J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(4):000-000
DOI 10.18307/2027.0438
©2027 by Journal of Lake Sciences

深圳地区河流蜻蜓稚虫丰水与枯水期群落特征与构建机制*

周婷婷[1,2]，武　倩[3]，张浩淼[4]，黄　琦[1]，韩博平[1]，谢志才[2,**]，王伟民[5,6,7,**]，刘振元[1,2,**]

（1: 暨南大学生命科学技术学院生态学系，广州 510632）

（2: 中国科学院水生生物研究所，武汉 430072）

（3: 广东省外语艺术职业学院，广州 510632）

（4: 中国科学院昆明动物研究所，昆明 650201）

（5: 广东省深圳生态环境监测中心站，深圳 518049）

（6: 广东大湾区区域生态环境变化与综合治理国家野外科学观测研究站，深圳 518049）

（7: 生态质量综合监测站深圳城市站，深圳 518049）

摘　要：蜻蜓作为淡水生态系统关键功能类群，其稚虫在水体中的生活周期长且扩散能力有限，群落组成及多样性能够较准确反映水环境变化，已广泛应用于水生态健康评价。然而，当前对蜻蜓稚虫如何响应城市化导致的环境变化，以及这种环境变化与扩散限制在群落构建中的作用，仍缺乏足够认识。基于此，本研究于 2019 年与 2020 年的 8 月（丰水期）和 12 月（枯水期）对深圳 6 个流域合计 72 个样点开展了 4 次蜻蜓稚虫调查，采用冗余分析和层次分割解析环境过滤（局域水体理化、物理栖息地和区域土地利用）与扩散限制（空间因子）对群落结构变异的贡献。结果表明：深圳河流具有较丰富的蜻蜓多样性，共记录 43 个分类单元，隶属于 2 亚目 10 科 39 属。沿城市化梯度，蜻蜓稚虫群落组成与多样性格局发生显著变化。与城区河流（27 个分类单元）相比，郊区河流具有更高分类学多样性（38 个），且优势分类单元组成存在显著差异。层次分割分析显示，环境过滤和扩散限制因子共同驱动蜻蜓稚虫群落结构变异，但其主导性具有季节依赖性。丰水期群落变异由环境过滤主导，其中水体理化和物理栖息地因子是关键环境因素，而在枯水期，扩散限制的重要性显著增强。总之，蜻蜓稚虫可作为城市河流水生态健康评价与多样性监测的重要指示类群；在城市河流水生生物多样性保护实践中，建议采取季节性差异化策略：丰水期重点改善水质条件和生境异质性，枯水期则应注重维持水系连通性和物种扩散廊道功能。

关键词：蜻蜓目；环境过滤；扩散限制；水质；城市化；南亚热带

Community Structure and Assembly Mechanisms of Odonata Larvae in Urban–Suburban Rivers of Shenzhen Across Wet and Dry Seasons*

Zhou Tingting[1,2], Wu Qian[3], Zhang Haomiao[4], Huang Qi[1], Han Boping[1], Xie Zhicai[2**], Wang Weimin[5,6,7**] & Liu Zhenyuan[1,2**]

(1: *Department of Ecology and Research Center of Hydrobiology, College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou* 510632, *P.R. China*)

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

(3: *Guangdong Vocational College of Foreign Language Arts, Guangzhou* 510632, *P.R. China*)

(4: *Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming* 650201, *P.R. China*)

(5: *Shenzhen Ecological and Environmental Monitoring Center of Guangdong Province, Shenzhen, Guangdong* 518049, *P.R. China*)

(6: *Guangdong Greater Bay Area, Change and Comprehensive Treatment of Regional Ecology and Environment, National Observation and Research Station, Shenzhen, Guangdong* 518049, *P.R. China*)

(7: *Ecological Quality Comprehensive Monitoring Station of Urban Ecosystem in Shenzhen, Shenzhen, Guangdong* 518049, *P.R.*

* 2026-06-07 收稿；2026-08-15 收修改稿；2026-08-17 录用。
国家自然科学基金项目（32501423、32271664）、广东省基础与应用基础研究基金项目（2024A1515012243）及中国博士后科学基金项目（2024M751124）联合资助。
** 通信作者(E-mail):谢志才（zhcxie@ihb.ac.cn）;王伟民（towmwang@163.com）;刘振元（liuzhenyuanihb@163.com

China)

Abstract：Odonata are core functional taxa in freshwater ecosystems. Their larvae have long aquatic life cycles and weak dispersal capacity. Their community composition and diversity can reliably indicate aquatic environmental changes. They are therefore widely used in freshwater biological assessment. However, it remains poorly understood how Odonata larvae respond to urbanization-induced environmental changes. It is also unclear how environmental filtering and dispersal limitation jointly regulate their community assembly. In this study, Odonata larvae were sampled at 72 sites across six river basins in Shenzhen. Sampling was conducted in August (wet season) and December (dry season) of 2019 and 2020. Redundancy analysis (RDA) and variation partitioning analysis were used to quantify the relative contributions of environmental filtering and spatial processes to the variation of Odonata larval communities. Environmental filtering included local physicochemical conditions, habitat characteristics and regional land use. Spatial processes represented dispersal limitation. A total of 43 taxa were identified, belonging to 2 suborders, 10 families and 39 genera. This result reflects a relatively high larval diversity in the study area. Both the community composition and diversity of Odonata larvae changed significantly along the urbanization gradient. Suburban rivers harbored 38 taxa with higher taxonomic diversity. Urban rivers contained only 27 taxa. The dominant taxa differed greatly between the two river types. Variation partitioning results showed that both environmental filtering and dispersal limitation shaped larval community variation. Their relative importance varied obviously with seasons. In the wet season, environmental filtering dominated community assembly. Local water physicochemical properties and habitat characteristics were the key influencing factors. In the dry season, dispersal limitation exerted a more prominent effect. This study confirms that Odonata larvae are efficient bioindicators for evaluating the ecological health of urban freshwater ecosystems. Seasonally targeted management strategies are proposed for urban river conservation. Specifically, improving local water quality and habitat heterogeneity should be prioritized in the wet season. Maintaining hydrological connectivity and biological dispersal corridors is essential in the dry season.

Keywords：Odonata; environmental filtering; dispersal limitation; water quality; urbanization; sub-tropical

集合群落理论（metacommunity theory）认为，生物群落的形成与维持是局域生态过程与区域空间过程共同作用的结果[1-2]。其中，环境过滤和扩散限制分别是驱动局域生态过程和区域空间过程的重要机制[3]。环境过滤通过选择性筛选适应特定环境条件的物种，影响群落组成及物种共存模式；扩散限制则受到空间隔离以及物种迁移能力等因素制约，限制物种在不同生境间的迁移与定殖[4]。两类过程的相对贡献并非固定不变，而是受到环境扰动、景观连通性以及研究尺度等因素的共同调节[5-6]。因此，解析环境过滤与扩散限制对群落构建的相对贡献，是揭示生物群落形成机制及其环境响应规律的重要途径。

城市化是当前全球淡水生物多样性下降的重要驱动因素之一[7-8]。快速城市扩张通过改变河流水环境、生境结构以及河流网络连通性，深刻影响河流生物群落构建过程[9-11]。一方面，污染物输入、生境退化以及水文过程扰动加剧局域环境压力，增强环境过滤作用，使环境敏感型物种难以维持，并促进耐受型及广布型物种占据优势[12-13]；另一方面，河流网络破碎化、河岸带改造以及生境隔离程度增加降低物种迁移和扩散机会，强化扩散限制过程[14]。因此，城市化不仅导致局域尺度上的物种丧失和群落结构改变，还可能改变环境过滤与扩散限制之间的相对作用[15]。然而，现有城市河流研究主要关注城市化对群落多样性和组成格局的影响[16-17]，对于城市化如何通过调节群落构建过程驱动生态响应的机制仍缺乏深入认识。

河流生态系统具有显著的季节性水文动态，而城市化过程可通过改变地表覆盖、河道结构及水文连通性，进一步调节水文变化对群落构建过程的影响。不透水地表扩张、河道渠化以及底质硬化降低了流域径流调节能力，导致洪峰流量增加、径流响应加快以及枯水期基流减少[11,18]。这些水文变化不仅影响河流生境稳定性和环境异质性，也改变河流网络连通性，从而调节环境过滤与扩散限制的相对作用。在丰水期，增强的水体交换可能提高河段间连通性，促进物种扩散并降低扩散限制的重要性；同时，河道渠化和底质硬化可能加剧水动力扰动，进而改变局域生境条件并强化环境筛选作用[14]。相比之下，枯水期水文连通性降低可能增强扩散限制，而污染物累积和环境压力增加则进一步强化环境过滤[19]。因此，

城市化并非简单改变河流季节性水文格局，而是通过改变水文过程与生态环境之间的耦合关系，调节不同水文条件下群落构建过程的相对贡献。

蜻蜓目（Odonata）昆虫具有典型的水生—陆生阶段生活史，其稚虫长期生活于水体，对水质、底质、水动力等环境变化具有较高敏感性，被广泛应用于河流生态系统健康评价[20-21]。已有研究表明，城市化通常导致蜻蜓稚虫物种丰富度下降，促进耐受型和广布型类群占据优势[22]。然而，与多数完全水生的大型底栖无脊椎动物（如淡水寡毛类）不同，蜻蜓成虫具有较强的飞行能力，其种群维持不仅依赖适宜的水域生境，还受到陆域景观条件的制约。因此，蜻蜓稚虫集合群落构建同时受到局域水环境和区域景观连通性的共同驱动[23-25]。城市河流中水质恶化、底质改变及生境退化可能增强环境过滤作用，限制环境敏感类群存活；河岸带破碎化及景观阻隔则可能降低成虫迁移与繁殖定殖成功率，强化扩散限制[24]。因此，蜻蜓作为连接水域与陆域生态系统的重要生物类群，为探讨城市化背景下河流群落构建机制提供了理想的研究对象。

深圳位于南亚热带季风区，是我国城市化程度最高的地区之一，区域河流受季风气候影响，具有显著的丰、枯水期交替特征[26-27]。近年来，快速城市化进程使区域内河流面临水质退化、生境破碎化及河岸带退化等多重生态压力[28-29]。已有研究表明，城市化显著影响深圳河流藻类[17]、鱼类[16,30]和底栖动物[10,12,31]等类群的群落结构及多样性格局，但相关研究主要聚焦于群落结构变化及其对关键环境因子的响应，对其构建机制的认识仍较为有限。尤其是城市化背景下环境过滤与扩散限制在深圳河流生物群落构建中的相对贡献，以及局域环境和区域土地利用等不同空间尺度因子的影响仍缺乏系统解析。此外，深圳河流显著的季节性水文变化可能进一步调节群落构建过程，但其生态机制尚未得到充分阐明。

因此，本研究以深圳城市化梯度河流为研究系统，系统调查不同城市化水平下蜻蜓稚虫群落组成及多样性特征，解析环境过滤与扩散限制对集合群落构建的相对贡献，并进一步探讨季节变化对上述生态过程的调节作用。本研究旨在揭示快速城市化背景下河流昆虫群落形成与维持的生态机制，为城市河流生物多样性保护、生态恢复及水生态管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

深圳地区（22°24′~22°52′N，113°43′~114°38′E）位于广东省南部，珠江口东岸，南邻香港特别行政区，北接东莞市和惠州市（图 1）。深圳地区降水丰沛，具有明显丰枯期，其中丰水期为 4–9 月，枯水期为 12 月至次年 3 月[29,32]。深圳地区多年平均气温 23.3 ℃，1 月均温最低（15.7 ℃），7 月均温最高（29.0 ℃）；年均降雨量 1932.9 mm，其中约 86.0%集中于丰水期[33]。

深圳地区水系发达，流域面积大于 1 km²的河流有 310 余条，但干流普遍较短，径流量偏小[16]。本研究选取了深圳地区 6 个代表性流域，包括茅洲河、观澜河、深圳河、龙岗河、坪山河和大鹏河。从城市化梯度看，坪山河与大鹏河流域上游位于深圳东部郊区，森林覆盖度较高；其余流域主要流经中西部建成区，城市化水平较高[17,34]。

1.2 样点设置、样品采集和处理

于 2019 年和 2020 年 8 月（丰水期）和 12 月（枯水期）在 6 个流域，共布设 72 个样点开展四次蜻蜓稚虫样品采集和环境指标测定。样点布设综合考虑了样点代表性、河流级别、流域面积、土地利用类型等因素。在此基础上，结合样点交通可达性，并尽可能与深圳市环境监测中心站的常规水质监测点位保持一致，以提高现场调查的可实施性以及生物群落数据与水质监测数据之间的可比性[31]。各流域样点数量分别为：茅洲河有 12 个、观澜河有 13 个、深圳河有 13 个、龙岗河有 12 个、坪山河有 10 个、大鹏河有 12 个（附图 I）。考虑到不同流域城市化发展水平差异，本研究将坪山河与大鹏河划分为郊区河流，将茅洲河、观澜河、深圳河和龙岗河划分为城区河流。须注明的是，由于部分样点未采集到蜻蜓稚虫，且主要位于高度城市化河流，最终仅有 43 个样点的生物与环境数据用于后续分析（图 1）。

采样河段多属可涉水类型。在每个样点，沿 100 m 河段根据生境异质性选取不少于 5 个代表性微生境，使用 40 目网径 D 型网（网口 30 cm × 30 cm）定量采集，采集范围涵盖沿岸带水草区、激流区、

缓流区、浅滩和水潭等生境。对于茅洲河部分河段，由于河道较宽且河岸陡峭，无法实施标准化定量采样。在每个样点沿着采样断面，于河流中央使用 1/40 Peterson 采泥器进行定量采集；在沿岸带使用 D 型网进行半定量采集，确保总采样面积不少于 0.5 m^2。

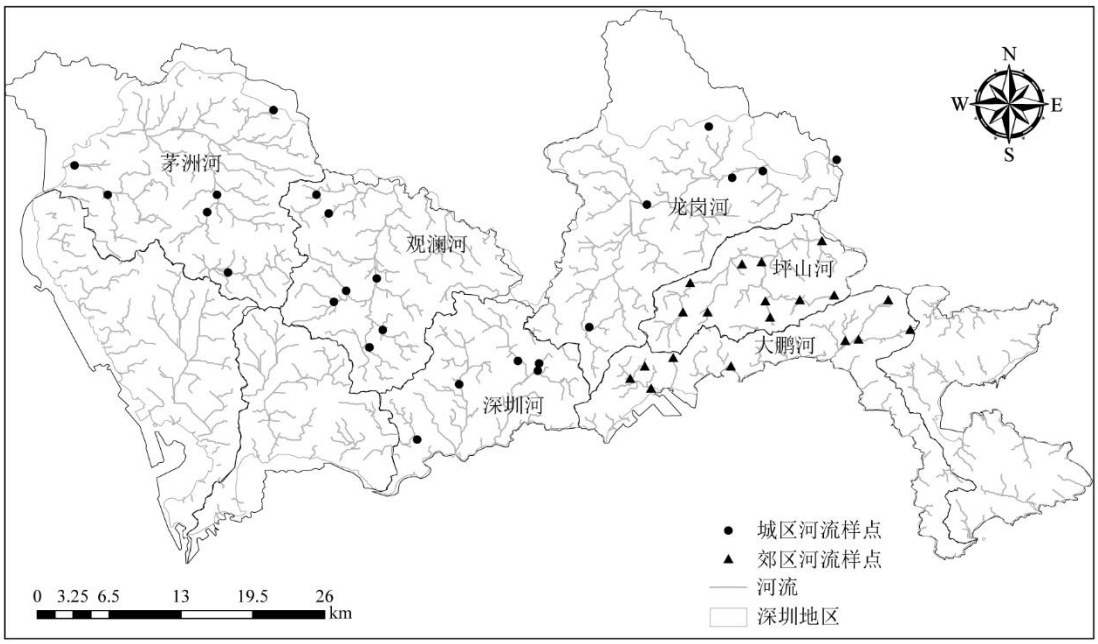

图 1 深圳地区河流 43 个采集到蜻蜓稚虫的点位分布

Fig. 1 Distribution of the 43 sampling sites where Odonata larvae were collected in Shenzhen, China

蜻蜓稚虫的分类鉴定采用形态学与分子生物学相结合的方法。首先，在解剖镜下对标本进行形态观察，依据体型、腹部末端（尾鳃或肛附器）结构，以及头、胸、腹三部分的宽度比例，将标本区分至亚目水平。随后，依据《Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality》中蜻蜓目的分类检索表，对标本进行科级和属级鉴定[35]。为确证结果准确性，同时参考各属的分类修订文献及专著[36-39]，对关键特征进行比对确认。重点观察下唇形态结构、唇瓣与前颌刚毛数、上下颚齿型、触角各节比例、尾鳃形态和数量以及腹部侧棘和背棘的有无等鉴别特征。对于形态学鉴定仍存在困难的个体，选取其后足提取总 DNA，扩增线粒体 COI 基因并测序，获得条形码序列。最后，在中国底栖动物条形码数据库（http://10.11.16.27:8888/benthosEDNAPlatform/index/homePage）中进行比对验证，以确保鉴定结果准确。

1.3 环境指标测定

环境指标分为局域物理栖息地、水体理化和区域土地利用因子 3 类。

物理栖息地指标包括河宽（RW）、水深（WD）、流速（Velocity）和底质组成。其中，河宽和水深分别使用激光测距仪和便携式测深仪测定；流速（Velocity）使用便携式流速仪测定。参照 Barbour 等[40]的方法，人工目测估算采样断面单位面积内底质组成百分比，底质类型分为大石（boulder）、鹅卵石（cobble）、圆石（pebble）、砾石（gravel）、沙和粘土（sand and silt）5 个等级。基于每个样点的底质组成数据，计算 Simpson 多样性指数以表征该样点底质异质性[41]。在测定物理栖息地指标时，测定位置与生物采样的微生境保持一致。每个样点根据实际生境情况选择不少于 5 个具有代表性的微生境，在各微生境生物采样位置同步测定相应的物理栖息地指标，之后用各微生境测定结果的平均值表征该样点物理栖息地特征。

使用 YSI 多参数水质分析仪测定水温（WT）、pH、溶解氧（DO）和电导率（Cond），使用浊度计测定浊度（Tur）。在采集生物样品前，采集 1 L 水样，低温避光保存并于当日送至深圳环境监测中心站分析。参照《水和废水监测分析方法》[42]，测定总氮（TN）、总磷（TP）、氨氮（NH_4-N）、正磷酸盐（PO_4-P）、五日生化需氧量（BOD_5）、高锰酸盐指数（PI）和化学需氧量（COD_{Cr}）共 7 项指标。此外，

测定的重金属指标包括铜（Cu）、锌（Zn）、镉（Cd）、六价铬（Cr^{6+}）和铅（Pb），其测定方法及评价依据参考《GB 3838-2002 地表水环境质量标准》。

基于遥感影像解译获取河流样点上游缓冲区内不同土地利用组成数据。从中国资源卫星应用中心下载高分六号卫星影像（http://www.cresda.com.cn/CN/；时相：2019 年 9 月），在 ENVI 5.0 软件中采用最大似然法进行监督分类，并结合目视解译校正。从地理空间数据云平台下载 30 m 分辨率数字高程模型（DEM）（http://www.gscloud.cn/），提取水系及流向。以各样点为基点，沿河道方向在上游建立 2 km × 2 km 的矩形缓冲区，利用 ArcGIS 10.5 软件提取缓冲区内各土地利用类型（耕地、草地、灌木、水体、裸地、森林和不透水地表）的面积，之后计算每种类型的面积占比[31,34]。此外，为检验不同尺度的土地利用对蜻蜓稚虫的影响，本研究在计算每个样点上游矩形缓冲区内土地利用组成的基础上，另以采样点为中心构建 500 m、1 km 和 2 km 同心圆缓冲区，计算各空间尺度下的土地利用组成，并将其与局域环境因子、空间因子一同纳入统计分析。我们结果显示，基于上游矩形缓冲区与圆形缓冲区两种空间尺度的分析结果具有较高的一致性（见附录 I）。

1.4 空间因子

为量化各采样点间的空间结构特征，本研究使用 Moran 特征向量图方法（Moran's eigenvector maps，MEMs），基于样点间距离构建空间向量，并保留具有正空间相关的特征向量[43]。空间距离选用陆地直线距离，主要基于以下考虑：首先，深圳地区不同流域之间缺乏直接河网连接，因此难以基于河网结构计算跨流域样点间的水系距离；其次，尽管蜻蜓稚虫沿河道扩散，但其分布主要依赖成虫的扩散，因此仅依赖河网距离可能无法全面表征其扩散过程。此外，已有研究表明，基于水系距离与基于陆地直线距离构建的 MEM 空间结构变量在群落变异解释方面具有良好的一致性与可比性[10]。样点间陆地直线距离基于经纬度坐标计算，MEMs 的空间变量构建借助 adespatial R 包中的 dbmem()函数实现[44]。

1.5 数据分析

本研究重点关注丰水期与枯水期环境特征及群落多样性的差异，并分别对 2019 年与 2020 年两个丰水期、两个枯水期的数据进行平均处理。对所有环境因子进行 Shapiro-Wilk 正态性检验，对不符合正态分布的因子进行转换：百分比数据（底质组成、土地利用比例）进行平方根转换，其余连续型环境因子（pH 除外）进行 ln (x+1)对数转换。对于水体重金属因子，通过主成分分析进行降维处理，提取综合环境梯度主轴（累计方差解释率 ＞70%）表征水体重金属梯度，并与其它局域水体理化因子合并用于后续分析。之后，分别对三组环境因子进行多重共线性检验，采用方差膨胀因子（variance inflation factor, VIF）评估变量间共线性，并逐步剔除 VIF 较高的变量（VIF > 10），直至所有变量的 VIF 均低于阈值。在分析前，对所有环境因子进行 z-score 标准化，对蜻蜓稚虫群落数据进行 Hellinger 转换。VIF 值通过 R 软件中的 car 包 vif()函数计算获得[45]。

利用相似性分析（Analysis of similarities，ANOSIM）检验蜻蜓稚虫群落结构在郊区河流和城区河流之间的差异水平及显著性，ANOSIM 分析基于群落密度数据计算的 Bray-Curtis 群落距离，之后借助 vegan 包的 anosim()函数完成[46]。本研究数据中存在部分仅出现于单一样点的分类单元，以及少数仅记录到单个分类单元的样点。鉴于这些记录可能包含具有生态学意义的稀有类群信息，并能够反映城市化梯度下群落组成的真实特征，后续分析未对上述分类单元和样点进行筛除，所有样点及分类单元均纳入统计分析。此外，本研究基于 Mann-Whitney U 非参数检验，对城区与郊区河流环境因子及群落多样性指标进行组间差异性比较与显著性检验，该检验借助 R 软件中的 stats 包 wilcox.test()函数实现。

为定量解析蜻蜓稚虫群落结构与四类环境因子的关系，分别针对物理栖息地、局域水体理化、土地利用和空间因子四个数据集，构建包含该组所有保留变量的冗余分析（Redundancy Analysis，RDA）模型。首先对每组变量的全模型进行整体显著性检验（999 次 Monte Carlo 置换检验，$\alpha = 0.05$）；若全模型显著，则进一步采用前向选择（forward selection）筛选该组内解释力最强的环境变量组合。前向选择以校正 R^2为选择准则，从空模型开始逐步引入能够最大程度提升模型解释力的变量，每引入一个变量均通过置换检验（$n = 999$）评估其边际效应的显著性。当新增变量无法显著提高校正 R^2时停止选择，最终获得该组的最优变量子集。

基于 RDA 和前向选择的结果，采用层次分割法（Hierarchical Partitioning，HP）进一步对四组最优变量子集进行群落变异分解。通过计算各变量组在所有可能模型中的平均边际贡献，分离出该组的独立解释率；同时计算多组变量共享解释率以及模型残差。各变量组独立解释率的显著性通过 999 次置换检验评估（$\alpha = 0.05$）。RDA 和前向选择使用 vegan 包的 rda()函数[46]和 R 包 adespatial 的 forward.sel()函数[44]完成，HP 分析使用 R 包 rdacca.hp 中的 rdacca.hp()函数完成[47]。

2 结果

2.1 环境因子

在枯水期与丰水期，郊区与城区河流间的环境因子存在显著差异（附表 I）。整体而言，城区河流水温、浊度、总磷、总氮、氨氮、电导率、高锰酸盐指数、化学需氧量、五日生化需氧量和氟化物含量均显著高于郊区河流（$P < 0.05$），而溶解氧、鹅卵石与大石占比及底质异质性则明显偏低（$P < 0.01$）。在底质组成上，城区河流以沙和粘土为主，郊区河流则以大石和鹅卵石为主。土地利用方面，城区河流不透水地表比例高达 55.00%，显著高于郊区河流 8.11%（$P < 0.001$），而林地覆盖率则相反，城区河流为 17.71%，郊区河流为 71.14%（$P < 0.001$）。

2.2 蜻蜓稚虫群落组成及优势单元

共记录蜻蜓稚虫 2 亚目 10 科 39 属 43 个分类单元（附表 II）。其中，差翅亚目包含 5 科 28 属 32 个分类单元，均翅亚目包含 5 科 11 属 11 个分类单元。以出现率为依据，在全部 43 个样点中，差翅亚目出现率排名前 4 位的分类单元依次为灰蜻属 *Orthetrum* sp.（55.81%）、彩虹蜻 *Zygonyx iris*（37.21%）、锥腹蜻属 *Acisoma* sp.（23.26%）和施春蜓属 *Sieboldius* sp.（16.28%）；均翅亚目出现率排名前 4 位的分类单元依次为褐斑异痣蟌 *Ischnura senegalensis*（27.91%）、翠胸黄蟌 *Ceriagrion auranticum*（25.58%）、赤基色蟌属 *Archineura* sp.（18.60%）和溪蟌属 *Euphaea* sp.（18.60%）。在郊区河流的 19 个样点中，差翅亚目出现率较高的分类单元为彩虹蜻 *Zygonyx iris*（73.68%）、灰蜻属 *Orthetrum* sp.（57.89%）、施春蜓属 *Sieboldius* sp.（36.84%）和环尾春蜓属 *Lamelligomphus* sp.（31.58%）；均翅亚目出现率较高的分类单元为溪蟌属 *Euphaea* sp.（31.58%）、翠胸黄蟌 *Ceriagrion auranticum*（26.32%）和绿色蟌属 *Mnais* sp.（21.05%）。在建成区河流的 24 个样点中，差翅亚目出现率较高的分类单元为灰蜻属 *Orthetrum* sp.（54.17%）和锥腹蜻属 *Acisoma* sp.（29.17%）；均翅亚目出现率较高的分类单元为褐斑异痣蟌 *Ischnura senegalensis*（37.50%）和赤基色蟌属 *Archineura* sp.（25.00%）。

2.3 蜻蜓稚虫群落结构及分类学多样性空间格局

ANOSIM 分析显示，郊区与城区河流间的蜻蜓稚虫群落结构存在显著差异（丰水期 $R = 0.13$，$P < 0.05$；枯水期 $R = 0.13$，$P < 0.01$）。在郊区河流，差翅亚目优势单元为灰蜻属、施春蜓属和环尾春蜓属，均翅亚目优势单元为溪蟌属、褐斑异痣蟌及绿色蟌属。相比之下，建成区河流差翅亚目优势单元为灰蜻属及黄翅灰蜻（*Orthetrum testaceus*），均翅亚目优势单元为褐斑异痣蟌、赤基色蟌属及翠胸黄蟌。

在分类学多样性方面，郊区河流蜻蜓稚虫多样性整体高于城区。郊区共记录 38 个分类单元，城区共记录 27 个分类单元。在季节尺度上，丰水期郊区与城区的平均分类单元数分别为 3 个（1~5 个）和 2 个（1~4 个），枯水期分别为 4 个（1~11 个）和 3 个（1~5 个）（图 2）。

2.4 蜻蜓稚虫群落结构变异的关键驱动因素

RDA 结果显示，河宽、底质组成（砾石百分比、沙和粘土百分比）和水体理化指标（溶解氧、总氮和重金属 PCA3）是解释蜻蜓稚虫群落结构变异的关键环境因子，而草地百分比和不透水地表百分比是解释群落结构变异的关键土地利用因子。就空间因子而言，MEM1、MEM2、MEM3 和 MEM4 是解释蜻蜓稚虫群落结构变异的关键因子（图 3）。丰水期 RDA 前两排序轴分别解释了 23.2%和 7.5%的物种组成变异，彩虹蜻与溶解氧和草地百分比呈正相关，褐斑异痣蟌与河宽和砾石百分比呈正相关；枯水期 RDA 前两轴分别解释了 15.5%和 6.6%的物种组成变异，溪蟌属与溶解氧呈正相关，而褐斑异痣蟌与总氮呈正相关（附图 II）。

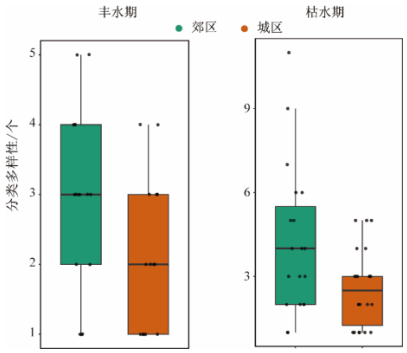

图 2 丰水期与枯水期深圳郊区及城区河流蜻蜓稚虫分类学多样性的差异

Fig. 2 Differences in taxonomic diversity of Odonata larval communities between suburban and urban rivers in Shenzhen during wet and dry seasons

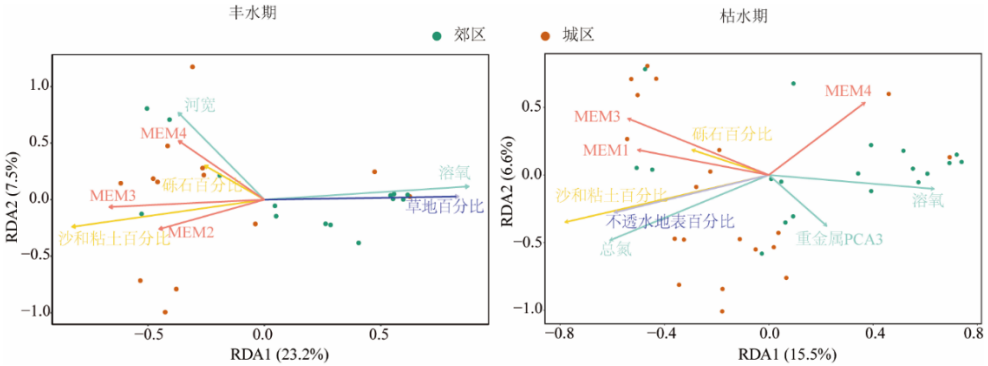

图 3 丰水期与枯水期深圳地区河流蜻蜓稚虫群落结构与环境和空间因子的冗余分析（RDA）

Fig. 3 RDA biplot of river Odonata larval communities constrained by environmental and spatial variables during wet and dry seasons in Shenzhen

HP 结果显示，在丰水期，四类变量组共同解释了蜻蜓稚虫群落结构总变异的 42.7%。其中，局域水体理化因子对总独立解释量的相对贡献最高，为 31.62%，其次为空间因子（29.60%）、物理栖息地因子（22.25%）和土地利用因子（16.49%）。在枯水期，四类变量组共同解释了群落结构总变异的 33.20%。其中，空间因子的相对贡献最高，为 35.90%，局域水体理化因子、物理栖息地因子和土地利用因子的相对贡献分别为 29.52%、26.02%和 8.58%（图 4）。

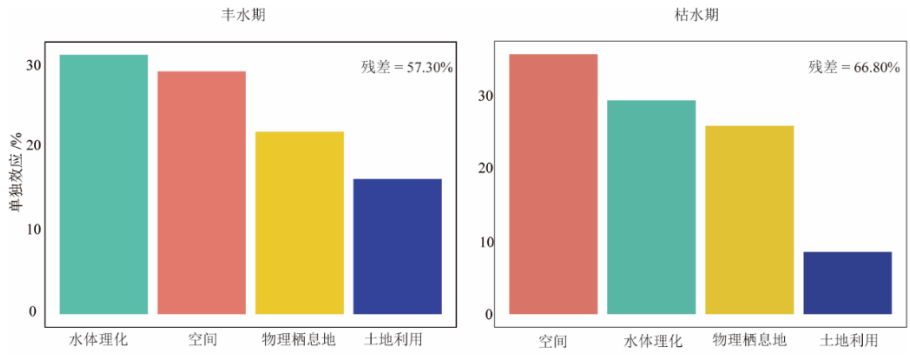

图 4 丰水期与枯水期深圳地区河流蜻蜓稚虫群落与环境和空间因子的层次分割分析（HP）

Fig. 4 Hierarchical partitioning (HP) showing the relative contributions of environmental and spatial factors to river Odonata larval community structure during wet and dry seasons in Shenzhen

3 讨论

3.1 城市化对深圳地区河流蜻蜓稚虫多样性的影响

本研究共记录深圳地区河流蜻蜓稚虫 43 个分类单元，占我国已知蜻蜓物种总数的 4.6%[48]及广东省已知物种的 17.2%[49]，表明在高度城市化背景下，深圳河流生态系统仍保留了较高的区域物种多样性。这一结果可能与深圳东部山区保存较为完好的森林生态系统和自然溪流有关，它们为环境敏感型蜻蜓提供了稳定的繁殖场所和生存空间。然而，沿城市化梯度，蜻蜓稚虫群落组成发生了显著重组（附图 III）：自然程度较高的山区溪流主要由环境敏感类群组成，如金氏华裂唇蜓（*Chlorogomphus kitawakii*）、天使大伪蜻（*Macromia katae*）；而城市化程度较高的河流则逐渐被生态适应性更强、分布范围更广的类群占据，如灰蜻属（*Orthetrum*）。这表明，城市化对河流生物多样性的影响并非简单表现为区域物种数量的减少，而更多体现为群落组成及优势类群的改变。

城市化是全球淡水生态系统生物多样性下降的重要驱动力[8]，其影响机制主要表现为环境过滤增强和生境异质性降低，使生态幅较窄的敏感物种逐渐减少，而广布型和耐受型物种比例增加。本研究观察到的群落格局与大型底栖无脊椎动物[12]、水生昆虫[31]、鱼类[16,50]及硅藻[17]等水生类群的研究结论一致，进一步印证了城市化通过环境筛选重塑群落结构。然而，与多数终生生活于水体中的大型底栖无脊椎动物不同，蜻蜓具有“水生稚虫—陆生成虫”的复杂生活史，稚虫阶段使群落对局域水环境和物理栖息地变化十分敏感[20]，城市化通过环境过滤筛选耐受类群；成虫阶段则使群落受陆域景观连通性和扩散条件制约，城市化可通过增加扩散阻力限制敏感类群的区域分布。因此，相较于仅依赖水域环境的生物类群，蜻蜓作为连接水陆生态系统的重要指示类群，其群落变化能够更全面地揭示城市化对河流生态系统结构和功能的影响。基于上述结果，下文将进一步从局域环境过滤与扩散限制角度，检验城市化对蜻蜓稚虫群落构建的作用路径。

3.2 环境过滤对深圳地区河流蜻蜓稚虫群落构建的影响

本研究发现，局域水体理化和物理栖息地因子是解释蜻蜓稚虫群落结构差异的关键环境因素，且该作用在丰水期尤为突出。在城区河流，总氮、高锰酸盐指数等营养盐浓度较高，溶解氧水平降低，底质类型由山区溪流常见的大石、卵石退化为沙和粘土及硬化底质（附表 I）。水质下降对蜻蜓稚虫的影响主要通过以下机制实现：首先，城市河流较高浓度营养盐（图 3：如总氮）将促进藻类大量繁殖，引发水体富营养化，微生物分解消耗溶解氧，形成低溶解氧环境，抑制蜻蜓稚虫生长发育与存活率[51]；其次，水体理化因子胁迫还可通过干扰蜻蜓稚虫的渗透压调节与能量代谢，间接抑制其变态发育和羽化成功率，降低种群长期维持能力[52]。此外，底质淤泥化（图 3：如沙和粘土）对喜好附着型的蜻蜓物种产生显著影响[53-55]。例如，彩虹蜻（*Zygonyx iris*）稚虫偏好附着于溪流卵石表面，栖息于流速较快、溶氧充沛的激流环境中；而城区河流底质多为淤泥或硬质渠壁，流速缓慢且溶解氧不足，导致该类物种的附着基质与呼吸条件均被破坏。相较之下，一些分布范围较广且环境耐受性较强的物种，如灰蜻属（*Orthetrum*）则更适应城区环境，多生活于水草或刚毛藻丰富的河段，或栖息于较宽河流的砂质底沿岸带。值得一提的是，RDA 结果显示，局域环境变量对丰水期群落解释率高于枯水期，表明丰水期环境过滤作用更强。深圳降雨主要集中于丰水期，城区大量不透水地表促进降雨快速汇流，面源污染物及营养盐短时间内大量输入河流，导致 TN 等指标波动幅度明显增加[17,29,34]。同时，暴雨径流改变流速、水深及底质稳定性，使底栖微栖息地频繁受到扰动。因此，相较于枯水期较稳定的环境条件，丰水期河流环境具有更高的时空异质性，从而增强局域环境条件对蜻蜓稚虫群落的筛选作用[14]。

然而，区域土地利用因子对蜻蜓稚虫群落变异的解释率较低，其影响弱于局域水体理化和物理栖息地因子。一个可能的解释是，土地利用因子对蜻蜓稚虫群落的影响通过作用于成虫阶段生活史过程间接实现[56-58]。蜻蜓成虫依赖陆地生境完成觅食、求偶及产卵等生活史过程，流域内不透水地表比例增加和沿岸带植被下降会破坏成虫的适宜栖息地，制约成虫的繁殖成功率及产卵选择[59-60]。另一方面，区域土地利用亦可通过级联效应影响局域水环境进而影响蜻蜓稚虫[60]。不透水地表增加改变地表径流与面源污染输入，影响局域水质及底质条件，这些局域环境条件的变化进而影响蜻蜓稚虫群落[55]。因此，我们推测区域土地利用因子通过成虫介导与级联效应的间接路径共同影响蜻蜓稚虫群落。为深入解析这一过程，未来研究应将蜻蜓成虫对区域土地利用因子的响应纳入分析框架。

3.3 扩散限制对深圳地区河流蜻蜓稚虫群落构建的影响

已有研究多关注物理栖息地和水质变化等环境因子对蜻蜓稚虫群落的影响，而城市化引起的环境变化亦可通过影响物种扩散、种群漂变等随机性过程重塑群落构建。本研究发现空间因子也解释了相当比例的蜻蜓稚虫群落变异，且其解释率在枯水期最高。同时，影响蜻蜓群落变异的关键空间因子主要反映大尺度空间结构特征，表明群落空间格局的形成主要受到区域尺度（整个深圳范围内）扩散限制的驱动。深圳东部郊区保存了较多自然溪流，是环境敏感型蜻蜓稚虫的重要栖息地；相比之下，西部建成区城市化程度较高，河流栖息地受人为改造显著。高度城市化景观不仅增加了物种在不同河流之间的扩散阻力，而且由于深圳地区整体环境条件差异较大，敏感物种即使发生扩散，也难以在西部建成区成功定殖[14]。因此，城市化导致的景观隔离与环境过滤共同限制了敏感物种在区域尺度上的分布，促进了不同河流间群落组成的空间分化。这一结果与此前针对深圳底栖动物群落的季节响应模式存在差异，后者发现空间因子对群落变异的解释作用在丰水期更强[14]。这种差异可能与研究对象所涵盖的类群组成有关。底栖动物群落是由多个生态类群构成的复合群落，其中既包括扩散能力较弱、主要依赖水流被动传播的淡水寡毛类和软体动物，也包括具有飞行成虫阶段的水生昆虫。因此，其群落构建机制反映的是不同类群对季节性水文变化响应的综合结果。相比之下，蜻蜓稚虫作为一个生态特征相对一致的类群，其群落动态更容易体现自身生活史特征和扩散过程的影响。尽管蜻蜓主要依靠成虫阶段扩散，但稚虫群落组成来自此前成虫的产卵和定殖过程[53]。深圳的河流多为雨源性河流，冬季降雨稀少，河流水量显著减少，水位降低导致水文连通性下降，空间隔离增强，可能制约蜻蜓稚虫在河流内样点间的扩散[31]。基于此，本研究结果表明，在雨源性河流占主导的南亚热带地区，低水位导致的水系连通性下降可能是驱动蜻蜓稚虫群落构建的重要过程，建议未来研究予以更多关注。

3.4 研究展望

尽管本研究综合考虑了环境和空间因子对蜻蜓稚虫群落变异的贡献，但仍有较大比例的群落变异未被解释。这部分未解释变异可能反映了随机性过程（如生态漂变）和生物间相互作用对蜻蜓稚虫群落的影响。一方面，城市河流中部分蜻蜓物种以小种群形式存在，这与其栖息地的破碎化、水质恶化和资源有限性密切相关。小种群对遗传漂变更为敏感[61-62]，将面临更高的局部灭绝风险。另一方面，罗非鱼等外来鱼类在深圳河流分布极为广泛，如观澜河、茅洲河等[17,63]，其对蜻蜓稚虫的捕食压力可能构成重要的下行效应。未来研究应纳入捕食者丰度和种间互作数据，并考虑随机性过程，以更全面解析蜻蜓稚虫群落的构建机制。此外，本研究仅将蜻蜓稚虫鉴定至属水平。属水平数据能够较好地反映群落整体格局，但可能掩盖属内不同物种在生态习性、环境偏好和扩散能力等方面的差异，从而降低对环境过滤和扩散过程等群落构建机制的解析精度。未来应进一步开展种水平鉴定，并结合多分子标记的分子鉴定技术，提高分类分辨率，以更准确地揭示城市化对蜻蜓群落构建过程的影响。值得注意的是，本研究在采样过程中每样点总采样面积最大仅 0.5 m^2。然而，考虑到河流水生生物空间分布异质性较高的特点，该采样面积仍可能不足以充分反映局域物种组成，尤其可能低估稀有种和微生境特化种的检出率。因此，未来研究可适当增加单个样点采样面积或采样重复次数，并结合多时段连续调查，以进一步提高城市河流蜻蜓稚虫多样性的调查完整性。

4 结论

本研究调查了深圳地区河流蜻蜓稚虫的群落组成与多样性格局，并基于集合群落理论评估了环境过滤与扩散限制对群落构建的相对重要性。本研究发现，深圳河流蜻蜓多样性较为丰富，但城市化导致群落多样性显著下降；环境过滤是驱动丰水期蜻蜓稚虫群落结构变异的主导机制，其中局域水体理化与物理栖息地因子是关键变量，而扩散限制的作用在枯水期因水位降低、水系连通性下降而增强。因此，我们建议：在城市水生生物多样性保护与修复实践中，建议采取季节性差异化策略，丰水期重点改善生境异质性和水质条件，枯水期则应注重维持水系连通性和物种扩散廊道功能。

致谢与声明：感谢广东省外语艺术职业学院的学生在野外采样提供的帮助。(a)作者贡献。周婷婷参与野外调查与样品采集，负责数据分析、论文初稿撰写，并提供研究经费支持；武倩参与野外调查与样品采集，负责物种鉴定与数据分析、论文初稿撰写；张浩淼负责物种鉴定与论文初稿撰写；黄琦参与野外调

查与样品采集，负责数据分析及论文初稿撰写；韩博平参与野外调查与样品采集，负责数据分析及论文初稿撰写；谢志才参与论文修订，并提供研究经费支持；王伟民参与论文修订，并提供研究经费支持；刘振元参与野外调查与样品采集，负责数据分析、论文初稿撰写与修订，并提供研究经费支持。(b)AI 使用说明。本文仅使用 ChatGPT 对摘要英文部分进行语法检查与语言润色，未用于研究设计、数据分析、结果解释或论文内容生成。(c)数据获取：与本文相关的原始调查数据资料可向通讯作者提出申请获取。

5 附录

附图和附表见电子版(DOI 10.18307/2027.0438)。

6 参考文献

[1] Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N *et al*. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 2004, **7**(7): 601-613. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x.

[2] Chase JM, Myers JA. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series b*, *Biological Sciences*, 2011, **366**(1576): 2351-2363. DOI: 10.1098/rstb.2011.0063.

[3] Soininen J, Graco-Roza C. Homogeneous selection and stochasticity overrule heterogeneous selection across biotic taxa and ecosystems. *Oikos*, 2024, **2024**(11): e10517. DOI: 10.1111/oik.10517.

[4] Heino J. Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities *Oecologia*, 2013, **171**(4): 971-980. DOI: 10.1007/s00442-012-2451-4.

[5] Li ZF, Xing Y, Liu ZY *et al*. Seasonal changes in metacommunity assembly mechanisms of benthic macroinvertebrates in a subtropical river basin. *Science of the Total Environment*, 2020, **729**: 139046. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.139046.

[6] Cottenie K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 2005, **8**(11): 1175-1182. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x.

[7] Reid AJ, Carlson AK, Creed IF *et al*. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 2019, **94**(3): 849-873. DOI: 10.1111/brv.12480.

[8] Gál B, Szivák I, Heino J *et al*. The effect of urbanization on freshwater macroinvertebrates–Knowledge gaps and future research directions. *Ecological Indicators*, 2019, **104**: 357-364. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.05.012.

[9] Walsh CJ, Roy AH, Feminella JW *et al*. The urban stream syndrome: Current knowledge and the search for a cure. *Journal of the North American Benthological Society*, 2005, **24**(3): 706-723. DOI: 10.1899/04-028.1.

[10] Liu ZY, Heino J, Ge YH *et al*. A refined functional group approach reveals novel insights into effects of urbanization on river macroinvertebrate communities. *Landscape Ecology*, 2023, **38**(12): 3791-3808. DOI: 10.1007/s10980-023-01612-2.

[11] Wang Q, Pang X, Wang ZJ *et al*. Advances in research on the influence of urbanization on stream benthic macroinvertebrate communities. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(18): 6275-6288. DOI: 10.5846/stxb201606241242. [王强, 庞旭, 王志坚等. 城市化对河流大型底栖动物群落的影响研究进展. 生态学报, 2017, **37**(18): 6275-6288.]

[12] Liu ZY, Zhou TT, Wang WM *et al*. Impacts and driving mechanisms of urbanization on taxonomic and functional diversity of river macroinvertebrates in Shenzhen, South China. *Biodiversity Science*, 2025, **33**: 25135. DOI: 10.17520/biods.2025135. [刘振元, 周婷婷, 王伟民等. 城市化对深圳地区河流大型底栖无脊椎动物群落物种多样性和功能多样性的影响机制. 生物多样性, 2025, **33**: 25135.]

[13] Li XY, Sun ZX, Wang FZ *et al*. Impacts of urban development on functional diversity in fish: A case study of Beijing, a megacity. *Biodiversity Science*, **32**: 24150. DOI: 10.17520/biods.2024150. [李雪原, 孙智闲, 王凤震等. 城市发展对鱼类功能多样性的影响: 以超大城市北京为例. 生物多样性, 2024, **32**: 24150.]

[14] Liu ZY, Zhou TT, Cui YD *et al*. Environmental filtering and spatial processes equally contributed to macroinvertebrate metacommunity dynamics in the highly urbanized river networks in Shenzhen, South China. *Ecological Processes*, 2021, **10**(1): 23. DOI: 10.1186/s13717-021-00297-2.

[15] Gianuca AT, Engelen J, Brans KI *et al*. Taxonomic, functional and phylogenetic metacommunity ecology of cladoceran zooplankton along urbanization gradients. *Ecography*, 2018, **41**(1): 183-194. DOI: 10.1111/ecog.02926.

[16] Qu X, Liu H, Yang M *et al*. Characteristics of fish communities and driving factors under urbanization in typical river basins in Shenzhen City, China.

Acta Ecologica Sinica, 2022, **42**(24): 10029-10040. DOI: 10.5846/stxb202106071510. [屈霄, 刘晗, 阳敏等. 城镇化背景下深圳典型流域鱼类群落特征及驱动因子. 生态学报, 2022, **42**(24): 10029-10040.]

[17] Liu C, Liu XY, Zhou JC *et al*. Response of stream benthic algal diversity to urbanization: A case study in Shenzhen. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(24): 10041-10050. DOI: 10.5846/stxb202105271393. [刘婵, 刘心怡, 周佳诚等. 河流着生藻类多样性对城镇化的响应——以深圳市为例. 生态学报, 2022, **42**(24): 10041-10050.]

[18] McFadden IR, Sendek A, Brosse M *et al*. Linking human impacts to community processes in terrestrial and freshwater ecosystems. *Ecology Letters*, 2023, **26**(2): 203-218. DOI: 10.1111/ele.14153.

[19] Wang L, Li YK, Li JX *et al*. The seasonal patterns of aquatic insect composition and diversity in a disturbed (sub)tropical river revealed by linear and nonlinear approaches with occurrence and abundance data. *Hydrobiologia*, 2023, **850**(18): 3949-3963. DOI: 10.1007/s10750-023-05278-4.

[20] Yu X, Bu WJ, Zhu L. Research advances in eco-environment assessment using dragonfly as a bioindicator. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(6): 1585-1590. [于昕, 卜文俊, 朱琳. 应用蜻蜓目昆虫进行生态环境评价的研究进展. 生态学杂志, 2012, **31**(6): 1585-1590.]

[21] Kalkman VJ, Clausnitzer V, Dijkstra KB *et al*. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Freshwater Animal Diversity Assessment*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2008: : 351-363. DOI: 10.1007/978-1-4020-8259-7_38.

[22] Cai Y, Zhang XC, Lian MJ. Urban dragonfly habitats: Threats, ecological requirements and restoration strategies. *Biodiversity Science*, 2026, **34**(8): 26096. DOI: 10.17520/biods.2026096. [蔡妤, 张晓川, 连梦佳. 城市蜻蜓生境面临的威胁、需求与生态恢复研究进展. 生物多样性, 2026, **34**(8): 26096.]

[23] Perron MAC, Pick FR. Water quality effects on dragonfly and damselfly nymph communities: A comparison of urban and natural ponds. *Environmental Pollution*, 2020, **263**(Pt B): 114472. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.114472.

[24] Goertzen D, Suhling F. Urbanization versus other land use: Diverging effects on dragonfly communities in Germany. *Diversity and Distributions*, 2019, **25**(1): 38-47. DOI: 10.1111/ddi.12820.

[25] Kietzka GJ, Pryke JS, Samways MJ. Landscape ecological networks are successful in supporting a diverse dragonfly assemblage. *Insect Conservation and Diversity*, 2015, **8**(3): 229-237. DOI: 10.1111/icad.12099.

[26] 刘振元. 城市化重塑亚热带河流大型无脊椎动物多样性–以深圳市为例探索物种共存和维持机制. 北京: 中国科学院大学, 2023.

[27] Chen HY, Zhao R, Li JN *et al*. Macroinvertebrate community structures and bio-assessment of water quality of main rivers in Dapeng Peninsula, Shenzhen City. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, **42**(1): 101-110. [陈皓阳, 赵瑞, 李静纳等. 深圳大鹏半岛主要河流底栖动物群落结构及水质生物学评价. 环境昆虫学报, 2020, **42**(1): 101-110.]

[28] Liang H, Pan XF, Yu XF *et al*. Valuation of water ecosystem services in Shenzhen City. *Journal of Natural Resources*, 2016, **31**(9): 1474-1487. DOI:10.11849/zrzyxb.20151107. [梁鸿, 潘晓峰, 余欣繁等. 深圳市水生态系统服务功能价值评估. 自然资源学报, 2016, **31**(9): 1474-1487.]

[29] Gao WQ, Lu Y, Qu X *et al*. River habitat assessment under urbanization: a case study in Shenzhen. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(22): 8783-8793. DOI: 10.5846/stxb202105311426. [高雯琪, 陆颖, 屈霄等. 城镇化背景下河流生境评价——以深圳市为例. 生态学报, 2021, **41**(22): 8783-8793.]

[30] Yang B, Qu X, Liu H *et al*. Urbanization reduces fish taxonomic and functional diversity while increases phylogenetic diversity in subtropical rivers. *Science of the Total Environment*, 2024, **908**: 168178. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.168178.

[31] Liu ZY, Zhou TT, Wang WM *et al*. Deterministic processes result in clustered functional and phylogenetic river insect biodiversity along urbanization gradients in a (sub)tropical megacity. *Landscape and Urban Planning*, 2026, **272**: 105649. DOI: 10.1016/j.landurbplan.2026.105649.

[32] Guan ZY, Zheng XH, Huang SY *et al*. Macroinvertebrate community structure of Longgang River. *Shandong Chemical Industry*, 2018, **47**(14): 188-190, 194. [官昭瑛, 郑训皓, 黄思源等. 龙岗河流域底栖动物群落结构. 山东化工, 2018, **47**(14): 188-190, 194.]

[33] Liu ZY, Heino J, Soininen J *et al*. Different responses of incidence-weighted and abundance-weighted multiple facets of macroinvertebrate beta diversity to urbanization in a subtropical river system. *Ecological Indicators*, 2022, **143**: 109357. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.109357.

[34] Liu XY, Liu C, Ao SC *et al*. Impacts of urbanization on taxonomic and functional diversity of lotic benthic diatoms: A case study in Shenzhen rivers. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2022, **42**(11): 435-444. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2022.0098. [刘心怡, 刘婵, 敖偲成等. 城市化对河流着生硅藻物种和功能多样性的影响-以深圳市河流为例. 环境科学学报, 2022, **42**(11): 435-444.]

[35] Morse JC, Yang LF, Tian LX. Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality. Nanjing: Hohai University Press, 1994.

[36] 张浩淼. 中国差翅亚目稚虫的分类学研究(昆虫纲: 蜻蜓目). 广州: 华南农业大学, 2012.

[37] Zeng Z, Chen XY, Yu X. Stability of diagnostic morphological characters in Ceriagrion larvae (Odonata: Zygoptera). *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, **47**(10): 1659-1668. DOI: 10.7541/2023.2022.0077. [曾征, 陈雪伊, 于昕. 黄蟌属(蜻蜓目:均翅亚目)稚虫形态分类特征稳定性研究. 水生生物学报, 2023, **47**(10): 1659-1668.]

[38] Yu X, Ren YY, Li XG *et al*. An integrative taxonomy of some close related Palaearctic *Macromia* spp. (*Anisoptera*: Macromiidae). *Zootaxa*, 2024, **5481**(2): 260-272. DOI: 10.11646/zootaxa.5481.2.5.

[39] Orr AGW. A review of present knowledge of larvae of the Calopterygoidea (*Zygoptera*) of the Oriental realm, including keys to families and known Genera. *Zootaxa*, 2024, **5497**(2): 209-243. DOI: 10.11646/zootaxa.5497.2.3.

[40] Barbour MT, Gerritsen J, Snyder BD. Rapid bioassessment protocols for Use in streams and wadable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. 2nd edn. Washington: U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water,1999.

[41] Firmiano KR, Castro DMP, Linares MS *et al*. Functional responses of aquatic invertebrates to anthropogenic stressors in riparian zones of Neotropical savanna streams. *Science of the Total Environment*, 2021, **753**: 141865. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141865.

[42] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法(第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2022.

[43] Declerck SAJ, Coronel JS, Legendre P *et al*. Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-*Andes* wetlands. *Ecography*, 2011, **34**(2): 296-305. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06462.x.

[44] Dray S, Pélissier R, Couteron P *et al*. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 2012, **82**(3): 257-275. DOI: 10.1890/11-1183.1.

[45] Fox J, Weisberg S. An R Companion to Applied Regression. 3rd ed. Thousand Oaks: Sage Publications, 2019. https://www.john-fox.ca/Companion/.

[46] Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG *et al*. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.7-5. [2026-06-03]. https://CRAN.R-project.org/package=vegan. DOI:10.32614/CRAN.package.vegan.

[47] Lai JS, Zou Y, Zhang JL *et al*. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, **13**(4): 782-788. DOI: 10.1111/2041-210X.13800.

[48]张浩淼. 中国蜻蜓大图鉴. 重庆: 重庆大学出版社, 2019.

[49] Zhou TT, Zhang HM, Wang HJ *et al*. Geographical patterns and key influence factors of Odonata species diversity in Guangdong Province. *Biodiversity Science*, 2026, **34**(2): 25337. DOI: 10.17520/biods.2025337. [周婷婷, 张浩淼, 王浩杰等. 广东省蜻蜓目物种多样性空间格局及关键影响因素. 生物多样性, 2026, **34**(2): 25337.]

[50] Yang B, Qu X, Wang WM *et al*. Disentangling drivers of native fish loss and non-native fish dominance in highly urbanized rivers of Shenzhen, China. *Water Biology and Security*, 2026: 100675. DOI: 10.1016/j.watbs.2026.100675.

[51] Mendes TP, de Assis Montag LF, Alvarado ST *et al*. Assessing habitat quality on alpha and beta diversity of Odonata larvae (Insect) in logging areas in Amazon forest. *Hydrobiologia*, 2021, **848**(5): 1147-1161. DOI: 10.1007/s10750-021-04524-x.

[52] Lee DJ, Matthews PGD. How insects transition from water to air: Respiratory insights from dragonflies. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*: *Molecular & Integrative Physiology*, 2021, **253**: 110859. DOI: 10.1016/j.cbpa.2020.110859.

[53] Curry CJ, Baird DJ. Habitat type and dispersal ability influence spatial structuring of larval Odonata and *Trichoptera* assemblages. *Freshwater Biology*, 2015, **60**(10): 2142-2155. DOI: 10.1111/fwb.12640.

[54] Luke SH, Dow RA, Butler S *et al*. The impacts of habitat disturbance on adult and larval dragonflies (Odonata) in rainforest streams in Sabah, Malaysian Borneo. *Freshwater Biology*, 2017, **62**(3): 491-506. DOI: 10.1111/fwb.12880.

[55] Silva LFR, Castro DMP, Juen L *et al*. Functional responses of Odonata larvae to human disturbances in neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators*, 2021, **133**: 108367. DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.108367.

[56] Villalobos-Jimenez G, Dunn AM, Hassall C. Dragonflies and damselflies (Odonata) in urban ecosystems: A review. *European Journal of Entomology*, 2016, **113**: 217-232. DOI: 10.14411/eje.2016.027.

[57] Silva LFR, Castro DMP, Juen L *et al*. Ecological thresholds of Odonata larvae to anthropogenic disturbances in neotropical savanna headwater streams. *Hydrobiologia*, 2024, **851**(2): 313-326. DOI: 10.1007/s10750-022-05097-z.

[58] Barzoki ZE, Chase J. Water availability and land-use shape the diversity of Odonata in the Middle East. *Insect Conservation and Diversity*, 2026, **19**(3): 621-633. DOI: 10.1111/icad.70058.

[59] Nagy HB, László Z, Szabó F *et al*. Landscape-scale terrestrial factors are also vital in shaping Odonata assemblages of watercourses. *Scientific*

Reports, 2019, **9**: 18196. DOI: 10.1038/s41598-019-54628-7.

[60] O'Malley ZG, Compson ZG, Orlofske JM *et al*. Riparian and in-channel habitat properties linked to dragonfly emergence. *Scientific Reports*, 2020, **10**: 17665. DOI: 10.1038/s41598-020-74429-7.

[61] Frankham R. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 1996, **10**(6): 1500-1508. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x.

[62] Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, **16**(2): 97-159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.

[63] Bodmer HM, Murray RL, Roslihuddin M *et al*. Urban freshwater salinization reshapes *Erythemis simplicicollis* (Odonata: Libellulidae) life history timing and predator–prey interactions. *Environmental Entomology*, 2026, **55**(1): nvag011. DOI: 10.1093/ee/nvag011.