J. Lake Sci.(湖泊科学),2027,39(2):000-000
DOI: 10.18307/2027.0235
©2027 by *Journal of Lake Sciences*

长江中下游典型支流水生植物群落特征及指示物种对环境梯度与空间过程的响应：基于 eDNA 宏条形码的研究*

何　瑞[1,2]，高保燕[1]，宋　超[3]，赵建刚[1]，张修峰[1]，张成武[1**]

(1: 暨南大学生态学系/水生生物研究中心，广州 510632)

(2: 珠江水利委员会珠江水利科学研究院，广州 510611)

(3: 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心，无锡 214081)

摘　要：为识别长江中下游典型支流水生植物指示物种，并阐明其对环境梯度与空间过程的响应机制，本研究以湘江、汉江和赣江为对象，结合环境 DNA（eDNA）宏条形码技术及水质、生物气候和地形数据，系统分析群落结构差异、指示物种分布特征及其驱动因素。结果表明，三条支流水生植物群落组成存在显著差异，其中氨氮是控制空间结构后唯一保持显著的环境因子。变异分解显示空间变量的独立解释率高于环境变量，且模型残差存在显著空间自相关，表明空间过程在群落构建中具有重要作用。基于 IndVal 分析共识别出 3 个显著指示物种，包括湘江的篦齿眼子菜（*Stuckenia pectinata*）以及汉江的宽叶香蒲（*Typha latifolia*）和乌菱（*Trapa bicornis*）。GLM 和随机森林模型均显示，不同指示物种对环境与空间因子的响应存在显著差异：*S. pectinata* 主要受氨氮梯度约束，*T. latifolia* 主要受空间结构控制，而 *T. bicornis* 同时响应环境与空间因子但解释力较弱。两类模型均具有较好的预测能力，表明环境与空间变量联合框架能够有效解释指示物种分布格局。此外，eDNA 与传统调查的一致性较低，但表现出明显互补性，可有效扩展水生植物物种检出范围。研究表明，支流水生植物群落及其指示物种分布并非单纯受局地环境控制，而是由环境过滤与空间过程共同塑造，其中空间结构对环境信号具有显著调制作用。本研究为河流水生植物指示物种筛选、群落组装机制解析及 eDNA 在流域生态监测中的应用提供了理论依据。

关键词：水生植物；群落结构；指示物种；环境梯度；空间过程；环境 DNA

Community structure of aquatic macrophytes and indicator species responses to environmental gradients and spatial processes in major tributaries of the middle and lower Yangtze River: Insights from eDNA metabarcoding*

He Rui[1,2], Gao Baoyan[1], Song Chao[3], Zhao Jiangang[1], Zhang Xiufeng[1]& ZhangChengwu[1**]
(1: *Department of Ecology/Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou* 510632, *P.R.China*)
(2: *Pearl River Hydraulic Research Institute, Guangzhou* 510611, *P.R. China*)
(3: *Freshwater Fishery Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi* 214081, *P.R.China*)

Abstract: This study identified indicator species of aquatic macrophytes and examined their responses to environmental gradients and spatial processes in typical tributaries of the middle and lower Yangtze River. We surveyed the Xiangjiang River, Hanjiang River, and Ganjiang River using environmental DNA (eDNA) metabarcoding, combined with measurements of water quality, bioclimatic, and topographic variables. We systematically analyzed the community structure and distribution patterns of macrophyte indicator species, as well as the underlying driving mechanisms. Results showed clear differences in macrophyte community composition among the three tributaries. After removing the effects of spatial structure, ammonium nitrogen was the only environmental variable that significantly explained community variation. Variation partitioning analysis revealed that spatial variables contributed more independently to community variation than environmental variables did. Significant residual spatial autocorrelation was also detected. These findings suggest that spatial

* 2026-03-09 收稿;2026-06-03 收修改稿;2026-06-04 录用。
国家重点基础研究发展计划（2022YFC3202100）和长江科学院流域水资源与生态环境科学湖北省重点实验室开放研究基金（CKWV2025956/KY）联合资助。
**通信作者；E-mail:tzhangcw@jnu.edu.cn

processes play a critical role in macrophyte community assembly. Indicator Species Analysis (IndVal) identified three valid indicator taxa. *Stuckenia pectinata* was the indicator species for the Xiangjiang River, while *Typha latifolia* and *Trapa bicornis* were indicator species for the Hanjiang River. Both generalized linear models (GLM) and random forest (RF) models showed distinct species-specific responses of the three taxa to environmental and spatial factors. The distribution of *S. pectinata* was mainly affected by the ammonium nitrogen gradient. The distribution of *T. latifolia* was primarily shaped by spatial variables. The distribution of *T. bicornis* was influenced by both environmental and spatial factors, although the explanatory power of these factors was relatively low. Both models achieved reliable predictive performance, confirming that combining environmental and spatial variables effectively explains the distribution patterns of macrophyte indicator species. In addition, eDNA metabarcoding showed low consistency with traditional field surveys, but it provided strong complementary effects and greatly expanded the coverage of species detection. This study demonstrates that the distribution of aquatic macrophyte communities and their indicator species is codetermined by environmental filtering and spatial processes, rather than by local environmental conditions alone. Spatial structure can modulate environmental signals and further influence species distribution. These findings provide a theoretical basis for indicator species identification, exploration of assembly mechanisms in riverine macrophyte communities, and application of eDNA metabarcoding in river ecological monitoring.

Keywords: Aquatic macrophytes; community structure; indicator species; environmental gradients; spatial processes; environmental DNA

水生植物作为淡水生态系统的核心组成部分，不仅是重要的初级生产者，更在物理生境构建与生态过程调控中发挥着不可替代的基础性作用。其群落结构的演替趋势直接驱动着流域内的物质循环、水文稳定性及生物多样性的动态平衡[1-4]。鉴于其对光照节律、营养梯度及水动力扰动的高度敏感性，水生植物及其优势类群被广泛视为表征水质变迁与生态健康状况的关键生物指示单元[5-7]。

然而，传统的形态学鉴定与野外样方监测虽然在微生境尺度下具有较强的生态诠释力，但在面对大空间尺度且具备高环境异质性的河流系统时，往往受限于调查通量、空间覆盖度及监测重复性，难以实现全流域尺度的同步对比与精确解析[8]。这种技术瓶颈在一定程度上制约了对流域尺度水生植物分布格局及其环境驱动机制的系统性认知。

近年来，环境 DNA（eDNA）宏条形码技术作为一种高通量、非侵入性的监测手段，已成为解析复杂生态系统结构的前沿工具[9-10]。尽管如此，eDNA 在水生植物研究中的应用仍处于起步阶段，尤其在动力学特征复杂的河流生态系统中，相关应用案例相对匮乏[11-13]。受水体纵向运输与空间连通性的整合效应影响，河流 eDNA 信号倾向于表征区域尺度的物种组成与优势分布，而非局限于微生境内的原位共存[14-15]。在此背景下，利用 eDNA 识别对环境梯度敏感的指示物种，为河流水生植物监测与管理提供了一种极具潜力的补充途径。

湘江、汉江及赣江作为长江中下游典型的受人为干扰支流，在气候地貌与污染负荷等方面展现出显著的区域差异[16-18]。本研究以这三条典型支流为研究对象，采用 eDNA 宏条形码技术解析水生植物组成，并整合水质及遥感环境因子数据：（1）剖析不同支流水生植物的群落异质性；（2）筛选具有区域代表性的生态指示物种；（3）探究指示物种对环境梯度变化的响应机制。研究旨在从分子生态视角深化对长江典型支流水生植物演变规律的认识，为流域尺度下的水生态精密监测与分类管理提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域

长江流域拥有众多一级和二级支流，不同支流在气候条件、水文格局和人类干扰强度方面差异显著，为研究水生植物群落提供了天然的“生态梯度”。本研究选择湘江、汉江和赣江作为典型支流开展调查。湘江作为长江中游南部典型的受人类活动高度干扰的支流，面临显著的农业面源污染与工业排放压力[16]；汉江作为长江最长支流，不仅横跨气候过渡带，更承担着南水北调中线工程核心水源地的生态功能[17]；赣江作为江西的母亲河，直接注入鄱阳湖，在维持长江中下游湿地生态系统稳定和水生植物多样性方面发挥关键作用[18]。总体而言，这三条河流既处于不同的气候背景，也承受着差异化的人类干扰，并在生态功能上具有不同定位。因此，以湘江、汉江和赣江为对象开展水生植物群落组成、指示物种及其对环境因子的

响应研究，不仅有助于揭示典型支流水生植物生态格局的异同，还能为流域尺度的生态保护与管理提供科学参考。

1.2 采样与数据收集

1.2.1 采样设计与 eDNA 样品处理　本研究以支流尺度的空间比较为目标，基于河流连续体特征及研究区尺度，在充分兼顾空间代表性与实际可操作性的前提下，沿三条支流干流方向按约 100 km 的间隔布设采样点，以避免相邻样点间信息高度冗余，同时覆盖流域尺度的主要环境梯度。本研究分别于 2024 年 10 月在湘江、2023 年 10 月在汉江和 2023 年 7 月在赣江干流沿程开展采样，共设置湘江 11 个、汉江 14 个和赣江 10 个采样点，总计 35 个样点（图 1）。

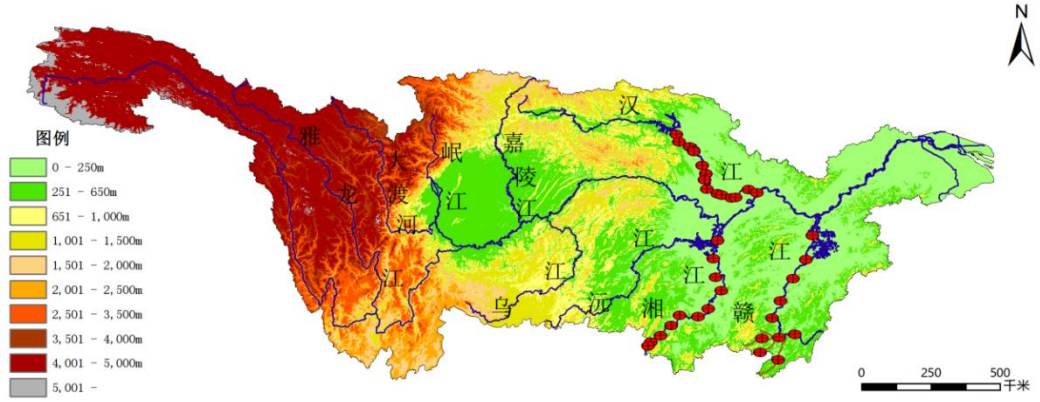

图 1 湘江、汉江、赣江水生植物采样点分布

Fig.1 Sampling locations of aquatic plants in Xiangjiang, Hanjiang and Ganjiang Rivers

本研究采用 eDNA 技术分水生植物组成。每个采样点位采集 3 个重复样本，每个重复样本为 5 L 表层水样。样品使用水环境 DNA 过滤仪(WD-3B，南京易基诺环保科技有限公司)和 2 μm 孔径的一体化 eDNA 过滤器(专利号：ZL20182239670.5)[19]富集，加入 2.5 mL eDNA 保存液后-20 °C 保存待提取。样品采集设置阴性空白对照，使用纯水以相同操作流程现场采集并过滤，监测采样和过滤过程中可能的污染。

使用 eDNA 提取试剂盒(MT059，南京易基诺环保科技有限公司)[20]提取 eDNA，并设置阳性和阴性对照样本，阳性对照为已知物种 eDNA 样品，阴性对照为无菌水。提取后的 DNA 浓度和纯度通过 Qubit™ 4 Fluorometer(Q33226，美国赛默飞世尔科技公司)和超微量分光光度计(ND5000，无锡百泰克生物技术有限公司)检测，DNA 浓度需大于 1.0 ng/μL，纯度(A260/A280)应在 1.8～2.0 之间，若阴性对照检出 DNA 浓度，则判定存在污染并重新提取。

1.2.2 PCR 扩增、文库构建与测序　eDNA 样本采用叶绿体 trnL(UAA) 内含子进行扩增，所用引物为 *trnL-F*(g/h) （g:5′-GGGCAATCCTGAGCCAA-3′；h:5′-CCATTGAGTCTCTGCACCTATC-3′），扩增片段长度约 143bp。该引物对具有通用性强、适合降解 DNA、扩增成功率高等优点，已广泛应用于环境样品的植物群落研究[21]。每个样本设置 3 个技术重复，并设置 1 个阳性对照（已知水生植物 eDNA）和 3 个阴性对照（ddH_2O），以验证扩增特异性并排除污染。PCR 扩增体系为 25 μL，扩增条件为 95 ℃预变性 3 min，随后 35 个循环（95 ℃ 15 s，53 ℃ 20 s，72 ℃ 15 s），最后 72 ℃延伸 10 min。PCR 产物经 2%琼脂糖凝胶电泳检测，阳性对照应出现明亮、单一条带，阴性对照无扩增条带。等体积混合的 PCR 产物经核酸纯化磁珠（EClean Beads，易基诺）纯化后用于文库构建，采用诺唯赞高通量测序文库构建试剂盒（ND702-02，for Ion Torrent），步骤包括末端修复、接头连接和文库扩增。文库质量经电泳验证合格后，于 Ion Torrent Proton 平台（赛默飞世尔科技公司，美国）进行高通量测序。

1.2.3 环境因子数据　水质理化因子：在三个支流的采样点位，本研究根据《水和废水监测分析方法》（中国环境科学出版社，第四版）测定了水体的总氮（TN）、氨氮（NH_4^+－N）和总磷（TP）浓度。

气候因子：气候数据来源于全球气候数据库 WorldClim（https://www.worldclim.org/），选取其生物气候变量（bioclimatic variables）作为气候因子，包括年平均气温（Bio1）、平均温度日较差（Bio2）、等温

性（Bio3）、气温季节性（Bio4）、最热月份最高气温（Bio5）、最冷月份最低气温（Bio6）、气温年较差（Bio7）、最湿季平均气温（Bio8）、最干季平均气温（Bio9）、最热季平均气温（Bio10）、最冷季平均气温（Bio11）、年降水量（Bio12）、最湿月降水量（Bio13）、最干月降水量（Bio14）、降水季节性（Bio15）、最湿季降水量（Bio16）、最干季降水量（Bio17）、最暖季降水量（Bio18）和最热季降水量（Bio19）。这些气候变量对水生植物栖息地适宜性具有重要影响，能够调节生长季长度及水体的理化特性（如水位、水流速、碱度、电导率和营养物质可利用性）[22]。

地形及淡水环境因子：数据来源于 EarthEnv 数据库[23]（http://www.earthenv.org/），其提供近全球范围、1 km 分辨率的淡水特异性环境变量。具体包括：（1）地形因子：坡度（slope）、坡向（aspectcosi、aspectsine）、东向度（eastness）、北向度（northness）；（2）水文因子：高程分带（elevation_band1–4）、汇流累积量（flow_acc_band1–2）；（3）土地利用因子：12 类土地覆盖类型的均值和范围（landcover_average_band1–12、landcover_range_band1–12）；（4）土壤因子：10 类土壤属性的平均值（soil_average_band1–10）。

所有气候和环境因子栅格数据均裁剪至支流流域范围，并统一为 1km 空间分辨率。随后，利用 ArcGIS 将环境变量提取至各采样点位，用于后续分析。

1.3 统计与生态学分析

1.3.1 测序数据处理与 OTU 聚类　原始测序数据（fastq 格式）首先在 EcoView 3.0 宏条形码分析平台中进行质量控制，包括去除低质量序列、短序列、含有 N 碱基的序列及引物残留序列，并将序列归类至各样本。随后进行去冗余处理，删除重复序列和单拷贝序列（singleton），保留唯一序列以降低噪声并用于 OTU 聚类分析。OTU 聚类基于序列相似性进行，聚类阈值设定为 97%，对应传统的物种水平 OTU。序列长度筛选及出现频率阈值依据水生植物推荐标准设置：最小丰度 0.001、相对丰度 ≥1%、最小序列数 50 条，聚类过程中自动剔除嵌合体序列以提高注释准确性。

物种注释优先使用本地水生植物参考数据库 trnL，辅以 NCBI-nt 与 BOLD 数据库。对低注释 OTU，采用在线 BLAST 比对进一步确认，并依据序列比对相似度(Percent Identity, Per.Ident)判定分类等级：≥95% 注释至种，≥92%注释至属，≥90%注释至科。为保证名称规范性，所有注释到种或属水平的水生植物均参考 Flora of China、中国水生植物数据库、中国湿地植物数据库核实拉丁名和中文名。

1.3.2 α 多样性与群落结构分析　基于 OTU 矩阵，将每个样点数据二元化（presence–absence）并计算物种丰富度，以评估 α 多样性。群落结构分析采用基于 Jaccard 距离矩阵进行分析，并采用基于 999 次置换的多元方差分析（PERMANOVA）检验不同支流水生植物群落组成差异的显著性。为探究水生植物群落对环境梯度的响应关系，基于二元化（presence/absence）数据构建距离约束冗余分析（distance-based redundancy analysis, dbRDA）模型，并采用 Jaccard 距离表征群落 β 多样性。模型构建前，首先对环境变量进行多重共线性检验，并基于方差膨胀因子（variance inflation factor, VIF<10）筛选变量，以剔除高度共线性变量。随后采用基于调整后决定系数（adjusted R^2）的前向逐步选择方法（forward selection）筛选最优环境变量组合[24]，并通过 999 次置换检验评估变量贡献的统计显著性（P<0.05）。考虑到沿河连续采样可能导致空间自相关，本研究进一步基于采样点经纬度构建距离主坐标邻域矩阵（distance-based Moran’s eigenvector maps, dbMEM）空间变量，并在 dbRDA 中作为条件变量构建空间约束 partial dbRDA 模型，以评估环境因子在控制空间结构后的独立解释能力。模型整体显著性及各环境因子的贡献均通过 999 次置换检验进行评估。同时，对模型残差进行 Moran’s I 检验，以评估残余空间自相关，并结合变异分解分析定量比较环境与空间过程对群落结构变异的相对贡献。

1.3.3 指示物种分析　指示物种筛选基于二元化矩阵进行。以支流类型为分组因子，将样点划分为湘江、汉江和赣江三个组别。使用 IndVal.g 方法计算物种在各支流组中的指示值，该指数综合考虑物种对目标组的特意性（specificity）和保真度（fidelity），并对组样本量不均衡进行校正。通过 999 次置换检验评估显著性，显著性水平设定为 $P < 0.05$，仅保留对单一支流具有显著指示意义的物种。同时，在相同二元数据框架下计算 Phi 相关系数 (r.g)，用于衡量物种与特定支流组的关联强度和方向。通过 999 次置换检验筛选显著关联物种（$P < 0.05$），并根据相关系数正负判定物种对不同支流的偏好或回避特征。

1.3.4 指示物种响应模型　针对筛选获得的关键指示物种，构建环境–空间联合响应模型，以解析其对环境梯度与空间结构因子的综合响应机制。模型构建以物种出现/未出现（二元变量）为响应变量，自变量包括经筛选的环境因子及空间结构变量（Moran’s eigenvector maps, MEM）。在环境变量处理方面，首先剔除低方差变量（标准差为 0），随后基于方差膨胀因子（variance inflation factor, VIF）进行多重共线性诊断，并通过逐步筛选控制阈值（VIF < 3）以降低变量冗余。空间结构变量通过基于坐标的 MEM 分析生成，用于表征潜在的空间自相关结构。模型采用两类互补方法构建，广义线性模型（GLM）与随机森林模型（random forest, RF）。GLM 采用二项分布的 logit 链接函数，用于拟合物种出现概率与环境及空间变量之间的线性或可加关系。RF 作为非参数机器学习方法，通过构建多决策树集成模型捕捉变量间潜在的非线性关系及交互效应，并通过变量置换重要性评估各预测因子的相对贡献。在变量选择方面，GLM 与 RF 均基于初筛结果构建候选变量集合，环境变量采用单变量 GLM 筛选（$P < 0.1$），空间变量基于单变量 GLM 筛选（$P < 0.05$），最终保留有限数量关键变量用于模型拟合。模型性能评估采用重复分层 k 折交叉验证（repeated k-fold cross-validation），其中设置重复次数为 20 次、折数为 5 折，以提高估计稳定性。模型预测能力通过多指标综合评估，包括受试者工作特征曲线下面积（AUC）、真技巧统计量（TSS）及 Kappa 系数。最终性能结果以均值及标准差表示，以表征模型预测精度及稳定性。此外，基于训练模型对研究区进行空间概率预测，以生成指示物种潜在分布格局。

为减少人为引入物种对群落结构分析的干扰，并提高生态解释的可靠性，基于物种来源及生态属性对数据进行筛选，剔除人工栽培物种后用于 α 多样性及群落结构分析，并用于指示物种筛选。鉴于观赏及人工引入物种主要受人为干预影响，其生态指示意义有限，不适用于表征自然水生群落特征，因此在生态分析中予以排除。为全面评估 eDNA 与传统调查方法的一致性，在物种检出层面的对比分析中保留观赏及引入物种，以反映两种方法在整体物种检出能力上的表现。

1.3.5 软件与 R 包　所有数据处理与统计分析均在 R 4.3.1 环境中完成。环境变量预处理与多重共线性分析采用 usdm 包完成，方差膨胀因子（VIF）用于变量筛选。空间结构变量（MEM）通过 adespatial 包计算生成。广义线性模型（GLM）基于 stats 包构建，采用二项分布 logit 链接函数实现物种出现概率建模。随机森林模型（RF）通过 randomForest 包实现，并设置 1000 棵决策树进行模型训练，同时启用变量重要性评估功能。模型性能评估基于重复 k 折交叉验证预测结果完成，混淆矩阵及分类指标（Accuracy、TSS、Kappa）通过 caret 包计算，交叉验证框架同样基于 caret 实现。数据整理与可视化分析主要基于 tidyverse 体系完成，图形绘制基于 ggplot2 实现。

1.4 eDNA 与传统调查数据对比分析

为评估 eDNA 检测结果的可靠性，收集湘江、汉江和赣江已发表的水生植物实地调查数据[25-27]，整理构建传统调查物种名录（附表 II）。为保证物种名称的一致性与规范性，所有物种的中文名和拉丁名均参照《Flora of China》、《中国水生植物志》及中国湿地植物数据库进行统一核实与校订。在数据整理过程中，剔除了非水生或典型陆生植物记录，并对同物异名进行合并处理，最终形成标准化的物种出现–缺失（presence–absence）矩阵，以确保不同数据来源之间的可比性，并用于后续 eDNA 检测结果的一致性评估。在完成物种名录标准化处理后，基于传统调查数据（T）与 eDNA 检测数据（E）的物种出现–缺失信息，对两种方法的检测一致性进行定量评估。具体指标包括：

（1）检出率（Detection rate）：指 eDNA 检测中成功识别的传统调查物种比例，计算公式为：

$$Detection\ rate=\frac{N_{T\cap E}}{N_T} \tag{1}$$

其中，$N_{T\cap E}$表示传统调查与 eDNA 均检测到的物种数，N_T表示传统调查记录的物种总数。

（2）漏检率（False negative rate）：指传统调查记录但未被 eDNA 检测到的物种比例，计算公式为：

$$False\ negative\ rate=\frac{N_{T\text{-}E}}{N_T} \tag{2}$$

（3）eDNA 特有物种比例（eDNA-only proportion）：指仅在 eDNA 检测中出现、而传统调查未记录的物种比例，用于反映潜在的外源输入或检测扩展能力，其计算公式为：

$$eDNA - only\ proportion = \frac{N_{E-T}}{N_E} \quad (3)$$

其中，N_{E-T}表示仅在 eDNA 中检测到的物种数，N_E表示 eDNA 检测到的物种总数。

上述指标分别在赣江、汉江和湘江尺度上独立计算，用于比较不同支流中 eDNA 检测结果与传统调查结果的一致性及其偏差特征。

2 结果与分析

2.1 水生植物群落组成及 eDNA 检测可靠性评估

2.1.1 eDNA 与传统调查一致性评估　通 eDNA 与传统实地调查在物种检出方面整体一致性较低（表 1）。三条河流中，eDNA 对传统调查物种的检出率仅为 5.56%–8.47%，对应漏检率较高。同时，eDNA 检测到的物种中有 52.38%–75.00%为传统方法未记录的物种，表明两种方法在物种检出上存在显著差异。

不同河流间的一致性存在一定差异，其中汉江两种方法的共有物种数相对较高，而湘江和赣江则表现出更高比例的 eDNA 特有物种，说明两种方法在不同水系中的匹配程度存在空间差异。总体而言，eDNA 与传统调查在水生植物物种检出上重合度较低，但呈现出明显的互补特征：eDNA 在补充传统调查未覆盖物种方面具有潜在优势，而传统调查则在部分物种检出上仍具有不可替代性。

此外，结合物种功能类型分析，eDNA 对部分挺水及浮叶植物检出较为稳定，而对部分沉水植物仍存在一定漏检，同时检测到少量观赏或引种植物（附表 I）。

表 1 eDNA vs 传统调查一致性评估

Tab.1 Assessment of consistency between eDNA and traditional survey methods

河流	T 物种数	E 物种数	共同物种数	检出率(%)	漏检率(%)	eDNA 特有物种比例(%)
湘江	88	20	6	5.56	77.27	70.00
汉江	97	21	10	8.47	78.35	52.38
赣江	42	20	5	8.06	52.38	75.00

2.1.2 水生植物群落组成及其环境响应　在湘江、汉江和赣江 35 个采样点中，基于二元数据计算的水生植物物种丰富度在不同支流间存在显著差异（Kruskal–Wallis $\chi^2 = 9.85$, $P < 0.05$）。汉江样点的平均物种数最高 11.21，湘江和赣江分别为 9.45 和 8.50（图 2）。基于 Jaccard 距离的 PERMANOVA 分析表明，支流类型对水生植物群落结构具有显著影响（R^2= 0.150，F = 2.825，P = 0.001）。

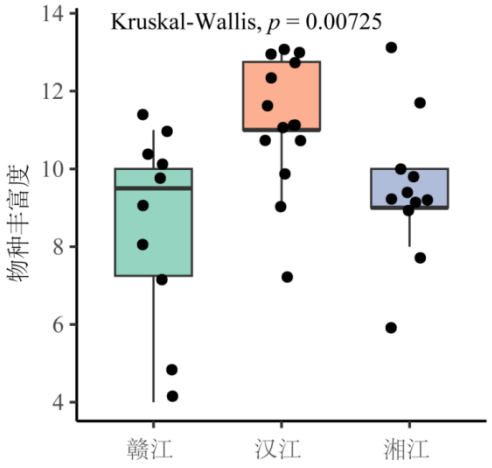

图 2 基于 eDNA 二元 OTU 数据的水生植物 α 多样性

Fig.2 α-diversity of aquatic plants based on binary eDNA OTU data

基于 Jaccard 距离的 partial dbRDA 结果表明，在控制空间结构后，环境因子对水生植物群落组成仍具有显著解释作用（置换检验，F=2.720，P= 0.006）。然而，模型总体解释率较低，仅为 7.61%，表明当前纳入的环境变量对群落结构的独立解释能力有限。

前向选择结果显示，仅氨氮在控制空间结构后仍保持显著性，是驱动群落变化的最稳定环境因子（图3）。排序结果显示，排序结果表明，第一约束轴（CAP1）主要反映氨氮梯度与群落组成的对应关系，但不同支流样点在排序空间中仍呈现较大重叠，说明群落空间分异程度有限。

变异分解结果显示，环境变量的独立解释率为2.13%，空间变量的独立解释率为5.37%，二者共享解释率为6.45%，仍有86.05%的群落变异无法被当前模型解释。此外，残差Moran's I检验结果显示模型仍存在显著空间自相关（Moran's I=0.240，P=0.006）。总体而言，环境因子对群落结构具有统计支持，但解释强度有限，群落变异中仍存在大量未被解释的部分。

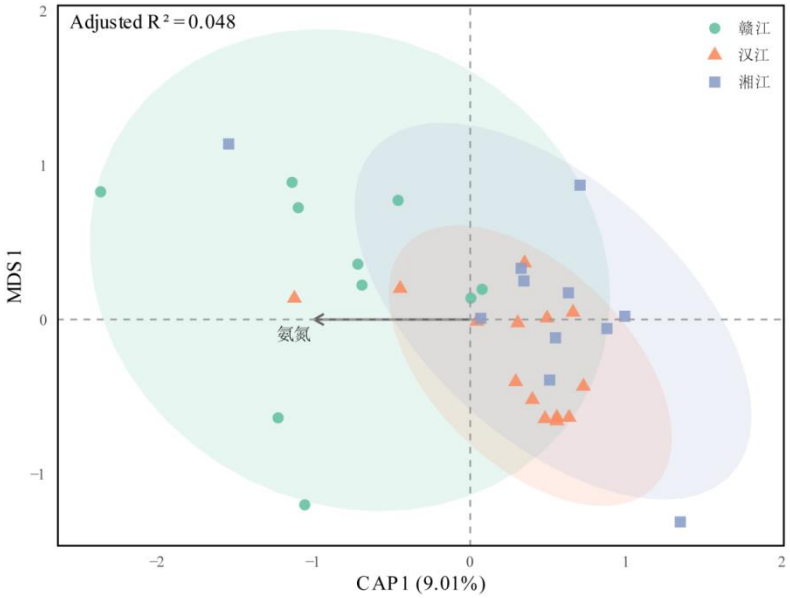

图3 基于eDNA二元OTU数据、控制空间结构后的水生植物群落partial dbRDA分析

Fig.3 Partial dbRDA of aquatic plant communities based on eDNA-derived binary OTU data, controlling for spatial effects

2.2 指示物种筛选与生态偏好分析

基于二元数据，采用IndVal.g方法对三条支流水生植物群落进行指示物种筛选，共识别出3个显著指示物种（表2，P < 0.05）。赣江未检测到显著指示物种。汉江识别出2个指示物种，分别为乌菱 *Trapa bicornis*（IndVal = 0.648, P = 0.033）和宽叶香蒲 *Typha latifolia*（IndVal = 0.727, P = 0.003），其中宽叶香蒲的指示值最高，表现出较强的组内一致性和组间专属性。湘江识别出1个指示物种篦齿眼子菜 *Stuckenia pectinata*（IndVal = 0.648, P = 0.024）。

表2 指示物种筛选结果及统计指标

Tab.2 Indicator Species Selection Results and Statistical Metrics

指示河流	指示物种	特异性	保真度	IndVal	Phi 系数	p 值
汉江	宽叶香蒲 *T. latifolia*	0.673	0.786	0.727	0.575	0.003
汉江	乌菱 *T. bicornis*	0.452	0.927	0.648	0.370	0.033
湘江	篦齿眼子菜 *S.pectinata*	0.462	0.909	0.648	0.377	0.024

进一步基于Phi相关性指数对物种生态偏好进行分析，结果显示显著物种均表现为正向关联，未检测到显著负相关物种。篦齿眼子菜与湘江显著正相关（Phi = 0.377, P = 0.024），乌菱（Phi = 0.370, P = 0.033）和宽叶香蒲（Phi = 0.575, P = 0.003）与汉江显著正相关，其中宽叶香蒲相关性最强。IndVal与Phi分析结果高度一致，表明上述物种不仅具有统计学上的指示意义，同时在生态分布上表现出明显的支流偏好特征。

2.3 指示种对环境与空间梯度的响应模型

2.3.1 模型性能评估与交叉验证　基于环境变量与空间结构变量（dbMEM），分别构建广义线性模型（GLM）与随机森林模型（RF），并通过重复k折交叉验证对三种指示物种的预测性能进行评估。两类

模型在全部物种中均表现出稳定的判别能力（AUC > 0.70），说明环境因子与空间结构变量的联合框架能够对物种分布变化进行有效解释（图 4）。

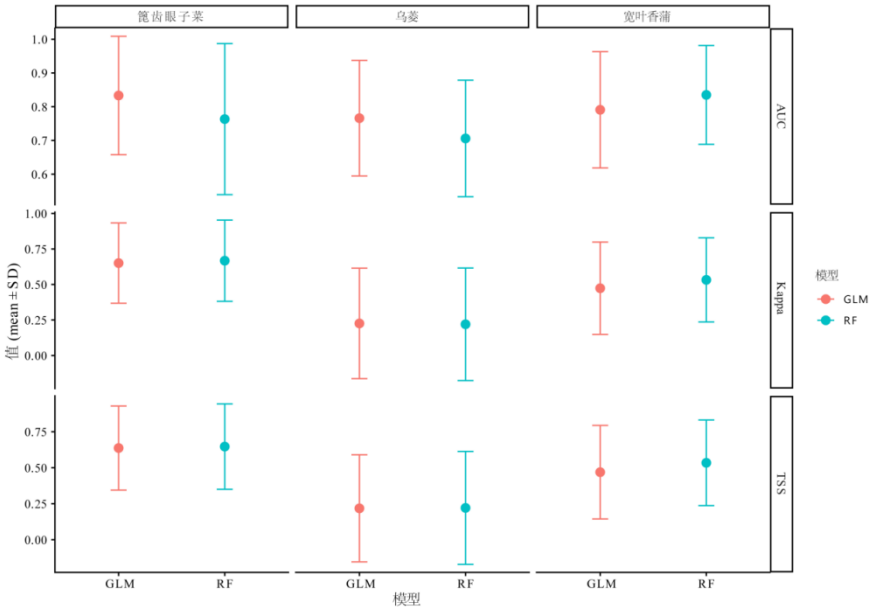

图 4 指示物种模型拟合性能评估

Fig.4 Model performance of indicator species

在 GLM 框架中，篦齿眼子菜与宽叶香蒲具有较高模型性能（AUC 分别为 0.833 与 0.791），同时 TSS 与 Kappa 指标维持较高水平，反映其分布结构具有较强统计可解释性。乌菱的预测性能相对较低（AUC = 0.766），且 TSS 与 Kappa 值偏低，说明其分布过程存在较高不确定性。

RF 模型结果与 GLM 总体一致，但不同物种间存在差异。宽叶香蒲在 RF 中获得最高预测性能（AUC = 0.835），而乌菱表现最低（AUC = 0.706）。交叉验证结果显示，各指标在重复抽样中存在一定波动，其中乌菱变异程度最大，提示其分布稳定性较弱。

2.3.2 指示物种对环境及空间梯度的响应机制　GLM 显著性检验结果显示，所有物种模型均显著优于空模型（LRT 检验，$P < 0.05$），说明环境变量与空间结构变量整体上对物种分布具有统计解释能力，但解释程度在物种间存在差异（图 5）。可以看出，篦齿眼子菜的模型解释力最高（McFadden R^2= 0.487，LRT $x^2 = 21.22$，$P < 0.001$），说明其分布变化可由环境与空间变量较充分解释。宽叶香蒲的解释力次之（McFadden R^2= 0.336，LRT $\chi^2 = 16.06$，P= 0.003），其中空间结构变量贡献较为突出，说明空间异质性在其分布中占较高权重。乌菱的解释力最低（McFadden R^2 = 0.171，LRT $\chi^2 = 7.15$，P= 0.028），说明其分布对当前环境与空间变量组合的依赖程度较弱。

随机森林变量重要性分析进一步揭示驱动差异（图 6）。篦齿眼子菜主要受氨氮影响，同时 MEM2 及气候变量最暖季度均温（Bio10）具有次级贡献，说明其分布同时受营养盐梯度与空间过程影响。宽叶香蒲的主要解释变量为空间结构因子 MEM1，并与地形坡度及土壤空间异质性共同作用，说明空间结构在其分布中占主导地位。乌菱主要响应氨氮梯度，并对气候变量最暖季度降水量（Bio18）呈负响应关系，说明其对环境梯度变化具有较高敏感性。综合 GLM 与 RF 结果，环境梯度与空间结构在不同物种中的贡献比例存在差异，形成以环境驱动、空间驱动及二者协同驱动的分化格局。

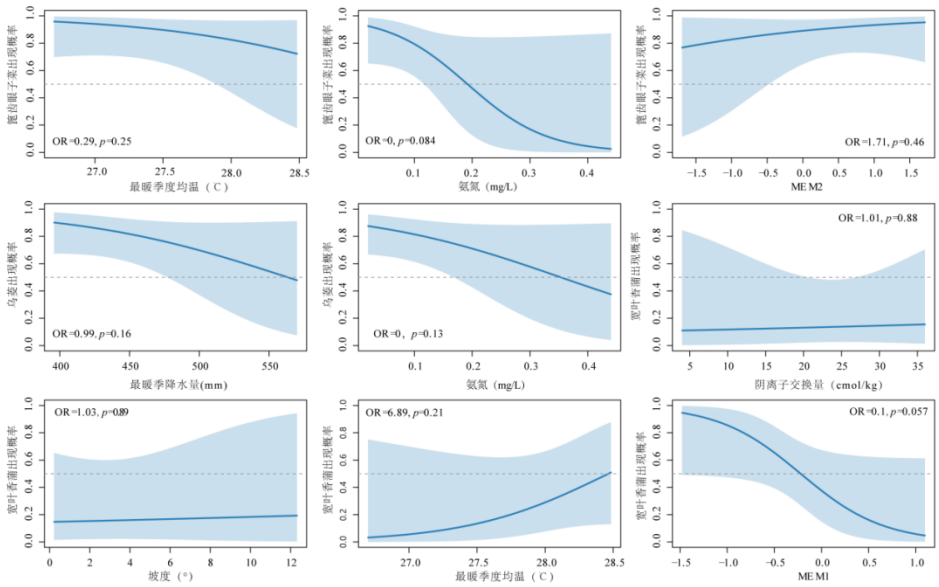

图 5 典型指示物种对环境因子及空间过程的 GLM 响应曲线

Fig.5 GLM response curves of representative indicator species to environmental factors and spatial processes

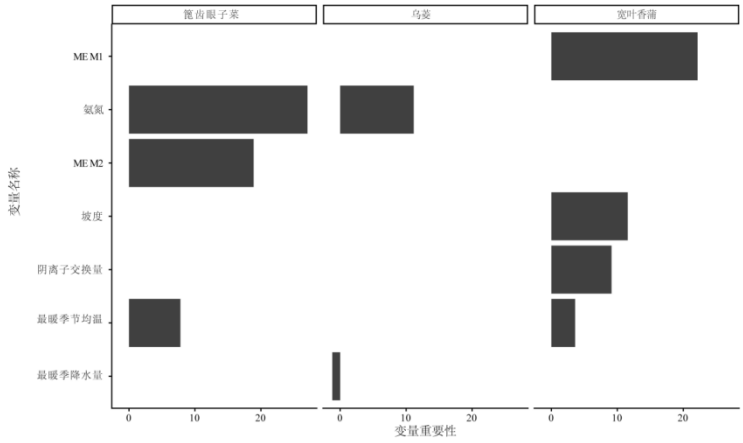

图 6 指示物种的环境因子重要性

Fig.6 Importance of environmental variables for indicator species

2.3.3 指示物种潜在分布格局及生态指示意义　基于 GLM 预测结果构建的潜在分布模拟显示，不同指示物种在空间分布上具有明显异质性，并与其环境与空间响应结构一致。篦齿眼子菜的高概率分布区域主要集中在营养盐水平较高且空间连续性较强的区域，说明其分布同时受营养梯度与空间过程约束。宽叶香蒲的适生区呈现明显空间集聚特征，与其对空间结构变量高度依赖的结果一致。乌菱的分布则相对离散，对环境梯度变化响应更为敏感，但空间约束较弱。从生态指示意义来看，不同物种对应不同生态过程类型。篦齿眼子菜可用于表征营养盐—空间耦合过程，宽叶香蒲主要反映空间结构与地形异质性过程，而乌菱则适用于指示环境梯度变化敏感性。三类物种共同构成多过程驱动下的指示体系，可用于解析支流尺度环境变化与空间结构对群落分布的综合影响。

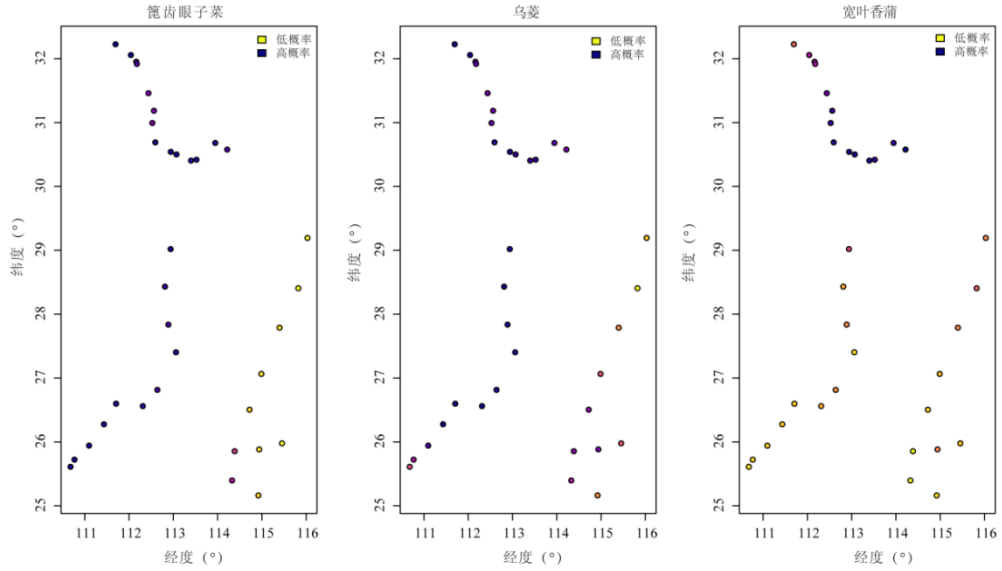

图 7 基于环境因子与空间模型的指示物种空间分布预测结果

Fig.7 Spatial prediction of indicator species distributions based on environmental variables and spatial modeling

3 讨论

3.1 支流间水生植物群落的空间分异及 eDNA 检测偏差影响

本研究结果表明，长江中游不同支流之间水生植物群落存在显著空间分异，不同支流样点在物种组成及出现频率上差异明显，说明支流尺度的环境异质性在区域群落结构形成中具有重要作用。类似的空间分化在大型河流系统中较为常见，不同支流在水文条件、水质状况及区域气候背景方面的差异，往往共同塑造水生植物的分布格局[28-29]。在河流生态系统中，水动力过程不仅直接影响栖息地条件，还通过物质输运间接影响群落结构。因此，支流间的空间分异本质上是水文过程与环境梯度协同作用的结果。

环境梯度分析表明，在控制空间结构后，氨氮是唯一保持显著性的环境因子，说明营养盐状态仍是影响支流水生植物群落组成的重要环境约束。氮素通常被认为是影响水生植物群落结构的重要因子，较高营养盐可能改变物种间竞争关系，并促进富营养环境适应性较强物种的出现[30-32]。虽然部分气候变量在模型构建过程中表现出一定相关性，但其独立解释能力较弱，未进入最终显著模型，表明在本研究尺度下，营养盐梯度较气候背景具有更直接的生态效应。变异分解结果显示，空间变量的独立解释率高于环境变量，且残差仍存在显著空间自相关，表明支流水生植物群落构建不仅受局地环境过滤影响，更受到空间过程的持续调控。对于具有较高连通性的河流系统而言，扩散限制、水动力输运及河网连通性往往决定物种到达和定殖机会，从而塑造区域尺度群落格局[33]。

尽管环境因子在统计上对群落结构具有显著解释作用，但其总体解释率仅为 7.61%，环境变量独立解释率仅为 2.13%，仍有 86.05%的群落变异无法被当前模型解释。这在河流生态系统中较为常见，主要由于水体高流动性导致的物种扩散与 eDNA 信号混合效应，会削弱局地环境梯度的解释强度[34]。此外，本研究仅纳入营养盐与宏观气候因子，未充分涵盖水深、流速及底质等微生境变量，也可能限制模型解释能力[35]。与此同时，群落结构还受到未测环境因子及生物相互作用等过程的共同影响[36]。综合来看，该结果表明河流生态系统中高水动力过程、未观测微环境因子及生物相互作用共同限制了环境变量对群落结构的解释能力。

值得注意的是，在指示物种分析中，赣江样点未识别出统计学显著的指示物种。这一结果可能反映出其群落结构特征与统计识别能力的共同作用。首先，从生态过程来看，赣江样点内部物种组成相似性较高，环境梯度变化相对较弱，使得基于物种特异性分布偏好的 IndVal 方法难以识别具有显著指示性的类群。其次，从统计功效角度来看，当某一支流内部空间异质性较低或样本变异幅度有限时，其指示信号容易被多

支流联合分析中的整体群落变异所稀释，从而降低显著性检出概率。此外，从区域水文过程来看，赣江可能具有相对较强的水动力混合与连通性特征，这种过程会增强物种扩散与信号均质化效应，从而削弱局地环境过滤所形成的特异性分布模式。因此，该结果并不必然意味着该支流缺乏指示物种，而更可能反映其“低空间分化—高混合过程”背景下指示信号的弱化。未来可通过增加采样点密度或采用分层分析进一步验证该支流内部的指示物种潜力。

在 eDNA 方法层面，基于 eDNA 方法获取的群落结构信息受到多种生态与方法因素的共同影响。首先，河流中的水动力过程会显著影响 eDNA 的迁移与分布[37]。较高流速可增强 eDNA 的远距离输运并导致局地信号稀释，使检测结果呈现一定程度的“上游混合效应”，从而降低物种空间归属精度；同时，流速增加也可能降低单位体积内 eDNA 浓度，提高低丰度物种的漏检概率。因此，在高流动性的河流系统中，eDNA 结果更适合反映区域尺度的综合信号，而非严格的局地分布。其次，eDNA 检测本身存在分子层面的限制。一方面，不同物种在 DNA 释放、降解及保存方面存在差异，可能导致部分物种被低估[38]；另一方面，现有引物对水生植物的覆盖度有限，可能导致部分类群未被有效扩增[39]。

在样品采集方面，本研究未采集底泥样品，主要考虑水体 eDNA 更直接反映当前活跃群落，而底泥 DNA 通常代表历史累积信号。但这一设计可能低估沉积环境中残留 DNA 的贡献，尤其是对沉水或附着型植物，从而影响部分物种的检出率。此外，尽管本研究在数据分析前进行了序列质量过滤、嵌合体去除及低丰度 OTU 筛除等质量控制处理，但仍无法完全排除引物扩增偏好性和参考数据库不完善对部分物种检出的影响。在采样时间方面，7 月处于丰水期，水量大、流速快，有利于 eDNA 扩散与混合，从而提高检出率，但同时也可能因稀释效应降低局地信号，并引入外源 DNA，增加不确定性。10 月水文条件相对稳定，更有利于反映局地群落结构，但部分水生植物可能处于生长后期，其组织脱落与衰败可能增加 DNA 释放，从而提高检出信号。因此，不同月份反映的是水文过程与生物过程共同作用的综合信号。需要指出的是，本研究后续群落结构分析与指示物种筛选主要基于经过质量控制后的 OTU 出现信息开展，重点关注群落间的相对差异及其与环境梯度的对应关系，而非恢复区域完整物种名录。因此，相关结果能够反映不同样点间的群落分异特征，但对于物种检出完整性仍需结合传统调查和多引物验证进一步完善。

综上，长江中游支流水生植物群落在区域尺度上呈现明显空间异质性，其形成主要受水体营养状态与空间过程共同驱动。因此，在开放河流系统中，eDNA 更适用于揭示区域尺度群落结构及其空间分异格局，而非精确反映单个物种的局地分布状态。未来研究应结合传统调查、底泥样品、多季节采样及水动力分析，以提升解释能力。

3.2 指示物种的环境过滤与空间过程耦合机制

本研究基于 IndVal 分析与 Phi 检验识别出三种典型指示物种，并结合广义线性模型与随机森林模型，从环境梯度与空间结构两个维度解析其分布机制。结果表明，支流水生植物群落的空间分布并非由单一环境因子驱动，而是由营养盐梯度与河网空间结构共同控制，并在不同物种间表现出显著的响应差异。

在环境响应方面，沉水植物篦齿眼子菜对氨氮呈显著负响应，并在模型中表现出最高解释力，说明其分布主要受营养盐条件约束。氨氮是影响沉水植物分布与生长的重要环境因子之一，其作用机制主要体现在对水体光环境和植物生理过程的双重影响。氨氮浓度升高会降低水体透明度，增强光限制效应，从而改变沉水植物的适生环境并形成显著的环境筛选作用[40–41]。同时，过量氨氮还会干扰植物体内氮代谢平衡，引发生理胁迫反应，降低叶绿素含量和光合作用效率，进而抑制植株生长[42-43]。此外，氨氮富集往往伴随着富营养化进程，通过促进浮游藻类增殖、削弱水下光照条件以及改变水体栖息地特征，进一步加剧沉水植物的生理压力和群落衰退，最终影响其空间分布格局[44–45]。该物种在 GLM 与随机森林模型中均表现出一致的环境主导特征。相比之下，挺水植物宽叶香蒲的分布主要由空间结构变量解释，其对 MEM 轴响应最强，环境变量贡献相对较低，表明其空间分布更多受河网连通性与扩散限制控制。该结果说明在开放河流系统中，空间结构本身可通过限制物种传播路径与定殖机会主导群落格局形成[33]。浮叶植物乌菱则表现出环境与空间变量共同作用但无单一主导因子的特征，其模型解释力相对较低，说明其分布由多因子共同调控，包括营养盐变化、气候梯度及潜在扩散过程的综合影响[46–47]。GLM 与随机森林结果在不同模型框架下均保持一致的解释结构。其中，篦齿眼子菜表现为稳定的环境响应模式，宽叶香蒲表现为空间结构主导

模式，而乌菱处于两者之间的过渡响应状态。

综合来看，支流水生植物群落分布受环境过滤与空间过程共同驱动，但两者并非独立作用，而是通过水动力过程发生耦合。在河流系统中，水体流动不仅影响物种扩散，还对环境梯度进行空间传输与重构，从而改变局地环境信号的表达方式。这种过程导致物种—环境关系呈现显著的非局地特征，使观测到的群落结构同时包含环境筛选与空间混合效应。因此，指示物种不仅反映环境梯度响应，还可作为环境约束与空间过程相对作用强度的综合表征单元，为河流生态系统群落组装机制提供实证依据。

3.3 指示物种的态学意义、局限性与未来展望

在流域生态监测与管理实践中，基于 GLM 与随机森林模型评估中表现出较高预测性能的指示物种可作为潜在的生物指标。模型结果表明，不同指示物种对环境变量与空间结构变量（dbMEM）的响应存在明显差异，其中部分物种表现出较强的环境梯度响应，而部分物种则更多受空间结构过程影响。基于环境与空间共同驱动框架识别指示物种，有助于将复杂的多源环境梯度转化为可量化的生态信号，从而服务于流域尺度的水质评估与生态过程识别。

需要强调的是，本研究基于河流生态系统展开，而河流作为开放且高度动态的生态系统，其群落结构不仅受局地环境过滤控制，还受到水动力驱动的物种扩散及非局地输入影响。因此，指示物种的空间分布及其环境响应，并不完全对应局地最适生态位，而往往反映水文连通性与上游输入共同作用的结果。这一特征不同于相对封闭的湖泊系统，意味着在河流中解释指示物种时，应从水文过程、环境梯度与物种扩散的耦合关系出发，而非仅基于单一环境因子进行归因。

在此框架下，本研究仍存在一定局限。首先，分析基于单次横断面数据，缺乏时间序列支持，尚未刻画水文波动背景下群落结构的动态变化。其次，环境变量主要来源于遥感与宏观气候数据，缺乏流速、水深及光照等关键水动力与微生境因子，限制了对物种生态位的精细解析。此外，模型未显式纳入水动力过程与扩散机制，也未考虑物种间相互作用，这在河流系统中可能进一步放大预测不确定性。

未来研究有必要从静态环境解释转向过程机制整合。通过引入流速、水文连通性等关键变量，并结合多时段连续采样，可更准确地揭示群落对水文扰动的响应过程。同时，将物种分布模型与水动力过程相结合，有助于区分局地环境效应与非局地输入效应，从而提升指示物种的生态解释力与预测能力。进一步结合实验与模拟研究，可深入解析物种间相互作用及其在群落组装中的调节作用。

此外，河流水生植物 eDNA 监测需结合生态合理性开展数据筛选，应剔除典型非水生、人工观赏及潜在外源物种信号，并在采样设计中充分考虑水文条件，以提高结果的空间代表性与解释可靠性。本研究为 eDNA 在河流植物群落研究中的应用提供了实证基础，但其方法学适用范围仍有待在不同水文情景下进一步验证。

4 附录

附表 I~II 见电子版（DOI 10.18307/2027.0235）.

5 参考文献

[1] Thomaz SM. Ecosystem services provided by freshwater macrophytes. *Hydrobiologia*, 2023, **850**(12): 2757-2777. DOI: 10.1007/s10750-021-04739-y.

[2] Yadav M, George N, Dwibedi V. Trace element pollution in the aquatic environment: Impacts on aquatic macrophytes. *Aquatic Ecotoxicology of Legacy Pollutants and Emerging Contaminants in Animals and Plants*. Cham: Springer, 2024: 71-105. DOI: 10.1007/698_2024_1184.

[3] Allan JD, Castillo MM, Capps KA. Energy flow and nutrient cycling in aquatic communities. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Cham: Springer, 2021: 357-381.

[4] Shilky, Patra S, Saikia P *et al*. Management of aquatic ecosystems and aquatic vegetation for environmental sustainability. *Aquatic Ecosystems Monitoring*. Boca Raton: CRC Press, 2024: 205-217. DOI: 10.1201/9781003354000-18.

[5] Yu HW, Lu QL, Cao XF *et al*. Habitat disturbance drives the feedback of aquatic plants on the microbial community after lake degradation. *ACS ES&T Water*, 2024, **4**(8): 3509-3520. DOI: 10.1021/acsestwater.4c00330.

[6] Petrov DS, Korotaeva AE, Pashkevich MA *et al*. Assessment of heavy metal accumulation potential of aquatic plants for bioindication and bioremediation of aquatic environment. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2022, **195**(1): 122. DOI: 10.1007/s10661-022-10750-0.

[7] Manzoor M, Ahmad Bhat K, Khurshid N *et al*. Bio-indicator species and their role in monitoring water pollution. *Freshwater Pollution and Aquatic Ecosystems*. New York: Apple Academic Press, 2021: 321-347. DOI: 10.1201/9781003130116-12.

[8] Morrison LW. Observer error in vegetation surveys: A review. *Journal of Plant Ecology*, 2016, **9**(4): 367-379. DOI: 10.1093/jpe/rtv077.

[9] Kelly RP, Port JA, Yamahara KM *et al*. Harnessing DNA to improve environmental management. *Science*, 2014, **344**(6191): 1455-1456. DOI: 10.1126/science.1251156.

[10] Beng KC, Corlett RT. Applications of environmental DNA (eDNA) in ecology and conservation: Opportunities, challenges and prospects. *Biodiversity and Conservation*, 2020, **29**(7): 2089-2121. DOI: 10.1007/s10531-020-01980-0.

[11] Alsos IG, Lammers Y, Yoccoz NG *et al*. Plant DNA metabarcoding of lake sediments: How does it represent the contemporary vegetation. *PLoS One*, 2018, **13**(4): e0195403. DOI: 10.1371/journal.pone.0195403.

[12] Shackleton ME, Rees GN, Watson G *et al*. Environmental DNA reveals landscape mosaic of wetland plant communities. *Global Ecology and Conservation*, 2019, **19**: e00689. DOI: 10.1016/j.gecco.2019.e00689.

[13] Palacios Mejia M, Curd E, Edalati K *et al*. The utility of environmental DNA from sediment and water samples for recovery of observed plant and animal species from four Mojave Desert springs. *Environmental DNA*, 2021, **3**(1): 214-230. DOI: 10.1002/edn3.161.

[14] Jane SF, Wilcox TM, McKelvey KS *et al*. Distance, flow and PCR inhibition: EDNA dynamics in two headwater streams. *Molecular Ecology Resources*, 2015, **15**(1): 216-227. DOI: 10.1111/1755-0998.12285.

[15] Cilleros K, Valentini A, Allard L *et al*. Unlocking biodiversity and conservation studies in high-diversity environments using environmental DNA (eDNA): A test with Guianese freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources*, 2019, **19**(1): 27-46. DOI: 10.1111/1755-0998.12900.

[16] Zhang YY, Yi LW, Xie BG *et al*. Analysis of ecological quality changes and influencing factors in Xiangjiang River Basin. *Scientific Reports*, 2023, **13**: 4375. DOI: 10.1038/s41598-023-31453-7.

[17] Sun K, He WB, Shen YF *et al*. Ecological security evaluation and early warning in the water source area of the Middle Route of South-to-North Water Diversion Project. *Science of the Total Environment*, 2023, **868**: 161561. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.161561.

[18] Lu JG, Fu YM, Zhou Y *et al*. Response of water quality to land use and landscape pattern in the Ganjiang River watershed. *Environmental Management*, 2025, **75**(1): 155-166. DOI: 10.1007/s00267-024-02060-7.

[19] Ma D, Chen ZN, Li J *et al*. Environmental DNA monitoring reveals multidimensional biodiversity differences and driving factors in different freshwater ecosystems of Changzhou. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2026, **21**(2): 55-66. DOI: 10.7524/AJE.1673-5897.20251230002. [马旦, 陈志宁, 李姣等. 环境 DNA 监测揭示常州不同淡水生态系统多维生物多样性差异及驱动因素.生态毒理学报, 2026, **21**(2): 55-66.]

[20] Yang JH, Zhang LJ, Mu YW *et al*. Small changes make big progress: A more efficient eDNA monitoring method for freshwater fish. *Environmental DNA*, 2023, **5**(2): 363-374. DOI: 10.1002/edn3.387.

[21] Taberlet P, Coissac E, Pompanon F *et al*. Power and limitations of the chloroplast trnL (UAA) intron for plant DNA barcoding. *Nucleic Acids Research*, 2007, **35**(3): e14. DOI: 10.1093/nar/gkl938.

[22] Gillard MB, Aroviita J, Alahuhta J. Same species, same habitat preferences The distribution of aquatic plants is not explained by the same predictors in lakes and streams. *Freshwater Biology*, 2020, **65**(5): 878-892. DOI: 10.1111/fwb.13470.

[23] Domisch S, Amatulli G, Jetz W. Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data*, 2015, **2**: 150073. DOI: 10.1038/sdata.2015.73.

[24] Blanchet FG, Legendre P, Borcard D. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 2008, **89**(9): 2623-2632. DOI: 10.1890/07-0986.1.

[25] Huang L, Liu YZ, Lei P *et al*. Analysis on the diversity of hydrophyte in Gan River sstream. *Journal of Nanchang University*: *Natural Science*, 2014, **38**(6): 600-604. DOI: 10.13764/j.cnki.ncdl.2014.06.018. [黄莉, 刘以珍, 雷平等. 赣江流域水生植物多样性分析. 南昌大学学报：理科版, 2014, **38**(6): 600-604.]

[26] 李飞跃. 湘江高等水生植物调查与分析[学位论文]. 长沙：湖南农业大学, 2010.

[27] 周甲男. 汉江水生植物多样性时空格局和基于水生植物的水质评价模型建立[学位论文]. 武汉：武汉大学, 2019.

[28] Zhou JN, Li YQ, Lyu T *et al*. Environmental determinants of aquatic plant diversity differ between growth forms and range sizes. *Ecological Indicators*, 2023, **157**: 111280. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.111280.

[29] Lacoul P, Freedman B. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, 2006, **14**(2): 89-136. DOI: 10.1139/a06-001.

[30] Li SH, Sun T, Yang W *et al*. Interspecific relationships between submerged and emergent aquatic plants along a nitrogen gradient in a mesocosm experiment. *Ecological Indicators*, 2021, **133**: 108360. DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.108360.

[31] Porter EM, Bowman WD, Clark CM *et al*. Interactive effects of anthropogenic nitrogen enrichment and climate change on terrestrial and aquatic biodiversity. *Biogeochemistry*, 2013, **114**(1): 93-120. DOI: 10.1007/s10533-012-9803-3.

[32] Bornette G, Puijalon S. Response of aquatic plants to abiotic factors: A review. *Aquatic Sciences*, 2011, **73**(1): 1-14. DOI: 10.1007/s00027-010-0162-7.

[33] 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.

[34] Deiner K, Bik HM, Mächler E *et al*. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities. *Molecular Ecology*, 2017, **26**(21): 5872-5895. DOI: 10.1111/mec.14350.

[35] Gao WQ, Xiong FY, Lu Y *et al*. Water quality and habitat drive phytoplankton taxonomic and functional group patterns in the Yangtze River. *Ecological Processes*, 2024, **13**(1): 11. DOI: 10.1186/s13717-024-00489-6.

[36] da Silva NJ, Lansac-Tôha FM, Mantovano T *et al*. Environmental and spatial factors driving beta diversity in freshwater communities: A systematic review. *Aquatic Sciences*, 2026, **88**(3): 74. DOI: 10.1007/s00027-026-01303-5.

[37] Moody KN, Gardner ST, Sundt-Hansen LE *et al*. Environmental DNA as a tool for hydropower impact assessments: Current status, special considerations, and future integration. *Biological Reviews*, 2025, **100**(6): 2584-2607. DOI: 10.1111/brv.70059.

[38] Revéret A, Rijal DP, Heintzman PD *et al*. Environmental DNA of aquatic macrophytes: The potential for reconstructing past and present vegetation and environments. *Freshwater Biology*, 2023, **68**(11): 1929-1950. DOI: 10.1111/fwb.14158.

[39] Espinosa Prieto A, Beisel JN, Verschuren P *et al*. Toward freshwater plant diversity surveys with eDNA barcoding and metabarcoding. *Environmental DNA*, 2023, **5**(4): 648-670. DOI: 10.1002/edn3.407.

[40] Yu Q, Wang HJ, Wang HZ *et al*. Effects of high ammonium loading on two submersed macrophytes of different growth form based on an 18-month pond experiment. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 939589. DOI: 10.3389/fpls.2022.939589.

[41] Gao JQ, Ren P, Zhou QY *et al*. Comparative studies of the response of sensitive and tolerant submerged macrophytes to high ammonium concentration stress. *Aquatic Toxicology*, 2019, **211**: 57-65. DOI: 10.1016/j.aquatox.2019.03.020.

[42] Stefanidis K, Papastergiadou E. Linkages between macrophyte functional traits and water quality: Insights from a study in freshwater lakes of Greece. *Water*, 2019, **11**(5): 1047. DOI: 10.3390/w11051047.

[43] Zhou QY, Gao JQ, Zhang RM *et al*. Ammonia stress on nitrogen metabolism in tolerant aquatic plant—*Myriophyllum aquaticum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, **143**: 102-110. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2017.04.016.

[44] Zhang M, Wang ZQ, Xu J *et al*. Ammonium, microcystins, and hypoxia of blooms in eutrophic water cause oxidative stress and C–N imbalance in submersed and floating-leaved aquatic plants in Lake Taihu, China. *Chemosphere*, 2011, **82**(3): 329-339. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2010.10.038.

[45] Yu LF, Yu D. Differential responses of the floating-leaved aquatic plant *Nymphoides peltata* to gradual versus rapid increases in water levels. *Aquatic Botany*, 2011, **94**(2): 71-76. DOI: 10.1016/j.aquabot.2010.11.004.

[46] Liu Y, Liu H, Baastrup-Spohr L *et al*. Allometric relationships between leaf and petiole traits across 31 floating-leaved plants reveal a different adaptation pattern from terrestrial plants. *Annals of Botany*, 2023, **131**(3): 545-552. DOI: 10.1093/aob/mcad007.

[47] Haldan K, Köhn N, Hornig A *et al*. *Typha* for paludiculture—Suitable water table and nutrient conditions for potential biomass utilization explored in mesocosm gradient experiments. *Ecology and Evolution*, 2022, **12**(8): e9191. DOI: 10.1002/ece3.9191.