

河岸无脊椎动物多样性维持机制研究进展

王可洪^{1,2} 袁兴中^{1,3*} 张冠雄^{1,2} 武帅楷⁴ 刘双爽^{1,2} 张梦婕^{1,2}

(¹重庆大学建筑城规学院, 重庆 400030; ²三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400030; ³长江上游湿地科学研究重庆市重点实验室, 重庆 401331; ⁴长治学院生物科学与技术系, 山西长治 046011)

摘要 河岸是河流与陆地之间重要的生态界面,生物多样性丰富,但受到人为活动的严重威胁。无脊椎动物在河岸生物多样性中占有重要地位,发挥着非常重要的生态功能,也是水生生态系统和陆地生态系统之间物质和能量联系的重要纽带。尽管已有很多学者对河岸无脊椎动物群落进行了研究,但缺乏对河岸无脊椎动物多样性维持机制的总结。本文结合洪水和干旱、营养物质、微生境多样性、河岸植被、微气候梯度、食物资源以及河流空间梯度等影响因素,初步讨论和归纳了河岸无脊椎动物多样性的维持机制。周期性洪水和干旱引发了无脊椎动物的繁殖和迁移等行为,增加了河岸无脊椎动物群落周转率,为无脊椎动物创造了理想的条件。充足的营养物质使河岸具有较高的初级生产力,支撑了较高的无脊椎动物多样性。较高的微生境多样性为无脊椎动物提供了多样的生态位空间,孕育了特殊的河岸无脊椎动物种类。复杂的河岸植物群落不但是河岸无脊椎动物的食物来源之一,也为河岸无脊椎动物提供了多样的生态位空间和重要的避难场所。微气候环境的空间分异提供了复杂多样的生境条件,为水生无脊椎动物和陆生无脊椎动物种类在河岸共存创造了条件。跨越界面的资源补给增加了河岸无脊椎动物的食物可利用率,为河岸无脊椎动物提供了特殊的食物来源。这些因素在空间上呈现出明显的纵向梯度和侧向梯度,从更大尺度上为河岸无脊椎动物的多样化提供了条件。因此,探讨河岸无脊椎动物多样性的维持机制对于河岸生物多样性保护以及河流生态系统综合管理具有重要的指导意义。

关键词 河岸; 无脊椎动物; 生物多样性; 维持机制; 生态交错带

Maintaining mechanisms of riparian invertebrate biodiversity: A review. WANG Ke-hong^{1,2}, YUAN Xing-zhong^{1,3*}, ZHANG Guan-xiong^{1,2}, WU Shuai-kai⁴, LIU Shuang-shuang^{1,2}, ZHANG Meng-jie^{1,2} (¹ Faculty of Architecture and Urban Planning, Chongqing University, Chongqing 400030, China; ² Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education, Chongqing 400030, China; ³ Chongqing Key Laboratory of Wetland Science Research in the Upper Reaches of the Yangtze River, Chongqing 401331, China; ⁴ Faculty of Biological Science and Technology, Changzhi University, Changzhi 046011, Shanxi, China).

Abstract: Riparian zones, the critical ecological interfaces between terrestrial and aquatic ecosystems, are species rich habitats. However, riparian zones are seriously threatened by human activities in the world. Riparian invertebrates represent a large proportion of riparian biodiversity, perform various ecological functions, and provide an essential link between aquatic and terrestrial ecosystems. Although many studies have investigated the riparian invertebrate communities, there is lacking a comprehensive summary of maintaining mechanisms underlying riparian invertebrate diversity. This review discussed seven characteristics of riparian zones that might support high riparian invertebrate diversity: flood and drought, nutrient, microhabitat diversity, riparian vegetation, microclimate gradients, food resources and river spatial gradients. Further, we summarized the maintaining mechanisms of riparian invertebrate diversity. Disturbances of periodic flood and drought trigger the reproduction and migration of invertebrates, increase the turnover of invertebrate communities, and create suitable conditions for riparian invertebrates. Adequate nutrients support a high

本文由国家自然科学基金项目(51179214)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (51179214).

2019-09-05 Received, 2019-12-17 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 1072000659@qq.com

invertebrate diversity by increasing primary productivity of riparian habitats. Elevated microhabitat diversity provides a variety of niche space for specialist riparian invertebrates. Strong microclimate gradients provide complex and diverse habitats and thus facilitate the coexistence of aquatic and terrestrial invertebrates in riparian zones. Cross-ecosystem resource subsidies increase food availability and contribute unique food sources to riparian invertebrates. The differentiation of these factors along river longitudinal and lateral gradients provides conditions for the diversification of riparian invertebrates at a larger scale. Understanding the maintaining mechanisms of riparian invertebrate diversity is important for conservation of riparian biodiversity and integrated management of river ecosystems.

Key words: riparian zone; invertebrate; biodiversity; maintaining mechanism; ecotone.

河岸是河流与陆地的交错地带,其范围包括了河流最高水位和最低水位之间被洪水淹没的区域,以及最高水位之上被洪水影响的区域^[1]。河岸是由河岸植物、动物和微生物及其环境组成的完整生态系统,也是河流与陆地之间进行物质和能量交换的区域,在结构和功能上与毗邻的水生生态系统和陆地生态系统有明显的区别^[2-3]。河岸的植物组成和结构、土壤养分、凋落物类型以及微气候不同于陆地生境,导致河岸形成了独特的环境条件^[4]。因此,河岸具有明显的边缘效应和独特的生态过程,其生物群落也具有较高的特殊性。此外,潮湿的土壤、亲水性植物以及较高的洪水干扰等特性使河岸生境拥有较高的初级生产力和生物多样性^[5-6]。

河岸生境的复杂性、特殊性以及高异质性,决定了该区域拥有较高的生物多样性。无脊椎动物多样性是河岸生物多样性的的重要组成部分,在河岸生态系统中发挥着十分重要的作用,扮演着传粉者、捕食者、分解者等角色,通过迁移、取食、繁殖等行为将河流、河岸、陆地联系起来,形成了一个有机整体^[7]。例如,生活于河岸生境中的一种锥须步甲(*Bembidion* sp.)不但捕食陆生昆虫,还取食羽化的水生昆虫,甚至取食死亡或者搁浅的无脊椎动物和鱼类,从而将水生生态系统中的能量传递到陆地生境中^[8]。然而,与植物和脊椎动物相比,它们受到的关注较少,也缺乏有效的保护^[9]。河道整治、水利水电工程建设、土地利用变化以及污染排放等因素使无脊椎动物生境改变或退化,必然导致河岸无脊椎动物多样性的衰退甚至丧失^[10]。因此,我们必须重视河岸无脊椎动物种群的保护和恢复,尤其是在受到严重威胁的河流生态系统中。

已有很多研究阐述了河岸无脊椎动物群落多样性特征及其分布格局。然而,大部分研究都只关注某一特定类群,或者从某一环境要素的角度分析河岸无脊椎动物多样性的影响机理。例如, Sadler 等^[11]调查了河岸鞘翅目昆虫的多样性和分布特点,

Robinson 等^[12]明确了洪水干扰程度对河岸无脊椎动物群落的影响。此外,还有一些研究关注河岸无脊椎动物群落对人为干扰的响应,如河岸森林砍伐或河道整治等^[13-14],但对河岸无脊椎动物多样性的形成和维持机制缺乏研究。本文针对河岸无脊椎动物群落特征,结合洪水和干旱、营养物质、微生境多样性、河岸植被、微气候梯度、食物资源以及河流空间梯度等关键因素,探讨河岸无脊椎动物多样性的维持机制,可为河岸生物多样性保护和河流生态系统综合管理提供科学依据。

1 河岸无脊椎动物多样性

河岸无脊椎动物数量大、种类多,包括原生动动物门、线虫动物门、环节动物门、软体动物门、节肢动物门等多个门类。河岸无脊椎动物群落的研究集中于甲虫、蜘蛛、跳虫、蚂蚁等类群^[15-20]。一些研究者根据河岸无脊椎动物的个体形态、生活习性以及食性等特征对其进行了分类。Bonn 等^[15]根据其生活习性和对水分的需求将河岸无脊椎动物分为亲水动物(hygrocole)、旱生动物(xerocole)和中湿动物(Mesocole)。还有很多研究者根据无脊椎动物的食性将其划分为植食者(phytovore)、捕食者(predator)、腐食者(saprovore)、杂食者(omnivore)等功能群类型^[16-17]。Gibb 等^[18]依据翅的形态将河岸地表昆虫划分为大翅型(macroptery)、短翅型(brachyptery)、多态型(polymorphism)和无翅型(aptery),并据此判定了各类群的扩散和拓殖能力。河岸是河流水体与陆地之间重要的生态界面,栖息于河岸中的无脊椎动物群落周转率高,物种组成较为复杂^[14]。Adis 和 Junk^[19]等根据河岸无脊椎动物的来源将其分为以下4个类群:1)专性类群(resident),主要指长期生活于河岸生境的类群;2)迁入类群(migrant),指周期性地从水体或陆地迁入的类群;3)偶入类群(occasional visitor),该类群与河岸没有密切关系,由于意外因素进入河岸的类群;4)伴生类群(compan-

ion),指与河岸没有直接关系,却间接依赖河岸其他生物类群,如树冠上的昆虫。

Corti 和 Datry^[16]利用陷阱法在法国 Albarine 河岸采集到 256 类无脊椎动物,大部分类群是属于鞘翅目和蜘蛛目。Adis 和 Junk^[19]整理和归纳了 Amazonia 下游区域的无脊椎动物物种多样性,共记录到蜘蛛 472 种,马陆 110 种,伪蝎 60 种,虎甲 25 种,并从 Manaus 河段 200 g 凋落物中分离出数量多达 2000 余只的弹尾目昆虫。一般来说,河岸无脊椎动物的物种多样性高于附近的陆地生境^[20-21]。河岸中的无脊椎动物物种一部分来源于毗邻的水生和陆地生境,还有一些在生活史过程中需要进入或者极为靠近水体环境的特殊物种^[22]。这说明河岸拥有比较特殊的无脊椎动物物种,在某种程度上河岸提升了区域内的物种丰富度^[6]。Lambeets 等^[23]在比利时 Meuse 河的河岸调查到了 81 种蜘蛛和 97 种甲虫。Sadler 等^[11]在英国 10 条河流的河岸砾石生境中记录了到 81 种稀有甲虫,其中 52%的种类属于该生境的特有种。Andersen 等^[24]在北欧的 12 条河流也鉴定出 69 种河岸特有甲虫,其中 42 种的物种被列入挪威、瑞士和丹麦 3 个国家的红皮书。

尽管个别河岸区域物种多样性可能并不比相邻的陆地生境高,例如,亚马逊河流域鞭蛛目、鞭蝎目、原尾目等无脊椎动物类群仅分布于河岸之上的高地生境中^[19],但是河岸无脊椎动物群落的高周转率使其具有较高的特殊性^[14]。河岸无脊椎动物的研究

多集中于单一的生境类型,如砾石生境、河岸草地等,很少关注无脊椎动物沿河道至陆地的侧向生境梯度的变化,因此,缺乏详实充足的数据对河岸无脊椎动物多样性进行比较。虽然这些研究都说明了河岸拥有特殊的无脊椎动物群落,却没有对影响河岸无脊椎动物群落多样性的维持机制进行研究和总结。本文从洪水和干旱、营养物质、微生境多样性、河岸植被、微气候环境、食物资源以及河流空间梯度等方面对河岸无脊椎动物多样性的维持机制进行了总结(表 1)。

2 河岸无脊椎动物多样性的维持机制

2.1 洪水和干旱

河岸生境是介于水生生态系统和陆地生态系统间的过渡区域,干湿交替是河流水文节律的重要表现形式。河岸与水生生态系统联系紧密,干湿交替现象非常明显。周期性干湿交替是河岸无脊椎动物群落重要的干扰因素之一,对湿度条件适应范围较大的物种更容易留存下来。只在潮湿的斑块或者雨季出现的某些物种,在面临干旱时并不能长久生存,在洪水干扰下却拥有较大的竞争优势。因此,河岸无脊椎动物群落组成表现出明显的时间动态,其生物多样性高于附近的陆地生境。

洪水造成了很多河岸无脊椎动物的死亡或者迁移。河岸受到周期性洪水的影响,许多无脊椎动物种类都表现出适应行为^[25]。例如,河流的砾石生境

表 1 环境因素对河岸无脊椎动物多样性的影响机制
Table 1 Affecting mechanism of environmental factors on the diversity of riparian invertebrate communities

因素 Factor	影响机制 Affecting mechanism	影响途径 Affecting pathway
洪水和干旱 Flooding and drought	长时间淹没	淘汰适应能力弱的物种,促进无脊椎动物向适应洪水干扰的方向进化
	洪水脉冲	提高物种迁移扩散的几率,使河岸无脊椎动物群落有较高的动态性和周转率
营养物质 Nutrient	控制着河岸生境结构和多样性	为无脊椎动物提供更广的生态位空间
	N、P 等在河岸沉积	增加了无脊椎动物对营养物质的可利用性
河岸植被 Riparian vegetation	被植物、微生物利用,提高初级生产力	为无脊椎动物提供高质量食物资源库
	独特的物种组成和复杂的结构单元	河岸植被及其残体是无脊椎动物重要的食物资源和避难场所
微生境多样性 Microhabitat diversity	增加生境异质性	减少无脊椎动物种群间的竞争,提高生态位空间
	提高陆地和水生生态系统的生产力	为无脊椎动物提供更多的食物补给
微气候梯度 Microclimate gradient	形成多样性的生态斑块	提供多样的生态位空间;斑块之间的物种周转和交流提高了区域生物多样性
	特殊生境	为无脊椎动物特化提供环境条件
食物资源 Food resources	适宜的温湿度等环境条件	为亲水性物种提供生境;在干旱时期为陆地等生境中的生物类群提供避难场所
	微气候环境的空间分异	提供复杂多样的气候条件
	较高的食物可利用性	支撑了数量巨大、种类繁多的无脊椎动物群落
	跨越界面的食物补给	羽化昆虫、搁浅的生物是河岸专性捕食者的食物;也为其他捕食者提供替代的食物资源

中锥须步甲属的成虫个体较小,翅膀发育完整,在面临洪水淹没时可以躲在砾石下面或者飞到其他地方,使得它们在面临洪水淹没的状况下能够生存。它们也是最先拓殖到洪水淹没区域的物种之一^[26]。其他躲避洪水的行为也较常见,马陆可以爬到树上来躲避洪水,一种皿蛛 *Porrhomma pygmaeum* 利用织出的网借助风力迁移到附近的树上,土壤中生存的蚯蚓 *Tairona tipema* 沿着水位线水平迁移,蜈蚣利用浮木来逃避季节性洪水淹没,一种步甲 *Nebria picipicornis* 在成虫阶段过冬来躲避最易发生的夏季洪水^[19,27-29]。这些例子说明了许多河岸无脊椎动物可以在洪水淹没的时候生存下来,也预示了洪水消退后无脊椎动物群落能够重新建立,进而发挥不同的生态功能。此外,也有研究表明,洪水对一些陆生无脊椎动物是有利的。Ballinger 等^[30] 研究表明,洪水导致步甲和蜘蛛等亲水性和捕食性的无脊椎动物的数量增加,却使蚂蚁等类群的数量降低。

干旱导致河流流量降低,甚至断流,对生物的挤压效应很可能比洪水还大。然而,人们对干旱的生态学效应了解很少,生物对干旱的适应性也没有引起多少关注。无脊椎动物通过生理调节或者迁移行为等方式以忍受或躲避这种干燥环境^[31]。水生无脊椎动物迁移到附近的水域中躲避,或者利用水分饱和的潜流层作为避难场所^[32-35]。然而,鱼类、藻类以及被动扩散的无脊椎动物等生物类群不能从断流的河道中逃避,将面临更大的生存挑战。河流干涸后地表无脊椎动物迁移到相对比较湿润的河岸生境中,搁浅的水生生物为它们提供了一个短期的食物补给^[36-39]。此外,该生境昼夜温差大、植被覆盖率低,栖息于该生境中的无脊椎动物群落周转率较大,生物多样性高^[20]。因此,与附近的陆地生境相比,它们拥有丰富多样的陆生无脊椎动物群落,主要是蚂蚁、甲虫、蜘蛛、跳虫等无脊椎动物^[40-43]。这说明了河岸生境中的无脊椎动物不同于毗邻的陆地生境中的群落。河流干涸不但影响了河道内的生物群落,还控制着河岸无脊椎动物群落。Corti 和 Detry^[16] 在法国一条温带河流中发现,干旱不但改变了河道内生物群落组成,还导致河岸无脊椎动物群落组成和结构发生变化。尽管近年有关干河道为陆地无脊椎动物提供生境方面的研究取得了进展,但有关干旱对河岸无脊椎动物群落影响方面的研究仍然缺乏。

无脊椎动物拥有独特的形态特征和繁殖策略,能忍受洪水和干旱造成的干扰。粒步甲 (*Carabus*

granulatus) 成虫在地表土壤的孔隙中获取空气,可在水下生存较长时间^[44]。一些直翅目、弹尾目、螨类和石蜈蚣的种类在遇到洪水时通过大量产卵的方式来维持种群的延续^[19]。繁殖时间对经常受到干扰的河岸无脊椎动物也至关重要。澳大利亚东南部 Avon 河流域的多疣狼蛛 (*Venatrix lapidosa*) 每年产两次卵。这些卵分别在春季和秋季发育成熟,使得一年中不同生活史阶段的个体数量丰富,增加了它们在面临较大洪水事件或者冬季极端气温条件下生存下来的几率^[45]。河流面临干旱时,无脊椎动物类群也表现出适应干旱的行为。例如,河岸中的甲虫在面临干旱时栖息于湿度较高的石块或者树木下^[36]。这些适应洪水和干旱的生理、生活史特性有利于该物种在生态系统中做出权衡。

洪水干扰、周期性干涸是河流固有的属性,不但直接影响了河岸无脊椎动物群落,还作用于河岸植物群落、河流地貌、土壤理化性质以及营养物质可利用性等其他要素来间接影响河岸无脊椎动物群落。洪水和干旱使河岸具有较大的时空异质性,影响着该系统的侧向连通性,增加了营养物质的利用率和周转率,引发了无脊椎动物的繁殖和迁移等行为。这为无脊椎动物多样性创造了一个理想的条件,也是河岸无脊椎动物群落主要的维持机制之一^[46-47]。然而,攫取地下水、河道整治等人为活动改变了河流的自然流态,最终导致河岸无脊椎动物群落多度、丰度以及多样性降低^[48]。瑞士和意大利的 Alpine 河渠化度、嵌入度越来越高,导致河岸无脊椎动物群落组成和多样性发生了显著变化^[13]。河岸生物多样性是河流生物生物多样性的的重要组成部分,河岸生态系统的可持续管理应着眼于保护或恢复河流的自然流态以及相关的生态水文环境,从而保护该区域的生物多样性^[49]。

2.2 营养物质

在周期性洪水的影响下,N、P 等营养元素在河岸平缓区域的淤泥和黏土中沉积,最终在河岸土壤中存留下来^[50]。洪水和干旱也加速了有机物质的分解和排放^[51]。此外,河岸表层土壤厌氧条件发生频率较高,大量的固氮细菌群落增加了土壤中的 N 含量^[52]。红桤木 (*Alnus rubra*) 等分布于水域边缘的植物也能将 N 固定到土壤中^[53]。充足的营养物质导致河岸具有较高的初级生产力,为不同的无脊椎动物群落提供了充足的植食性食源和多样的生境结构。河岸高生产力也导致凋落物产量较高,为很多腐食性无脊椎动物提供了充足的食物资源^[54]。

此外,当地下水发生侧向流动时,携带的大量硝酸盐、碱性阳离子等多种物质也随之进入河岸生境,导致该区域植物群落生产力更高。这也是河岸生境比陆地区域初级生产力高的原因之一^[55]。巨大的地下水交换量导致河岸区域底栖无脊椎动物的生产力和类群丰富度增加^[56],吸引了许多捕食底栖动物的河岸捕食者。这也可能是地下水输入使得河岸食物网的生产力更高的原因之一。

2.3 微生境多样性

河流地貌的外部形态、起伏度以及底质组成等因素的差异是河岸微生境多样性较高的原因之一。在河流地貌与水文的共同作用下,河岸生境的沉积物、植物群落、水文形态呈现出较高的时空异质性,形成了多种多样的基本结构和单元,构建出了不同的生态水文斑块,丰富了河岸微生境多样性。例如,周期性洪水控制着河岸生境要素的空间分布,如沉积物的类型和粒径、植物群落的类型和生长状况、凋落物的厚度和分布^[57]。这些生境要素决定了微生境的多样化,也维持了丰富多样的无脊椎动物群落^[58]。许多生态恢复研究的案例已经证实了微生境多样性对无脊椎动物群落的影响^[59]。Jähnig 等^[60]调查了德国 Lahn 河岸的甲虫种类,结果表明,恢复后的河岸微生境多样性高,其步甲种类显著高于退化区域。Sadler 等^[11]发现,微生境多样性越高,甲虫种类越多,其中许多甲虫是稀有种或特有种。

例如,裸露的沉积物是很多河流的地貌景观之一。与小型溪流相比,大型河流两岸砾石生境广泛分布,为许多无脊椎动物种类提供了重要的栖息场所。河岸在周期性洪水的作用下形成和维持了很多裸露的沉积地貌。这些沉积物是无脊椎动物非常重要的生境斑块,如一种蝗虫 *Chorthippus pullus*^[61]。生活于这种生境中的无脊椎动物种类扩散能力较差,不易穿越河岸林或者跨越大型河溪,它们选择较大的、较高的砾石作为避难场所,因此,当面临较大的洪水事件时,其种群可能被孤立,甚至在该区域局部灭绝^[62]。然而,这种生境也为一些物种提供了独特的环境以适应极端洪水事件等的干扰。锥须步甲属的很多种类都是砾石生境中的特有种,可以在这种生境中躲避淹没,洪水消退后,这些种类的捕食者和竞争者基本上不存在,从而率先拓殖,并且能迅速增加种群密度^[57]。

反复的洪水干扰导致微生境多样性空间分布变化较大,同时维持了更多的无脊椎动物种类。空间异质性越高,即微生境斑块的大小、形成时间、植被、

微气候环境以及食物资源的多样性越高,无脊椎动物的多样性越高;反之,斑块之间物种周转率也会增加,区域生物多样性也越高^[63]。

2.4 河岸植被

土壤理化性质和水分条件影响着河岸植被及其多样性。由于不同高程梯度上淹没的频率和时间不同,许多河流的地貌景观沿高程梯度呈现出明显的变化^[64]。河岸受到洪水和地形的双重影响,形成了结构复杂、分布不均的植物群落^[65]。

河岸植被提供了中观和微观尺度上的空间异质性,增加了河岸微生境多样性,减少了无脊椎动物群落中的竞争作用,是影响河岸无脊椎动物群落的途径之一。Brose 等^[66]研究表明,植物群落的密度越大,复杂程度越高,步甲种类越多。密度、高度、盖度等植被特性也是造成河岸步甲和蜘蛛等无脊椎动物群落物种组成和分布格局变异的重要因素^[67-70]。此外,河岸很多植物是特有种,明显不同于附近陆地生境中的种类,为无脊椎动物特有化提供了独特的环境^[5-6]。例如,山谷接骨木天牛亚种 (*Desmocerus californicus dimorphus*) 只依赖于河岸植物生存,在河岸生态系统之外没有分布^[71]。

多样的河岸植物为植食性无脊椎动物提供了充足的食物来源,复杂的植物群落结构也是无脊椎动物良好的避难场所。很多生长于水体边缘的亲水植物可在短暂的洪水淹没后重新生长或发育,也为无脊椎动物提供了稳定的栖息场所和食物资源^[72]。在极端干旱的条件下,河岸的树叶含水量较高,为蟋蟀 (*Gryllus alogus*) 等植食者提供了水源^[73]。高大的河岸树木也是无脊椎动物在洪水来临时暂时的栖息地^[27]。

河岸植被死亡后,形成了大量的凋落物,不但成为很多腐食性无脊椎动物的食物资源,还为很多捕食性无脊椎动物提供了避难场所。已有研究表明,河岸植被掉落的叶片和腐烂的木质物残体中陆生无脊椎动物的生物量和类群丰富度也比较高^[74]。这主要是因为河岸植被凋落物的 C/N、木质素含量以及叶片韧性等比较低,为植食性和腐食性无脊椎动物提供了高质量的食物资源,降低了竞争排斥的几率。这也是河岸无脊椎动物类群更丰富的原因之一^[75]。此外,凋落物不但是许多腐食性无脊椎动物的食物来源,也可为蜘蛛等捕食性无脊椎动物提供避难场所^[76]。此外,在洪水的作用下,河岸生境中的木质物残体进入河流,成为很多底栖无脊椎动物和鱼类的食物资源,增加了它们的生产力和多样性。

这将吸引更多的捕食这些类群的河岸捕食者。

2.5 微气候环境

在河流地貌、河岸植被等因素的影响下,河岸生境中土壤水分、土壤温度、空气湿度、空气温度、光照强度等生态因子,在从水体边缘到陆地的侧向尺度上呈现出明显的梯度。这是影响河岸生物群落的关键要素^[77]。

与附近的陆地生境相比,有植被覆盖的河岸生境空气温度变化较小,相对湿度也较高,为亲水性、喜中温性的无脊椎动物类群提供了理想的生境条件,致使河岸生境的无脊椎动物群落明显不同于陆地生境^[78]。Henshall 等^[79]发现,濒临灭绝的一种步甲 *Carabus variolosus* 和一些亲水性的锥须步甲种类仅分布在溪流岸边裸露潮湿的斑块中。美国亚利桑那州 Salt 河岸的土壤湿度较高,土壤和空气温度较低,狼蛛的多度和密度也较高^[80]。河岸的地下水位接近地表水,导致土壤含水量增加,为很多乔木群落提供了理想的生存条件;这些乔木群落也降低了温度日变化,为无脊椎动物提供了一个相对湿润、结构复杂、资源充足的环境,间接影响了无脊椎动物的生产力^[78]。在极端干旱的条件下,河岸也是很多无脊椎动物的避难场所。例如,在非洲南部的纳米布沙漠中,一种马陆 *Cnemodesmus riparius* 面临洪水事件时只能在干河床潮湿的沉积物中生存^[81]。这些例子都说明了河岸独特的小气候条件是河岸无脊椎动物群落生产力高、多样性大、特有种类多的原因之一。

河岸为一些无脊椎动物种类的繁殖和觅食等行为了提供了理想的环境。黑腹灰蛱蝶亚种 (*Limenitis archippus obsoleta*) 的产卵、孵化、生长、发育以及交配等行为都需要较高的湿度,其幼虫也依赖于河岸柳树生存^[82]。一种锥须步甲 *Bembidion petrosum* 的分布格局随季节变化,在夏季多分布于离溪流很近的区域,因为它们的交配活动需要充足的水分和适宜的温度^[83]。Cummins^[84]发现,一种虎甲 *Oxycheila polita* 在寻求猎物或躲避捕食等过程中都需要借助水生生态系统。这些特有类群对河岸微气候环境都有明显的依赖,也充分说明了微气候梯度对河岸无脊椎动物群落多样性及其空间分布有明显的影响。此外,河岸生境的微气候条件时空变化较大,提高了微生境多样性,为无脊椎动物提供了更大的生态位空间,降低了竞争排斥的可能性。

2.6 食物资源

河岸无脊椎动物的食物来源非常广泛,如河岸

植物、凋落物、其他陆生无脊椎动物等。与其他生态系统相比,跨越生态界面的食物补给是河岸生态系统中无脊椎动物获取食物独特的方式^[85-88]。水生昆虫在溪流附近羽化,羽化后的水生昆虫是陆地捕食者最大的食物资源之一。新西兰小真菌蚋 (*Arachnocampa luminosa*) 依靠独特的荧光吸引水生昆虫,并通过分泌粘液将其捕食^[89]。甲虫和蜘蛛也大量取食羽化的水生昆虫^[90]。Collier 等^[91]发现,溪流附近游猎型和结网型蜘蛛取食水生无脊椎动物和羽化的成虫,这些食物的碳占它们自身碳含量的 55% 和 61%。有些陆地捕食者也进入水体寻求猎物。很多狡蛛属 (*Dolomedes*) 的蜘蛛常游猎于水体表面捕获水生无脊椎动物和小型鱼类^[92]。在沼泽地分布的一种步甲 *Carabus clathratus* 会潜入水中捕食小型甲壳动物、蜗牛或者蝌蚪^[93]。洪水之后,大量有机质搁浅在岸边被陆生无脊椎动物取食和分解,这也是一种重要的资源互补途径。Hering 和 Plachter^[94]研究表明,搁浅的水生无脊椎动物尸体为尸食性动物提供了食物资源,也改变了它们的时空分布格局。此外,被冲上岸的藻类和凋落物也是直翅目昆虫和蜗牛等陆地腐食者的食物^[95-96]。这些途径为贫瘠的、裸露的生境斑块 (如砾石生境) 中的无脊椎动物群落提供了重要的食物资源^[8,94]。这些例子突出了河流为河岸捕食性和腐食性无脊椎动物提供了独特的食物资源,也强调了许多无脊椎动物在水生和陆地生态系统间能量流动过程中起着重要的链接作用。

河岸无脊椎动物的食物资源具有较高的独特性,在时空分布上也具有一定的限制性。例如,羽化的水生昆虫一般在春季和初夏达到峰值^[97],为很多陆生捕食性无脊椎动物产卵和发育提供了大量的能量来源。这一观点在 Henshall 等^[79]的研究中得到验证,一些锥须步甲的成虫在 6 月进行卵的发育和过冬准备,这些活动需要更多的食物,因此,其数量在食物资源充足、湿度较高的沉积物中比较高。此外,羽化的水生生物扩散能力较弱,河岸植物群落也可能阻碍这些资源的补给^[98],大部分羽化的水生昆虫不会迁移到较远的河岸区域^[85,99],导致靠近河流边缘无脊椎动物的数量和种类比较高。

2.7 河流空间梯度对河岸无脊椎动物多样性的影响机制

河流系统是在空间尺度上一个具有纵向、侧向和垂向连通性的整体系统^[47]。河岸作为河流生态系统的重要结构单元,具有明显的纵向和侧向梯度。

洪水干扰、营养物质、河岸植物群落以及食物资源补给等因素决定了河岸无脊椎动物群落特征。然而, 这些因素的影响力还取决于河流的纵向和侧向梯度。

河流是复杂的网络, 小溪流和大江河的河岸之间差异明显。植物多样性和覆盖度、微气候环境、坡向和坡度以及底质类型等特征还受到水文、地形格局以及地理位置等因素的影响^[100]。因此, 河流源头和下游的无脊椎动物群落可能存在显著差异。Framenau 等^[101]研究了澳大利亚维多利亚州一条溪流砾石上的无脊椎动物群落, 结果表明, 优势类群狼蛛的数量在上游区域显著高于下游。欧洲也有类似的研究, 平原河流中步甲的数量高于上游的山地河流^[94]。这些研究都说明了河岸生物群落沿河流纵向梯度呈现出明显的响应规律, 但是尚不清楚造成这些差异的生态机制。

洪水干扰频率和淹没时间呈现出明显的侧向梯度。一般来说, 随着与溪流边缘距离的增加, 洪水干扰频率和淹没时间降低, 土壤水分也逐渐降低^[102]。Gerisch 等^[103]研究结果显示, 洪水淹没时间和地下水位埋深是解释德国 Elbe 河岸的步甲群落侧向分布格局的主要因素。Gallardo 等^[104]调查了西班牙 Elbro 河岸无脊椎动物群落, 结果表明, 与河流的距离越近、洪水干扰较强的区域中, 无脊椎动物群落组成明显不同于较远的、干扰较少的区域。

河岸生境的微气候梯度取决于地形、气候以及在流域中的位置等因素^[22]。小型溪流两岸陡峭的地形、较高的郁闭度限制了小气候的变化范围, 展现出的侧向梯度很有限。在雨季, 小型溪流的侧向尺度可以从溪流边缘 5 m 拓展到 60 m; 而在旱季, 溪流的侧向尺度变窄, 仅剩 5~10 m 宽^[77, 105]。此外, 溪流对河岸的影响取决于溪流大小、气候状况、洪水频率、植被特征等环境要素。这些环境因素之间还有潜在的交互作用, 然而, 目前的研究缺乏对这种交互作用的理解。

跨越生态界面的资源补给是河岸捕食者重要的食物资源^[87]。这些资源补给的影响因河流的纵向尺度和侧向尺度而异。例如, 羽化的水生昆虫等猎物的可利用性也呈现出一定的侧向梯度。大量的水生昆虫在溪流边缘羽化, 占河岸蜘蛛食物的 40%~80%, 而在距离河流边缘 20 m 处该比例下降到不足 1%^[99, 106]。相似的情形也在威尔士的一条小型溪流的源头观察到: 溪流边缘捕食性甲虫 *Bembidion atrocaeruleum* 的食物组成中水生猎物的比例占 60%, 但

是随着与溪流距离的增加, 该比例下降到 30%^[98]。因此, 河岸捕食者的密度和分布情况也随羽化的水生昆虫的补给情况而变化, 这些类群表现出明显的侧向梯度。在新西兰, 距离水体越近, 河岸蜘蛛的生物量以及蜘蛛网的密度越高, 并且与溪流中昆虫的生物量呈正相关关系^[107]。因此, 水生资源补给的侧向梯度决定了河岸无脊椎动物种群的数量和分布^[85]。此外, 羽化的水生昆虫的可利用性以及河岸无脊椎动物群落的影响随河流纵向梯度变化而变化。Power 和 Rainey^[108]指出, 小型溪流的源头郁闭度较大、山坡非常陡峭, 羽化的水生昆虫的侧向迁移受到限制; 而下游河道较宽, 河岸经常受到强风和较高的太阳辐射的影响, 羽化的水生昆虫侧向尺度范围更广。Kato 等^[109]研究了日本一条小型溪流的源头区域蜘蛛的食物组成, 结果发现, 溪流边缘 150 m 外结网型皿蛛很少取食水域中的碳源, 并且指出河流的纵向格局是引起这种差异的主要因素。此外, King^[110]发现, 羽化的水生昆虫进入溪流边缘 1 m 范围内的数量随溪流的等级增加而增加, 地表甲虫和树栖性蜘蛛的密度也是如此。

由此可见, 周期性的洪水干扰、充足的营养物质、多样的微生境、复杂的植物群落以及独特的食物资源等是河岸的关键环境因素, 对河岸无脊椎动物多样性的维持有着非常重要的作用。这些因素并不是孤立的、静止的, 而是表现出明显的动态特征或者生态过程, 存在着非常强烈的交互作用。此外, 这些要素在河流纵向尺度和侧向尺度上表现出明显的空间梯度, 为研究河流纵向和侧向尺度对河岸无脊椎动物群落的影响提供了可行的途径, 也为揭示这些要素对河岸无脊椎动物多样性影响的程度和范围提供了机会。

3 展 望

河岸是河流生态系统的重要组成部分。本文基于对河流生态学的了解, 针对洪水干扰、营养物质、河岸植被、微生境多样性、微气候梯度以及食物资源等方面, 探讨了河岸无脊椎动物多样性的维持机制, 并在河流纵向和侧向尺度上探讨这些机制的空间变化。河岸无脊椎动物多样性的研究尚缺乏充足的资料, 对其多样性的分布格局了解不足, 因此, 河岸无脊椎动物多样性的维持机制有待进行深入的研究。河岸无脊椎动物多样性维持机制的后续研究应当注意以下几个问题:

1) 深入解析洪水干扰影响河岸无脊椎动物多

样性的生态机制。虽然已有很多研究表明洪水对河岸无脊椎动物群落的重要性,然而,这些研究没有充分阐述洪水状态(如洪水历时、发生时间、频率等)对无脊椎动物多样性的影响机理。在自然河流中,洪水有一定的随机性,生活于自然河流的河岸无脊椎动物能较好地适应偶然的、不可预测的洪水,并且随着洪水漂流进行拓殖来扩大分布。洪水的大小决定了物种流数量转换的多少,而洪水频率则决定了物种流在水陆间转换的次数。此外,河岸的地形和物理结构复杂性还影响了洪水横向移动的距离。因此,洪水干扰的程度、频率及时间对不同的物种有不同的影响,无脊椎动物又做出了怎样的响应。这些都是将来急需研究的领域。

2) 探讨河流空间格局对河岸无脊椎动物多样性及其分布格局的影响机制。虽然河岸无脊椎动物群落沿河流纵向梯度和侧向梯度呈现出明显的空间分布格局,但很少有研究探讨这些分布格局的形成机制。例如,大型河流和小型溪流的河岸微生境类型和数量不同,植物多样性和结构随之变化,无脊椎动物群落也存在差异。此外,随着与河流水体距离的增加,植物群落的多样性和复杂程度存在明显差异,无脊椎动物也呈现出明显的侧向分布格局。然而,无脊椎动物对河岸植物多样性和结构的适应机理尚不清楚。很多文献表明,与小型溪流的河岸相比,大型河流的河岸具有更加复杂多变的地形和流态,还有大型木本植物残体等微生境结构,导致大型河流的河岸微生境多样性更高,也维持了更加多样的无脊椎动物群落。这些文献中尚未充分探讨无脊椎动物多样性及其分布格局对河流纵向和侧向梯度的响应机理。

3) 了解各环境因素对河岸无脊椎动物多样性影响的耦合作用机制。河岸无脊椎动物多样性的维持机制并不是单一的,而是受到多个生态因子及过程的综合影响。例如,洪水不但导致沉积物和水分梯度发生变化,还通过水流扩散植物繁殖体,说明洪水干扰、植物多样性和微气候等因素都存在相互作用,同时对无脊椎动物数量和多样性产生影响。因此,相关的研究应从多角度和多尺度揭示河岸无脊椎动物多样性的维持机制。

4) 河岸无脊椎动物在水-陆界面食物网中的作用以及对跨越界面食物补给的响应。跨越界面的资源补给作为连接水生和陆地生态系统的重要纽带,其生态学意义和价值受到越来越多研究者的重视。例如,水生昆虫成虫的迁移能力相对较弱,多集中分

布于距离河岸 0~50 m 范围内;其生活史特征也比较特殊,成虫发生的时间比较固定,历时较短。因此,部分学者认为水生昆虫对河岸无脊椎动物的作用不大。然而,许多河岸无脊椎动物只在特定时间段内出现,与水生昆虫的发生时间相吻合,这说明二者之间存在某种关联。此外,河岸无脊椎动物是水-陆界面食物网的重要环节,跨越界面的食物资源补给对河岸节肢动物的影响,既能通过上行效应传递到更高的营养级,还能通过下行效应影响河岸带的植物群落。然而,跨越界面的食物资源补给对河岸无脊椎动物的影响机制尚不明确。

参考文献

- [1] Gregory SV, Swanson FJ, McKee WA, *et al.* An ecosystem perspective of riparian zones focus on links between land and water. *BioScience*, 1991, **41**: 540-551
- [2] Naiman RJ, Décamps H. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, **28**: 621-658
- [3] 杨胜天, 王雪蕾, 刘昌明, 等. 岸边带生态系统研究进展. *环境科学学报*, 2007, **27**(6): 894-905 [Yang S-T, Wang X-L, Liu C-M, *et al.* Recent advances in the study of riparian ecosystems. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2007, **27**(6): 894-905]
- [4] Clinton BD, Vose JM, Knoepp JD, *et al.* Can structural and functional characteristics be used to identify riparian zone width in southern Appalachian headwater catchments? *Canadian Journal of Forest Research*, 2010, **40**: 235-253
- [5] Naiman RJ, Décamps H, Pollock M. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*, 1993, **3**: 209-212
- [6] Sabo JL, Sponseller R, Dixon M, *et al.* Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species. *Ecology*, 2005, **86**: 56-62
- [7] Barman R, Jain AK, Liang M. Climate-driven uncertainties in modeling terrestrial energy and water fluxes: A site-level to global-scale analysis. *Global Change Biology*, 2014, **20**: 1885-1900
- [8] Paetzold A, Schubert CJ, Tockner K. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems*, 2005, **8**: 748-759
- [9] Donaldson MR, Burnett NJ, Braun DC, *et al.* Taxonomic bias and international biodiversity conservation research. *Facets*, 2016, **1**: 105-113
- [10] Tockner K, Stanford JA. Riverine flood plains: Present state and future trends. *Environmental Conservation*, 2002, **29**: 308-330
- [11] Sadler JP, Bell D, Fowles A. The hydroecological controls and conservation value of beetles on exposed riverine sediments in England and Wales. *Biological Conservation*, 2004, **118**: 41-56

- [12] Robinson CT, Tockner K, Ward JV. The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 2002, **47**: 661–677
- [13] Paetzold A, Yoshimura C, Tockner K. Riparian arthropod responses to flow regulation and river channelization. *Journal of Applied Ecology*, 2008, **45**: 894–903
- [14] Rykken JJ, Moldenke AR, Olson DH. Headwater riparian forest-floor invertebrate communities associated with alternative forest management practices. *Ecological Applications*, 2007, **17**: 1168–1183
- [15] Bonn A, Hagen K, Reiche DWV. The significance of flood regimes for carabid beetle and spider communities in riparian habitats: A comparison of three major rivers in Germany. *River Research and Applications*, 2002, **18**: 43–64
- [16] Corti R, Datry T. Drying of a temperate, intermittent river has little effect on adjacent riparian arthropod communities. *Freshwater Biology*, 2014, **59**: 666–678
- [17] Gerisch M. Non-random patterns of functional redundancy revealed in ground beetle communities facing an extreme flood event. *Functional Ecology*, 2014, **28**: 1504–1512
- [18] Gibb H, Retter B, Cunningham SA, *et al.* Does wing morphology affect recolonization of restored farmland by ground-dwelling beetles? *Restoration Ecology*, 2017, **25**: 234–242
- [19] Adis J, Junk WJ. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: A review. *Freshwater Biology*, 2002, **47**: 711–731
- [20] Corti R, Datry T. Terrestrial and aquatic invertebrates in the riverbed of an intermittent river: Parallels and contrasts in community organisation. *Freshwater Biology*, 2016, **61**: 1308–1320
- [21] Soykan CU, Brand LA, Ries L, *et al.* Multitaxonomic diversity patterns along a desert riparian-upland gradient. *PLoS One*, 2012, **7**(1): e28235
- [22] Richardson JS, Naiman RJ, Swanson FJ, *et al.* Riparian communities associated with pacific northwest headwater streams: Assemblages, processes, and uniqueness. *Journal of the American Water Resources Association*, 2005, **41**: 935–947
- [23] Lambeets K, Hendrickx F, Vanacker S, *et al.* Assemblage structure and conservation value of spiders and carabid beetles from restored lowland river banks. *Biodiversity and Conservation*, 2008, **17**: 3133–3148
- [24] Andersen J, Hanssen O. Riparian beetles, a unique, but vulnerable element in the fauna of Fennoscandia. *Biodiversity and Conservation*, 2005, **14**: 3497–3524
- [25] Marx MT, Guhmann P, Decker P. Adaptations and predispositions of different middle European arthropod taxa (Collembola, Araneae, Chilopoda, Diplopoda) to flooding and drought conditions. *Animals*, 2012, **2**: 564–590
- [26] Januschke K, Brunzel S, Haase P, *et al.* Effects of stream restorations on riparian mesohabitats, vegetation and carabid beetles. *Biodiversity and Conservation*, 2011, **20**: 3147–3164
- [27] Battistola LD, Marques MI, Rosado-Neto G H, *et al.* Vertical and time distribution of Diplopoda (Arthropoda: Myriapoda) in a monodominant forest in Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Zoologia*, 2009, **26**: 479–487
- [28] Braccia A, Batzer DP. Invertebrates associated with woody debris in a Southeastern U.S. forested floodplain wetland. *Wetlands*, 2001, **21**: 18–31
- [29] Manderbach R, Plachter H. Life strategy of the carabid beetle *Nebria picicornis* (Fabr. 1801) (Coleoptera, Carabidae) on river banks. *Beitrage Ökologie*, 1997, **3**: 17–27
- [30] Ballinger A, Nally RM, Lake PS. Immediate and longer-term effects of managed flooding on floodplain invertebrate assemblages in south-eastern Australia: Generation and maintenance of a mosaic landscape. *Freshwater Biology*, 2005, **50**: 1190–1205
- [31] Williams DD. The Biology of Temporary Waters. Oxford, UK: Oxford University Press, 2006: 121–159
- [32] Bogan MT, Boersma KS. Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. *Freshwater Science*, 2012, **31**: 1131–1144
- [33] Velasco J, Millan A. Insect dispersal in a drying desert stream: Effects of temperature and water loss. *The Southwestern Naturalist*, 1998, **43**: 80–87
- [34] Datry T. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: Effects of duration of dry events. *Freshwater Biology*, 2012, **57**: 563–574
- [35] Strachan SR, Chester ET, Robson BJ. Freshwater invertebrate life history strategies for surviving desiccation. *Springer Science Reviews*, 2015, **3**: 57–75
- [36] Boulton AJ, Suter PJ. Ecology of temporary streams—an Australian perspective// De Deckker P, Williams WD, eds. Limnology in Australia. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 1986: 313–327
- [37] Lake PS. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, 2003, **48**: 1161–1172
- [38] Larimore RW, Childers WF, Heckrotte C. Destruction and re-establishment of stream fish and invertebrates affected by drought. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1959, **88**: 261–285
- [39] Williams DD, Hynes HBN. The ecology of temporary streams I: The faunas of two Canadian streams. *International Review of Hydrobiology and Hydrography*, Berlin, 1976: 761–787
- [40] Larned ST, Datry T, Robinson CT. Invertebrate and microbial responses to inundation in an ephemeral river reach in New Zealand: Effects of preceding dry periods. *Aquatic Sciences*, 2007, **69**: 554–567
- [41] Sánchez-Montoya MDM, Von Schiller D, Ruhf A, *et al.* Responses of ground-dwelling arthropods to surface flow drying in channels and adjacent habitats along Mediterranean streams. *Ecohydrology*, 2016, **9**: 1376–1387
- [42] Steward AL, Marshall JC, Sheldon F, *et al.* Terrestrial invertebrates of dry river beds are not simply subsets of riparian assemblages. *Aquatic Sciences*, 2011, **73**: 551
- [43] Wishart MJ. The terrestrial invertebrate fauna of a temporary stream in southern Africa. *African Zoology*,

- 2000, **35**: 193–200
- [44] Kolesnikov FN, Karamyan AN, Hoback WW. Survival of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) submerged during floods: Field and laboratory studies. *European Journal of Entomology*, 2012, **109**: 71–76
- [45] Framenau VW, Elgar MA. Cohort dependent life-history traits in a wolf spider (Araneae: Lycosidae) with a bimodal life cycle. *Journal of Zoology*, 2005, **265**: 179–188
- [46] Boulton AJ, Stanley EH. Hyporheic processes during flooding and drying in a Sonoran Desert stream II: Faunal dynamics. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 1995, **134**: 27–52
- [47] 董哲仁, 张晶. 洪水脉冲的生态效应. 水利学报, 2009, **40**(3): 281–288 [Dong Z-R, Zhang J. Ecological effect of flood pulses. *Chinese Journal of Hydraulic Engineering*, 2009, **40**(3): 281–288]
- [48] McCluney KE, Sabo JL. River drying lowers the diversity and alters the composition of an assemblage of desert riparian arthropods. *Freshwater Biology*, 2012, **57**: 91–103
- [49] Poff NL, Allan JD, Bain MB, *et al.* The natural flow regime. *BioScience*, 1997, **47**: 769–784
- [50] Weibel R. Nitrogen Deposition in a Riparian Zone. PhD Thesis. Zurich, the Switzerland: Swiss Federal Institute of Technology, 2011
- [51] Langhans SD, Tockner K. The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tagliamento, northeastern Italy). *Oecologia*, 2006, **147**: 501–509
- [52] Groffman PM, Gold AJ, Simmons RC. Nitrate dynamics in riparian forests: Microbial studies. *Journal of Environmental Quality*, 1992, **21**: 666–671
- [53] Hibbs DE, DeBell DS, Tarrant RF. The Biology and Management of Red Alder. Corvallis, OR, USA: Oregon State University Press, 1994: 57–72
- [54] Shure DJ, Gottschalk MR. Litter-fall patterns within a floodplain forest. *The American Midland Naturalist*, 1985, **114**: 98–111
- [55] Kuglerová L, Jansson R, Ågren A, *et al.* Groundwater discharge creates hotspots of riparian plant species richness in a boreal forest stream network. *Ecology*, 2014, **95**: 715–725
- [56] Hunt RJ, Strand M, Walker JF. Measuring groundwater-surface water interaction and its effect on wetland stream benthic productivity, Trout Lake watershed, northern Wisconsin, USA. *Journal of Hydrology*, 2006, **320**: 370–384
- [57] Hering D, Gerhard M, Manderbach R, *et al.* Impact of a 100-year flood on vegetation, benthic invertebrates, riparian fauna and large woody debris standing stock in an alpine floodplain. *River Research and Applications*, 2004, **20**: 445–457
- [58] Bates A, Sadler J, Perry J, *et al.* The microspatial distribution of beetles (Coleoptera) on exposed riverine sediments (ERS). *European Journal of Entomology*, 2007, **104**: 479–487
- [59] Bednarska AJ, Wyzga B, Mikuś P, *et al.* Ground beetle communities in a mountain river subjected to restoration: The Raba River, Polish Carpathians. *Science of the Total Environment*, 2018, **610–611**: 1180–1192
- [60] Jähnig SC, Brunzel S, Gacek S, *et al.* Effects of re-braiding measures on hydromorphology, floodplain vegetation, ground beetles and benthic invertebrates in mountain rivers. *Journal of Applied Ecology*, 2009, **46**: 406–416
- [61] Ramey TL, Richardson JS. Terrestrial invertebrates in the riparian zone: mechanisms underlying their unique diversity. *BioScience*, 2017, **67**: 808–819
- [62] Maag N, Karpati T, Bollmann K. Semi-natural river system maintains functional connectivity and gene flow of the critically endangered gravel grasshopper (*Chorthippus pullus*). *Biological Conservation*, 2013, **158**: 88–97
- [63] Datry T, Corti R, Belletti B, *et al.* Ground-dwelling arthropod communities across braided river landscape mosaics: A Mediterranean perspective. *Freshwater Biology*, 2014, **59**: 1308–1322
- [64] 牟长城, 倪志英, 李东, 等. 长白山溪流河岸带森林木本植物多样性沿海拔梯度分布规律. 应用生态学报, 2007, **18**(5): 943–940 [Mu C-C, Ni Z-Y, Li D, *et al.* Distribution patterns of woody plant diversity in stream riparian forests along an altitudinal gradient in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, **18**(5): 943–950]
- [65] Little PJ, Richardson JS, Alila Y. Channel and landscape dynamics in the alluvial forest mosaic of the Carmanah River valley, British Columbia, Canada. *Geomorphology*, 2013, **202**: 86–100
- [66] Brose U. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: Mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, 2003, **135**: 407–413
- [67] Antvogel H, Bonn A. Environmental parameters and microspatial distribution of insects: A case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography*, 2001, **24**: 470–482
- [68] Braun BM, Pires MM, Stenert C, *et al.* Effects of riparian vegetation width and substrate type on riffle beetle community structure. *Entomological Science*, 2018, **21**: 66–75
- [69] Ebeling A, Hines J, Hertzog LR, *et al.* Plant diversity effects on arthropods and arthropod-dependent ecosystem functions in a biodiversity experiment. *Basic and Applied Ecology*, 2018, **26**: 50–63
- [70] Greenstone MH. Determinants of web spider species diversity: Vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia*, 1984, **62**: 299–304
- [71] Collinge SK, Holyoak M, Barr CB, *et al.* Riparian habitat fragmentation and population persistence of the threatened valley elderberry longhorn beetle in central California. *Biological Conservation*, 2001, **100**: 103–113

- [72] Amlin NM, Rood SB. Comparative tolerances of riparian willows and cottonwoods to water-table decline. *Wetlands*, 2002, **22**: 338–346
- [73] Mccluney KE, Sabo JL. Water availability directly determines per capita consumption at two trophic levels. *Ecology*, 2009, **90**: 1463–1469
- [74] Lesage CM, Merritt R, Wipfli MS. Headwater riparian invertebrate communities associated with red alder and conifer wood and leaf litter in southeastern Alaska. *Northwest Science*, 2005, **79**: 218–232
- [75] Ober HK, Hayes JP. Influence of forest riparian vegetation on abundance and biomass of nocturnal flying insects. *Forest Ecology and Management*, 2008, **256**: 1124–1132
- [76] De Ruiter P, Wolters V, Moore JC, *et al.* Dynamic Food Webs. Burlington, UK: Academic Press, 2005: 211–222
- [77] Brososke KD, Chen J, Naiman RJ, *et al.* Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. *Ecological Applications*, 1997, **7**: 1188–1200
- [78] Allen DC. Microclimate modification by riparian vegetation affects the structure and resource limitation of arthropod communities. *Ecosphere*, 2016, **7**: e01200
- [79] Henshall SE, Sadler JP, Hannah DM, *et al.* The role of microhabitat and food availability in determining riparian invertebrate distributions on gravel bars: A habitat manipulation experiment. *Ecohydrology*, 2011, **4**: 512–519
- [80] Wenninger EJ, Fagan WF. Effect of river flow manipulation on wolf spider assemblages at three desert riparian sites. *Journal of Arachnology*, 2000, **28**: 115–122
- [81] Shelley RM, Crawford CS. *Cnemodesmus riparius*, n. sp., a riparian milliped from the Namib Desert, Africa (Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Virginia Museum of Natural History*, 1996, **4**: 1–8
- [82] Nelson SM. The Western Viceroy butterfly (*Nymphalidae*: *Limenitis archippus obsoleta*): An indicator for riparian restoration in the arid southwestern United States? *Ecological Indicators*, 2003, **3**: 203–211
- [83] Andersen J. Mechanisms in the shift of a riparian ground beetle (Carabidae) between reproduction and hibernation habitat. *Journal of Insect Behavior*, 2006, **19**: 545–558
- [84] Cummins MP. Amphibious behavior of a tropical adult tiger beetle, *Oxycheila polita* Bates (Coleoptera: Cicindelidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 1992, **46**: 145–151
- [85] Henschel JR, Mahsberg D, Stumpf H. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs. *Oikos*, 2001, **93**: 429–438
- [86] Larsen S, Muehlbauer JD, Marti E. Resource subsidies between stream and terrestrial ecosystems under global change. *Global Change Biology*, 2016, **22**: 2489–2504
- [87] Richardson JS, Sato T. Resource subsidy flows across freshwater-terrestrial boundaries and influence on processes linking adjacent ecosystems. *Ecohydrology*, 2015, **8**: 406–415
- [88] 张一新, 向洪勇. 跨越生境的资源补贴对生态系统的影响研究进展. *应用生态学报*, 2017, **28**(2): 699–711 [Zhang Y-X, Xiang H-Y. Impacts of cross-habitat resource subsidies on ecosystems: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(2): 699–711]
- [89] Meyer-Rochow VB. Glowworms: A review of *Arachnocampa* spp. and kin. *Luminescence*, 2007, **22**: 251–265
- [90] Leigh C, Reis TM, Sheldon F. High potential subsidy of dry-season aquatic fauna to consumers in riparian zones of wet-dry tropical rivers. *Inland Waters*, 2013, **3**: 411–420
- [91] Collier KJ, Bury S, Gibbs M. A stable isotope study of linkages between stream and terrestrial food webs through spider predation. *Freshwater Biology*, 2002, **47**: 1651–1659
- [92] Nyffeler M, Pusey BJ. Fish predation by semi-aquatic spiders: A global pattern. *PLoS One*, 2014, **9**(6): e99459
- [93] Mcferran D, Cameron A, Anderson R. The distribution and status of *Carabus clatratus* L. (Coleoptera: Carabidae) in the West Fermanagh and Erne Lakeland environmentally sensitive area. *The Irish Naturalists' Journal*, 1995, **25**: 67–71
- [94] Hering D, Plachter H. Riparian ground beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: A feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia*, 1997, **111**: 261–270
- [95] Bastow JL, Sabo JL, Finlay JC, *et al.* A basal aquatic-terrestrial trophic link in rivers: Algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers. *Oecologia*, 2002, **131**: 261–268
- [96] Hutchens J, John J, Wallace J B. Ecosystem linkages between southern appalachian headwater streams and their banks: Leaf litter breakdown and invertebrate assemblages. *Ecosystems*, 2002, **5**: 80–91
- [97] Nakano S, Murakami M. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, **98**: 166–170
- [98] O'callaghan MJ, Hannah DM, Boomer I, *et al.* Responses to river inundation pressures control prey selection of riparian beetles. *PLoS One*, 2013, **8**(4): e61866
- [99] Briers RA, Cariss HM, Geoghegan R, *et al.* The lateral extent of the subsidy from an upland stream to riparian lycosid spiders. *Ecography*, 2005, **28**: 165–170
- [100] Benda L, Poff NL, Miller D, *et al.* The network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *BioScience*, 2004, **54**: 413–427
- [101] Framenau VW, Manderbach R, Baehr M. Riparian gravel banks of upland and lowland rivers in Victoria (south-east Australia): Arthropod community structure and life-history patterns along a longitudinal gradient. *Australian Journal of Zoology*, 2002, **50**: 103–123
- [102] Johnson RR, Lowe CH. On the development of riparian

ecology. First North American Riparian Conference, Tucson, AZ, USA, 1985: 112–116

[103] Gerisch M, Schanowski A, Figura W, *et al.* Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands. *International Review of Hydrobiology*, 2006, **91**: 326–340

[104] Gallardo B, Gascon S, Gonzalez-Sanchis M, *et al.* Modelling the response of floodplain aquatic assemblages across the lateral hydrological connectivity gradient. *Marine and Freshwater Research*, 2009, **60**: 924–935

[105] Danehy RJ, Kirpes BJ. Relative humidity gradients across riparian areas in eastern Oregon and Washington forests. *Northwest Science*, 2000, **74**: 224–233

[106] Gergs R, Koester M, Schulz RS, *et al.* Potential alteration of cross-ecosystem resource subsidies by an invasive aquatic macroinvertebrate: Implications for the terrestrial food web. *Freshwater Biology*, 2014, **59**: 2645–2655

[107] Burdon FJ, Harding JS. The linkage between riparian predators and aquatic insects across a stream-resource spectrum. *Freshwater Biology*, 2008, **53**: 330–346

[108] Power M, Rainey W. Food webs and resource sheds: Towards spatially delimiting trophic interactions// Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA, eds. *Ecological Consequences of Habitat Heterogeneity*. Oxford, UK: Blackwell Science, 2000: 291–314

[109] Kato C, Iwata T, Wada E. Prey use by web-building spiders: Stable isotope analyses of trophic flow at a forest-stream ecotone. *Ecological Research*, 2004, **19**: 633–643

[110] King NR. Riparian Invertebrate Predator Communities and Cross Ecosystem Subsidies along a Stream Size Gradient. Master Thesis. Lewisberg, Germany: Bucknell University, 2014

作者简介 王可洪, 男, 1988 年生, 博士研究生。主要从事无脊椎动物生态学研究。E-mail: wang018837@hotmail.com

责任编辑 肖 红

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

