J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(1):000-000
DOI 10.18307/2027.0132
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

升温与脉冲污染下（中宇宙实验）沉水植物多样性维持生态系统功能及稳定性的机制探析*

杜澄浩[1]，周俊波[1]，李　庆[1]，张培育[2]，徐　军[2]，张　敏[1**]
(1: 华中农业大学水产学院，池塘健康养殖湖北省工程实验室，教育部长江经济带大宗水生生物产业绿色发展工程研究中心，武汉 430070)
(2: 中国科学院水生生物研究所，武汉 430072）

摘　要：为探究环境胁迫下生物多样性对生态系统功能和稳定性的维持机制是否发生改变，本研究利用 48 个淡水中宇宙系统，构建沉水植物多样性群落，并分别模拟了升温和脉冲式地表径流污染两种典型环境胁迫，系统分析了不同胁迫条件下生态系统功能和稳定性机制的响应特征。结果表明，升温显著增加了生态系统的净生物多样性效应（net biodiversity effects, NBE），而脉冲式地表径流污染对功能及其分量均未产生显著影响。互补效应是驱动生态系统功能的主要内在机制，且升温和污染均未显著改变其与功能之间的正相关关系。选择效应同样对系统功能做出了重大的贡献，然而在污染处理下，其与功能之间的正相关性呈现一定程度的弱化趋势。在稳定性维持机制方面，升温通过降低物种异步性和提高平均物种稳定性，维持了生态系统的总体稳定性，且没有改变其与两个分量之间的正相关关系。进一步分析表明，平均物种稳定性对系统整体稳定性的贡献高于物种异步性，凸显了优势物种在稳定性维持中的主导作用。对两个胁迫因子的路径分析表明，升温主要通过增强生态系统功能间接缓冲其对稳定性的负面作用；而污染虽诱导了一定程度的物种异步响应，但该正向调节作用在当前实验尺度下被主导物种的绝对生物量优势所掩盖。总体而言，研究结果强调了在环境胁迫的背景下，生物多样性维持生态系统功能和稳定性的内在机制可能发生改变，尽管在相对温和的胁迫强度下，这些机制整体仍表现出较强的稳健性。研究结果深化了对淡水生态系统在全球变化情景下面对潜在生态风险时功能和稳定性响应机制的认识，并为其科学管理与生态风险评估提供了新的理论依据。
关键词：生物多样性；环境胁迫；生产力；互补效应；选择效应；物种异步性；平均物种稳定性

Submerged Macrophyte Diversity Maintains Ecosystem Function and Stability under Warming and pulsed pollution: a mesocosm study*

Du Chenghao[1]，Zhou Junbo[1]，Li Qing[1]，Zhang Peiyu[2]，Xun Jun[2] & Zhang Min[1**]
(1: *Engineering Research Center of Green Development for Conventional Aquatic Biological Industry in the Yangtze River Economic Belt, Hubei Provincial Engineering Laboratory for Pond Aquaculture, College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan* 430070, *P.R.China*)
(2: *Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan* 430070, *P.R.China*)

Abstract: This study investigates how environmental stressors affect the pathways through which biodiversity sustains ecosystem functioning and stability. We established 48 freshwater mesocosms with submerged macrophyte communities and exposed them to two stressors: elevated temperature and episodic surface runoff pollution. Our results show that warming significantly increased the net biodiversity effect (NBE), while runoff pollution had no clear impact on ecosystem functioning or its underlying components. Complementarity effects remained the primary mechanism supporting functioning, and their positive relationship with functioning stayed

* 2026-01-19 收稿；2026-04-28 收修改稿；2026-05-08 录用。
国家重点研发计划项目(2023YFD2400900)、国家自然科学基金项目(32371673, 31872687)和湖北省三峡工程鱼类资源种保护重点实验室项目(2024014-ZHX)资助。
**通信作者; Email: zhm7875@mail.hzau.edu.cn.

stable under both stress treatments. Selection effects also contributed notably to functioning, but their correlation with functioning weakened under pollution. Regarding stability, warming preserved overall ecosystem stability by reducing species asynchrony while raising average species stability, without altering the positive links between overall stability and these two components. Further analyses indicated that average species stability exerted a stronger influence on overall stability than species asynchrony, highlighting the key role of dominant species in maintaining stability. Path analysis showed that warming indirectly buffered its potential negative effects on stability, mainly through enhancing ecosystem functioning. Although pollution induced some degree of species asynchrony, this positive regulatory effect was offset by the strong biomass dominance of key species in the experimental setting. Taken together, these findings suggest that the mechanisms by which biodiversity maintains functioning and stability may change under environmental stress; however, these mechanisms remain fairly resilient under moderate stress levels. This work enhances our understanding of freshwater ecosystem responses to global environmental change in terms of functioning and stability, and provides a theoretical basis for ecosystem management and ecological risk assessment.

Keywords：Biodiversity; environmental stress; productivity; complementarity effect; selection effect; species asynchrony; average species stability

当前，全球淡水生态系统正面临着由气候变化和人类活动共同驱动的多重环境胁迫，其结构与功能受到严峻挑战[1]。政府间气候变化专门委员会（IPCC）的评估报告明确指出，全球变暖已成为确凿的科学事实，其中水体升温趋势尤为显著[2]。水温上升直接改变水生生物的生理生态过程与生态适应机制，尤其对初级生产者的生长速率、群落组成和资源竞争格局产生深远影响[3]。与此同时，全球气候变化也导致极端降水事件发生频率与强度持续增加[2]。暴雨引发的脉冲式地表径流将大量外源性污染物（如营养盐、悬浮颗粒物和有机质）输入湖泊、河流等水体，从而引发水质的剧烈波动和生境条件的快速改变[4]。这种突发性环境扰动往往会重塑初级生产者群落的物种组成与多样性格局，进而削弱生态系统的功能和稳定性，最终导致其生态服务功能退化[5]。值得注意的是，升温与径流污染在自然情境中往往同时发生，并可能通过交互作用放大其生态效应。越来越多的证据表明，这两种环境胁迫并非独立作用，而是在某些条件下表现出显著的协同效应，共同驱动淡水生生态系统发生不可逆的结构与功能转变[6-8]。

在全球变化持续加剧的背景下，环境胁迫如何影响生态系统的功能和稳定性机制，及其是否会重塑生物多样性—生态系统功能关系，已成为当前生态学研究的核心议题之一[9]。经典生物多样性理论认为，多样性主要通过互补效应（complementarity effect，CE）和选择效应（selection effect，SE）促进生态系统功能[10]。其中，“互补效应”反映了物种间相互作用引起的生态位分化和促进作用等确定性过程，可提高多样化群落的资源利用效率和生产力[11-12]。在沉水植物群落中，生态位分化主要体现在以下两个维度。首先是空间生态位分化。例如冠层型物种（如轮叶黑藻）可生长至水体上层，而莲座型物种（如苦草）主要贴近底部生长，从而形成明显的垂直分层结构，实现对光照资源的梯度利用[13]。其次是营养生态位分化。部分物种（如苦草）根系发达，主要从底泥中吸收营养物质，而一些以茎叶吸收为主的物种（如金鱼藻、穗花狐尾藻）则更多利用水体中的溶解态营养盐。上述多维度的生态位分化有助于减少种间资源竞争，提高资源利用效率，从而增强生态系统的整体功能。

相比之下，“选择效应”则强调在高多样性的群落中因更有可能包括具有某些特定特征的分类群，这些物种通过在群落中占据主导地位而对生态系统生产力产生积极影响[11,14]。在沉水植物群落中，不同季节和环境情况下的主导物种往往表现出季节性和周期性。在这两种机制中，互补效应通过生态位分化和物种间正向作用促进资源高效利用，被认为是维持生态系统长期功能和稳定性的关键机制[15-16]。近期的荟萃分析表明，高多样性群落通常对环境变化具有更强的抵抗力，且生物多样性对生态系统功能的积极影响主要由种间互补效应驱动[17]。此外，随着胁迫因子数量的增加，生物多样性丧失对生态系统功能的不利影响会进一步加剧，这一发现凸显了在双因子乃至多因子胁迫情境下研究多样性与功能关系的重要性[18]。

类似地，理论研究表明，生物多样性主要通过物种异步性（species asynchrony，SA）和平均物种稳定性（average species stability，ASS）促进生态系统稳定性[19-20]。其中，物种异步性指同一群落中不同物种在时间和空间尺度上对环境压力响应的不一致性，由此产生的稳定性被称为“投资组合效应”或“保险效

应”[19,21]；平均物种稳定性指群落中各物种在环境波动条件下按其丰度进行加权的平均稳定性[15]。大量基于草地生态系统的研究已经充分证明，物种异步性在维持生态系统整体稳定性方面具有重要贡献[9,22-23]。

然而，在环境胁迫的条件下，生物多样性对功能和稳定性的维持机制可能发生显著改变[24]。例如，García 等人[25]通过实验发现，在低温条件下生态系统功能主要由互补效应驱动，而在高温情景中，驱动机制则转变为选择效应。相反，基于全球森林监测网络的大尺度数据分析发现，在更温暖的环境中，物种间互补利用资源的潜力可能进一步增加[26]。富营养化，尤其是氮输入增加，也可通过改变资源限制格局而重塑生物多样性—功能关系[27-28]。同时，水体中过量的溶解性有机碳和微塑料污染已被证实会降低生物多样性对营养物质利用效率促进作用，表明当前全球环境变化背景下，生物多样性对生态系统功能的正向效应可能受到一定程度的抑制[29]。此外，近期的研究进一步深化了对 CE 和 SE 机制的理解。在多重环境胁迫下，多营养级网络复杂性往往比物种多样性本身更能预测生态系统多功能性[30-31]，但互补效应和选择效应仍然是解释多样性效应的核心机制。这表明，尽管环境胁迫可能改变多样性效应的相对贡献，但基于 CE 和 SE 的分析框架依然具有重要的解释力。

在生态系统稳定性机制方面，已有研究表明，不同类型的环境胁迫对稳定性维持途径的影响同样存在显著差异。例如，在干旱胁迫的环境中，物种异步性对生态系统稳定性的贡献显著增加[32]；对大量实验的整合分析进一步发现，升温不一定立即引发生态系统稳定性的崩溃，而是可能通过逐渐降低平均物种稳定性或改变物种异步性来逐渐削弱稳定性[33]；此外，另一项为期 6 年的田间实验表明，氮富集同时降低了群落的物种异步性和物种稳定性，但未显著改变生物多样性—稳定性关系[34]。上述研究结果的差异性表明，环境胁迫对系统稳定性的影响可能通过多种途径实现，其效应方向与强度取决于胁迫类型、强度及生态系统的初始结构与状态[35]。

尽管已有研究在揭示环境胁迫对生态系统功能与稳定性的影响方面取得了重要进展，但仍存在两个显著局限。其一，现有研究多聚焦于单一胁迫因子，难以反映自然生态系统中多种环境压力同时作用的真实情境；其二，对于环境胁迫如何影响多样性-功能关系和多样性-稳定性关系的认识仍十分有限。因此，在更接近真实自然情景的多重胁迫背景下，生物多样性对生态系统功能和稳定性的维持机制是否会发生变化，仍有待通过实验研究加以验证。为此，本研究通过中宇宙实验系统，模拟水体升温和脉冲式地表径流污染两种典型环境胁迫，系统探究两种环境压力下，沉水植物的多样性水平如何影响生态系统的功能和稳定性，并进一步解析其内在机制，以揭示多重胁迫下淡水生态系统的整体响应模式。我们提出以下两个研究假设：（1）升温与污染胁迫会削弱物种间的正向互作关系，从而使功能维持机制由互补效应主导转向选择效应主导；（2）升温与污染胁迫会降低沉水植物群落的时间稳定性，并改变多样性维持稳定性的作用路径，使其由物种间异步性补偿机制转向优势种主导机制。

1 材料与方法

1.1 实验设计

为了模拟浅水湖泊生态系统，本研究在湖北省武汉市华中农业大学水产学院教学实习基地（30°28′N，114°22′E）建立了中宇宙实验系统。实验共设置 48 个圆柱形聚乙烯水桶（体积 2500 L, 直径 1.5 m，高度 1.4 m），并将其埋在地下约 1 m，以减弱外界温度波动并增强系统的隔热稳定性（补充材料 图 S1）。实验采用两种环境胁迫因子：水体升温（W，有或无）与地表径流污染（P，有或无），并设置两种不同的食物网组合（F，简单或复杂），这样一共得到 8 种不同的处理，每个处理设置 6 个平行。食物网的复杂性包括沉水植物与鱼类的不同组合。选取中国南方地区常见的三种沉水植物与两种鱼类进行群落构建，包括密刺苦草（*Vallisneria denseserrulata*）、轮叶黑藻（*Hydrilla verticillata*）、穗花狐尾藻（*Myriophyllum spicatum*）以及中华鳑鲏（*Rhodeus sinensis*）和麦穗鱼（*Pseudorasbora parva*）。其中，复杂食物网处理（F，WF，PF，WPF）包括三种沉水植物与两种鱼类；简单食物网处理（C，W，P，WP）包括一种沉水植物与一种鱼类，由此构成六种可能的组合并将其视为平行（补充材料 表 S1）。基于上述方法，实验处理中包含沉水植物的不同多样性群落：单物种群落（简单食物网）与多物种群落（复杂食物网），并由此计算其产生的多样性效应。在种植沉水植物前，选取个体大小相似的植株进行种植以保证初始状态一致。多物种群落每种植物

均匀种植 30 株（将系统均匀划分为 3 个区域进行种植，保证初始种植面积和密度相同）；单物种群落分别以上述三种沉水植物进行单种栽培，每个系统均匀种植 90 株。

为了模拟自然湖泊生态系统，每个中宇宙系统均构建了由生产者和消费者组成的基础食物网结构。具体而言，每个系统中引入典型底栖动物铜锈环棱螺 10 只（*Bellamya aeruginosa*，壳长约 2 cm）和背角无齿蚌 4 只（*Anodonta woodiana*，壳长约 10 cm），并投放鱼类 16 条。其中，复杂食物网中引入 8 条中华鳑鲏（*Rhodeus sinensis*）和 8 条麦穗鱼（*Pseudorasbora parva*），而简单食物网中引入 16 条中华鳑鲏或 16 条麦穗鱼，所有鱼体长约 5~8 cm。两种鱼类均为小型杂食性物种，其中中华鳑鲏主要摄食附着藻类和植物碎屑，麦穗鱼主要摄食底栖动物和浮游动物，因此对沉水植物生长的直接影响较小[36-37]。所有引入物种均为该区域淡水生态系统中的常见种，其密度和生物量均处于自然观测范围之内[38-42]。

1.2 实验设置

实验开始前，于华中农业大学附近的野芷湖（30°28′8″N， 114°20′30″E）采集底泥。将约 10 cm 厚的均质化底泥均匀铺置于每个中宇宙的底部。2024 年 4 月，向每个中宇宙系统移栽 90 株沉水植物（植株长度 30~40 cm，无分枝且根系完整）。待植株成功定植后，依靠自然降水逐步提高水位，随后根据沉水植物生长需要补充自来水。

升温处理的设定参考 IPCC（2023）第六次评估报告（AR6）的气候预测结果[2]。在温室气体中等排放的情景下，预计到本世纪末全球平均气温将上升 2.1~3.7 ℃。因此，本研究选择 2 ℃作为实验升温幅度，以模拟未来气候变暖背景下的温和升温情景。通过计算机控制系统实现对每个中宇宙系统的加热以模拟水体升温[43]，该加热系统配备两个温度传感器（DS18B20）和一个加热棒（600 W），分别位于系统的中上层。在加热棒附近设置循环泵，以确保热量在整个水体中的均匀分布。根据当地生态系统的平均环境温度，升温处理组水体温度相对于自然对照组升高 2℃（补充材料 图 S2）。

地表径流污染处理通过向中宇宙系统中添加多种污染物来实现，其添加标准参考中国南方多个城市发生暴雨事件后地表径流中污染物的平均水平[44-50]。具体包括：总悬浮固体（TSS）1000 mg/L，其中枯萎的树叶粉末作为有机质来源，黄土粉末作为无机颗粒；总氮（TN）10 mg/L，通过添加 KNO_3 以到达该浓度；总磷（TP）3 mg/L，通过添加 KH_2PO_4 以达到该浓度（补充材料 表 S2）。2024 年 7 月 20 日对系统施加升温处理，等温度差稳定形成后，2024 年 7 月 26 日添加地表径流污染。此时，大型沉水植物已充分生长并占据系统主导地位，所有中宇宙系统中的水体都处于清澈状态，实验期间，通过定期监测并补充蒸发损失的水量，以维持各实验系统水位基本稳定。实验期间水体总氮、总磷含量变化如图 S3 所示。

1.3 采样与测定

本研究以沉水植物的植物体积指数（plant volume inhabited，PVI）作为其生物量的替代指标，鉴于已有研究表明沉水植物生物量与 PVI 之间存在显著的正相关关系[51],且已广泛应用于湖泊生态学[30]和中宇宙实验研究[52]。每两周对各中宇宙系统中不同沉水植物的 PVI 进行测定。具体而言，通过目测评估了各植物在系统中的覆盖度，并用卷尺测量其平均高度，测量精确到厘米。PVI 的具体计算公式为[53]：$\mathrm{PVI} = \frac{\text{覆盖度} \times \text{平均植物高度}}{\text{水深}}$。实验从 2024 年 6 月 19 日持续到 2024 年 12 月 12 日，期间总计测量了 14 次 PVI 数据，其中四次测定设置在施加升温和污染处理之前，以便于观察处理前后的群落动态变化。

1.4 生态系统功能与稳定性的计算

本研究将整个实验期间沉水植物的平均生物量视为每个系统的群落生产力。净生物多样性效应（net biodiversity effect，NBE）定义为观察到的和预期的群落生产力之间的差值（仅对于混合栽培的系统）。使用生态系统功能的加性划分[10]， NBE 可进一步分解为 CE 和 SE，其表达式如下：

$$\Delta Y = Y_O - Y_E = \sum_i RY_{O,i}\, M_i - \sum_i RY_{E,i} M_i = \sum_i \Delta RY_i M_i = N\Delta\overline{RY}\,\overline{M} + Ncov(\Delta RY, M) = CE + SE$$

其中，Y_O 代表实际观测到的 PVI 值（即群落生产力）；Y_E 代表预期的 PVI 值；M_i 和 Y_i 分别代表物种 i 在单一栽培和混合栽培系统中的平均群落生产力；$RY_{O,i}$ 代表混合栽培中物种 i 的实际相对产量；$RY_{E,i}$ 代表混合栽培中物种 i 的预期相对产量，即其种植的比例；ΔRY_i 代表混合栽培中物种 i 的实际相对产量与预期

相对产量之差；N 代表系统中的植物物种数量（本研究中 N=3）。

生态系统整体稳定性（ecosystem stability，ES）被定义为实验期间内群落生产力的时间均值（$Y = \sum_{i=1}^{S} Yi$）与其标准差（σ）之比[22,54]，计算公式为：

$$ES = Y/\sigma$$

其中，S 代表物种的数量（本研究中 S=3），Y_i 代表物种 i 的时间均值。

根据前人研究，群落稳定性可划分为平均物种稳定性（ASS）和物种异步性（SA）[55-56]。平均物种稳定性是指群落中各物种稳定性的丰度加权平均，通常可被量化为群落物种变异性的倒数，其计算公式为：

$$ASS = \frac{1}{\sum_i CV_i \times \frac{Y_i}{Y}} = \frac{Y}{\sum_i \sigma_i}$$

其中，$CV_i = \sigma_i/Y_i$ 代表物种 i 的时间变异性，Y_i 和 σ_i 分别代表物种 i 的时间均值和标准差。物种异步性是指不同物种对环境波动、统计随机性或种间相互作用的响应的不一致性，其计算公式为:

$$SA = \frac{\sum_i \sigma i}{\sigma}$$

因此 ES = ASS × SA。该分解方法使群落稳定性能够被明确地追溯至物种层面的动态特征，即较高的群落稳定性通常由更高物种自身稳定性和更强的物种异步性共同维持。

1.5 数据分析

在统计分析前，对异常实验单元进行了筛选与剔除。共有 3 个中宇宙系统被排除：其中两中宇宙系统（C 和 WF 处理）在实验末期发现有鲫鱼混入，造成额外生物扰动。另一个中宇宙系统（WPF 处理）因误添加了双倍剂量的地表径流污染物而偏离实验设计。因此，共获得 45 个中宇宙系统用于后续数据分析。

采用简单线性模型（“lm”函数）检验升温、污染及其交互作用对生态系统功能（生产力）和稳定性指标的影响。结果表明，升温与污染的交互作用在所有响应变量中均不显著。因此，后续分析聚焦于升温和污染的单独主效应，将双重处理组分别归入相应的主效应组进行比较（对应处理下不同植物的单物种群落变成 4 次重复）。在分析功能和稳定性与各自分量之间的关系时，分别拟合不同处理下的数据，并通过交互项（分量与处理）的显著性检测不同处理间的斜率差异是否显著，若交互项显著，则表明该处理组的斜率与对照组存在显著差异；截距的差异则通过模型中的处理主效应进行检验。

使用 II 型方差分析（“car”包的“Anova”函数）检验统计结果的显著性, 并通过绘制模型残差的 Q-Q 图评估残差的正态性。如果数据不符合正态分布，则对数据进行自然对数或平方根转换，其中稳定性相关的指标全部对数化以满足数学上的加性关系（与功能对应）。当 $P<0.05$ 时, 认为具有统计学意义。

之后，使用结构方程模型（SEM）来说明升温和污染对生态系统功能和稳定性的影响路径，并使用“piecewiseSEM”包对 SEM 进行了局部估计[57]。通过构建所有可能的路径，最后保留拟合程度最高的路径模型。所有分析均在 R 软件（R version 4.4.3）中进行。

2 结果与分析

2.1 群落生产力、功能与稳定性的变化

无论是在自然条件还是在环境胁迫条件下，多物种群落的平均生产力均显著高于单物种群落，表明生物多样性在维持较高生态系统功能方面发挥了积极作用（图 1 和表 1）。在生态系统功能方面，升温明显促进了互补效应、选择效应和净生物多样性效应（图 2 和表 2），这与图 1 中单物种群落在升温条件下生产力的显著下降有关（$P = 0.002$）。而在生态系统稳定性方面，升温显著降低了物种异步性，提高了平均物种稳定性，这种内部的调节机制使整体系统稳定性未表现出显著变化（图 3 和表 2）。相比之下，地表径流污染处理对生态系统的功能、稳定性及其分量均未产生显著影响，该结果可能反映了脉冲式污染事件在本实验尺度和时间范围内对沉水植物群落影响的有限性。

2.2 生态系统功能和稳定性机制的变化

如图 4 所示，无论在哪种胁迫方式下，互补效应都是驱动生态系统功能（即净生物多样性效应）的主要机制，其与系统功能之间表现出更强的正相关关系。升温和污染处理均未显著改变生态系统功能与互补

效应之间的正相关关系，但升温显著增强了互补效应的强度，而污染处理未表现出类似效应（表 3，图 4a 和 4b）。相比之下，选择效应对系统功能的贡献较低，其平均水平同样受到升温的促进作用（表 3，图 4c）。尽管回归分析显示，在污染处理下选择效应与生态系统功能的相关性较弱，但方差分析表明二者的交互作用未达到显著水平（即自然处理和污染处理之间的回归斜率无显著差异），说明污染虽然在一定程度上改变了选择效应的响应方式，但尚未使其驱动生态系统功能的基本机制发生统计学上的变化（图 4d 和表 3）。

与生态系统功能的响应模式类似，在稳定性机制方面，升温处理下物种异步性与稳定性的回归曲线整体左移，表明升温降低了物种异步性的表观强度（图 5a）。相反，升温提高了平均物种稳定性的响应强度（图 5c），但其同样没有破坏两者与生态系统稳定性的正相关关系（表 3）。而地表径流污染处理对生态系统稳定性及其与两个组成分量之间的关系均未产生显著影响（表 3，图 5b、d）。

表 1 升温和污染下多样性群落与单物种群落生产力间的显著性 *p* 值

Tab.1 Significant *p*-values between productivity of diverse and monospecific communities under warming and pollution

主效应	升温胁迫		污染胁迫	
处理	自然环境	升温环境	自然环境	污染环境
群落生产力	**0.020**	**< 0.001**	**0.002**	**0.001**

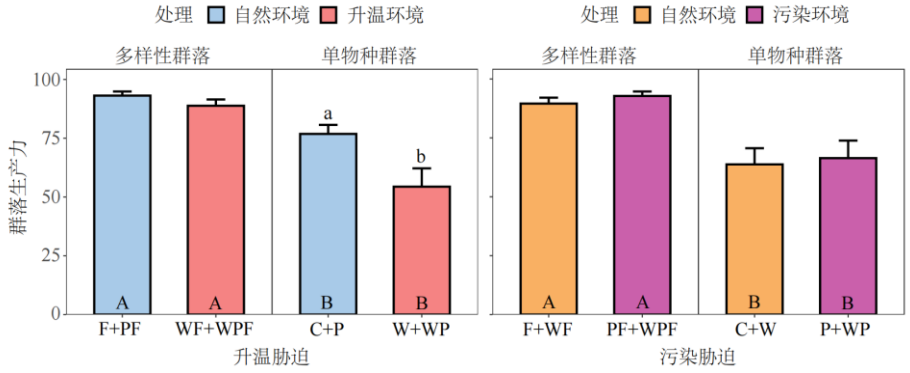

图 1 升温和污染对群落生产力的主效应图。小写字母代表相同多样性条件下环境胁迫对生产力的显著影响；大写字母表示相同环境条件下不同多样性系统间生产力的显著差异，多重比较基于“Tukey HSD”检验。

Fig. Main effects of warming and pollution on community productivity. Lowercase letters represent the significant impact of environmental stress on productivity under the same diversity condition; uppercase letters indicate the significant differences in productivity among systems with different diversities under the same environmental conditions. Multiple comparisons are based on the "Tukey HSD" test

表 2 升温和污染下生态系统功能和稳定性及其分量的显著性 *p* 值

Tab.2 Significant p-values for ecosystem functioning and stability and their components under warming and pollution

		升温	污染
生态系统功能	互补效应	**0.012**	0.638
	选择效应	**< 0.001**	0.331
	净生物多样性效应	**< 0.001**	0.904
生态系统稳定性	物种异步性	**0.020**	0.141
	平均物种稳定性	**0.016**	0.931
	整体稳定性	0.656	0.311

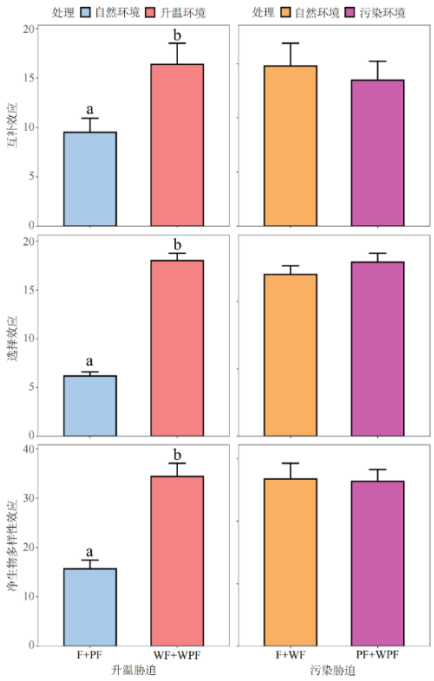

图 2 升温和污染对生态系统功能及其分量的主效应，小写字母代表环境胁迫的显著影响，多重比较基于“Tukey HSD”检验

Fig.2 Main effects of warming and pollution on ecosystem functioning and its components, lowercase letters indicate significant effects of environmental stress, and multiple comparisons were based on the "Tukey HSD" test

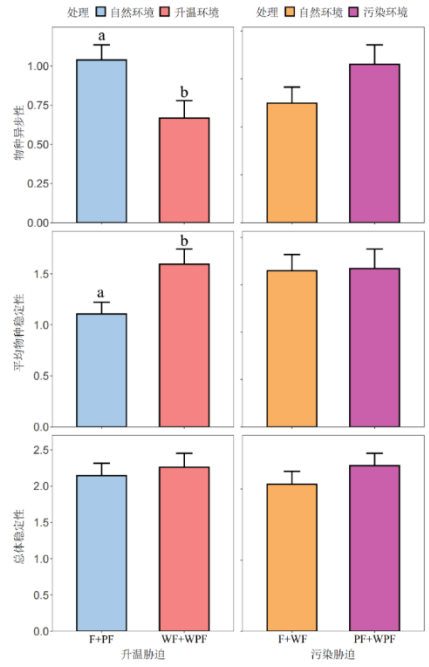

图 3 升温和污染对生态系统稳定性及其分量的主效应，小写字母代表环境胁迫的显著影响，多重比较基于“Tukey HSD”检验

Fig.3 Main effects of warming and pollution on ecosystem stability and its components, lowercase letters indicate significant effects of environmental stress, and multiple comparisons were based on the "Tukey HSD" test

表 3 升温和污染下功能和稳定性与其分量间拟合曲线的斜率和截距的显著性 *P* 值

Tab.3 Significance *p*-values of the slopes and intercepts of the fitting curves between functioning and stability and their components under warming and pollution

		升温		污染	
		斜率	截距	斜率	截距
生态系统功能机制	互补效应—功能 CE-NBE	0.934	**<0.001**	0.338	0.253
	选择效应—功能 SE-NBE	0.556	**0.019**	0.213	0.421
生态系统稳定性机制	物种异步性—稳定性 SA-ES	0.650	**0.016**	0.364	0.815
	平均物种稳定性—稳定性 ASS-ES	0.580	**0.019**	0.363	0.149

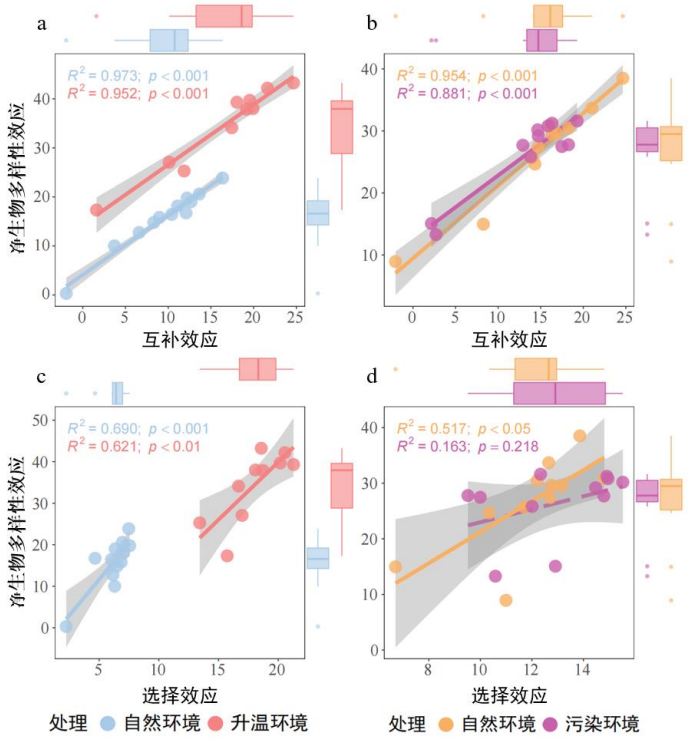

图 4 升温和污染下生态系统功能与其分量之间的相互关系

Fig.4 Interrelationship between ecosystem functioning and its components under warming and pollution

2.3 生态系统功能和稳定性机制的影响路径

结构方程模型（SEM）进一步揭示了升温与脉冲污染在调控生态系统功能及稳定性方面的不同内在机制。在升温情景下（图 6a），系统呈现出明显的“结构化级联响应”特征。具体而言，升温显著增强了选择效应（标准路径系数, SPC = 0.95），并通过选择效应的增强间接驱动了互补效应的提升（SPC = 1.89），并在一定程度上抵消甚至逆转了升温对互补效应的负面影响（SPC = -1.28）。尽管升温对物种异步性（SA）和平均物种稳定性（ASS）具有显著的直接负向影响（SPC = -0.79, -1.73），但互补效应通过对异步性的强力正向作用（SPC = 0.91）在一定程度上抵消了这种负面干扰。这表明，升温虽然对群落层面的组分稳定性造成了压力，但通过强化生态系统功能相关过程，间接维持了系统稳定性。

与升温情景相比，污染处理未能显著改变互补效应和选择效应的水平，并且弱化了生态系统功能和稳定性各分量之间的相互关系（图 6b）。这一结果表明，脉冲式污染通过削弱物种间的内在关联，降低了生

物多样性对生态系统功能的驱动潜力。在此情景下，生态系统稳定性的维持则更加依赖于互补效应（SPC = 0.72）和选择效应（SPC = 0.90）的正向反馈。

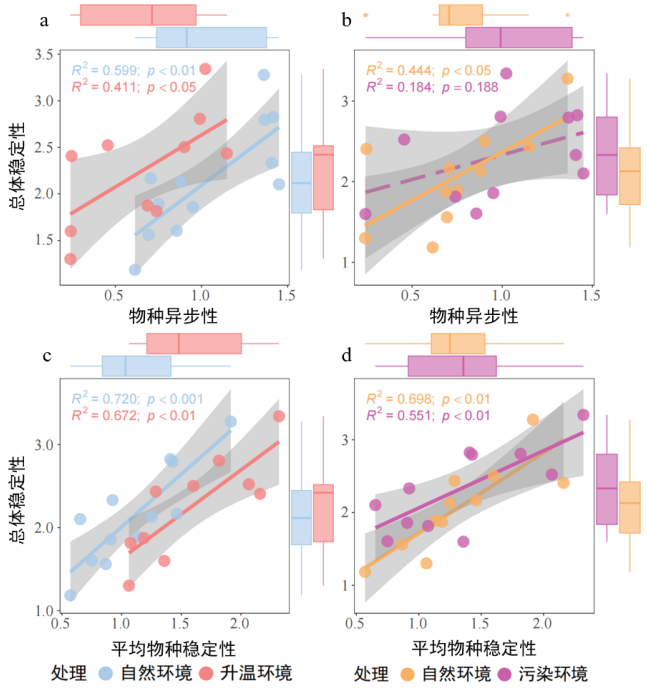

图 5 升温和污染下生态系统稳定性与其分量之间的相互关系

Fig. 5 Interrelationship between ecosystem stability and its components under warming and pollution

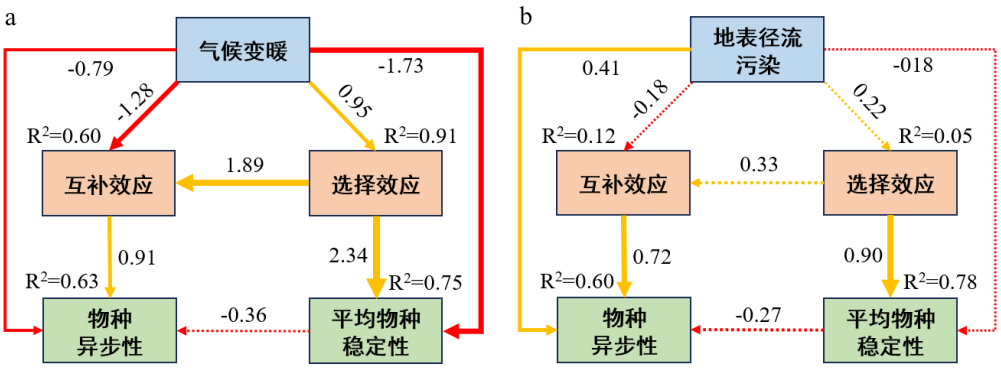

图 6 升温和地表径流污染对生态系统功能和稳定性机制的影响路径分析图。黄色箭头代表正相关，红色箭头代表负相关；实线代表路径显著，虚线代表路径不显著；所有路径系数和 R^2 都标记在图中。除胁迫因子不同外，两个模型的路径构建均相同，且拟合程度良好。左图（a）中 Chi-Squared = 1.105, p-value = 0.575; Fisher's C = 2.401. p-value = 0.662. 右图（b）中 Chi-Squared = 2.876, p-value = 0.237; Fisher's C = 4.663. p-value = 0.324.

Fig.6 Path analysis diagram of the impact of warming and surface runoff pollution on ecosystem functioning and stability mechanisms. Yellow arrows indicate positive correlation, while red arrows indicate negative correlation; solid lines represent significant paths, and dashed lines indicate non-significant paths; all path coefficients and R^2 are marked. Except for different stress factors, the path construction of the two models is identical, and the fitting degrees are good. The left figure (a) shows the good fitness with Chi-Squared = 1.105, p-value = 0.575; Fisher's C = 2.401. p-value = 0.662, and the right figure (b) shows the good fitness with Chi-Squared = 2.876, p-value = 0.237; Fisher's C = 4.663. p-value = 0.324

3 讨论

本研究的温度记录表明（补充材料 图S2），升温处理启动于7月下旬，此时水体基础温度已达28~30 ℃，在此基础上增加2℃，使水温接近轮叶黑藻适宜生长温度范围的上限[58]，这可能在一定程度上增强其在夏季高温阶段的竞争优势。进入10月以后，随着基础水温逐渐下降至20 ℃以下，相同幅度的2 ℃升温在相对温度变化上的效应将更加显著。这表明升温对生态系统的影响具有显著的季节性差异。在夏季高温阶段，升温可能主要通过改变物种间的竞争关系影响沉水植物群落结构。已有研究表明，升温对沉水植物的影响具有明显的物种特异性，在高温条件下可能改变不同物种之间的竞争优势格局[59]。而在秋冬季较低温度条件下，相同幅度的升温则可能通过延长植物生长期、促进营养物质积累等途径，对沉水植物生长产生更为明显的促进作用[60]。因此，本研究中观测到的“升温效应”实际上反映了夏季高温阶段升温效应与秋冬季低温阶段升温效应的综合结果。

我们的实验结果总体表明升温对功能和稳定性的影响较大，升温在维持高功能性的同时促使稳定性机制从 “异步性补偿”转为“优势种主导”；而污染由于施加方式和强度的因素没有发挥预期的效果，这些结果回答了我们最初的假设。

3.1 升温对生态系统功能和稳定性机制的影响

在生态系统功能机制方面，升温显著提高了多物种群落的互补效应、选择效应和净生物多样性效应（图2），表明在环境压力增强的情景下，生物多样性对生态系统生产力的正向作用可能会更强[61]，这与沉水植物在自然条件与升温条件下的生长差异有关。已有研究表明，升温对沉水植物生长的影响具有显著的物种依赖性，具体效应取决于物种的生理耐受范围或所处的绝对温度区间[52,62-63]。在本研究中，三种沉水植物对温度的耐受程度和占据的生态位条件存在明显差异。其中，苦草主要占据水体的中下层，在混合种植的系统中通常竞争力较弱[64]，但其对温度的耐受范围广[65]，在升温条件下仍然维持稳定的生长和生产力[66]。相较之下，穗花狐尾藻和轮叶黑藻因均占据中上层水体而导致生态位的重叠，使得二者之间的资源竞争在升温条件下进一步剧烈[67]，且对物种的温度适应性有着更高的要求。由于狐尾藻对高温的耐受性较低，在温度超过30 ℃后，其竞争能力明显弱于轮叶黑藻（补充材料 图S4），因此在夏季高温时期往往是轮叶黑藻占据主导地位[67]。

在此情形下，多样性群落中由于不同植物在空间分布和温度耐受性上的互补，在整个实验期间均维持了较高生产力；而单物种群落中植物生产力明显降低（图1），一方面是由于单一物种无法占据和利用系统中的多维生态位，从而降低资源利用效率；另一方面则是升温对植物生长的抑制作用，尤其是对狐尾藻的强烈抑制作用[67]。由于单物种群落的生产力被作为系统功能的计算基准，这种基线水平的下降进一步放大了升温条件下多样性群落的净生物多样性效应及其两个分量（图2）。然而，尽管升温显著促进了系统的互补效应和选择效应，但却并未改变两者与净生物多样性效应之间的关系（图4a、c）。这表明在该实验条件下，升温未破坏生物多样性维持系统功能的内在机制[68]，只是增加了两者的表观强度，互补和选择依然同时维持生态系统系统的功能性[10]。这一结果与 García 等人提出的“高温条件下生态系统功能的驱动机制由互补效应转为选择效应”的结论存在一定的差异，其可能的原因在于本研究中升温幅度相对温和（仅提高2 ℃），尚不足以引起两个效应间的显著转化。

从整个实验过程的时间维度来看，互补效应和选择效应呈现出一种动态的“接力式”驱动模式。在生长初期，由于温度条件相对适宜，三种沉水植物能够充分占据不同的生态位，通过资源互补维持系统的高生产力；进入夏季高温阶段后，轮叶黑藻借其较强的耐热性和生物量维持能力逐渐成为系统的优势种，选择效应在驱动系统功能中占据主导地位；而在实验末期，温度的下降又促进了狐尾藻的生长，互补效应再次成为维持系统功能的重要机制。这一动态过程与实验期间观察到的植物群落结构变化一致。结构方程模型的结果进一步表明，升温主要通过促进生态系统的功能分量来缓冲其对稳定性分量的直接负面作用。这反应出生态系统在环境胁迫下由功能介导的稳定性维持策略：即在环境胁迫作用下，系统通过激发生物多样性带来的互补潜力和选择效应，通过“功能增强”对“稳定性亏损”进行了有效代偿，从而展现了多样性群落应环境胁迫时复杂的自我调节机制[16]。

升温处理降低了物种异步性，但同时提高了平均物种稳定性，表明两种稳定性维持机制可能对升温呈现出不同的响应方向。然而，进一步的相关性分析显示，两者之间并不存在显著的负相关关系（补充材料表 S3），说明在本研究中二者并非简单的“权衡”关系，而更可能代表两种相对独立的稳定性维持机制，并在整体上共同维持系统稳定性[33,69]。从生态过程角度看，高温胁迫触发了生态位过滤效应[70]，使得群落动态响应受耐热优势种（轮叶黑藻）的主导而趋于同步；然而，由于该优势种在高温下具有极高的生物量保持能力，群落的平均物种稳定性显著向其倾斜，从而抵消了物种异步性下降带来的稳定性波动风险。这一结果与“优势种主导生态系统功能与稳定性”的相关理论高度吻合[71]。此外，升温并未破坏整体稳定性与其分量间的正相关关系，表明在温和升温背景下，生物多样性介导的“投资组合效应”依然具有较强的鲁棒性[19,21]。

3.2 污染对生态系统功能和稳定性机制的影响

污染对生态系统功能和稳定性机制的影响模式与升温显著不同。无论在多样性群落还是单物种群落中，污染处理均未显著改变系统的生产力水平（图 1），从而导致净生物多样性效应在自然条件和污染条件中高度一致。这一结果与部分研究形成了鲜明对比，这可能源于干扰强度、生物量缓冲以及实验系统物理特性等方面的共同作用。

首先，干扰模式及其与背景压力的组合共同决定了生态响应的性质。已有研究表明，干扰的频率与强度组合是影响生态系统响应轨迹的重要因素，多次间隔性的脉冲更容易通过累积效应触发生态系统结构与功能的显著变化[72]，而低频次脉冲则可能为生态系统提供恢复窗口[73]。欧洲中宇宙系统的最新研究进一步发现，在总营养输入量相同的条件下，每日低强度脉冲和多次不规则脉冲对浮游生物群落的扰动效应显著强于单次极端脉冲输入[74]，表明脉冲频率本身即可在一定程度上独立于总输入量而影响生态效应的强度。类似地，针对沉水植物的氨氮脉冲实验也表明，不同脉冲模式（“高氨氮×低频率”与“中氨氮×中频率”）对不同物种产生的胁迫效应存在显著差异，说明脉冲模式相较于比单一污染浓度更能决定其生态后果[75]。在本研究中，实验处理采用单次中高浓度脉冲输入，既未叠加持续性的背景营养压力，也未形成高频次的累积干扰，因此未对沉水植物群落产生明显的生理胁迫与稳态转换。

其次，沉水植物群落的生长阶段与生物量水平可能为系统提供了重要的生物缓冲。本研究中，地表径流脉冲污染处理施加于 7 月底，此时沉水植物已进入生长旺盛期，整体生物量和覆盖度维持在较高水平。高覆盖度的沉水植物通过较强的营养盐吸收与同化能力，并结合水体光环境与营养结构的调节作用，可在一定程度上缓冲外源营养脉冲带来的扰动，从而维持系统的清水状态[76-77]。最新研究进一步量化了沉水植物盖度对氨氮脉冲的缓冲阈值：当沉水植物盖度达到 39%-51%以上时，通过分散单位面积的营养盐负荷，可显著降低氨氮毒性胁迫并抑制藻类暴发[78]。因此，与易受营养脉冲影响并发生稳态转换的浮游植物主导型湖泊相比[79]，以沉水植物为主导的草型生态系统通常具有更高的抵抗力和恢复能力。本研究实验系统所代表的草型状态可能通过快速吸收和同化外源营养盐，有效缓冲了脉冲污染带来的短期干扰，从而维持了生态系统功能和稳定性的相对稳定。

此外，中宇宙实验系统的物理结构也可能影响污染物的时空分布过程。与原位湖泊实验相比[79]，中宇宙系统通常具有空间尺度较小、边界相对封闭和水动力过程较弱等特点。在这种条件下，脉冲输入的污染物，尤其是颗粒态无机物和有机物，更容易在短时间内向底泥界面沉降并发生富集，从而降低其在水体中的扩散与再分布过程。这种沉降与隔离效应可能在一定程度上减弱了污染物对水体理化指标及沉水植物生理状态的直接影响。因此，尽管本研究所添加的污染浓度和组成与暴雨径流事件后的污染水平相近，但在整个实验时间尺度上，该单次脉冲输入仍不足以对生态系统结构与功能产生显著影响[80-81]。

本研究期间，脉冲式污染添加后系统中丝状藻呈现出爆发式增长的趋势（未发表数据）。从生态过程角度来看，脉冲式污染在短时间内向水体输入了大量的营养物质，而这些营养物质可能会被水体中的藻类（尤其是丝状藻类）快速吸收和利用[82-84]，其在养分竞争方面通常优于沉水植物[85]。因此，无论在多样性群落还是单物种群落中，污染均未促进沉水植物的群落生产力。此外，由于沉水植物在添加污染时已经占据了主导地位，单次的脉冲污染无法改变其主导优势，因此植物群落在添加污染后仍然保持较高的时间稳定性，最终表现为与自然条件下生态系统系统整体稳定性及其分量的高度一致。然而，污染在一定程度上

削弱了选择效应与生态系统功能之间，以及物种异步性与生态系统稳定性之间的正相关关系。尽管如此，该效应在统计上尚未达到显著水平，即不同处理下拟合曲线的斜率并不显著（图 4d，图 5b；表 3）。这一趋势可能暗示，在强度更大、频率更高的污染情况下，生态系统功能与稳定性的驱动机制可能发生转变[22,34]。

此外，与草地生态系统中大量研究强调物种异步性在维持稳定性中的主要作用不同[23,86-87]，本研究发现平均物种稳定性在自然条件和污染条件下均是维持系统整体稳定性的关键因子，其贡献程度超过了物种异步性。这一差异可能与中宇宙实验系统空间异质性受限有关，该限制削弱了物种通过差异化生境利用形成生态位分化的可能性，从而抑制了基于竞争补偿的异步过程，使得主导物种的稳定性在决定群落整体稳定性中占主导地位[88]。尽管路径分析结果表明污染可能诱导了一定程度的物种异步响应（图 6b），但这种正向调节作用会被主导物种的绝对生物量优势所掩盖。这种“微观异步”与“宏观同步”的并存，反映了在多重压力下，生态系统内部补偿机制与优势种效应之间的复杂博弈关系，而在本研究的时空尺度内，后者具有更强的决定性作用[55-89]。

3.3 研究局限性与展望

本研究利用受控中宇宙系统模拟了升温与地表径流污染对沉水植物群落的影响。尽管在实验设计中力求接近自然生境，但该实验系统仍不可避免地存在一定的局限性。首先，本研究构建的沉水植物多样性水平是基于实验区域周边典型湖泊中物种分布状况的简化模拟，而自然湖泊中的物种丰富度及功能多样性通常更高。根据“功能冗余假设”，当系统的物种丰富度较低时，单一物种的增加或丧失往往会对生态系统功能产生更为显著的影响[90-91]。因此，本研究观测到的较强互补效应，可能在一定程度上反映了低多样性水平下物种间生态位差异的增强。在物种丰富度更高的自然群落中，由于功能冗余度增加，升温或污染对单一物种的不利影响可能被功能相似的物种所缓冲，从而表现出更强的系统稳定性[92,17]。

其次，尽管本研究在实验系统中引入了鱼类（如中华鳑鲏、麦穗）和底栖动物（如铜锈环棱螺、背角无齿蚌），但由于中宇宙系统的空间限制，高营养级生物的下行控制（Top-down control）作用和跨营养级的级联效应可能被低估。此外，中宇宙系统难以完全模拟大型湖泊的水动力特征及长周期气候波动。因此，未来的研究应结合野外长期定位观测与跨营养级的多因素实验，进一步验证在复杂生态网络中生物多样性维持淡水生态系统功能和稳定性的普适性机制。

4 结论

本研究通过模拟升温和地表径流污染两类典型环境胁迫，系统分析了其对生态系统功能和稳定性维持机制的影响，得出以下主要结论：

1）升温显著促进了净生物多样性效应及其分量的同步提升，证实了在适度变暖背景下，生物多样性对生态系统生产力的驱动作用依然强劲；相比之下，生态系统功能对脉冲式地表径流污染表现出较高的功能稳健性，未发生实质性变化。

2）升温驱动了生态系统稳定性维持机制从“异步性补偿”向“优势种主导”的转变。在升温条件下，尽管物种异步性受到抑制，但耐热优势种个体稳定性的显著增强，使其取代互补过程，成为维持系统总体稳定性的关键因子。

3）在适度的环境胁迫下，生态系统功能和稳定性维持机制整体表现出较强的鲁棒性，但仍存在潜在的脱钩风险。这一结果暗示，在更高强度或更高频率的环境干扰背景下，生物多样性与生态系统功能和稳定性关系将发生实质性的机制重构。

5 参考文献

[1] Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO *et al*. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 2010, **467**(7315): 555-561. DOI: 10.1038/nature09440.

[2] ipcc Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2022 - Mitigation of Climate Change: Working Group III Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2023pp1-34, doi: 1059327/IPCC/AR6-9789291691647001 DOI: 10.1017/9781009157926.

[3] O'Connor MI, Piehler MF, Leech DM *et al*. Warming and resource availability shift food web structure and metabolism. *PLoS Biology*, 2009, **7**(8): e1000178. DOI: 10.1371/journal.pbio.1000178.

[4] Jackson MC, Loewen CJG, Vinebrooke RD *et al*. Net effects of multiple stressors in freshwater ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, **22**(1): 180-189. DOI: 10.1111/gcb.13028.

[5] Smith VH, Schindler DW. Eutrophication science: Where do we go from here *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, **24**(4): 201-207. DOI: 10.1016/j.tree.2008.11.009.

[6] Zhang PY, Zhang H, Wang SP *et al*. Multiple stressors simplify freshwater food webs. *Global Change Biology*, 2025, **31**(3): e70114. DOI: 10.1111/gcb.70114.

[7] Orr JA, MacAulay SJ, Mordente A *et al*. Studying interactions among anthropogenic stressors in freshwater ecosystems: A systematic review of 2396 multiple-stressor experiments. *Ecology Letters*, 2024, **27**(6): e14463. DOI: 10.1111/ele.14463.

[8] Bonnaffé W, Danet A, Leclerc C *et al*. The interaction between warming and enrichment accelerates food-web simplification in freshwater systems. *Ecology Letters*, 2024, **27**(8): e14480. DOI: 10.1111/ele.14480.

[9] Hautier Y, Zhang PF, Loreau M *et al*. General destabilizing effects of eutrophication on grassland productivity at multiple spatial scales. *Nature Communications*, 2020, **11**: 5375. DOI: 10.1038/s41467-020-19252-4.

[10] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, **412**(6842): 72-76. DOI: 10.1038/35083573.

[11] Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW *et al*. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(46): 18123-18128. DOI: 10.1073/pnas.0709069104.

[12] Tilman D, Reich PB, Knops J *et al*. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, **294**(5543): 843-845.

[13] Tóth VR. Vertical optical complexity shaped by submerged macrophytes. *Scientific Reports*, 2024, **14**: 5100. DOI: 10.1038/s41598-024-55824-w.

[14] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos*, 2000, **91**(1): 3-17. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x.

[15] Wang SP, Hong PB, Adler PB *et al*. Towards mechanistic integration of the causes and consequences of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2024, **39**(7): 689-700. DOI: 10.1016/j.tree.2024.02.008.

[16] Wang SP, Isbell F, Deng WL *et al*. How complementarity and selection affect the relationship between ecosystem functioning and stability. *Ecology*, 2021, **102**(6): e03347. DOI: 10.1002/ecy.3347.

[17] Hong PB, Schmid B, De Laender F *et al*. Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change. *Ecology Letters*, 2022, **25**(2): 555-569. DOI: 10.1111/ele.13936.

[18] Schäfer RB, Baikova D, Bayat HS *et al*. Effects of biodiversity loss on freshwater ecosystem functions increase with the number of stressors. *Global Change Biology*, 2025, **31**(11): e70617. DOI: 10.1111/gcb.70617.

[19] Yachi S, Loreau M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, **96**(4): 1463-1468. DOI: 10.1073/pnas.96.4.1463.

[20] Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 2013, **16**(s1): 106-115. DOI: 10.1111/ele.12073.

[21] Lehman CL, Tilman D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, 2000, **156**(5): 534-552. DOI: 10.1086/303402.

[22] Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET *et al*. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 2014, **508**(7497): 521-525. DOI: 10.1038/nature13014.

[23] Yan Y, Connolly J, Liang MW *et al*. Mechanistic links between biodiversity effects on ecosystem functioning and stability in a multi-site grassland experiment. *Journal of Ecology*, 2021, **109**(9): 3370-3378. DOI: 10.1111/1365-2745.13725.

[24] Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A *et al*. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, **486**(7401): 59-67. DOI: 10.1038/nature11148.

[25] García FC, Bestion E, Warfield R *et al*. Changes in temperature alter the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, **115**(43): 10989-10994. DOI: 10.1073/pnas.1805518115.

[26] Liang JJ, Crowther TW, Picard N *et al.* Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 2016, **354**(6309): aaf8957. DOI: 10.1126/science.aaf8957.

[27] Harpole WS, Tilman D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 2007, **446**(7137): 791-793. DOI: 10.1038/nature05684.

[28] Ptacnik R, Solimini AG, Andersen T *et al*. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of*

the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, **105**(13): 5134-5138. DOI: 10.1073/pnas.0708328105.

[29] Peng YC, Xu NH, Su HJ *et al*. Dissolved organic carbon and microplastics decrease the biodiversity effect on resource use efficiency of crustacean zooplankton. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2025, **298**: 118290. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2025.118290.

[30] Sun SS, Su HJ, Rao QY *et al*. Beyond biodiversity: The more essential role of multi-trophic network complexity for predicting ecosystem multifunctionality under multiple stressors. *Water Research*, 2025, **286**: 124216. DOI: 10.1016/j.watres.2025.124216.

[31] Wu SL, Liu QH, Tang B *et al*. Soil multitrophic network complexity drives positively ecosystem multifunctionality along altitude gradients in alpine grasslands. *CATENA*, 2025, **260**: 109449. DOI: 10.1016/j.catena.2025.109449.

[32] Hallett LM, Hsu JS, Cleland EE *et al*. Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient. *Ecology*, 2014, **95**(6): 1693-1700. DOI: 10.1890/13-0895.1.

[33] Hillebrand H, Donohue I, Harpole WS *et al*. Thresholds for ecological responses to global change do not emerge from empirical data. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, **4**(11): 1502-1509. DOI: 10.1038/s41559-020-1256-9.

[34] Zhang YH, Loreau M, Lü XT *et al*. Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 2016, **22**(4): 1445-1455. DOI: 10.1111/gcb.13140.

[35] Côté IM, Darling ES, Brown CJ. Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proceedings Biological Sciences*, 2016, **283**(1824): 20152592. DOI: 10.1098/rspb.2015.2592.

[36] Xie S, Cui Y, Zhang T *et al*. Seasonal patterns in feeding ecology of three small fishes in the Biandantang Lake, China. *Journal of Fish Biology*, 2000, **57**(4): 867-880. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb02198.x.

[37] Rolla M, Consuegra S, Garcia de Leaniz C. Trophic plasticity of the highly invasive topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) inferred from stable isotope analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, **8**: 212. DOI: 10.3389/fevo.2020.00212.

[38] 张堂林. 扁担塘鱼类生活史策略、营养特征及群落结构研究[学位论文]. 武汉：中国科学院研究生院（水生生物研究所）, 2006.

[39] Ye SW, Li ZJ, Cao WX. Species composition, diversity and density of small fishes in two different habitats in Niushan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, **18**(7):1589-1595. [叶少文, 李钟杰, 曹文宣. 牛山湖两种不同生境小型鱼类的种类组成、多样性和密度. 应用生态学报, 2007, **18**(7):1589-1595.]

[40] Gong ZJ, Li YL, Xie P. Population dynamics and production of *Bellamya aeruginosa* (Reeve) (Mollusca: Viviparidae) in Lake Donghu, Wuhan. *J Lake Sci*, 2009, **21**(3): 401-407. [龚志军, 李艳玲, 谢平. 武汉东湖铜锈环棱螺的种群动态及次级生产力.湖泊科学, 2009, **21**(3): 401-407.]

[41] Xue TT, Liu XJ, Wu RW *et al*. Standing stock and spatial distribution pattern of unionids in Lake Taihu, China. *J Lake Sci*, 2019, **31**(1): 202-210. DOI: 10.18307/2019.0119. [薛涛涛,刘雄军,武瑞文等.太湖蚌类现存量及空间分布格局.湖泊科学,2019,**31**(1):202-210.]

[42] Wang LH, Yang L, Liu L *et al*. Species diversity and functional diversity of submerged vegetation community in response to water depth gradient in Nansi Lake, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(17): 6233-6242. DOI: 10.5846/stxb201904100715. [王丽虹, 杨磊, 刘玲等. 南四湖沉水植物物种多样性和功能多样性对水深梯度的响应. 生态学报, 2020, **40**(17): 6233-6242.]

[43] Wang T, Xu J, Molinos JG *et al*. A dynamic temperature difference control recording system in shallow lake mesocosm. *MethodsX*, 2020, **7**: 100930. DOI: 10.1016/j.mex.2020.100930.

[44] 屈潼. 典型城中村地表径流污染控制研究——以厦门市四口圳社区为例[学位论文]. 荆州: 长江大学, 2024.

[45] Wan F, Zhen W, Wu HT *et al*. Analysis and research on urban surface runoff non-point source pollution: a case study on typical underlying surfaces in Wuhan. Industrial Safety and Environmental Protection, 2022, **48**(1): 70-74, 98. [万帆，甄伟，吴海涛等. 城市地表径流面源污染分析研究——以武汉市典型下垫面为例. 工业安全与环保, 2022, **48**(1): 70-74, 98.]

[46] 潘璐. 武汉典型校区降雨径流污染特征及污染负荷研究[学位论文]. 武汉: 湖北工业大学, 2019.

[47] Wang JX, Luo B, Chen MM *et al*. Study on the characteristics of urban non-point source pollution and its discharge load: A case study for Neijiang, Sichuan Province. *Ecology and Environmental Sciences*, 2014, **23**(1): 151-156. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2014.01.015. [王军霞, 罗彬, 陈敏敏等. 城市面源污染特征及排放负荷研究——以内江市为例. 生态环境学报, 2014, **23**(1): 151-156.]

[48] Huang GR, Nie TF. Characteristics and load of non-point source pollution of urban rainfall runoff in Guangzhou, China. *Journal of South China University of Technology*: *Natural Science Edition*, 2012, **40**(2): 142-148. [黄国如, 聂铁锋. 广州城区雨水径流非点源污染特性及污染负荷. 华南理工大学学报: 自然科学版, 2012, **40**(2): 142-148.]

[49] Chen Y, Zhao JQ, Hu B. Study on pollution and sedimentation property of urban trunk road runoff in Xi'an city. *Chinese Journal of Environmental*

Engineering, 2011, **5**(2): 331-336. [陈莹, 赵剑强, 胡博. 西安市城市主干道路面径流污染及沉淀特性研究.环境工程学报, 2011, **5**(2): 331-336.]

[50] Ke H, Chen Y, Wang P *et al*. Analysis of surface runoff pollution in newly built urban area of Suzhou City. *Water Purification Technology*, 2020, **39**(7): 59-64. DOI: 10.15890/j.cnki.jsjs.2020.07.011. [柯杭,陈嫣,王盼等.苏州市新建城区地表径流污染分析.净水技术,2020,**39**(7):59-64.]

[51] Bai GL, Zhang Y, Yan P *et al*. Spatial and seasonal variation of water parameters, sediment properties, and submerged macrophytes after ecological restoration in a long-term (6 year) study in Hangzhou west lake in China: Submerged macrophyte distribution influenced by environmental variables. *Water Research*, 2020, **186**: 116379. DOI: 10.1016/j.watres.2020.116379.

[52] Zhang PY, Wang T, Zhang H *et al*. Heat waves rather than continuous warming exacerbate impacts of nutrient loading and herbicides on aquatic ecosystems. *Environment International*, 2022, **168**: 107478. DOI: 10.1016/j.envint.2022.107478.

[53] Sayer CD, Davidson TA, Jones JI. Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton *Freshwater Biology*, 2010, **55**(3): 500-513.

[54] Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, **441**(7093): 629-632. DOI: 10.1038/nature04742.

[55] Thibaut LM, Connolly SR. Understanding diversity–stability relationships: Towards a unified model of portfolio effects. *Ecology Letters*, 2013, **16**(2): 140-150. DOI: 10.1111/ele.12019.

[56] Wang SP, Lamy T, Hallett LM *et al*. Stability and synchrony across ecological hierarchies in heterogeneous metacommunities: Linking theory to data. *Ecography*, 2019, **42**(6): 1200-1211. DOI: 10.1111/ecog.04290.

[57] Lefcheck JS. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, **7**(5): 573-579. DOI: 10.1111/2041-210X.12512.

[58] McFarland DG, Barko JW. Effects of temperature and sediment type on growth and morphology of monoecious and dioecious *Hydrilla*. *Journal of Freshwater Ecology*, 1987, **4**(2): 245-252. DOI: 10.1080/02705060.1987.9664658.

[59] Wu HP, Hao BB, Jo H *et al*. Seasonality and species specificity of submerged macrophyte biomass in shallow lakes under the influence of climate warming and eutrophication. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 678259. DOI: 10.3389/fpls.2021.678259.

[60] Chen MJ, Yang ZF. Impact of simulated warming on growth of submerged plants and transport of phosphorus. *Environmental Pollution & Control*, 2012, **34**(12): 46-51. [陈梦倢, 杨再福. 模拟升温对沉水植物生长及磷迁移的影响. 环境污染与防治, 2012, **34**(12): 46-51.]

[61] Ratcliffe S, Wirth C, Jucker T *et al*. Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 2017, **20**(11): 1414-1426. DOI: 10.1111/ele.12849.

[62] Hansson LA, Ekvall MK, He L *et al*. Different climate scenarios alter dominance patterns among aquatic primary producers in temperate systems. *Limnology and Oceanography*, 2020, **65**(10): 2328-2336. DOI: 10.1002/lno.11455.

[63] Madsen TV, Brix H. Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature. *Oecologia*, 1997, **110**(3): 320-327. DOI: 10.1007/s004420050165.

[64] Chalanika De Silva HC, Asaeda T. Effects of heat stress on growth, photosynthetic pigments, oxidative damage and competitive capacity of three submerged macrophytes. *Journal of Plant Interactions*, 2017, **12**(1): 228-236. DOI: 10.1080/17429145.2017.1322153.

[65] Bartleson RD, Hunt MJ, Doering PH. Effects of temperature on growth of *Vallisneria americana* in a sub-tropical estuarine environment. *Wetlands Ecology and Management*, 2014, **22**(5): 571-583. DOI: 10.1007/s11273-014-9354-6.

[66] Zhang PY, Kuramae A, van Leeuwen CHA *et al*. Interactive effects of rising temperature and nutrient enrichment on aquatic plant growth, stoichiometry, and palatability. *Frontiers in Plant Science*, 2020, **11**: 58. DOI: 10.3389/fpls.2020.00058.

[67] Barko JW, Smart RM. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, 1981, **51**(2): 219-236. DOI: 10.2307/2937264.

[68] Steudel B, Hector A, Friedl T *et al*. Biodiversity effects on ecosystem functioning change along environmental stress gradients. *Ecology Letters*, 2012, **15**(12): 1397-1405. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01863.x.

[69] Craven D, Eisenhauer N, Pearse WD *et al*. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, **2**(10): 1579-1587. DOI: 10.1038/s41559-018-0647-7.

[70] Keddy PA. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 1992, **3**(2): 157-164. DOI: 10.2307/3235676.

[71] Smith MD, Knapp AK. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 2003, **6**(6): 509-517. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00454.x.

[72] Zhao Y, Wang R, Zhang EL *et al*. Aquatic ecosystem responds differently to press and pulse nutrient disturbances as revealed by a microcosm experiment. *Ecology and Evolution*, 2022, **12**(10): e9438. DOI: 10.1002/ece3.9438.

[73] Jacquet C, Altermatt F. The ghost of disturbance past: Long-term effects of pulse disturbances on community biomass and composition. *Proceedings Biological Sciences*, 2020, **287**(1930): 20200678. DOI: 10.1098/rspb.2020.0678.

[74] Happe A, Buttyán B, Charmpila EA *et al.* The stoichiometric response of a freshwater plankton community to different nutrient pulse scenarios: A comparison across sites and seasons. *PANGAEA*, 2025.

[75] 谭晓瑶. 氨氮脉冲对沉水植物生长和碳氮代谢的影响[学位论文]. 长沙: 湖南农业大学, 2022.

[76] Lv CC, Tian YQ, Huang LL *et al*. Buffering capacity of submerged macrophytes against nutrient pulses increase with its coverage in shallow lakes. *Chemosphere*, 2023, **332**: 138899. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2023.138899.

[77] She PK, Lv CC, Zhao XC *et al*. Submerged macrophyte coverage and composition: Key regulators of buffering capacity and resilience in freshwater ecosystems to nutrient pulses. *Freshwater Biology*, 2025, **70**(6): e70060. DOI: 10.1111/fwb.70060.

[78] Lv CC, Shi L, Tian YQ *et al*. Quantifying critical thresholds of submerged macrophyte coverage to buffer climate-amplified ammonium pulses and stabilize clear-water states. *Environmental Science & Technology*, 2025, **59**(32): 17070-17083. DOI: 10.1021/acs.est.5c04237.

[79] Happe A, Buttyán B, Gergácz B *et al*. Nutrient pulse scenarios drive contrasting patterns in the functional stability of freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2025, **70**(S2): S99-S112. DOI: 10.1002/lno.12782.

[80] Ostrowski A, Connolly RM, Brown CJ *et al*. Fluctuating fortunes: Stressor synchronicity and fluctuating intensity influence biological impacts. *Ecology Letters*, 2022, **25**(12): 2611-2623. DOI: 10.1111/ele.14120.

[81] Kefford BJ, Nichols SJ, Duncan RP. The cumulative impacts of anthropogenic stressors vary markedly along environmental gradients. *Global Change Biology*, 2023, **29**(3): 590-602. DOI: 10.1111/gcb.16435.

[82] Li YS, Chou QC, Huang LL *et al*. The effects of nutrient level on periphyton–macrophyte interactions in freshwater ecosystems. *Water Biology and Security*, 2026, **5**(2): 100453. DOI: 10.1016/j.watbs.2025.100453.

[83] Richardson J, Feuchtmayr H, Miller C *et al*. Response of cyanobacteria and phytoplankton abundance to warming, extreme rainfall events and nutrient enrichment. *Global Change Biology*, 2019, **25**(10): 3365-3380. DOI: 10.1111/gcb.14701.

[84] Jones JI, Young JO, Eaton JW *et al*. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology*, 2002, **90**(1): 12-24. DOI: 10.1046/j.0022-0477.2001.00620.x.

[85] Botrel M, Maranger R, Alirangues Nuñez MM *et al*. Changing phenology of benthic primary producers in inland waters: Current knowledge and future directions. *Limnology and Oceanography Letters*, 2024, **9**(4): 340-353. DOI: 10.1002/lol2.10381.

[86] Hautier Y, Tilman D, Isbell F *et al*. Plant ecology. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability *via* biodiversity. *Science*, 2015, **348**(6232): 336-340. DOI: 10.1126/science.aaa1788.

[87] Loreau M, de Mazancourt C. Species synchrony and its drivers: Neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*, 2008, **172**(2): E48-E66. DOI: 10.1086/589746.

[88] Isbell F, Cowles J, Dee LE *et al*. Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. *Ecology Letters*, 2018, **21**(6): 763-778. DOI: 10.1111/ele.12928.

[89] Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*, 2009, **12**(5): 443-451. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01299.x.

[90] Walker BH. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 1992, **6**(1): 18-23. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1992.610018.x.

[91] Eisenhauer N, Hines J, Maestre FT *et al*. Reconsidering functional redundancy in biodiversity research. *npj Biodiversity*, 2023, **2**: 9. DOI: 10.1038/s44185-023-00015-5.

[92] McCann KS. The diversity–stability debate. *Nature*, 2000, **405**(6783): 228-233. DOI: 10.1038/35012234.