0.05$). The analysis of functional diversity indices indicated a greater abundance of both functional traits and redundant species in the mountainous section. Secondary productivity, turnover rate, and species competition intensity of benthic macroinvertebrates were lower in the mountainous area of the Chaobai River than in the plain area, while cohesion was higher, suggesting greater community stability in the mountainous area. Pearson correlation analysis revealed significant correlations between different biodiversity indices, while correlations between indices representing community stability were weak and not significant ($p > 0.05$). A correlation analysis was conducted between diversity and stability, with the findings indicating that a more uniform species distribution, higher species richness, and greater niche differentiation resulted in higher secondary productivity, a larger turnover rate, less intense species competition, and greater community cohesion. This, in turn, led to

*2025-02-08 收稿; 2025-05-30 收修稿。

国家重点研发计划项目 (2024YFC3212600) 和流域水循环模拟与调控国家重点实验室资助项目 (SKL2024YJTS04) 联合资助。

**通信作者; E-mail: zhangmin@iwhr.com

higher community stability. The most parsimonious models for community stability in both mountainous and plain areas favoured taxonomic and functional diversity to explain changes in benthic macroinvertebrates community stability in the Chaobai River. The most frequently selected option was functional divergence (FDiv), indicating that differences in species trait abundance and interspecific niche complementarity are key factors affecting benthic macroinvertebrates community stability in the Chaobai River. However, it was the model for secondary productivity in the plain area that exhibited comparatively high explanatory power; the other models demonstrated low explanatory power. This finding suggests that environmental factors may exert a greater influence on the stability of the benthic macroinvertebrates community in the Beijing section of the Chaobai River.

Keywords: benthic macroinvertebrates; biodiversity; community stability

群落稳定性是指群落在受到外界环境干扰后恢复到原来状态和抵抗干扰维持自身状态的能力, 包含了群落生态多个方面的特征, 较为常见的度量指标有抵抗力、恢复力、变异性和持久性^[1]。有研究表明, 生物群落的复杂性与群落的稳定性密切相关^[2], 群落生态网络结构越复杂, 群落稳定性越高^[3], 但也有人认为简单生态系统更可能趋于稳定^[4]。

生物多样性 - 群落稳定性的关系复杂, 备受生态学界关注^[5]。生物多样性具有多个维度, 包括物种多样性、分类多样性和功能多样性。传统的物种多样性指标如 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数等, 能够反映物种数量以及相对丰度分布均匀程度的变化^[6]。Warwick 和 Clarke^[7]提出分类多样性指数, 考虑了物种间的分类学上的亲缘关系, 可以增补物种多样性仅考虑物种数量与丰度的不足^[8]。功能多样性指数则是基于生物功能性状多样性量化方式, 能反映生物群落物种的功能性状特征, 对环境适应的情况^[9]。Cusson^[5]等研究海洋底栖生物群落的生物多样性与稳定性之间关系发现, 物种丰富度较高的群落更容易经历物种数量和丰度的波动, 稳定性随着物种丰富度的增加而降低。夏迎等^[9]在鄱阳湖湿地的研究发现底栖动物多样性与群落稳定性呈现正相关, 其中功能多样性与群落周转率的相关度最高。赵茜等^[3]研究揭示了物种越丰富、分布越均匀、群落结构越复杂的底栖动物群落稳定性越高。Liu 等^[10]通过分析赤水河的底栖动物群落发现, 系统发育多样性和功能多样性对群落稳定性的贡献更大。这些都表明, 生物多样性从多个维度上对群落的稳定性产生影响。

潮白河是北京市年流量最大的水系^[11], 具有很大的生态效益与社会经济价值, 其水生态系统健康状况对北京市水资源的可持续利用有重要意义^[12]。底栖动物作为河流生态系统的重要组成部分, 其群落结构的稳定性可有效衡量河流生态系统稳定性^[13]。因此, 本研究以潮白河北京段为研究对象, 分析底栖动物多样性与群落稳定的分布特征, 研究底栖动物多样性特征对群落稳定性的贡献, 为区域内的生物多样性保护及生态系统的管理提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

潮白河水系的北部、西部为燕山, 东部、南部为平原, 流域面积 19 354 km², 河道全长 458 km, 北京市境内流域面积 5 613 km², 长 118 km^[11]。潮白河北京段根据河段位置可以分为山区和平原两段。第一段为山区段, 位于密云区及怀柔区的山区部分, 水质较好, 主要为天然河流; 第二段为平原段, 位于密云区和怀柔区的城区部分及顺义区和通州区等城市化水平较高地区, 受人类活动干扰强烈。

研究区域选取了潮白河北京段 44 个采样点, 于 2020 年秋季 (9 月)、2020 年冬季 (12 月)、2021 年春季 (4 月)、2021 年夏季 (7 月) 开展 4 期大型底栖动物调查, 采样点位分布如图 1 所示。

1.2 底栖动物采集及鉴定

在山区的可涉河流和河岸带坡度较缓水草丰茂的不可涉河流等采样人员可以下水采样的可涉水区域中使用索伯网 (采样面积 0.0625 m², 网径 420 μm) 进行大型底栖动物采集, 在采样人员无法下水采样的不可涉区域中使用彼得逊采泥器进行采集。将样品洗净粗挑选后放入含有 95% 乙醇的样品瓶中固定保存, 带回实验室进行分类鉴定, 将底栖动物物种尽量鉴定到种, 少部分鉴定到科属, 然后通过计数和称重 (湿重) 样品, 得出相应面积的密度和生物量, 物种的鉴定和计数参照文献^[14,15]。

1.3 生物多样性指数

选取大型底栖动物的物种多样性指数、功能多样性指数、分类多样性指数来表征潮白河北京段底栖动物的多样性状况。

物种多样性指数是只考虑物种数和相对丰度的生物多样性量化方式, 不考虑分类学群体及物种功能性状等因素。物种多样性包括 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数和 Pielou 均匀度指数等, 这些指标被广泛用于评价生物群落的物种多样性^[16]。

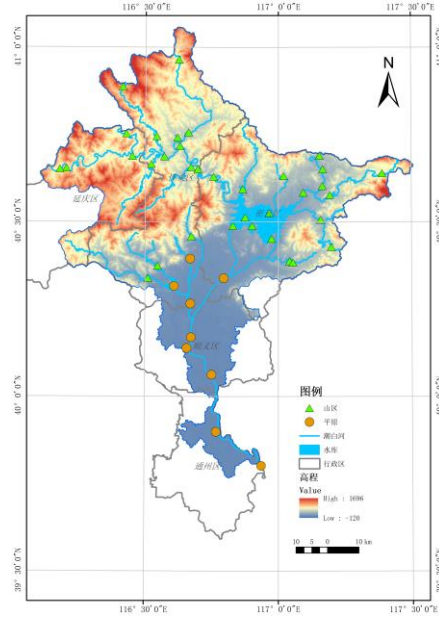


图 1 潮白河北京段采样点分布

Fig. 1 Distribution of sampling sites in the Beijing section of Chaobai River

分类学多样性指数同时考虑群落物种间亲缘关系及分类阶元信息，物种多样性相同的群落分类多样性不一定相同^[17]，分类多样性指数可以作为对于物种多样性的补充^[8]。对于底栖动物基于分子进化的谱系关系仍没有清晰的认知，根据门、纲、目、科、属、种等底栖动物的不同分类等级的物种名录，对分类多样性指数进行计算，包括分类多样性指数 (Taxonomic diversity, Δ)、分类差异性指数 (Taxonomic distinctness, Δ^*)、平均分类差异性指数 (Average taxonomic distinctness, Δ^+) 和分类差异变异性指数 (Variation in taxonomic distinctness, Δ^+)。分类多样性指数 (Δ) 表示任意两物种在分类树中的平均距离，评估了种间亲缘关系的远近，分类差异性指数 (Δ^*) 在忽略相同个体间路径距离的基础上，计算任意两物种在分类树中的平均进化距离，分类亲缘关系、丰度及物种分布的均匀性都可能影响这两指数的高低^[8]。平均分类差异性指数 (Δ^+) 和分类差异变异性指数 (Δ^+) 都不考虑物种丰度，依据物种名录计算物种之间的平均进化分类距离长度，亲缘关系越近，距离越短，平均发育差异性指数值 (Δ^+) 越小，物种在分类树中分布不均匀，种间进化差异性越大，进化路径较长，分类差异变异性指数越小 (Δ^+)^[8]。各分类多样性指数计算公式如下：

$$\Delta = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} X_i X_j}{\sum \sum_{i < j} X_i X_j + \sum_i X_i (X_i - 1) / 2} \quad (1)$$

$$\Delta^* = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} X_i X_j}{\sum \sum_{i < j} X_i X_j} \quad (2)$$

$$\Delta^+ = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}}{S(S-1)/2} \quad (3)$$

$$\Delta^+ = \frac{\sum \sum_{i < j} (\omega_{ij} - \Delta^+)^2}{S(S-1)/2} \quad (4)$$

式中， X_i 为第 i 个种类数量； ω_{ij} 为第 i 个和第 j 个种类在分类树中的路径长度； S 为群落中出现的种类数。

功能多样性指数则是基于生物功能性状多样性量化方式，能反映生物群落对环境适应的情况^[18]。参考已有文献^[18-21]，收集选取了可量化分类的化性、漂移性、游泳能力、吸附能力、形状、成熟个体大小、流态偏好、温度偏好、生活型、营养习性等 10 个底栖动物生物性状，具体性状等级见表 1，结合物种丰度对底栖动物的功能多样性指数进行计算。功能多样性主要选取了功能丰富度指数 (FRic)、功能均匀度指数 (FEve)、功能分异度指数 (FDiv) 和二次熵指数 (RaoQ) 来表征。功能丰富度 (FRic) 表示群落功能性状的丰富度，值越大表明物种对生态空间利用度越高，对资源的利用率越高^[22]。功能均匀度 (FEve) 表示性状丰度在功能空间中分布的均匀度，值越大表明物种对资源的利用率越高^[22]。功能分异度指数 (FDiv) 表示性状丰度的差异性，值越高表示种间生态位分化程度越高^[22]。功能均匀度和功能差

异指标能有效检测由环境过滤或种间竞争的群落构建过程^[23]。二次熵指数（RaoQ）反映功能性状的丰富度及丰度差异性两方面的信息，指示了种间功能冗余和生态位互补的程度。值越大表示生态位互补程度越高，冗余种越多^[23]。冗余种通过功能补偿作用维持群落功能稳定性^[24]。各功能多样性计算公式如下：

表 1 底栖动物功能性状、性状等级和代码^[20]

Table 1 The functional traits, trait state and code of macroinvertebrates^[20]

性状	性状等级	代码	性状	性状等级	代码
化性	少于 1 世代/a	Volt1	生活型	捕食者	Trop4
	1 世代/a	Volt2		撕食者	Trop5
	2 世代或多代/a	Volt3		穴居	Habi1
形状	流线型	Shpe1		攀爬	Habi2
	非流线型	Shpe2		蔓生	Habi3
成熟个体大小	小(<9mm)	Size1	游泳能力	附着	Habi4
	中等(9-16mm)	Size2		游泳	Habi5
	大(>16mm)	Size3		无	Swim1
流态偏好	沉积型	Rheo1		弱	Swim2
	沉积型和侵蚀型	Rheo2		强	Swim3
温度偏好	侵蚀型	Rheo3	漂移性	极少	Drft1
	喜凉	Ther1		一般	Drft2
	广温	Ther2		较高	Drft3
营养习性	喜热	Ther3	附着能力	无	Atch1
	集食者	Trop1		有	Atch2
	滤食者	Trop2		二者兼备	Atch3
	植食者	Trop3			

$$FRic = SF_{ci}/Rc \quad (5)$$

式中， SF_{ci} 为群落内物种占据的生态位； Rc 为绝对特征值范围。

$$FEve = \sum_{i=1}^S \min(P_i, 1/S) \quad (6)$$

式中， P_i 为物种 i 的相对特征值； S 为总物种数。

$$FDiv = (2/\pi) \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^N \left[(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 \times A_i \right] \right] \quad (7)$$

式中， C_i 为第 i 项生物性状的个数； A_i 为第 i 项生物性状的相对丰富度， $\overline{\ln x}$ 为物种多度自然对数的加权平均， N 为种类的总个体数。

$$RaoQ = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_i P_j \quad (8)$$

式中， P_i 和 P_j 为物种 i 和物种 j 的相对丰度； S 为总物种数， d_{ij} 为物种 i 和物种 j 之间的距离，当两物种之间生物性状完全相同时， $d_{ij} = 0$ ；当生物性状完全不相同， $d_{ij} = 1$ 。

1.4 群落稳定性度量

本研究采用群落次级生产力、周转率（P/B 比值）、群落凝聚力来表征底栖动物的群落功能与稳定性特征。

次级生产力是指养生物通过新陈代谢固定有机物的速率，主要受到个体生长速率影响^[9]。本研究大型底栖动物群落的次级生产力估算采用 Brey 的经验公式^[25]与底栖动物湿重-干重的换算关系^[26]，该经验公式相对准确地估计了次级生产力并已在许多研究中应用^[9,10,27]，Brey 经验公式如下：

$$\lg SP = -0.4 + 1.007 \lg B - 0.27 \log W \quad (9)$$

$$W = B/A \quad (10)$$

式中，SP 为底栖动物次级生产力（g（去灰干重，AFDW）/（m²·a））；B 为底栖动物年均去灰干重生物量（g/m²），生物量湿重转化为干重的比例采用 5: 1，干重转化为去灰干重（AFDW）的比例采用 10: 9；软体动物带壳湿重和无灰干重的换算比例参考文献^[28-32]；W 为各采样点不同物种个体去灰干重（g）；A 为底栖动物年均密度（个体/m²）。

次级生产力/生物量（P/B 比值）是群落最大生产能力的指标，其数值高低与生物的更替率相关^[33]。P/B 值高则说明底栖动物个体小、更替率高、新陈代谢快，对环境变化适应力强^[33]。因此，P/B 值高的群落，群落稳定性较高，当群落受到干扰时，能够迅速恢复到原始状态^[9]。

Herren 和 McMahon^[34]提出了凝聚力（Cohesion），通过分别表征群落中物种间的正负共现关系，来了解物种相互作用和群落连通性。有 Hernandez 等研究表明^[35]，具有较大凝聚力的群落往往更稳定，其 β 多样性沿环境（或空间、时间）的变化更小。正凝聚力反映了群落中种间共生协作关系，负凝聚力则反映了种间竞争抑制关系，而 | 负凝聚力 | / 正凝聚力越大，群落中物种竞争关系可能越激烈^[3]。正负凝聚力计算公式如下：

$$\begin{aligned} C_j^{pos} &= \sum_{i=1}^n a_i \cdot \bar{r}_{i,r>0} \\ C_j^{neg} &= \sum_{i=1}^n a_i \cdot \bar{r}_{i,r<0} \end{aligned} \tag{11}$$

式中， a_i 为物种 i 在样本 j 中的丰度； 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 $\bar{r}_{i,r<0}$ 计算为与其与网络中所有其它物种的所有显著正相关或负相关性的均值^[35]，总凝聚力为负凝聚力的绝对值与正凝聚力之和。

1.5 数据处理

在 R 语言（版本 4.4.0）对生物多样性指数进行计算：使用“Vegan”包中的“diversity”函数计算物种多样指数，“taxondive”和“taxa2dist”函数计算分类多样性指数，使用“FD”包中的“dbFD”函数计算功能多样性指数。参照公式对底栖动物群落次级生产力及其周转率 P/B 进行计算。参考论文模型^[34]，使用 R 语言对基于 Spearman 相关性的群落凝聚力指数进行计算。使用“aov”函数和“LSD.test”完成单因素方差分析和事后比较判断潮白河底栖动物群落不同季节不同河段的生物多样性和群落稳定性的差异，使用“corrplot”包对各指数进行 Pearson 相关性分析。将各指数数据进行 min-max 归一化消除量级差异后，使用“MASS”包进行双向逐步回归选择最简约广义线性模型。样点分布图采用 ArcGIS 10.5 软件绘制。

2 结果

2.1 底栖动物物种组成

4 次调查共采集到大型底栖动物 211 种，隶属 5 门 9 纲 21 目 75 科 160 属，其中水生昆虫多达 169 种，占物种数的 80.09%，在山区河段采集到的 EPT 水生清洁昆虫有 36 种，而在平原河段只采集到 3 种。山区河段和平原河段相对丰度大于 5% 的优势物种差别较大，山区以四节蜉等清洁种为主，平原河段则以摇蚊和螺类等耐污种为主，沼虾适应性好，耐轻度污染，是两个河段的共同优势种。

表 2 潮白河北京段不同河段大型底栖动物群落优势物种及其相对丰度

Table 2 Dominant species and relative abundance in the macroinvertebrate in different river sections of the

Chaobai River		
优势种	山区	平原
三带环足摇蚊 <i>Cricotopus trifasciatus</i>		16.81%
球附器摇蚊 <i>Kiefferulus</i> sp.		8.13%
四节蜉 <i>Baetis</i> sp.	12.61%	
纹石蛾 <i>Hydropsyche</i> sp.	9.13%	
沼虾 <i>Macrobrachium</i> sp.	8.60%	6.26%
正颤蚓 <i>Tubifex tubifex</i>	6.07%	
椭圆萝卜螺 <i>Radix swinhoei</i>		9.41%
赤豆螺 <i>Bithynia fuchsiana</i>		6.73%
梨形环棱螺 <i>Bellamya purificata</i>		13.97%

2.2 生物多样性的时空变化

潮白河北京段底栖动物各生物多样性指标中只有 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数和功能丰富度 (FRic) 表现出夏季显著低于其他季节 ($P < 0.05$)，夏季由于高流量冲刷和部分底栖动物幼虫羽化为成虫等原因，底栖动物的物种丰富度和功能丰富度有所下降。从空间分布上来说，山区的底栖动物 Margalef 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于平原区 ($P < 0.05$)，而山区的 Pielou 均匀度指数稍低于平原区 ($P < 0.05$)。分类差异变异性指数 (Δ^+) 山区显著低于平原 ($P < 0.05$)，山区底栖动物群落物种亲缘关系分异度更低，且分类差异变异性指数 (Δ^+) 对底栖动物生境变化更敏感。山区的功能丰富度指数 (FRic)、功能均匀度指数 (FEve) 和二次熵指数 (RaoQ) 显著高于平原 ($P < 0.05$)，而功能分异度指数 (FDiv) 显著低于平原 ($P < 0.05$)，山区底栖动物群落功能性状更多样且分布更均匀，群落资源利用率更高，冗余种更多。

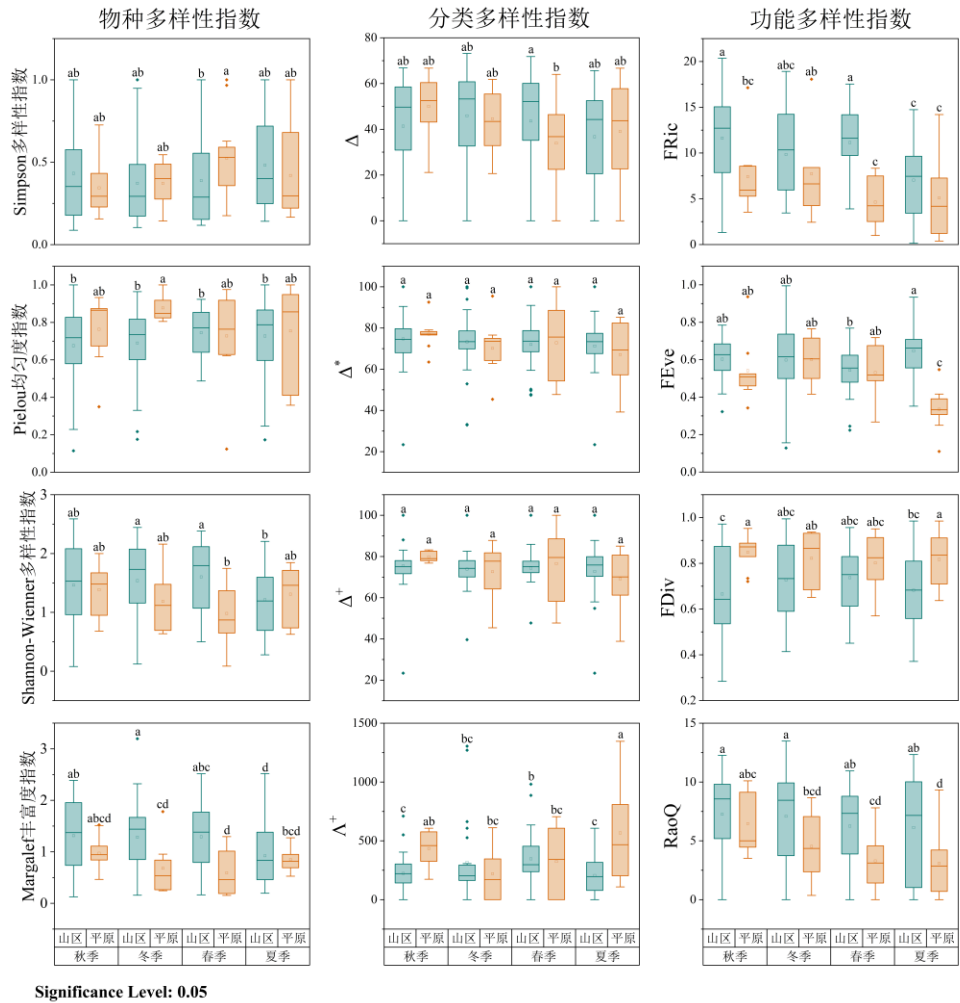


图2 潮白河北京段大型底栖动物生物多样性

Fig. 2 Biodiversity of macroinvertebrate in the Beijing section of Chaobai River

2.3 群落稳定性的时空变化

潮白河北京段平原底栖动物群落的次级生产力夏季显著高于其他季节，周转率夏季显著低于春季 ($P < 0.05$)，而山区的 | 负凝聚力 | / 正凝聚力冬季显著低于秋季和夏季 ($P < 0.05$)，平原的 | 负凝聚力 | / 正凝聚力冬季也显著低于春季和夏季 ($P < 0.05$)，总凝聚力无显著季节变化 ($P > 0.05$)，即平原河段夏季底栖动物个体生长速率较快，潮白河北京段冬季种间竞争强度相对较低。从空间分布来说，潮白河北京

段底栖动物群落山区的 | 负凝聚力 | / 正凝聚力显著小于平原 ($P < 0.05$), 而山区的周转率和总凝聚力显著大于平原 ($P < 0.05$)。总体来说, 潮白河北京段山区的各底栖动物群落特征的季节变化比平原小, 周转率比平原区高, 物种竞争强度比平原区低, 总凝聚力比平原区高, 这说明山区河段底栖动物群落稳定性比平原区高。

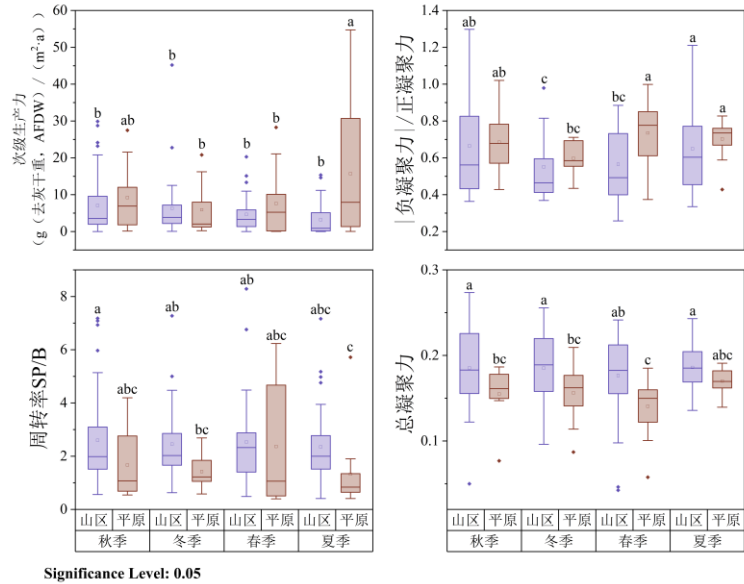


图 3 潮白河北京段大型底栖动物次级生产力及群落稳定性

Fig. 3 Secondary productivity and community stability of macroinvertebrate in the Beijing section of Chaobai River

2.4 生物多样性及群落稳定性的关系

采用 Pearson 相关性分析研究生物多样性指数及群落稳定性之间的关系, 不同的生物多样性指数之间存在较为显著相关性, 且 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数、分类多样性指数 (Δ)、功能丰富度 (FRic)、二次熵指数 (RaoQ) 有显著正相关 ($P < 0.05$), 而表征群落稳定性的不同指数之间次级生产力和周转率呈显著负相关关系 ($P < 0.01$)。说明这些生物多样性指数表征的信息可能有重叠, 其中分类多样性, 如平均分类差异性指数 (Δ^+), 与其他多样性指数相关性均较小。而次级生产力、周转率、凝聚力之间信息重叠较小, 可以从群落恢复力和抵抗力等不同角度度量群落稳定性状况。

次级生产力与 Pielou 均匀度指数、分类多样性指数 (Δ) 和功能均匀度 (FEve) 有显著负相关关系 ($P < 0.01$) (图 4), 即物种分布越均匀的群落次级生产力反而越低。周转率则与分类差异性指数 (Δ^*) 有显著负相关关系 ($P < 0.01$), 即物种亲缘关系越近的群落周转率越大。| 负凝聚力 | / 正凝聚力与 Simpson 多样性指数、分类差异性指数 (Δ^*) 和分类差异变异性指数 (Δ^+) 有显著正相关关系 ($P < 0.01$), Pielou 均匀度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数、分类多样性指数 (Δ)、功能丰富度 (FRic) 和二次熵指数 (RaoQ) 有显著负相关关系 ($P < 0.01$), 即物种多样性越高、分布越均匀、功能多样性越高的群落物种竞争关系越弱。总凝聚力与 Margalef 丰富度指数和二次熵指数 (RaoQ) 有显著正相关关系 ($P < 0.01$), 与平均分类差异性指数 (Δ^+)、分类差异变异性指数 (Δ^+)、功能分异度 (FDiv) 有显著负相关关系 ($P < 0.01$), 即物种丰富度越高、种间进化差异越小和生态位分化程度越小的群落总凝聚力越大。

以所有生物多样性指数为自变量, 各群落稳定性指数分别作为因变量, 使用 min-max 归一化消除指数间量级差异后, 采用赤池信息量法则 (AIC) 双向逐步回归分别筛选出各群落稳定性指数的最简约广义线性模型 (即 AIC 值最低的模型)。三类生物多样性指数均有指标被选入最简约线性模型, 这表明物种多样性、分类多样性、功能多样性共同影响着潮白河底栖动物群落稳定性。其中分类多样性指数和功能多样性指数被选中的次数更多, 这表明分类多样性和功能多样性能更好地解释潮白河底栖动物群落稳定性的变化。在山区, 群落稳定性最简约模型选择了 Pielou 均匀度指数、Margalef 丰富度指数、功能分异度 (FDiv)、功能均匀度 (FEve)、平均分类差异指数 (Δ^+)、分类差异变异性指数 (Δ^+)。在平原, 群落稳定性最简约模型选择了功能丰富度 (FRic)、功能分异度 (FDiv)、二次熵指数 (RaoQ)、分类差异性指数 (Δ^*)、平均分类差异指数 (Δ^+)、分类差异变异性指数 (Δ^+)。其中功能分异度 (FDiv) 和分类差异变

异指数 (Δ^+) 被选择的次数最多, 这表明物种性状差异性、生态位分化和资源竞争程度能从各个不同方面影响潮白河底栖动物群落稳定性。

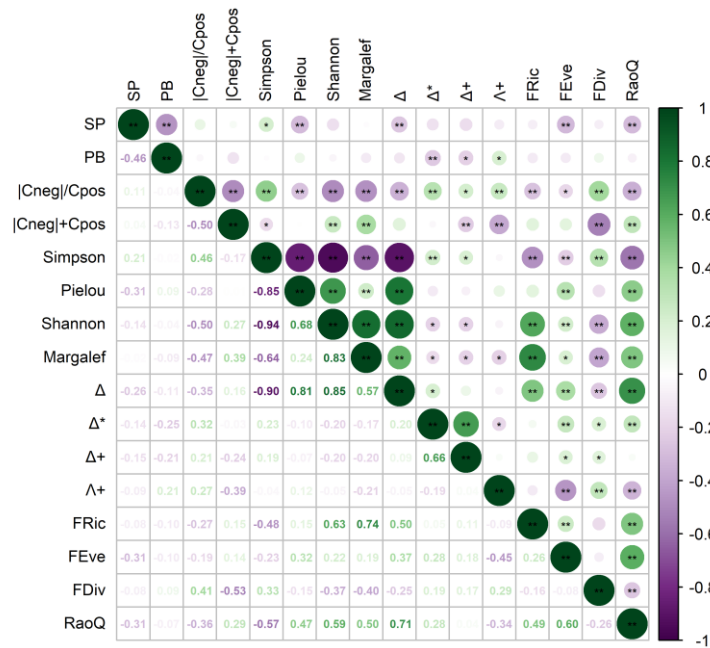


图 4 潮白河北京段各生物多样性指数、次级生产力、群落稳定性指数间 Pearson 相关性分析

Fig. 4 Pearson correlation analysis among macroinvertebrate biodiversity indices, community secondary productivity and stability

indices in the Beijing section of Chaobai River (** $P < 0.01$; * $P < 0.05$)

次级生产力和周转率的最简约模型在山区和平原区选择了不一样的多样性指数。从估计系数来看, 山区次级生产力和周转率受到物种均匀度的影响较大, 山区降低底栖动物均匀度但提高物种丰富度时可能会提高次级生产力, 而提高物种均匀度和减小种间进化差异可能会提高周转率。平原区则是受到功能冗余、生态位分化、物种均匀度和进化差异的影响较大, 减少冗余种和降低均匀度可能会提高平原区次级生产力, 提高生态位分化, 可能会提高周转率。凝聚力及其比值的最简约模型在山区和平原区选择的多样性指数比较相似。山区 | 负凝聚力 | / 正凝聚力最简约模型选择的多样性指数估计系数相差不大, 模型表明了如果提高山区底栖动物物种分布和功能性状分布均匀度并降低种间亲缘关系的分异度, 可能会加剧山区底栖动物物种竞争关系; 平原 | 负凝聚力 | / 正凝聚力最简约模型选择的指数中分类多样性指数的估计系数均较大, 表明平原底栖动物物种亲缘关系变近, 物种竞争关系加剧。总凝聚力最简约模型表明减小山区和平原的底栖动物功能分异度, 都可能会提高群落总凝聚力。

表 3 潮白河北京段山区次级生产力及各群落稳定性指数最简约广义线性模型

Tab.3 The most parsimonious GLM for community secondary productivity and stability indices in the mountainous area of the Chaobai

River						
响应变量	模型解释度 R^2	选择变量	估计系数	标准误差	t 值	P
次级生产力	0.17	Pielou	-2.18	0.45	-4.83	<0.001***
		Margalef	1.56	0.49	3.16	0.002**
		FDiv	-0.64	0.34	-1.91	0.059
周转率	0.27	Δ^+	1.14	0.28	4.09	<0.001***
		FRic	-0.58	0.23	-2.48	0.0148*
		Δ^*	-1.24	0.54	-2.31	0.0327*
负凝聚力 / 正凝聚力	0.25	Simpson	0.83	0.19	4.37	<0.001***
		Δ^*	0.50	0.27	1.87	0.064
		FEve	0.61	0.26	2.31	0.023*
		Δ^+	0.45	0.29	1.55	0.023*
总凝聚力	0.45	FDiv	-0.45	0.08	-5.91	<0.001***
		Δ^+	-0.78	0.14	-5.52	<0.001***

此外，仅有平原次级生产力的最简约广义线性模型的模型解释度（ $R^2 = 0.74$ ）较高，其余各模型解释度均较低，这可能是由于生物多样性等因素对潮白河北京段底栖动物群落稳定性的影响有限，水体理化性质、底质组成和河流形态等环境因素可能对潮白河底栖动物群落稳定性也有很大影响^[37]。

表 4 潮白河北京段平原次级生产力及各群落稳定性指数最简约广义线性模型

Tab.4 The most parsimonious GLM for community secondary productivity and stability indices in the plain area of the Chaobai River						
响应变量	模型解释度	选择变量	估计系数	标准误差	t 值	显著性 P
次级生产力	0.74	RaoQ	-2.59	0.73	-3.53	0.002**
		FDiv	-1.52	0.49	-3.08	0.005*
		Pielou	-3.60	0.96	-3.75	<0.001***
		Δ^+	-3.04	0.94	-3.22	0.004
周转率	0.18	FDiv	2.64	0.92	2.88	0.007**
负凝聚力 /正凝聚力	0.26	FEve	-0.84	0.55	-5.51	<0.001***
		Δ^*	2.47	0.85	2.91	0.007**
		Δ^+	-2.12	0.95	-2.23	0.035*
		Pielou	-0.59	0.34	-1.73	0.095
总凝聚力	0.11	FDiv	-0.42	0.23	-1.86	0.07

3 讨论

潮白河北京段底栖动物多样性地理性差异较为显著，山区的底栖动物多样性高于平原。潮白河北京段山区河段受人为干扰小，生境多元，底质以卵石石块为主，水草丰茂，适合个体小、移动能力强的底栖动物生活，如四节蜉属、扁蜉属、纹石蛾属等喜好流水环境的水生昆虫；而平原区河段受城市化影响，河流渠道化严重，水体受污染、底质以泥为主的单一河流生境中则以耐污染的摇蚊、螺类等底栖动物为主^[12]。与张宇航等^[38]的研究结果相同，潮白河从山区到平原 EPT 昆虫等敏感种逐渐减少，被摇蚊等耐污种替代。山区多样化的生境给更多物种提供了栖息地，这使得山区的物种多样性和功能多样性更高，底栖动物群落对资源利用更充分。而城市化改变了平原河段生境，对底栖动物群落造成了重要影响，导致平原河段底栖动物群落结构单一，生物多样性下降。

从群落稳定性的角度，潮白河北京段山区河段底栖动物群落稳定性同样高于平原。山区底栖动物类群由于个体小，生活史周期短，生长所需要的能量少，能够适应山区相对较少的营养输入，故山区群落次级生产力的季节变化较小，有更高的周转率，在面对非致命干扰时有相对较强的恢复力^[9,33]。同时，多样化的生境使得山区的底栖动物群落功能性状分化，生态位互补，群落在面临干扰时产生了物种异质性，能够维持系统结构与功能，具有较高的韧性^[39,40]。山区底栖动物群落结构更复杂，使得群落的总凝聚力更强^[35]，山区群落在经历物种更替和丧失后，群落变异性小^[41]。因此山区底栖动物群落的上述特征使其拥有较高的群落稳定性。

从季节变化上来看，主要是夏季表现出多样性特征与其他季节的明显差异。夏季由于河流流量较高导致的河床冲刷，使得部分底栖动物不易定殖^[42]，并且该季节部分底栖动物从水生稚虫羽化为陆生成虫离开水体^[43]，可能是导致夏季潮白河北京段底栖动物物种丰富度和功能丰富度都有所下降的主要原因。然而，夏季的次级生产力显著高于其他季节，主要是由于夏季水温高、光照强有利于藻类生长繁殖^[44,45]，为底栖动物提供了更丰富的饵料来源，因而夏季底栖动物个体生长速率更快，有更高的次级生产力。而表征种间竞争强度的 | 负凝聚力 | / 正凝聚力表现出冬季种间竞争强度较小的特征，无论是在山区还是平原区。这主要是因为冬季低温显著降低底栖动物的代谢率和摄食活动^[46,47]，导致种间资源竞争强度减弱^[48]；并且，还有研究表明冬季底栖动物部分物种会通过垂直迁移进入深水区^[49]减少生态位重叠。此外，群落凝聚力并未显示出季节变化，但是空间差异显著，因而可以作为表征不同区域底栖动物群落稳定性差异分析的重要指示因子。

多维度多样性指数在表征群落稳定性方面往往具有较好的指示效果^[9,10,23]。潮白河北京段具有较高的分类多样性和功能多样性，这两类多样性指数包含了物种进化分类和种间生物性状的差异性的信息^[8,18]。本研究发现分类多样性和功能多样性对群落稳定性的解释度更高，能有效地识别群落生物性状对外界环境干扰的响应，在前人的研究中也发现了这一点^[10,50]。Willig^[51]研究发现更多的物种和更丰富的功能性状能更充分地利用限制性的资源，产生更高水平的群落生产力。但是本研究分析发现潮白河北京段平原河段中生态位互补程度高、对资源利用更充分的群落次级生产力反而越低。这与夏迎等^[9]在鄱阳湖的研究相同，这种差异可能是由于不同群落优势物种差异所导致的，潮白河平原河段和鄱阳湖中底栖动物体型及生物量都较大，而次级生产力与物种的生物量密切相关，受优势物种组成影响大。

然而, 尽管潮白河北京段山区河段的底栖动物群落稳定性高于平原, 但是山区河段底栖动物功能分异度提高可能会导致群落稳定性下降。在北京市众多河流水系中潮白河水系生态状况是最好的^[52], 潮白河底栖动物多样性已经达到了一个较高水平, 此时提高功能分异度, 可能会使得底栖动物群落均匀度下降, 变异程度提高, 会增强种间竞争作用, 导致群落凝聚力下降, 反而不利于群落的稳定性^[53]。这是潮白河流域及类似的生物多样性热点区域在开展保护工作时应重点关注的问题。

生物多样性与群落稳定性的关系因具体的生物群落而异^[54]。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^[3], 潮白河北京段底栖动物群落特征受生物多样性变化影响有限。董雅欠等^[55]研究发现 $\text{NO}_2\text{-N}$ 等环境因子对潮白河的浮游动物有很大影响, 河流生态系统是一个整体系统且底栖动物是河流生态系统承上启下的重要部分^[13], 因此环境因素也同样可能是潮白河底栖动物群落重要的影响因子^[36,37]。因此, 在后续研究中应结合区域内的环境因素, 探讨生物多样性-群落稳定性-生态系统稳定性的关系, 以阐明区域内物种共存及种间竞争对群落稳定性的影响, 维护区域内的生态系统稳定性。

5 参考文献

- [1] Zhang J H, Huang Y M. Biodiversity and stability mechanisms: understanding and future research. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(13): 3859-3870. DOI:10.5846/stxb201411062196. [张景慧, 黄永梅. 生物多样性与稳定性机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(13): 3859-3870.]
- [2] Coyte K Z, Schluter J, Foster K R. The ecology of the microbiome: networks, competition, and stability. *Science*, 2015, 350(6261): 663-666. DOI:10.1126/science.aad2602.
- [3] Zhao Q, Pan F X, Li B *et al.* Response mechanism of benthic invertebrate diversity and stability to land-use patterns in mountainous rivers. *Acta Ecologica Sinica*, 2024,44(17). DOI:10.20103/j.stxb.202312182749. [赵茜, 潘福霞, 李斌等. 山区河流底栖动物多样性与稳定性对土地利用方式响应机制研究. 生态学报, 2024(17): 1-15.]
- [4] Wang C T, Long R J. Species diversity, community stability and ecosystem function——extension of the continuous views. *Pratacultural Science*, 2005(6): 1-7. DOI:10.3969/j.issn.1001-0629.2005.06.001. [王长庭, 龙瑞军. 草地生态系统中物种多样性、群落稳定性和生态系统功能的关系. 草业科学, 2005(6): 1-7.]
- [5] Cusson M, Crowe T P, Araújo R, *et al.* Relationships between biodiversity and the stability of marine ecosystems: comparisons at a european scale using meta-analysis. *Journal of Sea Research*, 2015, 98: 5-14. DOI:10.1016/j.seares.2014.08.004.
- [6] Chen J, Jiang W X, He S S *et al.* Study of macroinvertebrate species and functional diversity in the New Xue River, Shandong Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(9) : 3328-3336. DOI:10.5846/stxb201706241143. [陈静, 蒋万祥, 贺诗水等. 新薛河底栖动物物种多样性与功能多样性研究. 生态学报, 2018, 38(9): 3328-3336.]
- [7] Clarke K R, Warwick R M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 35(4): 523-531. DOI:10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.
- [8] Zhu X F, Chen B, Yu W W *et al.* Discussion on taxonomic diversity indices and taxonomic sufficiency for macrobenthos in Xiamen Bay. *Acta Ecologica Sinica*, 2018,38(15) : 5554-5565. DOI:10.5846/stxb201708121452. [朱晓芬, 陈彬, 俞炜炜等. 厦门湾大型底栖动物分类学多样性指数及分类充分性. 生态学报, 2018, 38(15): 5554-5565.]
- [9] Xia Y, Yang W J, Zhong J *et al.* Effects of macroinvertebrate diversity on community secondary productivity and stability in the Poyang Lake wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(8) :3337- 3347. DOI:10.20103/j.stxb.202305301142. [夏迎, 阳文静, 钟洁等. 鄱阳湖周边湿地大型底栖无脊椎动物多样性对群落次级生产力及稳定性的影响. 生态学报, 2024(8): 1-11.]
- [10] Liu Y, Zhang M, Peng W, *et al.* Phylogenetic and functional diversity could be better indicators of macroinvertebrate community stability. *Ecological Indicators*, 2021, 129: 107892. DOI:10.1016/j.ecolind.2021.107892.
- [11] Li L J, Zhen H X. Characteristics and Driving Forces of Annual Runoff Changes for Rivers in North China——A case study in the Chaobaihe River. *Acta Geographica Sinica*, 2000(3): 309-317. DOI:10.11821/xb200003007. [李丽娟, 郑红星. 华北典型河流年径流演变规律及其驱动力分析——以潮白河为例. 地理学报, 2000(3): 309-317.]

- [12] Zhang Y H, Qu X D, Peng W Q *et al.* Health Assessment of the Stream Ecosystem in Beijing, China. *Environmental Science*, 2023, 44(10): 5478–5489. DOI:10.13227/j.hjxx.202210340. [张宇航, 渠晓东, 彭文启等. 北京市河流生态系统健康评价. 环境科学, 2023, 44(10): 5478–5489.]
- [13] Zhang Y H, Zhang M, Peng W Q *et al.* Distribution pattern of macroinvertebrate community and its relationships with environmental factors in the Yongding River Basin. *Chinese Journal of Applied Ecology*, Nov. 2020, 31(11) : 3880–3888. DOI:10.13287/j.1001-9332.202011.038. [张宇航, 张敏, 彭文启等. 永定河流域大型底栖动物群落分布格局及其影响因子. 应用生态学报, 2020, 31(11): 3880–3888.]
- [14] Wiggins GB. Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera) . 2nd ed. Toronto: University of Toronto Press Inc, 1996.
- [15] Morse JC, Yang L, Tian L. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Tianjin: Hohai University Press, 1994.
- [16] Duan X H, Wang Z Y, Cheng D S. Benthic macroinvertebrates communities and biodiversity in various stream substrata. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1664–1672. DOI:10.3321/j.issn:1000-0933.2007.04.047. [段学花, 王兆印, 程东升. 典型河床底质组成中底栖动物群落及多样性. 生态学报, 2007, 27(4): 1664–1672.]
- [17] Liu G X, Jiang Q, Zhu Y Z *et al.* The Taxonomic Diversity of Planktonic Copepods in the North Yellow Sea. *Periodical of Ocean University of China*, 2010, 40(12): 89–96. DOI:10.16441/j.cnki.hdx.2010.12.013. [刘光兴, 姜强, 朱延忠等. 北黄海浮游桡足类分类学多样性研究. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2010, 40(12): 89–96.]
- [18] Jiang W X, Qu X D, Wu N C *et al.* Study on Species Diversity and Functional Diversity of Aquatic Insects in the Xiangxi River Basin, Shennongjia Region. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2021, 30(6): 1428–1436. DOI:10.11870/cjlyzyyhj202106016. [蒋万祥, 渠晓东, 吴乃成等. 神农架地区香溪河流域水生昆虫物种多样性与功能多样性研究. 长江流域资源与环境, 2021, 30(6): 1428–1436.]
- [19] Poff N L, Olden J D, Vieira N K M *et al.* Functional trait niches of north american lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 2006, 25(4): 730–755. DOI:10.1899/0887-3593(2006)025[0730:FTNONA]2.0.CO;2.
- [20] Jiang W X, Chen J, Wang H M *et al.* Study of macroinvertebrate functional traits and diversity among typical habitats in the New Xue River. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(6) :2007–2016. DOI:10.5846/stxb201703050358. [蒋万祥, 陈静, 王红妹等. 新薛河典型生境底栖动物功能性状及其多样性. 生态学报, 2018, 38(6): 2007–2016.]
- [21] Zhang J T, Fan L H. Development of Species Functional Diversity and Its Measurement Methods. *Mountain Research*, 2011, 29(5): 513–519. DOI:10.16089/j.cnki.1008-2786.2011.05.007. [张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法. 山地学报, 2011, 29(5): 513–519.]
- [22] Mason N W H, Moullot D, Lee W G *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112–118. DOI:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.
- [23] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H *et al.* Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 867–876. DOI:10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x.
- [24] Yao T H, Zhu Z H, Li Y N *et al.* Effects of functional diversity and functional redundancy on the community stability of an alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(6) :1547–1558. DOI:10.5846/stxb201408301725. [姚天华, 朱志红, 李英年等. 功能多样性和功能冗余对高寒草甸群落稳定性的影响. 生态学报, 2016, 36(6): 1547–1558.]
- [25] Brey T. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch*, 1990, 32: 329–343. DOI:10.1016/0025-3227(90)90034-H.
- [26] Yan Y J, Liang Y L. A Study of Dry to Wet Weight Ratio of Aquatic Macroinvertebrates. *Journal of Huazhong University of Science and Technology(Natural Science Edition)*, 1999(9): 61–63. DOI:10.13245/j.hust.1999.09.021. [闫云君, 梁彦龄. 水生大型无脊椎

动物的干湿重比的研究. 华中理工大学学报, 1999(9): 61–63.]

- [27] Dou Q M, Du X, Wang L, *et al.* Effects of land use and aquatic environmental factors on secondary productivity of macro-invertebrates: A case of Lake Lianhuan Group, northeast China. *J. Lake Sci.*, 2024, 36(3): 846-857. DOI: 10.18307/2024.0332.[窦乾明, 都雪, 王乐, 等. 土地利用和水环境因子对大型底栖动物次级生产力的影响: 以东北地区连环湖为例. 湖泊科学, 2024, 36(3): 846-857.]
- [28] Zhao W H, Wang H J, Wang H Z, *et al.* Conversion methods of freshwater snail tissue dry mass and ash free dry mass. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(6): 1452-1458. DOI:10.13287/j.100. [赵伟华, 王海军, 王洪铸, 等. 淡水螺类去壳干重和无灰干重的换算方法. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1452-1458.]
- [29] Zhang J, Gao Z H, Ma X H, *et al.* Conversion methods for dry weight of *Corbicula fluminea* in Datong Lake. *Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences)*, 2014, 40(6): 633-636. DOI:10.13331/j.cnki.jhau.2014.06.014. [张健, 高子涵, 马行厚, 等. 大通湖河蚬(*Corbicula fluminea*)干重的换算方法. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2014, 40(6): 633-636.]
- [30] Ding J H, Deng D G. Relationships between Shell Dimension Parameters of 3 Mollusks from Huaihe River and their Wet Mass, and Tissue Dry Mass. *Journal of Huaibei Normal University(Natural Sciences)*, 2015, 36(4): 59-63. DOI:10.3969/j.issn.2095-0691.2015.04.012. [丁建华, 邓道贵. 淮河干流三种贝类形态参数与其湿重和干重之间的关系. 淮北师范大学学报(自然科学版), 2015, 36(4): 59-63.]
- [31] Yan Y J, Liang Y L, Wang H Z. Annual Production of *Bellamya aeruginosa* in Houhu Lake, Wuhan. *J. Lake Sci.*, 2000, (1): 68-72. DOI:10.18307/2000.0111. [闫云君, 梁彦龄, 王洪铸. 武汉后湖铜锈环棱螺的周年生产量. 湖泊科学, 2000, (1): 68-72.]
- [32] Yan Y J, Liang Y L, Wang H Z. Production of gastropods in lake biandantang I. annual production of *bellamya aeruginosa*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1999, (4): 346-351. DOI:10.3321/j.issn:1000-3207.1999.04.008. [闫云君, 梁彦龄, 王洪铸. 扁担塘螺类生产力的研究 I. 铜锈环棱螺的周年生产量. 水生生物学报, 1999, (4): 346-351.]
- [33] Li X Z, Wang H F. The Secondary Production Of Macroinvertebrates In Jiaozhou Bay, Shandong. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2005(6): 49–55. DOI:10.3321/j.issn:0029-814X.2005.06.006.[李新正, 王洪法. 胶州湾大型底栖动物次级生产力初探. 海洋与湖沼, 2005(6): 49–55.]
- [34] Herren C M, McMahon K D. Cohesion: a method for quantifying the connectivity of microbial communities. *The ISME Journal*, 2017, 11(11): 2426–2438. DOI:10.1038/ismej.2017.91.
- [35] Hernandez D J, David A S, Menges E S *et al.* Environmental stress destabilizes microbial networks. *The ISME Journal*, 2021, 15(6): 1722–1734. DOI:10.1038/s41396-020-00882-x.
- [36] Zhang Q, Yang T, Wan X, *et al.* Community characteristics of benthic macroinvertebrates and identification of environmental driving factors in rivers in semi-arid areas – A case study of Wei River Basin, China. *Ecological Indicators*, 2021, 121: 107153. DOI:https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107153.
- [37] Grönroos M, Heino J. Species richness at the guild level: effects of species pool and local environmental conditions on stream macroinvertebrate communities. *Journal of Animal Ecology*, 2012, 81(3): 679–691. DOI:https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01938.x.
- [38] Zhang Y H, Zhang M, Zhang H P, *et al.* Study on the spatial pattern of macroinvertebrate and their responses to environmental changes in Beijing rivers. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2018,13(4): 101-110 (in Chinese). DOI:10.7524/AJE.1673-5897.20180122004. [张宇航, 张敏, 张海萍等. 北京河流大型底栖动物空间格局及其环境响应研究. 生态毒理学报, 2018, 13(4): 101-110.]
- [39] Sakschewski B, Von Bloh W, Boit A *et al.* Resilience of amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1032+. DOI:10.1038/NCLIMATE3109.

- [40] Yunhai Z, Michel L, Xiaotao L *et al.* Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Global change Biology*, 2016, 22(4): 1445–55. DOI:10.1111/gcb.13140.
- [41] Weibing X, Yunpeng L, Wei L *et al.* Specialized metabolic functions of keystone taxa sustain soil microbiome stability. *Microbiome*, 2021, 9(1): 35–35. DOI:10.1186/s40168-020-00985-9
- [42] Chi S Y, Hu J, Zheng J X, *et al.* Characteristics of community structure and niche analysis of benthic macroinvertebrates in the upper reaches of Jinsha River. *J. Lake Sci.*, 2024, 36(4): 1192-1203. DOI:10.18307/2024. 0444. [池仕运, 胡俊, 郑金秀等. 金沙江上段大型底栖动物群落结构特征和生态位分析. 湖泊科学, 2024, 36(4): 1192-1203.]
- [43] Wei J Fu, Jing K, Wang Y H, *et al.* Community structure and seasonal variation of benthic macroinvertebrates in Nanxi River. *Journal of Hydroecology*, 2022, 43(4): 30-38. DOI:10.15928/j.1674-3075.202104190118. [韦建福, 敬凯, 王延辉等. 南溪河大型底栖无脊椎动物群落结构及其季节变化. 水生态学杂志, 2022, 43(4): 30-38.]
- [44] Sheng X R, Luo Z L, Sun G, *et al.* Community structure and dominant species niche characteristics of periphytic algae in the Beijing section of the Chaobai River. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2024, 14(1): 52-59. DOI: 10.12153/j.issn.1674-991X.20230588. [盛祥锐, 罗遵兰, 孙光等. 潮白河北京段着生藻类群落结构及其优势种生态位特征. 环境工程技术学报, 2024, 14(1): 52-59.]
- [45] Chen X, Zhou W Q, Li W F. Benthic diatom assemblages and their seasonal variation in streams along an urban-rural gradient in the Beijing metropolitan area. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(10): 3586-3595. DOI:10.5846/stxb201602200302. [陈向, 周伟奇, 李伟峰. 北京河流底栖硅藻沿城乡梯度带空间分布及其季节变化. 生态学报, 2017, 37(10): 3586-3595.]
- [46] Bonacina L, Fasano F, Mezzanotte V *et al.* Effects of water temperature on freshwater macroinvertebrates: a systematic review. *Biological Reviews*, 2023, 98(1): 191-221. DOI:10.1111/brv.12903.
- [47] Wang Y D, Xiong B X, Chen C B *et al.* The Effect of Environment Factors on Life Activity of Zoobenthos. *Journal of Zhejiang Ocean University(Natural Science)*, 2005,(3):60-64+87. DOI: 1008-830X(2005)03-0253-05. [王银东, 熊邦喜, 陈才保等. 环境因子对底栖动物生命活动的影响. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2005,(3):60-64+87.]
- [48] Scrine J, Jochum M, Ólafsson J S *et al.* Interactive effects of temperature and habitat complexity on freshwater communities. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(22): 9333-9346. DOI:10.1002/ecc3.341.
- [49] Loskotová B, Straka M, Pařil P. Sediment characteristics influence benthic macroinvertebrate vertical migrations and survival under experimental water loss conditions. *Fundamental and Applied Limnology*, 2019, 193(1): 39-49. DOI: 10.1127/fal/2019/1138.
- [50] Dias H Q, Sukumaran S, Neetu S *et al.* Benthic community resilience in two differently impacted tropical estuaries: taxonomic vs functional approaches. *Journal of Environmental Management*, 2022, 324: 116264. DOI:10.1016/j.jenvman.2022.116264.
- [51] Willig M R. Biodiversity and productivity. *Science*, 2011, 333(6050): 1709–1710. DOI:10.1126/science.1212453.
- [52] Zhang Y H, Yan X, Jiang B Q *et al.* Water ecosystem quality assessment on rivers in Beijing City using benthic index of biotic integrity. *J. Lake Sci.*, 2023, 35(6): 2010-2021. DOI:10.18307/2023. 0628. [张宇航, 颜旭, 姜兵琦等. 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.]
- [53] Fan K, Weisenhorn P, Gilbert J A *et al.* Wheat rhizosphere harbors a less complex and more stable microbial co-occurrence pattern than bulk soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 251–260. DOI:10.1016/j.soilbio.2018.07.022.
- [54] Pennekamp F, Pontarp M Tabi A *et al.* Biodiversity increases and decreases ecosystem stability. *Nature*, 2018, 563(7729): 109–112. DOI:10.1038/s41586-018-0627-8.
- [55] Dong Y Q, Zhao W, Ji S T *et al.* Community structure of zooplankton and water quality evaluation in Chaobai River system in Beijing. *Journal Of Dalian Ocean University*, 2020, 35(03): 424-431. DOI:10.16535/j.cnki.dlhyxb.2019-292. [董雅欠, 赵文, 季世琛等. 北京潮白河水系浮游动物群落结构特征及水质评价. 大连海洋大学学报, 2020, 35(03): 424-431.]