J. Lake Sci.(湖泊科学),2026,38(6):000-000
DOI 10.18307/2026.0634
©2026 by *Journal of Lake Sciences*

流域土地利用空间格局对赤水河底栖动物功能群的影响

朱嘉琦[1,2]，江小蝶[2,3]，赵永晶[2]，崔永德[2]，王洪铸[2]，吴俊燕[2]**，许巧情[1]**
（1：长江大学动物科学技术学院，荆州 434023）
（2：中国科学院水生生物研究所，武汉 430072）
（3：中国科学院大学，北京 100049）

摘要：在河流生态系统中，环境过滤作用能够筛选出对流域土地利用空间格局变化具有特异性响应特征的水生生物功能性状。为明确不同土地利用空间格局对水生生物功能性状分布的影响机制，本研究于 2022–2024 年间对赤水河流域 30 个样点开展系统调查，基于功能性状矩阵和聚类分析共识别出 4 类底栖动物功能群，以随机森林模型的 Gini 系数作为判别依据，为每个功能群筛选显著性状。运用多元线性回归分析，探讨 50、100、250、500、1000、2000 m 缓冲区内各生境因子解释力（R^2）的变化规律，以 R^2 最大化为原则，确定各样点半径 500 m 的圆形缓冲区为最优尺度。最后通过广义加性模型识别出维持各功能聚群稳定的缓冲区土地利用结构响应区间（林地 15.21%–44.89%，耕地<5.29%，建筑用地 1.21%–9.00%，裸地>32.49%，水域 0.64%–10.89%）及关键生境因子范围（水温 15–24°C，pH 5.02–8.81，NH_3-N 0.31–0.45 mg/L，底质中值粒径 36-188 mm）。研究进一步量化了自然用地比例对各功能群适宜度的影响：自然用地每增加 10%，刮食者与捕食者适宜度分别提升 0.33 与 0.34 单位；滤食者与收集者适宜度亦随自然用地比例升高而显著改善。本研究揭示了土地利用-生境因子-底栖动物功能群三者之间的响应关系及可能机制，为流域生态保护与土地管理提供了量化依据。

关键词：土地利用格局；底栖动物；广义加性模型；影响机制

Mechanisms of Watershed Land-Use Spatial Pattern on Macrozoobenthos Functional Groups in the Chishui River

Zhu Jiaqi[1,2], JiangXiaodie[2,3], Zhao Yongjing[2], CUI Yong-De[2], WANG Hong-Zhu[2], WU Jun-Yan[2**] & XU Qiao-Qing[1**]
(1: *College of Animal Science and Technology, Yangtze University, Jingzhou 434023, P.R. China*)
(2: *Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R. China*)
(3: *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R. China*)

Abstract： In river ecosystems, environmental filtering shapes the functional traits of aquatic organisms. These traits respond in specific ways to land use patterns at the catchment scale. This study aimed to clarify how spatial land use configurations influence the distribution of aquatic biological functional traits. We carried out systematic field surveys at 30 sampling sites in the Chishui River Basin from 2022 to 2024. Four functional groups of macroinvertebrates were identified using functional trait matrix analysis and cluster analysis. We used Gini coefficients derived from random forest models to screen the key functional traits for each group. Multiple linear regression analysis was applied to explore the explanatory power (R^2) of habitat factors within buffer zones of 50, 100, 250, 500, 1000, and 2000 m. Based on the maximum R^2 principle, the 500-m circular buffer zone was defined as the optimal spatial scale for all sampling sites. Generalized additive models were then used to determine the stable response ranges of land use structure within buffer zones for each functional assemblage. These valid ranges are as follows: forest land 15.21%–44.89%, cropland <5.29%, built-up land 1.21%–9.00%, bare land >32.49%, and water body 0.64%–10.89%. The critical threshold ranges of key habitat parameters are water temperature 15–24°C, pH 5.02–8.81, NH_3-N 0.31–0.45 mg/L, and substrate particle size 36–188 mm. This study also quantified the effects of natural land proportion on habitat suitability for each functional group. A 10% increase in natural land proportion raises the suitability for scrapers and predators by 0.33 and 0.34 units, respectively. The suitability for filters and collectors also improves significantly as the natural land proportion increases. Our results

* 2025-12-30 收稿；2026-04-01 收修改稿
国家自然科学基金重点项目（52039006）和国家重点研发项目（3200103）联合资助。
** 通信作者；E-mail：xuqiaoqing@yangtzeu.edu.cn；wujy@ihb.ac.cn。

clarify the response relationships and internal mechanisms among land use patterns, habitat variables, and macroinvertebrate functional groups. They provide quantitative support for ecological conservation and land use management at the catchment scale.

Keywords: Land use pattern; Macrozoobenthos; Generalized additive model (GAM); Influence mechanism

河流生态系统是水生生物重要的栖息环境，其生物多样性特征主要受内外源物质输入及流域土地利用结构的综合调控[1]。外源物质主要包括外界输入的营养盐以及人类活动带来的点源污染物，它们与流域内不同类型的用地结构发生交互作用，通过包括水文情势、河床底质组成，以及河岸带植被覆盖度等多种途径显著改变河流生态系统的结构与功能[2]。上述生境因子的改变调控着水生生物的空间分布格局、种群密度及群落物种多样性，塑造了河流生物群落的整体结构与功能特征[3,4]。

底栖动物作为河流生态系统的关键组成部分，其群落结构与功能性状可指示所在生态系统的健康状况[5,6]。因此，包括土地利用结构改变在内的、能够引发外源输入变化的因素，均会对底栖动物的群落结构产生影响[7,8]。当前，有关底栖动物对外源输入响应机制的研究多集中于水体理化因子对底栖动物多样性指数的影响[9]。尽管此类研究在水生态健康评价中较为常见，却难以直观展示河流生态系统与土地利用空间格局之间的复杂作用机制[10,11]。不仅如此，现有相关研究还存在土地利用类型与底栖动物群落影响机制的研究成果较单一、用地类型划分宽泛的问题，致使难以细化不同土地利用类型的具体影响路径；同时研究尺度多聚焦干流区域[12,13]，缺乏对包含支流在内的全流域系统调查，最终导致所得结论既无法明晰各类用地的差异化作用机制，也难以全面反映底栖动物的真实分布特征。因此，在全球用地结构发生剧烈变化的背景下，如何依据底栖动物的群落分布状况优化土地利用结构，从而减轻人为因素对河流生态系统的干扰，已成为当前生态学与环境科学领域的重要研究课题之一[14]。

为揭示土地利用对底栖动物群落的影响机制，本研究选取长江上游一级支流—赤水河为研究对象。赤水河作为典型自然河流，可通过识别不同空间尺度下赤水河流域对底栖动物功能群具有显著影响的土地利用空间格局及关键生境因子，构建定量模型并解析其影响机制。相关成果能够模拟自然生境中最适宜各底栖动物功能群繁衍的土地利用结构，为流域生态保护与科学管理提供理论依据和实践指导。

1. 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

赤水河(图 1)发源于云南省镇雄县，流经云南、贵州、四川三省的 13 个县市，最终于四川省泸州市合江县汇入长江。该河全长约 444.5 km，流域面积达 18932.2 km^2。赤水河是长江上游一级支流中，唯一干流未修建水坝的河流。因此其流域生境类型多样，水生生物资源丰富，主要表现为流域内分布着林地、草地、建筑用地及水域等多种土地利用类型，孕育了丰富的生物多样性。

图 1 赤水河流域底栖动物调查样点分布示意图

Fig. 1 Map of the sampling sites for macrozoobenthos investigation in the Chishui River Basin

近年来，随着农业开发的推进与城镇化进程的加速，赤水河流域土地利用结构发生了显著变化。部分区域面临水土流失、面源污染及大规模石漠化等问题。根据《贵州省水土流失公报（2016-2020）》，赤水河流域水土流失面积占总面积的24.45%，其中轻度流失的占比为55.02%，强烈及以上流失的占比达26.27%。土地利用结构呈现出自然地类（如草地、林地）面积缩减的态势，人为影响通过径流和面源污染等途径破坏了流域内河流生态的完整性[15,16]。基于水土流失和面源污染等生态压力，赤水河流域的治理重点转向恢复河流系统的自然水文与地貌连续性。通过系统拆除阻碍支流河道连通的中小型水坝，有效恢复了水体纵向连通性和物理净化能力。同步实施的植被恢复措施增强了流域水源的涵养功能，从源头控制水土流失。

1.2 野外调查方法

赤水河全流域共布设30个样点，调查的支流包括习水河、古蔺河、桐梓河、二道河和倒流河，其中上游河段包含洗白至清池点位，中游河段自九仓河至桐梓河两河口，下游河段由太平渡经醒觉溪汇入长江（图1）。分别于2023年5月、2023年11月和2024年6月期间开展三次底栖动物野外调查。在各样点所在的100 m河段内，选取具有代表性的生境进行样品采集，每个样点均采集2个半定量样品和1个定性样品。半定量采集是基于河道内的生境特征，在可涉水河段，用D型抄网顺岸线采集长度5 m的区域，通过D型网截面宽度（0.3 m）和采集长度定量采集面积，在不可涉水河段，在河道两岸水深小于1 m区域采集。定性采集用D型抄网、手捡等方法在岸边及浅水区的各种生境中采集。所采样品经450μm孔径的筛网筛洗干净后，置入白瓷盘中，随即进行初步分拣和保存。使用75%的酒精对标本进行固定，存放于50 mL标本瓶中。于解剖镜和显微镜下对所有底栖动物样品进行形态学分类鉴定，统一鉴定至属级分类阶元。同步记录每个属的总个体数，以及每个个体的体长、湿重。此外结合现场采样生境特征和实验室形态观察，补充测定每个属的功能性状特征，底栖动物的形态鉴定参考相关文献[17-22]。

在采集底栖动物时，对每个点位的环境指标进行测定。水温、溶解氧、电导率、pH值、浊度、氧化还原电位均使用美国YSI公司水质多参数分析仪（YSI6600）测定。参考Barbour的标准[23]，将底质按粒径大小分为巨石、卵石、砾石、沙和淤泥（附表1），并估算各样点的底质中值粒径D_{50}。在每个样点水下30 cm采集1 L水样于聚乙烯瓶中，水样采集后根据国家标准《地表水环境质量标准》（GB 3838-2002）测定总氮、总磷、氨氮和高锰酸盐指数4项指标。

1.3 数据分析

本次研究所用底栖动物数据功能和摄食类群的划分依据，主要使用参考相关文献[23-28]构建的底栖动物功能性状系统进行评分（附表2），通过统计2022-2024年间本次调查鉴定出的所有底栖动物物种集合，进而构建物种特征评分矩阵；同时依据Firmiano等人的方法[29, 30]，采用Gower距离计算各物种功能性状加权评分矩阵间的相似性，随后利用“stats”包生成基于Ward法的层次聚类结果[31]，以此对底栖动物群落按功能性状的相似性进行层次聚类分析。统计各功能群内的物种的功能性状出现频率，使用随机森林模型识别哪些性状特征最能预测群体划分，通过“random forest”包实现[32]。关键性状类别的重要性值是通过Gini不纯度计算得出的，通常较高的Gini不纯度值意味着给定的性状类别在区分性状组方面更具影响力[33]。

土地利用数据使用ESRI基于哨兵2号（Sentinel-2）L2A数据使用深度学习的方法制作的分辨率10 m的栅格数据集，植被覆盖度指数（Normalized Difference Vegetation Index，NDVI）栅格数据源于国家青藏高原数据中心提供的中国区域250 m植被覆盖度指数数据集，该数据集基于MOD13Q1产品经S-G滤波与像元重建等预处理生成的逐月现成产品，研究直接提取各点位对应植被覆盖度指数值用于后续分析。利用ArcGIS 10.2中的掩膜工具（Extract by Mask tool）以各采样点为基点，分别构建50 m、100 m、250 m、500 m、1000 m及2000 m不同半径的圆形缓冲区，并统计耕地、水域、林地、湿地、建筑用地、草地及裸地的面积占比[34]。通过对各年份数据进行配对t检验，并构建土地利用转移矩阵，结合显著性指数与标准化均值差（Standard Mean Difference，SMD）评估其变化趋势与显著性。

以不同尺度下的土地利用面积百分比作为解释变量、各水质参数作为响应变量构建多元线性回归模型，基于赤池信息法则（Akaike Information Criterion，AIC）筛选最简约模型，并利用Adjusted R^2值评价土地利用对水质的解释度。最后，提取最适尺度内的土地利用及坡度、坡向等地形因子数据，根据数据分布特征进行预处理：对土地利用面积百分比进行平方根反正弦转换，对坡向进行余弦转换，对水温、pH值与氧化还原电位进行标准化处理，其余参数则进行对数转换以确保其符合正态分布。

利用广义加性模型（Generalized Additive Models，GAM）来建立目标群与关键生境因子的生境适宜度评价模型。模型以物种在各采样点的密度和物种数为因变量，以关键生境因子为自变量，采用逐步回归法计算残差偏差，通过各步骤的残差偏差减少量来衡量GAM模型的拟合精度，最后对各功能群模型生成的拟合值进行分位数标准化，得到每个群对应的适宜度，它表示底栖动物在特定土地利用结构下达到该种群水平的相对可能性[37,38]。广义加性模型具体公式见下式：

$$Y=g^{-1}\left(\beta_0+\sum_{j=1}^{p}f_j(X_j)\right)+\varepsilon$$

式中，Y为响应变量；ε为随机误差项，表征模型无法解释的随机变异部分；$g^{-1}(x)$为连接函数的反函数，确保预测值处于合理范围内；β_0为模型截距项；$\sum_{j=1}^{p}f_j(X_j)$为各单变量平滑函数的加性和，体现模型的可加性假设。广义加性模型采用“mgcv”包进行建模和分析。根据 GAM 分析结果筛选因子时，以决定系数 R^2>0.5 或解释偏差 DE>40%为响应区间筛选因子。

完成模型构建后，运用 Canoco 5.0 软件对生境因子开展冗余分析，识别与底栖动物群落结构显著相关的环境变量。在此基础上，通过相关性分析筛选显著相关的主体指标与辅助因子：以底质中值粒径（D_{50}）、坡度、坡向为主体表征底质稳定性，以植被覆盖度指数、坡向、坡度、化学需氧量、氨氮、总氮浓度为主体表征外源营养输入，分别筛选出可有效代表外源营养输入与底质稳定性的指示因子。采用等权算数平均法（Equal-Weighted Arithmetic Mean）整合筛选后的复数因子，得到标准化单维度表征结果，最终通过 Origin 2025 软件绘制拟合曲线，开展后续数据分析工作。本次分析时的数据读取与预处理基于“tidyverse”包实现[35]。使用“dplyr”包进行数据清洗与转换，具体包括：使用 *select* 函数提取最适缓冲区尺度范围内各采样点不同土地利用类型的面积占比数据，以及坡度、坡向等地形因子数据；*mutate* 函数执行变量转换操作。缺失值处理采用 *drop na* 函数剔除含缺失值的样点记录，确保建模数据完整性。广义加性模型的构建使用“mgcv”包实现[36]。模型拟合时平滑函数指定为薄板回归样条（Penalized thin plate regression splines），模型误差分布默认为正态分布，因此使用与之对应的连接函数为恒等连接（Identity link）。平滑参数估计方法选择限制性最大似然（REML）以降低过拟合风险。变量筛选采用前向逐步选择算法（Forward Selection），以 AIC 信息准则为评判标准，当候选模型 AIC 值加 2 小于当前模型 AIC 值时，则该变量入选。模型预测后生成拟合值序列，用于绘制响应曲线。其余数据统计与图表制作则使用 R 4.4.2、Excel 2019、Origin 2025 和 ArcGIS 10.2 等软件进行处理。

2. 结果

2.1 底栖动物群落结构特征

2023-2024 年共采集底栖动物 176 属种，隶属于 4 门 19 目 76 科，其中环节动物门 15 属种，软体动物门 15 属种，扁形动物门 1 种，节肢动物门 146 属种。全流域底栖动物平均密度和生物量分别为 416 ind/m^2 和 9.25 g/m^2（图 2a）。使用主坐标分析（PCoA）比较不同水期和河段的底栖动物群落结构，分析结果显示，上游底栖动物群落结构与下游呈现显著差异（R^2=0.055，p<0.001），中游底栖动物群落结构分别与上（R^2=0.044，p>0.05）、下游（R^2=0.035，p>0.05）差异不显著（图 2b）。

2.2 功能群的组成与划分

参考 Tachet 等人功能性状评分系统（附表 2），使用模糊编码（fuzzy coding）后归一化处理的数据生成底栖动物功能加权矩阵并对其进行层次聚类分析，聚类分析共得到 4 个底栖动物群（附图 1）[39]。通过随机森林模型，为每个底栖动物群筛选出其显著特征，共得到四种功能群（附图 2）：（1）多年生被动水生滤食性收集者；（2）一年生腮呼吸临时固定刮食者；（3）大型多年生爬行性捕食者；（4）一年生气孔呼吸内底栖收集者（以下简称为“滤食者”“刮食者”“捕食者”和“收集者”群）。同时，依据各群的物种数和密度生成了对应的广义加性模型。

根据功能群的结构与分布情况（图 3）可知，研究区上游和中游河段“刮食者”和“捕食者”群的总密度最大，下游河段“滤食者”和“收集者”群的总密度最大；从流域整体来看，“刮食者”在干流和支流中均具有较高的物种数；“收集者”群在干流和支流中均具有较高的群总密度，这两功能群占据优势。

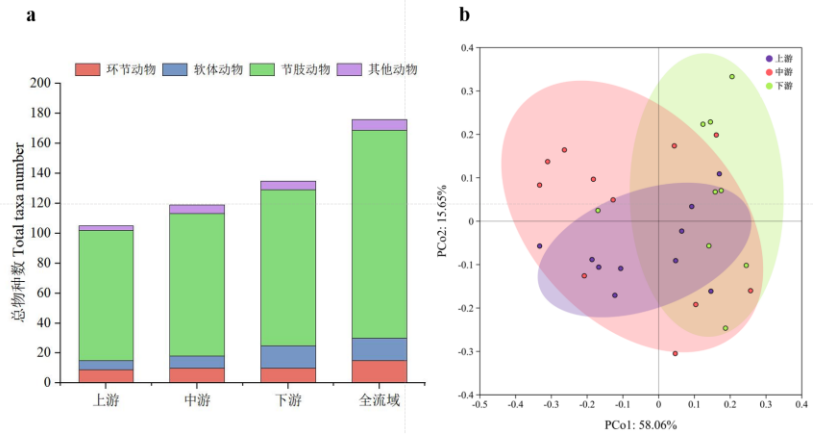


图 2 赤水河底栖动物群落结构及分布，a. 底栖动物群落结构；b. 干、支流底栖动物 PCoA 分析图

Fig. 2 Macrozoobenthos community structure and distribution in the Chishui River, a. Macrozoobenthos community structure; b. PCoA analysis of macrozoobenthos in the main and tributary streams

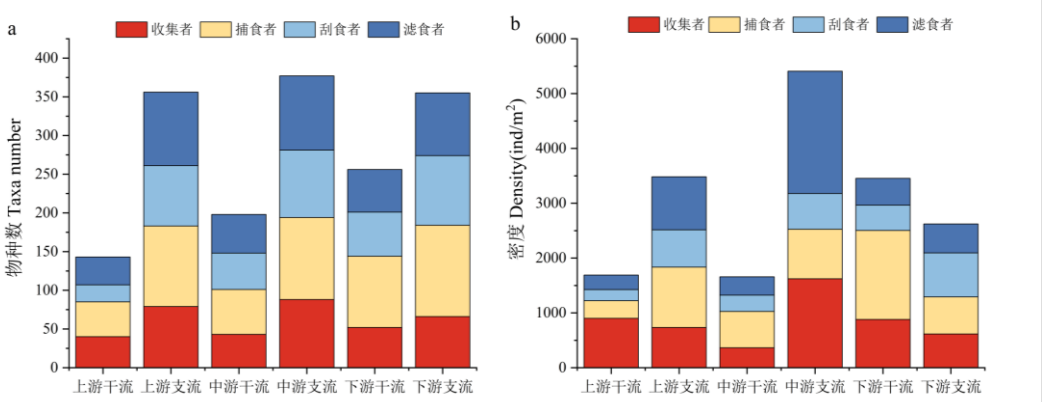


图 3 不同河段底栖动物功能群比较: a.物种数;b.密度

Fig. 3 Comparison of macrozoobenthos functional groups among different river reaches: a. Taxa number, b. Density

2.3 赤水河流域土地利用特征

2022 至 2024 年间，研究区域内土地利用结构均以林地和建筑用地为主导。通过统计可以发现林地的平均面积占比分别为 44.82 %，建筑用地平均面积占比为 35.61 %，耕地平均面积占比为 5.80 %，草地平均面积占比为 8.16 %。同时研究区内耕地和建筑用地面积占比下降，林地和草地面积占比上升，水域和裸地面积占比无明显波动（图 4）。

根据土地利用转移矩阵和配对 t 检验结果可以发现（附表 3）：从 2022-2024 年流域土地利用结构的整体演变可见，草地呈现极显著净增长（$p < 0.001$，SMD=1.000），裸地显著减少（$p < 0.05$，SMD=0.446）；而林地、耕地等虽年际转换剧烈，但因波动相互抵消，三年整体变化均未达显著水平（$p > 0.05$），流域土地利用结构在宏观尺度上仍保持相对稳定。

2.4 最适缓冲区的提取

多元回归分析表明，土地利用结构对水质参数整体的解释度随距离的增加呈现出先上升后下降的单峰响应趋势（表 1）。具体表现为，在大尺度缓冲区（1000-2000 m）内，pH 值、电导率和高锰酸盐浓度的解释度最大。在小尺度缓冲区（50-250 m）内，浊度、氨氮、总磷和底质中值粒径的解释度最高。数据中的峰值分布偏向于 500-1000 m 区间，而且多数水化因子，如水温、氧化还原电位、溶解氧和总氮等，其决定系数 R^2在 500 m 缓冲区内达到峰值。水质参数

在后续影响机制模型中作为中介变量，其空间表征精度直接影响路径分析的可靠性。结合各因子的最优解释尺度综合研判，500 米缓冲区可覆盖绝大多数水质参数的峰值 R^2，据此将该尺度划定为最优缓冲区尺度。

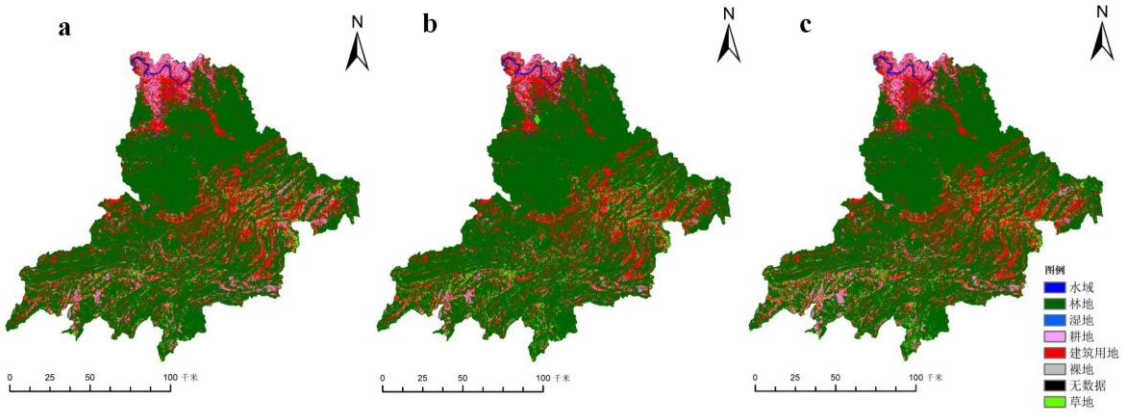


图 4 不同年份的土地利用情况：a. 2022；b. 2023；c. 2024

Fig. 4 Land use in different years: a. 2022; b. 2023; c. 2024

表 1 不同缓冲区尺度的土地利用方式多元线性回归模型对水质参数的解释度（调整 R^2 值）

Tab. 1 Adjusted R^2 of multiple linear regression models linking land use at various buffer scales to water quality parameters

水质参数 / 缓冲区宽度	WT	DO	pH	Cond	ORP	NTU	COD_{Mn}	NH_3-N	TP	TN	D_{50}
50 m	0.052	0.008	-0.013	0.074	0.067	0.093	0.023	-0.001	-0.021	0.103	-0.054
100 m	0.092	0.014	0.007	0.060	0.046	0.206	0.053	-0.028	-0.038	0.072	-0.026
250 m	0.231	0.001	0.013	0.104	0.092	0.152	0.046	-0.083	-0.053	0.048	0.241
500 m	0.257	0.035	0.012	0.282	0.104	0.166	0.029	-0.079	-0.061	0.049	0.006
1000 m	0.220	-0.0165	0.068	0.180	0.035	0.147	0.056	-0.069	-0.028	0.023	-0.006
2000 m	0.100	-0.0165	-0.001	0.296	0.050	0.091	0.072	-0.057	-0.034	0.058	-0.027

注：WT water temperature, °C; DO dissolved oxygen, mg/L; Cond conductivity, μS/cm; ORP oxidation reduction potential, mV; NTU nephelometric turbidity unit; COD_{Mn} chemical oxygen demand, mg/L; NH_3-H ammonia nitrogen, mg/L; TP total phosphorus, mg/L; TN total nitrogen, mg/L; D_{50} median grain size, mm

2.5 外源营养输入与底质稳定性对底栖动物功能群的影响

从用地结构与生境因子的 GAM 分析结果可知（表 2），筛选出对土地因子解释度较强的生境因子分别为：总氮、坡度（Slope）、坡向（Aspect）、植被覆盖度指数（NDVI）和底质中值粒径。此外保留部分解释度适中的生境因子水温、溶解氧和电导率。

表 2 土地利用-生境因子 GAM 分析结果

Tab. 2 Results of the GAM analysis of land use and habitat factors

模型	平滑函数	R^2	DE
Aspect	S(arcsin(√Bare%)) +S(arcsin(√build%)) +S(arcsin(√Forest%)) +S(arcsin(√Water%)	0.863	90.7%
D_{50}	S(arcsin(√Bare%)) +S(arcsin(√build%)) +S(arcsin(√Forest%)) +S(arcsin(√Agriculture%)	0.588	66.3%
Slope	S(arcsin(√Bare%)) +S(arcsin(√Build%)) +S(arcsin(√Forest%)) +S(arcsin(√Agriculture%)) +S(arcsin(√Water%)	0.582	64%
NDVI	S(arcsin(√Agriculture%)) +S(arcsin(√Water%)	0.567	61.1%
TN	S(arcsin(√Bare%)) +S(arcsin(√Grass%)) +S(arcsin(√Forest%)) +S(arcsin(√Agriculture%))	0.379	44.6%
WT	S(arcsin(√Water%)) +S(arcsin(√Bare%)) +S(arcsin(√Grass%))	0.271	30.3%
Cond	S(arcsin(√Forest%))	0.197	23.5%
pH	S(arcsin(√Bare%)) +S(arcsin(√Grass%))	0.188	20.7%

注：Water%, Percentage of water; Bare%, Percentage of bare land; Grass%, Percentage of grassland; Forest%, Percentage of forest; Agriculture%, Percentage of agriculture; Build%, Percentage of build-up land.

从生境因子与功能群的 GAM 分析结果可知（表 3），筛选出生境因子解释度较强的底栖动物功能群分别为“刮食者”和“捕食者”群，其中刮食者群的物种数模型解释度最高，其次为密度和捕食者物种数，DE 值分别为 60.9%、47.6%和 42.8%。由于在拟合过程中，环境因子并非作为显著驱动模型收集者物种数和滤食者密度变化的影响因素，因此该 GAM 模型未生成具体拟合结果。

综合 GAM 模型的分析结果，刮食者物种数模型拟合值达到最大 1.255 时，对应流域内刮食者物种数为 17 种，此时可以得到生境因子氨氮浓度的分布区间为 0.03-0.44 mg/L；底质中值粒径取值区间为 36.0-188.0 mm。对应流域内刮食者的物种数达到峰值时，林地占比应维持在 15.2-44.9%，耕地面积占比需小于 5.3%，建筑用地面积占比须保持在 1.2-9.0%之间，同时裸地的面积占比不得低于 32.5%。

刮食者密度模型拟合值达到最大 2.903 时，对应流域内刮食者密度达到 798 ind/m^2，此时可以得到生境因子氨氮浓度的界限取值范围为 0.31-0.45 mg/L；电导率的界限取值范围为 150.1-381.7μS/cm。对应流域内刮食者群总密度达到最大值时，其所需的水域面积须保持在 0.6-10.9%，且耕地面积占比须小于 6.3%。

捕食者密度模型拟合值达到最大 1.146 时，对应流域内捕食者密度达到 13 ind/m^2，此时可以得到水温的取值范围为 15.0-24.0°C，pH 的取值范围为 5.0-8.8，浊度的取值范围为 0.5-17.2。当流域内捕食者群的物种数达到峰值时，草地面积需少于 2.0%，裸地面积应保持在 0.3-8.4%，同时水域面积应保持在 0.4-9.0%范围内。

表 3 生境因子-功能群因子 GAM 分析结果

Tab. 3 Results of the GAM between habitat factors and functional groups

功能群	模型	平滑函数	R^2	DE
滤食者	物种数	S(lg *NTU*)+S(lg *COND*)	0.133	18.1%
	密度	—	—	—
刮食者	物种数	S(lg NH_4)+S(lg *COND*)+S(NDVI)	0.394	47.6%
	密度	S(lg NH_4)+S(lg *COND*)+S((WT-18.6622)/4.0551) +S(lg *D*50)+S(lg *TN*)	0.534	60.9%
捕食者	物种数	S(lg *NTU*)+S(lg *Slope*)	0.172	20.5%
	密度	S((WT-18.6622)/4.0551)+S((pH-7.688)/0.9311)+S(lg *NTU*)	0.361	42.8%
收集者	物种数	—	—	—
	密度	S(lg *TN*)+S((WT-18.662)/4.055)	0.197	26.0%

通过解析自然用地（如林地、草地）占比对各功能群的影响机制发现，自然用地面积每提升 10%，刮食者群的适宜度便随之增加 0.33（图 5a），捕食者群的适宜度同步提升 0.34（图 5c）。滤食者群的适宜度在自然用地占比 66.0%时达峰值 4.39，占比 0%时降至最小值 3.78（图 5b）；收集者群则相反，占比 5.0%时为最低值 4.24，随着占比升至 100%达到最大值 5.38（图 5d）。综合上述分析可知，当 500 m 缓冲区内林地面积占比处于 15.2-44.9%、耕地面积占比低于 5.3%、建筑用地占比维持在 1.2-9.0%、裸地面积占比高于 32.5%、水域面积占比介于 0.6-10.9%，且水温稳定在 15-24°C、pH 值介于 5.02-8.81、氨氮含量控制在 0.306-0.449 mg/L、底质粒径为 36-188 mm 时，底栖动物群落结构将呈现出自然稳定的状态。

3 讨论

在河流生态系统中，底栖动物的性状特征是其个体对外界环境进行适应的产物[39]。这一研究结果也印证了人类活动引发的土地利用结构变化是导致该生态系统中水体恶化程度加剧、群落结构改变及生物多样性下降的重要原因之一[40]。本研究进一步发现：随着土地利用结构的改变，非自然用地比例的上升导致水质参数（水温、pH、总氮）与生境因子（坡度、坡向、底质中值粒径）发生显著变化，进而影响部分对生境变化敏感的底栖动物群落结构。此类复合影响路径可归纳为栖息生境影响和外源营养输入影响两部分，相关性分析结果筛选可以发现（图 6），表征研究区外源营养输入的因子为植被覆盖度指数、化学需氧量、总氮浓度与坡度，这些因子间均呈现显著相关；而表征底栖动物栖息生境底质稳定性的因子为底质中值粒径与坡度，这二者间亦存在显著相关性。

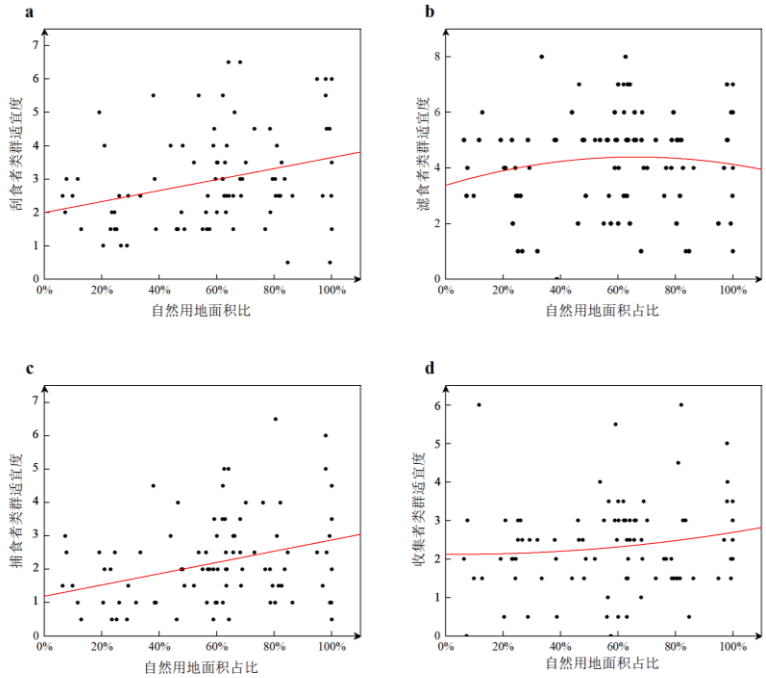


图 5 土地利用对底栖动物的影响机制：a. 刮食者；b. 滤食者；c. 捕食者；d. 收集者

Fig. 5 Mechanisms of land use impact on macrozoobenthos: a. Scrapers; b. Filters; c. Predators; d. Collectors

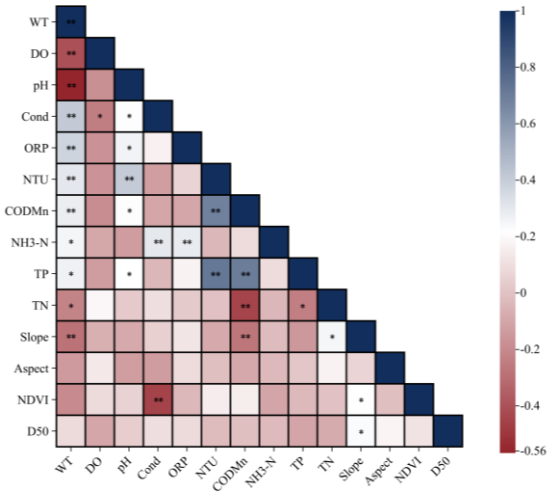


图 6 生境因子间相关性分析结果

Fig. 6 Results of the correlation analysis among habitat factors

GAM 模型分析结果表明，“滤食者”群与浊度等环境因子存在显著相关性，其分布格局主要受林地面积调控：随林地面积占比增加，外源性营养输入增强与底质稳定性提升共同作用，导致该群生境适宜度呈现上升趋势（图 7a-b）。这一变化趋势源于河岸带凋落物输入所引发的营养强化效应，该效应提升了水体悬浮颗粒物的营养质量，从而增强了该群的生境适宜度。这主要归因于滤食者对水体有机负荷高度敏感，且外源营养输入与底质稳定性的提升共同优化了其能量收支平衡。然而，过高的林地覆盖会导致光照削弱，进而抑制藻类的光合作用，使得悬浮颗粒物中自养生物比例下降，迫使滤食者依赖低质量碎屑资源，最终导致其适宜度回落。这种单峰响应模式不仅印证了中度干扰假说在河

岸带生态系统中的适用性，也与长江下游宜昌段相关研究中观察到“环境压力改变群落内部清洁种与耐污种演变趋势”的结果一致[41]。所以综合上述结论可以发现，林地的适度覆盖是维持滤食者群落稳定性及物种替代平衡的关键因素。

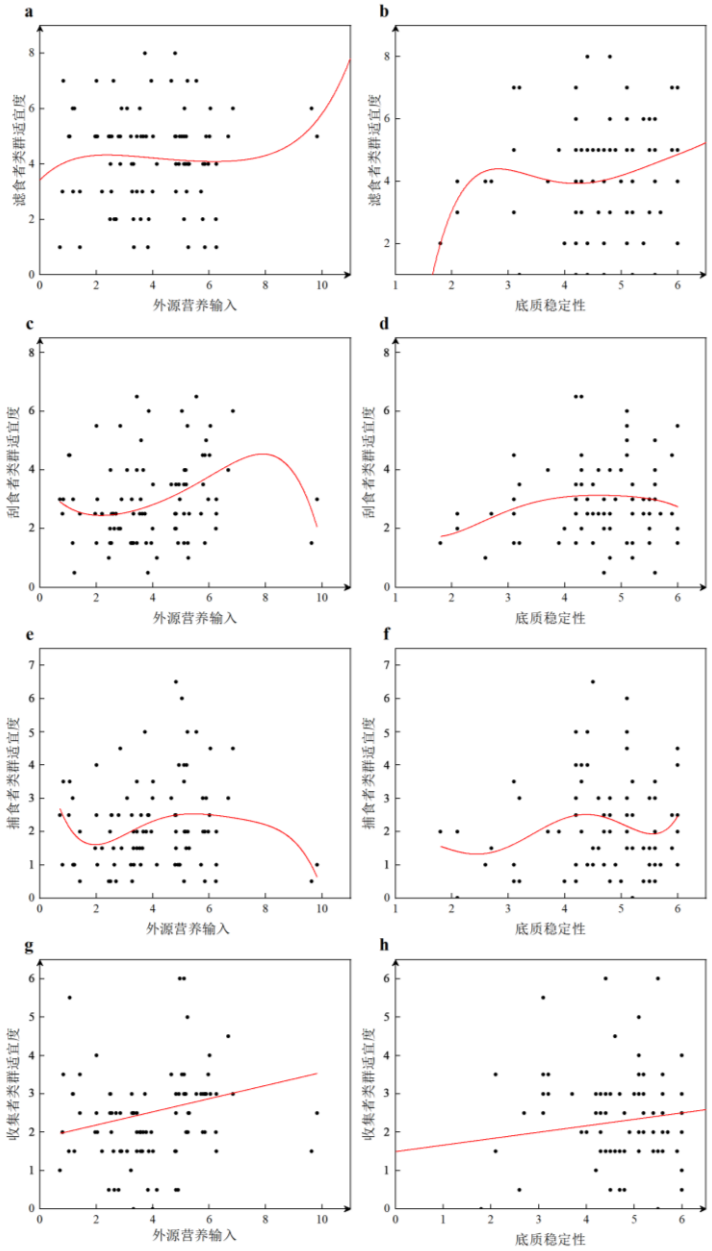


图 7 外源输入与底质稳定性和各功能群适宜度拟合曲线; a-b 滤食者；c-d 刮食者；e-f 捕食者；g-h 收集者

Fig. 7 Fitted relationships between allochthonous inputs, substrate stability, and functional group suitability: a–b Filters; c–d Scrapers; e–f Predators; g–h Collectors

“刮食者”群主要由扁蜉科和纹石蛾科等水生昆虫组成，其食物资源主要取决于水体中着生藻类的生长情况。随着外源性营养输入水平的升高，该群的生境适宜度呈现非线性波动特征；底质稳定性的增加，其生境适宜度则呈现单调递增趋势（图 7c-d）。这表明外源营养输入促进了系统内着生藻类的生长，而底质粒径的增加则为其提供了更适宜的

栖息环境。因此，能够促进底质粒径增加以及着生藻类生长的建筑用地和林地面积的增加，是驱动该群结构变化的关键因素。而在有关于香溪河的研究结果中也呈现了刮食者功能群密度与附石性藻类密度呈现线性正相关[42]。

“捕食者”群的适宜度变化趋势与其他功能群高度趋同，但其食物来源并不直接依赖外源营养输入。此外，外源输入与捕食者群密度的关联性，与外源输入同滤食者、刮食者等低营养级功能群的关系模式保持一致（图 7e-f），这一现象证实，营养级联效应是驱动捕食者群落波动的核心机制[43]。在这一生态体系中，上行与下行控制呈现出明显的耦合作用：自然用地占比的提升并非直接改善捕食者的栖息环境，而是通过增加滤食者与刮食者的种群规模，间接优化了捕食者的食物可获得性。自然生境正是通过改变功能群间的资源分配格局、强化栖息地筛选过程，形成了增强捕食者结构稳定性的情景，这样既有效降低了种间竞争强度，也显著提升了群落对环境波动的缓冲能力。与之相对，人为干扰引发的非自然用地的扩张，则会间接导致捕食者群的崩溃，进一步印证了食物网简化假说在受损河流生态系统中的普适性。

“收集者”功能群主要由摇蚊科各属幼虫构成，在外源营养输入水平提升、底质稳定性增强的双重驱动因素作用下，该功能群的生境适宜度均呈现出线性递增趋势（图 7g-h）；这一变化趋势本质上反映了群落内部的种群替代过程，而该过程正是由资源供给格局改变、栖息地筛选压力共同驱动形成的。这种变化趋势在永宁河的相关研究中也有发现[44]，该研究发现功能群内部的热耐受性与耐污性权衡策略的转变主要由于：特殊生境偏好的指示性清洁种，在生境变化中逐渐失去竞争优势；而生境适应能力强的广适种则通过竞争排斥作用占据主导地位。这一由性状介导的群落重组过程，客观上导致了群落平均个体小型化并缩短了食物链长度，进而削弱了生态系统的能量传递效率。因此，收集者群的线性增长趋势并非生态系统健康的积极信号，而是群落功能退化与生境单一化的典型表征。

在揭示了各功能群对环境因子的响应机制后，本研究进一步量化了自然用地占比对群落结构的贡献。结果表明自然用地（如林地、草地）的扩张对各功能群的生境适宜度具有显著的正向作用。其中，刮食者与捕食者群对自然生境的丧失表现出高度的敏感性，这与太子河流域的研究结果一致[45]：农业与城镇用地的扩展通过挤占自然生境，显著削弱了高营养级功能群的物种数。从资源利用角度看，流域植被的高密度覆盖不仅提升了其河流生态系统的初级生产力，也为捕食者群提供了更高效的猎物获取路径，从而增强了其群落的稳定性[46]。与此同时，滤食者与收集者群的群落结构也表现出相异变化趋势，其适宜度的波动与自然用地支撑下的水动力稳定性及食物来源密切相关。在自然用地占比偏高的区域，充足的植物碎屑输入与稳定的水流条件，为收集者群提供了丰富的能量来源，同时也为滤食者营造了适宜的栖息生境[47]。这一尺度依赖效应表明，维持一定比例的自然景观是防止底栖动物功能群结构失稳的关键。

通过分析土地利用对底栖动物的影响机制发现，自然用地面积占比与刮食者群和捕食者群的适宜度之间均为正相关。这与太子河流域研究结论一致[45]，该研究指出森林、草地等自然用地占比下降会显著削弱捕食者与刮食者群的物种数及种群密度，农业用地扩张与城镇用地蔓延是核心驱动因子。热带源头溪流研究进一步佐证，自然覆盖区域底栖动物摄食群的资源利用效率远高于农业开发干扰区域，可为捕食者的猎物供给与营养级联效应的维持提供关键支撑[46]。与此同时滤食者群的适宜度在自然用地占比 66%时达峰值 4.39，占比 0%时降至最小值 4.13（图 5b）；收集者群则相反，占比 5%时为最低值 4.24，随着占比升至 100%达到最大值 5.38（图 5d）。这一动态特征与城市河流的水动力调控底栖动物分布的研究结论相符：自然用地占比偏高的上游河段，充足的植物碎屑为收集者提供丰富食物，稳定水流也利于滤食者栖息繁衍[47]。

本研究结果证实，500 m 缓冲区是赤水河流域土地利用影响底栖动物群落的最佳解释尺度，这与景观生态学中的“源-汇”平衡理论及河漫滩连通性高度契合。在该尺度下，土地利用通过坡面径流与水文连通路径，精准平衡了耕地、建筑用地等“源”景观的污染输出与林地等“汇”景观的截留净化功能。相比之下，过小尺度（50-250 m）仅能捕捉局部干扰，而过大尺度（1000-2000 m）则因纳入非集水区景观而稀释了环境信号。在这一空间约束下，各土地利用类型的区间响应揭示了群落稳定性的生态临界点：林地覆盖通过调节凋落物输入与光照强度，在维持碎屑食物网能量基础与避免藻类光合抑制之间存在权衡；耕地与建筑用地的低占比区间则反映了农业面源污染的非线性响应以及城镇化诱发的底质硬化压力。此外，赤水河喀斯特地质背景下高裸地占比所提供的离子稳定性，与适宜的水温区间（15-24°C）共同构成了底栖动物代谢平稳的物理生境基础。这些研究结果与自然山区河流的相关结论一致[48, 49]，均表明在跨越生态临界点后，土地利用结构转型会通过破坏生境异质性与改变能量流路径，最终导致底栖动物群落结构的系统性失稳。

在探究外源输入与底栖动物群落结构关系时，研究发现适宜浓度的氨氮与特定范围的底质粒径是维持底栖动物，尤其是刮食者群稳态平衡的关键因子。氨氮对群落的调控表现出显著的非线性特征，这与山区河流及喀斯特水系的既有研究结论高度吻合[48, 50]：适度的营养输入通过调控底栖微生物与着生藻类的群落结构，为高营养级生物提供必要的能量支撑；然而，一旦超越该生态区间，营养盐浓度的激增将诱导群落向耐污性蓝藻倾斜。蓝藻代谢产生的次生代谢产物（如藻毒素）对刮食者具有明显的致死毒性，通过抑制取食行为与生长发育，打破了原有的营养传递平衡。在物理栖息地层面，36-188 mm 的卵砾石底质不仅凭借其粗糙表面支撑了高密度的着生藻类生长，其复杂的间隙结构也为底栖动物提供了关键的庇护所与微栖息空间[51]。这种粗颗粒底质的物理稳定性与营养盐介导的食物品质权衡，共同构成了支撑底栖动物群落稳定的重要基础。当环境因子偏离这一适宜区间时，生境单一化与食物链受损将协同导致群落功能的衰退。

综合研究赤水河流域的底栖动物群落分布，可以发现功能群内部的群落结构呈现出明显的逆行演替特征：随着人为影响的加剧，赤水河河流生态系统中的底栖动物群落个体逐渐呈现小型化和短生命周期的变化趋势[52]。恶化的生态环境导致更高营养级的底栖动物种群无法获取足够的营养物质和适宜的栖息环境，同时也使得大部分小型清洁种被耐污种所替代，群落多样性进一步降低，整个河流生态系统的稳定性和物质转化能力减弱，水体健康状况呈现富营养化的趋势。

4 结论

本研究系统解析了赤水河流域土地利用结构对底栖动物功能群的影响路径，通过影响机制的分析与预测结果发现不同功能群对土地利用变化的响应具有明显差异：滤食者群受到林地面积变化的显著调控，其适宜度随外源营养输入与底质稳定性提升而上升；刮食者群则依赖于底质粒径与营养输入的非线性调控，建筑与林地变化是其结构变动的关键驱动；捕食者群的结构稳定性依赖于低营养级群的群落水平，体现了营养级联效应；收集者群则在外源输入增强与底质稳定化过程中呈现线性适应趋势。总体而言，人为干扰导致的土地利用变化通过改变外源营养输入与栖息地物理结构，引发底栖动物群落结构向小型化、短生命周期方向演替，进而影响河流生态系统的稳定与功能完整性。

5 附件

附图附表见电子版（DOI: 10.18307/2026.0634）.

6 参考文献

[1] Li F L, Altermatt F, Yang J H, *et al*. Human activities fingerprint on multitrophic biodiversity and ecosystem functions across a major river catchment in China. *Global Change Biology*, 2020, **26**(12): 6867-6879. DOI：10.1111/gcb.15357.

[2] Schiller D V, Acuña V, Aristi I, *et al*. River ecosystem processes: A synthesis of approaches, criteria of use and sensitivity to environmental stressors. *Science of The Total Environment*, 2017, **596**: 465-480. DOI：10.1016/j.scitotenv.2017.04.081.

[3] Wu Y H, Qin F C, Dong X Y, *et al*. Investigating the spatio-temporal evolution of land cover and ecosystem service value in the Kuye River basin. *Water*, 2024: **16**(17) 2456. DOI：10.3390/w16172456.

[4] Li Z F, Jiang X M, Wang J, *et al*. Species diversity and driving factors of benthic macroinvertebrate assemblages in the middle and lower reaches of the Yarlung Zangbo River. *Biodiversity Science*, 2022, **30**(06): 123-135. DOI：10.17520/biods.2021431. [李正飞, 蒋小明, 王军,等. 雅鲁藏布江中下游底栖动物物种多样性及其影响因素. 生物多样性, 2022, **30**(06): 123-135.]

[5] Ofogh A R E., Dorche E., Birk S., *et al*. Effect of seasonal variability on the development and application of a novel Multimeric Index based on benthic macroinvertebrate communities–A case study from streams in the Karun river basin (Iran). *Ecological Indicators*, 2023, 146: 109843. DOI：10.1016/j.ecolind.2022.109843.

[6] Wang Z Y, Lee J H W, Xu M Z. Eco-hydraulics and eco-sedimentation studies in China. *Journal of Hydraulic Research*, 2013, **51**(1): 19-32. DOI：10.1080/00221686.2013.755268.

[7] Oliveira P C D R., Kraak, M., Pena Ortiz, M., *et al*. Responses of macroinvertebrate communities to land use specific sediment food and habitat characteristics in lowland streams. *Science of The Total Environment*, 2019, 703: 135060. DOI：10.1016/j.scitotenv.2019.135060.

[8] Guo F, Kainz M J, Sheldon F, *et al*. The importance of high-quality algal food sources in stream food webs current status and future perspectives. *Freshwater Biology*, 2016, **61**(6): 815-831. DOI：10.1111/fwb.12755.

[9] Statzner B, Gore J A, Resh V H. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 1988, **7**(4): 307-360. DOI：10.2307/1467296

[10] Mathers K L, Robinson C T, Hill M, *et al*. How effective are ecological metrics in supporting conservation and management in degraded streams? *Biodiversity and Conservation*, 2024, **33**: 3981-4002. DOI：10.1007/s10531-024-02933-7.

[11] Shi C X. Scaling effects on sediment yield in the upper Yangtze River. *Geographical Research*, 2008, **27**(4): 800-810. DOI：10.11821/yj2008040008.[师长兴. 长江上游地区产沙尺度效应研究. 地理研究, 2008, **27**(4): 800-810.]

[12] 蒋小明.赤水河流域大型无脊椎动物生态学研究 [学位论文]. 中国科学院大学, 2009.

[13] Han T T, Tang X, Ren H, *et al*. Research methods and prospects of community/ecosystem functional diversity. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(8): 3286-3295. DOI：10.5846/stxb201903080442.[韩涛涛, 唐玄, 任海, 等.群落/生态系统功能多样性研究方法及展望.生态学报, 2021, **41**(8): 3286-3295.]

[14] Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., *et al.* (2010). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **85**(2), 163-182. DOI:10.1111/j.1469-185X.2009. 00100.x

[15] Chen L, Qiu L, Zhai H J. Study on water resources protection in Chishui River Basin. *Yangtze River*, 2011, **42**(2): 67-70. DOI：10.3969/j.issn.1001-4179.2011.02.019.[陈蕾, 邱凉, 翟红娟.赤水河流域水资源保护研究.人民长江, 2011, **42**(2): 67-70.]

[16] 王军.赤水河大型无脊椎动物多样性与河流生态系统健康评价 [学位论文]. 中国科学院大学, 2018.

[17] 刘月英. 中国经济动物志:淡水软体动物. 北京: 科学出版社, 1979.

[18] Morse J C, Yang L, Tian L. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Nanjing: Hohai University Press, 1994.[专著]

[19] Epler J H. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. Florida: Florida Department of Environmental Protection, 2001.[专著]

[20] Zhou C F, Gui H, Zhou K Y. Key to the families of the nymphs of Ephemeroptera (Insecta) from China. *Journal of Nanjing Normal University(Natural Science Edition)*, 2003, **26**(2): 65-68. DOI：10.3969/j.issn.1001-4616.2003.02.015.[周长发, 归鸿, 周开亚.中国蜉蝣目稚虫科检索表(昆虫纲).南京师大学报(自然科学版), 2003, **26**(2): 65-68.]

[21] 王俊才, 王新华.中国北方摇蚊幼虫. 北京:中国言实出版社, 2011.

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

[23] Barbour M T, Gerritsen J, *et al.* A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 1996, **15**(2): 185-211.DOI：10.2307/1467948.

[24] Southwood T R E. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 1977, **46**(2): 337-365. DOI：10.2307/3817

[25] Townsend C R, Hildrew Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 1994, **31**(3): 265-275. DOI：10.1111/j.1365-2427. 1994.tb01740. x.

[26] Verberk W C E P, Noordwijk C G E, Hildrew A G. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. *Freshwater Science*, 2013, **32**(2): 531-547. DOI：10.1899/12-092.1.

[27] Chevenet F, Dolédec S, Chessel D. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 1994, **31**: 295-309. DOI：10.1111/j.1365-2427. 1994.tb01742. x.

[28] Dolédec S, Statzner B. Theoretical habitat templets, species traits, and species richness:548 plant and animal species in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, 1994, **31**: 523-538. DOI：10.1111/j.1365-2427. 1994.tb01756. x.

[29] Cummins K W. Trophic Relationships of Macroinvertebrates. London: Blackwell Scientific Publications, 1975: 170-198.

[30] Firmiano K R, Cañedo Argüelles M, Gutiérrez Cánovas C, *et al.* Land use and local environment affect macroinvertebrate metacommunity organization in Neotropical stream networks. *Journal of Biogeography*, 2021, **48**(3): 479-491. DOI：10.1111/jbi.14020.

[31] Ward J H. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. Journal of the American Statistical Association, 1963, 58(301): 236-244. DOI：10.1080/01621459.1963.10500845.

[32] Liaw A, Wiener M. Classification and Regression by randomForest. R News, 2002, **2**(3): 18-22. URL: https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/.

[33] Aspin T W H, Khamis K, Matthews T J, *et al.* Extreme drought pushes stream invertebrate communities over functional thresholds. Glob Chang Biol, 2019, **25**(1): 230-244. DOI：10.1111/gcb.14495.

[34] Karra K, Kontgis C, *et al*. Global land use / land cover with Sentinel 2 and deep learning. *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium IGARSS*, 2021: 4704-4707. DOI：10.1109/IGARSS47720.2021.9553499.

[35] Wickham H, Averick M, Bryan J, *et al*. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 2019, **4**(43): 1686. DOI：10.21105/joss.01686.

[36] Wood S N. Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition) [专著]. Chapman and Hall/CRC, 2017.

[37] Yi Y J, Sun J, Yang Y F, *et al*. Habitat suitability evaluation of a benthic macroinvertebrate community in a shallow lake. *Ecological Indicators*, 2018, **90**: 451-459. DOI：10.1016/j.ecolind.2018.03.039.

[38] Wood S N. Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models. *Journal of the Royal Statistical Society*: Series B (Statistical Methodology), 2008, **70**(3): 495-518. DOI：10.1111/j.1467-9868.2007.00646. x.

[39] Tachet H, Richoux P, Bournaud M, *et al*. Invertébrés d'Eau Douce: Systématique, Biologie, Écologie. Paris: CNRS editions, 2002: 1-552.[专著]

[40] Statzner B, Beche L A. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, 2010, **55**(1): 80-119. DOI：10.1111/j.1365-2427.2009.02369. x.

[41] Allan J D, David D J. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, **35**(1): 257-284. DOI：10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122.

[42] Zhang X T, Li W M, Zhang K, *et al*. Spatiotemporal distribution of macroinvertebrate functional feeding groups in Qiao Bian River, a tributary of Yangtze River in Yichang. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(7): 2559-2570. DOI：10.5846/stxb202107061806.[张续同, 李卫明, 张坤, 等.长江宜昌段桥边河大型底栖动物功能摄食类群时空分布特征.生态学报, 2022, **42**(7): 2559-2570.]

[43] Meradi K, Bounar R, Benzina I, *et al*. How do substrate types affect the seasonal richness and functional feeding groups variation of benthic insects in an arid region (northeastern Algeria)? *Biologia*, 2024, **79**: 1749-1759. DOI：10.1007/s11756-024-01657-x.

[44] Eger A M, Baum J K. Trophic cascades and connectivity in coastal benthic marine ecosystems: a meta-analysis of experimental and observational research. *Marine Ecology Progress Series*, 2020, **656**: 139-152. DOI：10.3354/meps13430.

[45] Zhang Y, Ding S, Zhang Y, *et al*. The impact of land use on functional feeding groups of macroinvertebrates in the Taizi River Basin. *Research of Environmental Sciences*, 2018, **31** (9): 1527-1536. DOI：10.13198/j.issn.1001-6929.2018.06.03. [张亚，丁森，张远，等。太子河流域土地利用对大型底栖动物功能摄食类群的影响。环境科学研究，2018, **31** (9): 1527-1536.]

[46] Parreira de Castro D M, Reis de Carvalho D, Pompeu P d S, *et al*. Land Use Influences Niche Size and the Assimilation of Resources by Benthic Macroinvertebrates in Tropical Headwater Streams. *PLOS ONE*, 2016, **11**(3): e0150527. DOI：10.1371/journal.pone.0150527.

[47] Chen H M, Qu X D, Wang F. Research Progress of River Dynamic Influences on the Distribution of Macroinvertebrates. *Research of Environmental Sciences*, 2019, **32** (5): 758-765. DOI：10.13198/j.issn.1001-6929.2019.02.17. [陈含墨，渠晓东，王芳。河流水动力条件对大型底栖动物分布影响研究进展。环境科学研究，2019, **32** (5): 758-765.]

[48] Zhao Q, Pan F X, Li B, *et al*. Response Mechanism of Macroinvertebrate Diversity and Stability to Land Use Patterns in Mountainous Rivers. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, **44** (17): 7844-7858. DOI:10.20103/j.stxb.202312182749. [赵茜，潘福霞，李斌，等.山区河流底栖动物多样性和稳定性对土地利用方式的响应机制。生态学报，2024, **44** (17): 7844-7858.]

[49] Bonacina L, Fasano F, Mezzanotte V, *et al*. Effects of water temperature on freshwater macroinvertebrates: a systematic review. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2023, **98**(1): 191-221. DOI：10.1111/brv.12903.

[50] Qin Y,Chen Y M,Li C,*et al*.Analysis of seasonal succession and environmental driving factors of planktonic prokaryotes in karst rivers by eDNA technology.*Journal of Environmental Engineering Technology*, 2026, **16**(1): 113-125. DOI: 10.12153/j.issn.1674-991X.20250361 [秦燕，陈虞茂，李畅，等.eDNA技术解析喀斯特河流浮游原核生物季节性演替及环境驱动因子.环境工程技术学报，2026，**16**（1）：113-125.]

[51] Xu M Z, Wang Z Y, Pan B Z, *et al*. Vertical Distribution Characteristics of Macroinvertebrates in Cobble Riverbeds and Their Influencing Factors. *Journal of Tsinghua University (Science and Technology)*, 2014, (8): 6. DOI：CNKI:SUN:QHXB.0.2014-08-010. [徐梦珍，王兆印，潘保柱等.卵石河床中底栖动物垂向分布特征及影响因素。清华大学学报：自然科学版，2014 (8): 6.]

[52] Zhang Y H，Peng W Q，Peng S, *et al*．Temporal-spatial distribution and ecological evaluation of macroinvertebrate functional feeding groups in Yongding River Basin. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, **33**(12): 3433-3440. DOI：10.13287/j.1001-9332.202011.038.[张宇航, 彭文启, 彭帅, 等.永定河流域大型底栖动物功能摄食类群时空分布及生态评价.应用生态学报, 2022, **33**(12): 3433-3440.]

附表 1 底质类型分类标准

Supplementary Tab 1. Classification criteria for substrate types.

底质类型	巨石	卵石	粗砾石	细砾石	沙	淤泥	硬土
粒径（mm）	>250	250-64	64-16	16-2	2-0.06	<0.06	

附表 2 底栖动物功能群划分依据

Supplementary Tab 2. Principles for the delineation of macrozoobenthos functional groups based on functional traits.

功能群性状	性状类型	性状编码
化性	一年生	Vol 1
	二年生	Vol 2
	多年生	Vol 3
发育速率	快季节型	Dev 1
	慢季节型	Dev 2
	非季节型	Dev 3
成虫寿命	少于一周	Life 1
	多于一月	Life 2
体长	2.5 < mm	Size 1
	2.5~5 mm	Size 2
	5~10 mm	Size 3
	10~20 mm	Size 4
	20~40 mm	Size 5
	40~80 mm	Size 6
	>80 mm	Size 7
扩散能力	被动水生	Disp 1
	主动水生	Disp 2
	被动气生	Disp 3
	主动气生	Disp 4
呼吸方式	表皮呼吸	Res 1
	腮呼吸	Res 2
	腹甲呼吸	Res 3
	气孔呼吸	Res 4
	静水囊呼吸	Res 5
摄食类群	收集者	Tro 1
	滤食者	Tro 2
	刮食者	Tro 3
	捕食者	Tro 4
	撕食者	Tro 5
食物类型	微生物、细小沉积物	Food 1
	残渣（<1 mm)	Food 2
	植物残渣（>1 mm)	Food 3
	活体微型植物	Food 4
	活体大型植物	Food 5
	死亡动物（>1 mm）	Food 6
	活体微型脊椎动物	Food 7
	活体大型无脊椎动物	Food 8
	脊椎动物	Food 9
进食模式	外皮吸收	Feed 1
	细小沉积物	Feed 2
	破碎类型	Feed 3
	刮食型、草食性	Feed 4
	过滤类型	Feed 5
	钻孔类型（藻食、吮吸肉食）	Feed 6
	肉食性（切割、吞食）	Feed 7
	寄生类型	Feed 8
运动模式	飞行	Loc 1
	水面游行	Loc 2
	开阔水面浮游	Loc 3
	爬行	Loc 4
	挖掘（浅底栖）	Loc 5

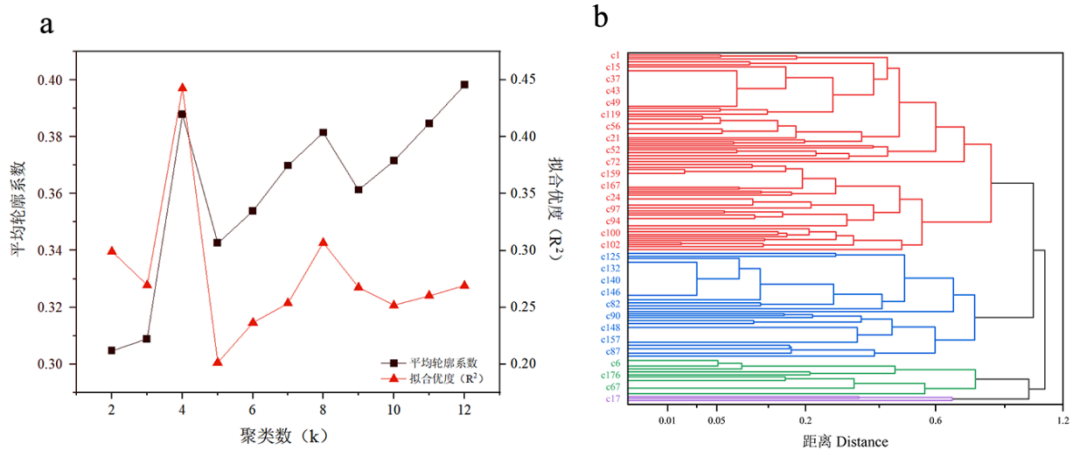
	内底栖（间质）	Loc 6
	临时固定	Loc 7
	永久固定	Loc 8

附表 3 2022-2024 年研究区土地利用转移矩阵（km^2）

Supplementary Tab 3. Land use transition matrix in the study area (2022 - 2024)（km^2）

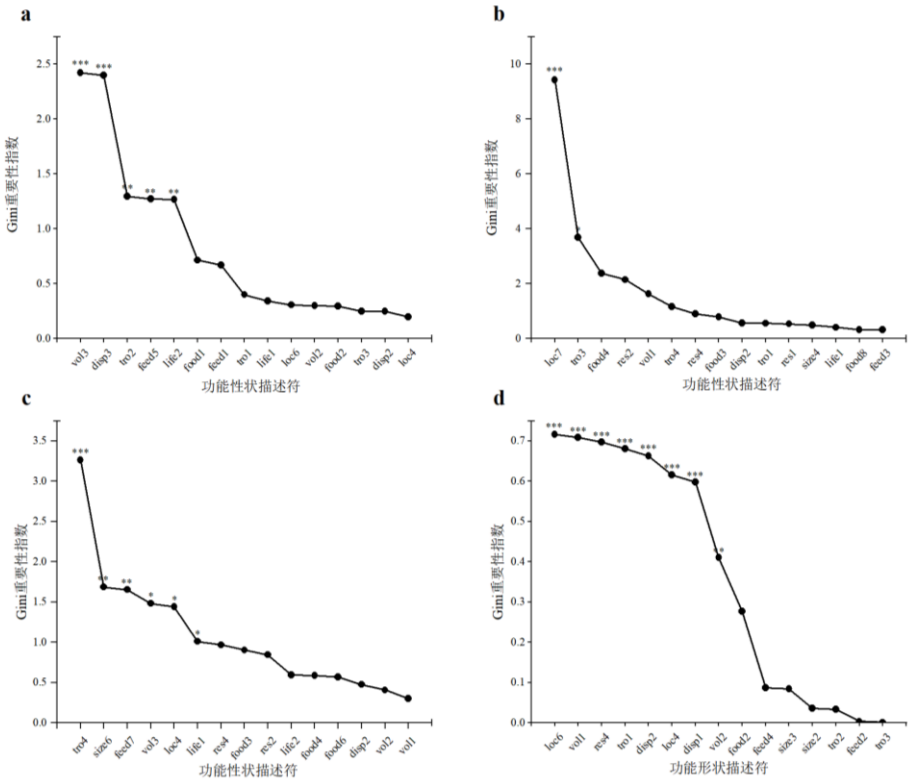
年份		2023							
	土地利用类型	草地	耕地	建筑用地	林地	湿地	水域	裸地	总计
2022	草地	466.85	161.49	126.90	165.40	0.00	1.62	0.71	922.97
	耕地	33.67	506.27	49.48	37.46	0.00	1.91	0.25	629.04
	建筑用地	37.68	194.72	3033.40	142.66	0.00	6.06	1.27	3415.78
	林地	226.65	213.63	625.77	13652.37	0.03	11.75	0.49	14730.69
	湿地	0.00	0.00	0.02	0.02	0.04	0.05	0.00	0.13
	水域	1.94	2.04	7.87	9.24	0.02	140.25	0.23	161.59
	裸地	0.02	0.02	0.98	0.02	0.00	0.09	0.59	1.73

年份		2024							
	土地利用类型	草地	耕地	建筑用地	林地	湿地	水域	裸地	总计
2023	草地	540.52	53.92	58.08	319.58	0.00	1.32	0.07	973.50
	耕地	134.19	195.24	125.23	195.24	0.01	1.43	0.06	651.39
	建筑用地	111.44	57.25	3125.34	500.62	0.00	4.74	0.72	3800.11
	林地	134.65	21.85	101.43	13703.85	0.01	5.07	0.01	13966.87
	湿地	0.01	0.00	0.03	0.17	0.09	0.03	0.00	0.32
	水域	1.56	1.76	4.37	8.85	0.02	148.91	0.10	165.58
	裸地	0.00	0.00	0.68	0.00	0.00	0.07	0.78	1.52



附图 1 底栖动物功能群分层与聚类分析结果：a.聚类群个数；b.聚类分析树状图

Supplementary Fig 1. Results of hierarchical and cluster analyses for macrozoobenthos functional groups: a. Number of clusters; b. Dendrogram from the cluster analysis.



附图2 底栖动物各功能群性状筛选：a. “滤食者群” ； b. “刮食者群” ； c. “捕食者群” ； d. “收集者群”

Supplementary Fig 2. Trait screening for macrozoobenthos feeding groups: a. Filters; b. Scrapers; c. Predators; d. Collectors.