J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(4):000-000
DOI 10.18307/2027.0431
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

营养水平和营养级结构对浅水湖泊生态系统多功能性与时间稳定性的影响*

田玉清[1]，彭秋桐[1]，徐芷妍[2, 3]，张　旭[5]，欧文慧[4]，李中强[1**]
（1：湖北大学资源环境学院，武汉 430062）
（2：武汉市园林科学研究院，武汉 430080）
（3：武汉城市生态系统定位观测研究站，武汉 430080）
（4：湖北省林业科学研究院，武汉 430075）
（5：湖北省生态环境科学研究院（省生态环境工程评估中心），武汉 430079）

摘　要：富营养化背景下，湖泊生态系统多营养级相互作用对生态系统功能维持的影响日益受到关注，但不同营养水平下营养级结构对生态系统多功能性及时间稳定性的调控机制仍缺乏系统认识。本研究通过构建植物、植物-螺和植物-螺-鱼 3 种营养级结构，并设置低营养盐、中营养盐和高营养盐处理，探究营养水平与营养级结构对生态系统单功能、多功能性及时间稳定性的影响。研究结果表明：营养水平显著影响生产力、时间稳定性、总氮和总磷削减量及生态系统多功能性（EMF），营养级结构显著影响时间稳定性、总磷削减量和 EMF。高营养盐处理提高氮、磷削减能力，但降低部分营养级结构的生产力、时间稳定性和 EMF，表明不同生态系统功能之间存在权衡；5 种植物功能多样性指数与各单功能及 EMF 之间均未表现出显著线性关系；营养级复杂度对 EMF 的作用在低营养盐条件下表现为显著的负向直接作用，在中营养盐和高营养盐条件下，EMF 则主要与特定沉水植物生物量的变化相关，未发现植物功能多样性的显著中介作用。因此，浅水湖泊生态系统多功能性和时间稳定性受到营养水平与营养级结构的共同影响，其中植物生物量在不同营养条件下发挥重要作用。本研究为理解不同营养盐背景下消费者添加与浅水湖泊生态系统功能之间的关系提供了实验依据；相关管理应用仍需在多物种、多密度和更长时间尺度上进一步验证。
关键词：湖泊富营养化；营养级结构；植物功能多样性；生态系统多功能性；时间稳定性

Effects of nutrient level and trophic structure on ecosystem multifunctionality and temporal stability in shallow lakes*

Tian Yuqing[1]，Peng Qiutong[1]，Xu Zhiyan[2, 3]，Zhang Xu[5]，Ou Wenhui[4] & Li Zhongqiang[1**]
（1：*Faculty of Resource and Environment, Hubei University, Wuhan* 430062, *P.R.China*）
（2：*Wuhan Institute of Landscape Architecture, Wuhan* 430080, *P.R.China*）
（3：*Hubei Wuhan Urban Ecosystem National Observation and Research Station, Wuhan 430080, P.R.China*）
（4：*Hubei Academy of Forestry, Wuhan* 430075, *P.R.China*）
（5：*Hubei Provincial Academy of Eco-environmental Science (Hubei Eco-environmental Engineering Assessment Center), Wuhan* 430079, *P.R.China*）

Abstract: Nutrient enrichment significantly influences lake ecosystems, and multitrophic interactions are increasingly recognized as key drivers of maintaining ecosystem functioning. However, how trophic structure mediates ecosystem multifunctionality and temporal stability across nutrient gradients remains unclear. In this study, we established three trophic systems—macrophyte, macrophyte–snail, and macrophyte–snail–fish—under low, medium, and high nutrient treatments. We examined the independent and interactive effects of

*2026-05-28 收稿；2026-08-17 收修改稿;2026-08-18 录用。
国家自然科学基金项目（32271612）和国家资助博士后研究人员计划 C 档资助项目（GZC20240444）联合资助.
**通讯作者; E-mail：lizhq@hubu.edu.cn

nutrient level and trophic structure on individual ecosystem functions, ecosystem multifunctionality (EMF), and temporal stability. Our results showed that nutrient level significantly altered productivity, temporal stability, total nitrogen removal, total phosphorus removal, and EMF, whereas trophic structure significantly affected temporal stability, total phosphorus removal, and EMF. High nutrient availability enhanced nitrogen and phosphorus removal but reduced productivity, temporal stability, and EMF in specific trophic systems, indicating widespread trade-offs among ecosystem functions. None of the five plant functional diversity indices showed significant correlations with individual functions or EMF. Piecewise structural equation modeling revealed that trophic complexity exerted a significant negative direct effect on EMF under low nutrient conditions. Under medium and high nutrient conditions, changes in EMF were mainly driven by biomass variations of particular submerged macrophyte species, while plant functional diversity did not exhibit significant mediating effects. These findings suggest that nutrient level and trophic structure jointly regulate ecosystem multifunctionality and temporal stability in shallow lakes, with plant biomass being a core influencing factor across all nutrient regimes. This study provides experimental evidence for clarifying the relationships between consumer addition and ecosystem functioning in shallow lakes under different nutrient conditions. Further validation across diverse species assemblages, consumer density gradients, and longer time scales is needed to improve the practical applicability of these findings.

Keywords: Lake eutrophication; trophic structure; plant functional diversity; ecosystem multifunctionality; temporal ecosystem stability

湖泊是地球生态系统的重要组成部分，在调蓄洪水、调节区域气候以及提供水源和生物生境等方面发挥关键作用，并与人类生存和社会发展密切相关[1]。然而，随着社会发展和工业化进程的加快，湖泊生态系统面临着越来越严重的威胁，人类活动加剧了氮、磷等营养盐的输入，导致水体富营养化问题日益严重[2]。水生植物作为湖泊生态系统重要组成部分，不仅是水生动物的栖息地和牧食地，同时可以抑制沉积物再悬浮，还可以通过正反馈作用抑制浮游植物，使水体保持“清水稳态”，对维持生态系统服务与功能具有重要意义[3]。大量研究表明，富营养化会降低水生生物多样性，破坏生物栖息地并改变生态系统结构和功能[4-5]。因此，在富营养化背景下，湖泊生态系统结构与功能的维持机制亟需深入探讨。

生物多样性是维持生态系统功能与稳定性的关键因素。通常较高的物种多样性可以通过资源利用互补与选择效应提高生态系统功能水平，并通过种群波动的异步性产生“保险效应”，增强系统的稳定性[6]。然而，富营养化通过改变资源供给和种间相互作用，可能削弱物种间资源分化并改变优势种的主导作用，从而影响生物多样性与生态系统功能（BEF，Biodiversity-Ecosystem Functioning）关系[7]。研究表明，富营养化通过提高养分有效性促进初级生产者的生物量，并会改变植物群落组成，进而改变消费者的食物来源，并影响其种群结构[8-9]。同时，高资源可用性可以支持更多消费者并增强草食作用，从而增加初级生产者的放牧压力[10]。此外，植物通过调节叶片氮含量影响食草动物的牧食，而抗捕食者藻类的增加则可能降低食物网效率[11]。因此富营养化会通过多重路径改变食物网结构与能量传递过程，增加多营养级相互作用的复杂程度，并导致 BEF 关系呈现非线性响应特征。

植物功能多样性通过整合植物功能性状的信息，相比物种多样性能更直接反映植物群落在资源利用、生态位分化以及生态过程中的差异[12]。物种可以通过改变生长、生理以及物候等性状适应环境变化，这些性状不仅决定物种的生存与繁殖，还会影响群落功能性状组成，从而调控生态系统功能[13]。因此环境驱动的群落功能性状组成变化对于理解生态系统功能变化具有重要意义。前人研究多集中于单一生态系统功能，随着研究的深入，人们发现单一生态系统功能难以全面反映生态系统变化状态，因此多功能性（ecosystem multifunctionality）逐渐成为衡量生态系统综合功能的重要指标[14]。然而，植物功能多样性与生态系统多功能性及其时间稳定性的关系可能随着资源供给和营养级结构变化而改变[15]。因此，明确富营养化背景下植物功能多样性与生态系统单功能和多功能性的关系，有助于理解环境变化驱动下生态系统功能的响应机制。

湖泊生态系统富营养化对多营养级物种相互作用具有显著影响，其对生态系统功能的作用可能依赖于营养级结构，并可能呈现复杂响应，从而对湖泊生态系统结构和功能产生深远影响[16]。然而，现有研究多集中于单一营养级对生态系统功能的影响，较少关注多营养级相互作用在改变植物功能多样性与生态系统多功能性关系中的作用。实际上，食物网结构可以通过改变捕食、竞争和能量传递过程，进而影响生态系统功能的表达及稳定性[17-18]。因此，本研究通过构建植物、植物-螺和植物-螺-鱼三种营养级结构的室外中

宇宙实验系统，在固定三种沉水植物组成的基础上，分析不同营养盐添加水平下营养级结构对生态系统单功能、沉水植物群落时间稳定性和生态系统多功能性的影响，并进一步评估植物功能多样性与上述功能指标之间的关系。需要指出的是，营养级结构增加同时伴随系统所含生物类群数量增加，因此本研究将其视为营养级结构添加实验，而不将其解释为独立的物种丰富度操控。研究结果有助于理解不同营养盐背景下消费者添加与生态系统功能之间的关系，并为后续在更复杂群落结构和更长时间尺度上检验相关机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验设置

实验选取长江中下游浅水湖泊中常见的 3 种典型水生植物和 2 种常见的水生动物作为研究对象。其中水生植物为苦草（*Vallisneria spinulosa*）、黑藻（*Hydrilla verticillata*）和金鱼藻（*Ceratophyllum demersum*），采集自湖北洪湖 （E 113° 25′ 45″， N 29° 56′ 38″），洪湖沉水植物资源丰富，便于获得生长状况良好且规格相近的健康植株；3 种植物在长江中下游浅水湖泊中较为常见，常共同生长并形成稳定群落，为螺和鱼等动物提供食物和栖息场所[19-20]。经预培养后，选取健康、干净的植株，用自来水清洗后去除其侧枝或匍匐茎，黑藻和金鱼藻自顶部以下取 10 cm，苦草保留 1 cm 根系，自底部以上取 10 cm。2 种水生动物分别为耳萝卜螺（*Radix auricularia*）和鲤（*Cyprinus carpio*），其中耳萝卜螺为草食性螺，广泛分布于中国各类淡水水体中，与水生植物共生[21]。鲤是一种杂食性鱼类，广泛分布在世界各地，以植物残骸、浮游植物和小型无脊椎动物为食[22]。

为探究营养水平对不同营养级结构系统的影响，本实验采用营养水平和营养级结构的全因子设计，于 2022 年 8 月 28 日至 12 月 5 日在湖北大学（30°34'22" N，114°20'6" E）进行，持续 99 天。实验采用 3（营养水平）×3（营养级结构）的全因子设计，每个处理设置 4 个重复，共 36 个实验单元（塑料桶： 40 × 50 × 63 cm）组成。每个塑料桶内放置（25 cm × 34 cm× 15 cm）的塑料盆，塑料盆填充 6 cm 高的底泥（黄家湖， 30° 27′ 40″ N， 114° 17′ 17″ E，其与实验地点距离较近，便于统一采集和运输，并可减少长距离运输导致的底泥性质变化），所有实验单元均使用同一地点、同一批次采集并充分混匀的底泥，以尽量控制底泥来源及空间异质性造成的影响，并种植 3 种水生植物各 5 株。实验所用三种沉水植物（黑藻、金鱼藻和苦草）的单株初始平均鲜重分别为 1.27±0.17、0.42±0.32 和 (1.61±0.82) g。植物种植后预培养 2 周，待植株正常生长并达到稳定状态后，加入消费者并正式开始实验。消费者方面，随机选取 24 个塑料桶加入 7 只耳萝卜螺，其中随机选取 12 个塑料桶加入 4 条鲤，分别构成植物、植物-螺和植物-螺-鱼三种营养级结构。耳萝卜螺初始鲜重为 2~3 g；鲤初始体长为 3-5 cm。消费者数量用于构建三种营养级结构，本实验未设置消费者密度梯度，因此结果反映该投放密度下的营养级结构效应。实验包括三个营养水平处理：低营养盐处理、中营养盐处理和高营养盐处理，其中低营养盐处理为总氮 1.5 mg/L、总磷 0.2 mg/L，中营养盐处理为总氮 4.00 mg/L、总磷 0.6 mg/L，高营养盐处理为总氮 12 mg/L、总磷 2.5 mg/L。3 种营养处理均通过添加 KH_2PO_4 和 NH_4NO_3 获得，本研究中，营养盐处理为人为设定的相对浓度梯度，旨在模拟自然浅水湖泊在暴雨径流等作用下面临的不同程度外源营养盐输入压力。实验开始时按设定浓度进行初始添加；为维持各处理间的相对营养梯度，分别于 2022 年 10 月 10 日和 11 月 7 日采样后，根据水体 TN 和 TP 的实测浓度进行两次补充添加。因此，三种营养处理代表随时间变化的相对营养盐暴露梯度，而非恒定浓度处理（图 1）。

1.2 样品采集与指标选取

1.2.1 生长指标　实验开始时记录 3 种水生植物和耳萝卜螺的鲜重及鲤的体长，实验结束时记录 3 种水生植物以及存活耳萝卜螺和鲤的鲜重，耳萝卜螺和鲤的末次存活个体总生物量见表 1。实验期间用尺记录水生植物枝条的长度，作为水生植物的总长度，每两周测定系统中总氮和总磷的浓度。TN 浓度的测定采用碱性过硫酸钾消解分光光度法。TP 浓度的测定采用钼酸铵抗坏血酸法。实验结束时，采收所有水生植物，并记录了各系统中黑藻、苦草和金鱼藻分枝长度。同时收集了植物和桶壁的丝状藻类。将收集到的水生植物和丝状藻用吸水纸吸干后称重，测定其鲜重。同步采用分光光度法测定光合色素含量。

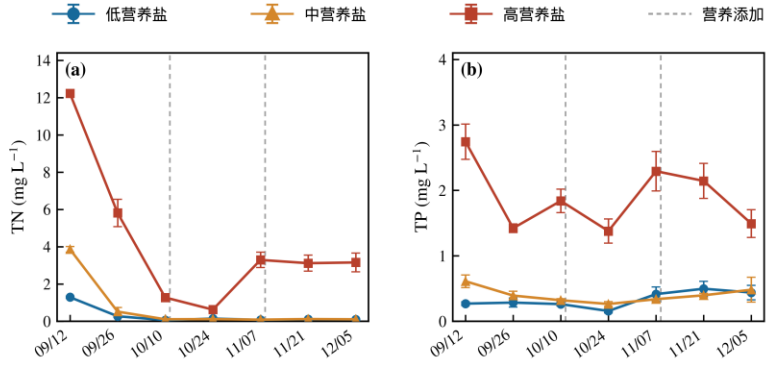

图 1 实验期间不同营养水平处理下水体总氮(a)和总磷(b)浓度的动态变化。数值为均值±标准误（n=12）

Fig.1 Dynamics of total nitrogen (a) and total phosphorus (b) concentrations under different nutrient-level treatments during the experiment. Data are shown as means ±SE(n=12)

表 1 不同营养水平和营养级结构下耳萝卜螺和鲤的末次存活个体总生物量

Tab.1 Final total biomass of surviving *Radix auricularia* and *Cyprinus carpio* under different nutrient levels and trophic structures

营养水平	营养级结构	耳萝卜螺末次存活个体总生物量（g）	鲤末次存活个体总生物量（g）
低营养盐	R	0.24 ± 0.11	-
	Y	1.21 ± 0.48	10.65 ± 0.49
中营养盐	R	0.84 ± 0.34	-
	Y	0.56 ± 0.41	9.29 ± 0.77
高营养盐	R	3.26 ± 1.92	-
	Y	1.49 ± 0.49	8.95 ± 0.53

数据为每个实验单元末次存活个体总鲜重的均值±标准误（n=4）。“-”表示该营养级结构中未设置鲤。R 和 Y 分别表示植物-螺和植物-螺-鱼营养级结构；无存活个体时按 0 g 计入处理均值。

1.2.2 植物功能多样性指数　三种沉水植物的叶绿素 *a*、叶绿素 b、类胡萝卜素、比叶面积等功能性状依据植物性状标准进行选择和测定，并基于上述性状计算功能丰富度（FRic）、功能均匀度（FEve）、功能离散度（FDiv）、功能分散度（FDis）和 Rao 二次熵（RaoQ）。由于所有处理中植物物种组成一致，这些指数的处理间差异主要反映营养水平和营养级结构作用下植物性状的变化，而不代表螺和鱼等消费者的功能多样性。

1.2.3 生态系统多功能性及黑藻营养繁殖响应　本研究选取生产力（PC）、总氮削减量（TNR）、总磷削减量（TPR）和植物群落时间稳定性（TS）4 项功能指标量化生态系统多功能性（EMF）。其中，PC 在本研究中为实验结束时 3 种沉水植物与丝状藻类的总鲜生物量，即实验结束时初级生产者总现存生物量作为生产力，该指标未扣除初始生物量，也未以时间或面积标准化。此外，在实验结束时记录各实验系统中黑藻的鳞芽数量，用于表征黑藻种群的营养繁殖响应。由于该指标仅反映单一植物物种的繁殖表现，不能代表整个植物群落或多营养级结构系统的繁殖功能，因此不将其纳入 EMF 的计算。因此，本研究中的 EMF 为基于生产力、营养盐削减和植物群落时间稳定性的操作性综合指标，不代表多营养级系统全部潜在功能。

TNR 和 TPR 的计算公式为:

$$Q_{TN(TP)}=\sum_{i=1}^{n}(C_0-C_{\mathrm{i}})\times V \tag{1}$$

其中，$Q_{TN(TP)}$ 表示 TN 或者 TP 的累积变化量，C_0 表示实验开始时 TN 和 TP 的浓度，C_i 表示每两周测得的 TN 和 TP 浓度，V 为中宇宙实验装置中水体体积。

本研究中，植物群落时间稳定性（TS）采用经典方法计算，即实验期间目标观测指标的时间序列均值与标准差之比，计算公式如下：

$$TS=\mu/\sigma \tag{2}$$

式中，μ 为该指标在观测期间的平均值，σ 为该指标在观测期间的时间标准差。

为消除不同功能指标量纲和数值范围的影响，首先将每个系统中单功能指标转化为标准 Z 分数，再采用平均值法对 EMF 进行量化，计算方式如下：

$$EMF=\frac{1}{F}\sum_{i=1}^{F}g\left(r_i\left(f_i\right)\right) \tag{3}$$

式中，F 为所测功能的个数，为功能 i 的实测值，r_i 为将 f_i 转换为正值的数学函数，g 则为所有指标值的标准化方法[19]。

1.3 数据处理与分析

采用双因素方差分析评估营养水平、营养级结构及其交互作用对系统单功能、黑藻鳞芽数量和 EMF 的影响（$P<0.05$），分析前对数据进行正态性和方差齐性检验。采用 Tukey 检验（$P<0.05$）进行多重比较，以区分营养水平和营养级处理之间的差异。采用普通最小二乘回归（OLS）分析了 3 种营养盐处理下 5 种功能多样性（FRic、FEve、FDiv、FDis 和 RaoQ）与 4 项生态系统功能指标（PC、TS、TNR 和 TPR）、黑藻鳞芽数量与 EMF 之间的关系。

通过构建分段结构方程模型（piecewise SEMs），总结了不同营养水平下营养级结构是如何通过影响黑藻、苦草和金鱼藻的生物量及植物功能多样性影响 EMF，并估计各过程的标准化路径系数和相对贡献。SEM 分析中纳入三种水生植物的生物量、植物群落功能多样性指数和 EMF。采用方向分离检验和 Fisher's C 统计量评估模型的拟合优度，并结合小样本校正的赤池信息准则（AICc）和方差膨胀因子（VIF）进行模型筛选。模型选择通过比较包含不同作用路径的先验模型完成，具有生态学意义的非显著路径予以保留。不同营养水平下分别将 RaoQ、FDis 和 FDiv 纳入最终模型。分段结构方程模型使用 R 4.4.0 软件中的“piecewiseSEM”包进行。

除分段结构方程模型使用 R 4.4.0 完成外，其余统计分析均使用 SPSS 20 进行，使用 Origin 2021 软件作图。

2 结果

2.1 营养水平和营养级结构对系统单功能、黑藻鳞芽形成及多功能性的影响

营养水平和营养级结构均对生态系统功能产生显著影响，但其作用对象有所不同。双因素方差分析表明，营养水平显著影响生产力、时间稳定性、总氮削减量、总磷削减量和 EMF（$P<0.001$），但对黑藻鳞芽数量无显著影响（$P=0.076$）；营养级结构显著影响时间稳定性、总磷削减量和 EMF（$P<0.05$），但对生产力、总氮削减量和黑藻鳞芽数量无显著影响（$P>0.05$）。营养水平与营养级结构的交互作用显著影响时间稳定性和总磷削减量（$P<0.05$），但对生产力、总氮削减量、黑藻鳞芽数量和 EMF 无显著影响（$P>0.05$；表 2）。

从总体看，相较于低营养盐处理，高营养盐处理显著降低了植物系统和植物-螺系统的生产力与时间稳定性，并降低了植物系统的黑藻鳞芽数量（图 2a、b、e）；同时，高营养盐处理显著提高了三种系统的总氮削减量（图 2d），以及植物-螺系统和植物-螺-鱼系统的总磷削减量（图 2c）。

表 2 营养水平与营养级结构对系统功能指标、黑藻鳞芽数量及系统多功能性的双因素方差分析

Tab.2 Two-way ANOVA of the effects of nutrient level and trophic structure on system functional variables, *Hydrilla* turion number, and system multifunctionality

	生产力		时间稳定性		总氮削减量		总磷削减量		黑藻鳞芽数量		EMF	
	F	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
营养水平	19.59	**<0.001**	94.91	**<0.001**	198.41	**<0.001**	13.18	**<0.001**	2.84	0.076	17.85	**<0.001**
营养级	0.33	0.725	14.31	**<0.001**	0.79	0.462	4.85	**<0.05**	2.21	0.129	6.24	**<0.01**
营养水平×营养级	0.89	0.485	12.47	**<0.001**	1.49	0.232	3.59	**<0.05**	0.40	0.810	1.41	0.257

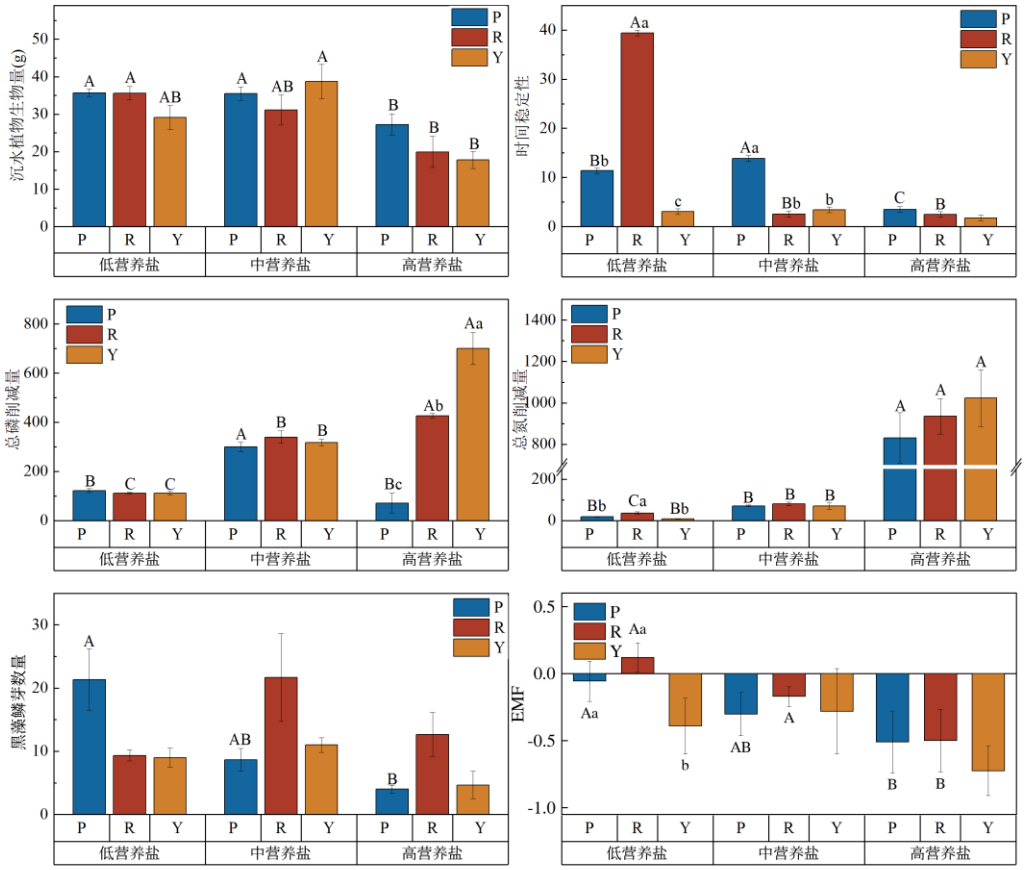

图 2 营养水平与营养级结构对系统生产力(a)、时间稳定性(b)、总磷削减量(c)、总氮削减量(d)、黑藻鳞芽数量(e)和系统多功能性(f)的双因素方差分析。P：植物；R：植物-螺；Y：植物-螺-鱼。大写字母表示不同营养水平下相同营养级结构之间的显著差异，小写字母表示相同营养水平下不同营养级结构之间的显著差异，未标注字母的表示差异不显著

Fig.2 Two-way ANOVA of the effects of nutrient level and trophic structure on productivity (a), temporal stability (b), total phosphorus removal (c), total nitrogen removal (d), Hydrilla turion number (e), and ecosystem multifunctionality (f). P: plant-only system; R: plant–snail system; Y: plant–snail–fish system. Different uppercase letters indicate significant differences among nutrient levels at the same trophic structure, whereas different lowercase letters indicate significant differences among trophic structure at the same nutrient level treatments. Bars without letters indicate no significant differences

营养水平和营养级结构对 EMF 产生显著主效应，但二者的交互作用不显著（表 2）。相较于低营养盐处理，高营养盐处理显著降低了植物系统和植物-螺系统的 EMF，而植物-螺-鱼系统的 EMF 在不同营养水平间无显著差异（图 2f）。在低营养盐处理下，植物-螺系统的时间稳定性、总氮削减量和 EMF 均显著高于植物-螺-鱼系统（图 2b、d、f）。在中营养盐处理下，植物系统的时间稳定性显著高于植物-螺系统和植物-螺-鱼系统（图 2b）。在高营养盐处理下，三种营养结构间 EMF 无显著差异；总磷削减量在植物-螺-鱼系统中最高，其次为植物-螺系统，植物系统最低（图 2c、f）。

2.2 植物功能多样性指数与生态系统单功能和多功能性的关系

线性回归分析表明，5 种植物功能多样性指数（FRic、FEve、FDiv、FDis 和 RaoQ）与生产力、时间稳定性、总氮削减量、总磷削减量、黑藻鳞芽数量及 EMF 之间的关系均不显著（图 3）。

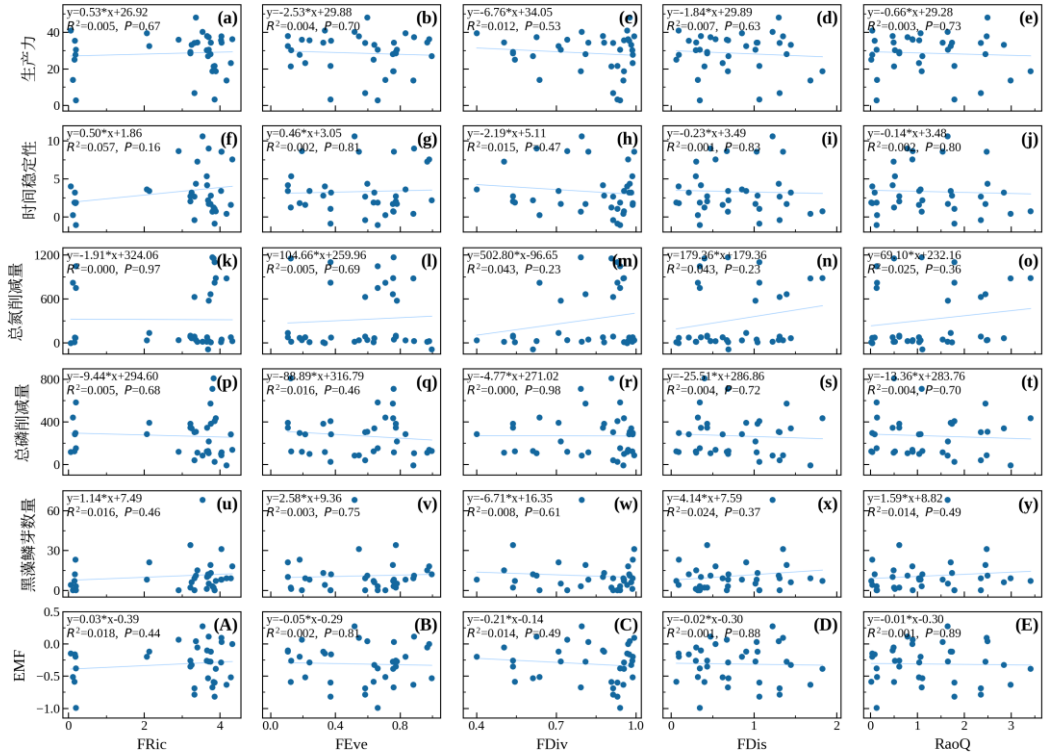

图 3 植物功能多样性指数与生态系统单功能和多功能性的回归分析

Fig.3 Regression relationships between plant functional diversity indices and individual ecosystem functions as well as ecosystem multifunctionality

2.3 不同营养水平下营养级结构复杂度对生态系统多功能性的影响

SEMs 结果表明，营养级结构复杂度、生物量和植物功能多样性对 EMF 的作用路径随营养水平而发生变化。

在低营养盐处理下，营养级结构复杂度对 EMF 具有显著负向直接影响（β=−0.54，P=0.045），黑藻生物量与 EMF 显著正相关（β=0.83，P=0.049）。同时，黑藻生物量与 RaoQ 显著正相关（β=0.65，P=0.015），但 RaoQ 与 EMF 的关系不显著（β=−0.32，P=0.417）（图 4a）。

在中营养盐处理下，营养级结构复杂度显著促进金鱼藻生物量（β=0.65，P=0.023）；黑藻生物量与 FDis 显著正相关（β=0.97，P=0.002），苦草生物量与 EMF 显著正相关（β=0.71，P=0.028）。然而，营养级结构复杂度对 EMF 的直接影响以及 FDis 对 EMF 的影响均不显著（P>0.05），表明中营养盐条件下 EMF

的变化主要与特定植物生物量相关（图 4b）。

在高营养盐处理下，营养级结构复杂度对 EMF 的直接影响不显著（β=−0.01，P=0.961），黑藻生物量与 EMF 显著正相关（β=0.71，P=0.017）。FDiv 对 EMF 呈负向趋势，但未达到 0.05 显著水平（β=−0.44，P=0.065）；营养级结构复杂度对黑藻生物量以及不同植物生物量对 FDiv 的路径均不显著（图 4c）。

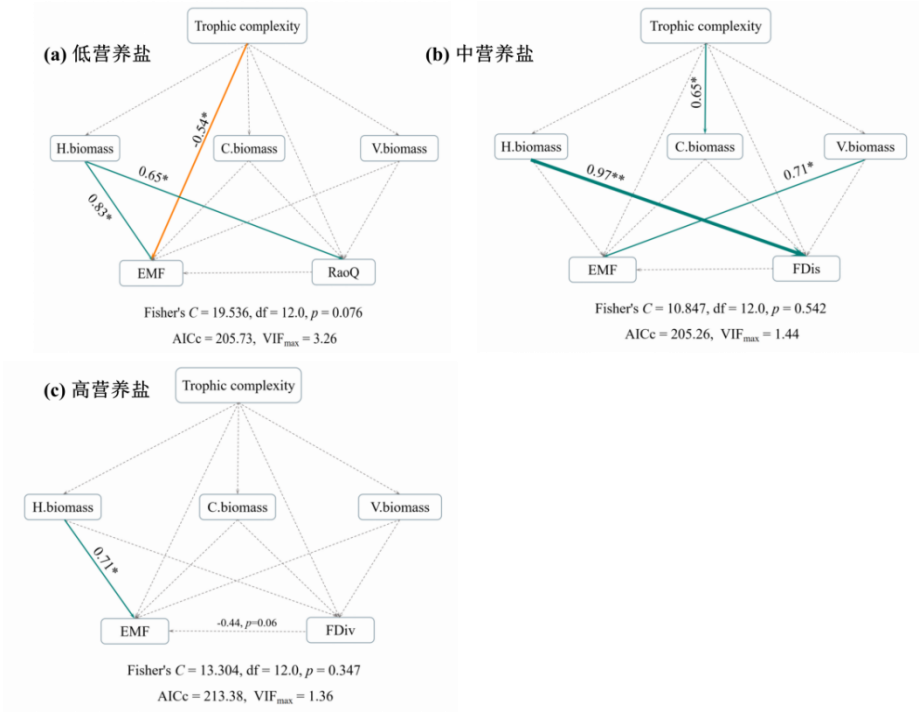

图 4 三种营养水平下营养级结构复杂度对生态系统多功能性的结构方程模型。绿色实线表示显著正向路径，橙色实线表示显著负向路径，灰色虚线表示不显著路径；线宽与标准化路径系数的绝对值成正比。* P<0.05，** P<0.01

Fig.4 SEM showing the effects of trophic structure complexity on ecosystem multifunctionality under three nutrient levels. Green solid lines indicate significant positive paths, orange solid lines indicate significant negative paths, and gray dashed lines indicate nonsignificant paths; line width is proportional to the absolute value of the standardized path coefficient. * P < 0.05; ** P < 0.01

3 讨论

3.1 营养水平和营养级结构对生态系统功能的影响

研究结果表明，营养水平和营养级结构对不同生态系统功能的作用对象并不一致。营养水平显著影响生产力、植物群落时间稳定性、总氮削减量、总磷削减量及 EMF；营养级结构显著影响植物群落时间稳定性、总磷削减量和 EMF，但对生产力和总氮削减量无显著主效应。此外，营养水平与营养级结构的交互作用仅显著影响植物群落时间稳定性和总磷削减量。这说明营养盐输入不仅改变单一生态过程，也会通过不同功能的相对变化影响 EMF，而营养级结构的作用主要集中在群落稳定性、磷削减和综合功能层面。由此可见，资源供给与营养级结构均参与 EMF 的形成，但二者影响的具体功能维度不同。前人研究指出，高营养既可以改变资源限制，也可以通过改变生物相互作用和优势种控制作用重塑多样性与生态系统功能之间的关系[23-24]。通常认为富营养化会通过提高养分可利用性促进初级生产者生物量，并改变植物群落组成，从而为消费者提供更多资源，同时增强草食作用并促进能量向高营养级传递[25-26]。然而本研究发现，该过程并非单向促进生态系统功能。在高营养盐条件下，虽然氮磷削减能力显著提高，但生产力和时间稳定性

并未同步增加，表明不同功能之间可能存在权衡，即资源增加可能优先促进部分响应较快的生态过程，而对维持群落稳定的过程产生抑制作用。这种权衡可能与资源利用方式及食物网能量传递过程的改变有关。此外，鱼类加入可能通过多种生物和物理过程改变消费者与沉水植物之间的关系。因此，高营养盐条件下沉水植物生物量和稳定性的变化，可能与营养加富及消费者作用共同相关。由于本研究未直接测定水体叶绿素 a、悬浮物浓度、水体浑浊度、鲤的底栖活动和鱼-螺相互作用，这些机制仍需进一步验证。

进一步的多重比较表明，不同营养级结构对生态系统功能的影响随营养水平而变化：低营养盐条件下，植物-螺-鱼系统的植物群落时间稳定性和 EMF 相对较低；中营养盐条件下，含消费者系统的植物群落时间稳定性降低；高营养盐条件下，营养级结构差异主要体现在总磷削减量，而 EMF 无显著差异。由此可见，营养级的增加并非普遍提高或降低所有功能，而是表现出明显的营养背景依赖性和功能特异性。这与食物网复杂度对生态系统功能的作用受营养环境和具体过程制约的认识相一致[27-29]。这可能是随着营养级的增加，能量在逐级传递过程中产生损耗，同时鱼类对螺的潜在捕食可能削弱螺对初级生产者的调节作用[30-31]。另一方面，鲤的底栖扰动也可能增加水体浑浊度并对沉水植物产生物理干扰，从而抵消增加营养级可能带来的正效应[32-33]。因此本研究表明，营养加富背景下生态系统功能的调控不仅受资源供给影响，还受到营养级结构及其内部相互作用的制约，二者在不同功能层面上的作用可能存在解耦关系。

3.2 功能多样性对生态系统功能的差异性作用

本研究中，植物功能多样性指数与生产力、时间稳定性、总氮削减量、总磷削减量、黑藻鳞芽数量及 EMF 之间均未表现出显著的线性关系，说明在本实验条件下，植物功能多样性对这些功能指标的线性解释能力有限。所有处理的植物物种组成保持一致，因此功能多样性指数的变化主要反映营养水平和消费者作用下植物性状的表型变异可塑性，而非物种组成变化。固定的物种组成和相对有限的性状变异范围，可能不足以形成稳定的性状互补效应。对于时间稳定性而言，上述限制还可能削弱物种间异步响应和补偿效应的形成，使功能性状差异难以转化为可检测的群落稳定化作用[34-35]。生物多样性影响生态系统功能通常涉及物种间资源利用互补效应和优势种选择效应的共同作用，而两种机制的相对重要性会受到群落组成和环境条件的调节[36]。植物功能多样性与生态系统功能之间也并非始终表现为稳定的正相关关系，其作用方向和强度取决于所选择的功能性状、群落结构及具体生态过程[37]。另一方面，在高营养盐条件下，资源限制的减弱可能强化优势种或特定性状组合的作用，使选择效应超过性状互补效应，从而削弱功能多样性与 EMF 之间的关系，这与营养加富可能削弱多样性效应的研究认识相一致[23-24]。不同生态系统功能对植物功能多样性的响应方向可能并不一致，多个单功能经标准化后综合形成 EMF 时，功能之间的差异和权衡可能发生相互抵消，从而进一步削弱功能多样性与 EMF 之间的总体关系[38]。黑藻鳞芽数量仅反映黑藻单一物种的营养繁殖响应，因此其与植物群落功能多样性之间缺乏显著关系，不能进一步外推为整个植物群落繁殖功能的变化。由此可见，植物功能多样性的生态效应具有明显的情景依赖性，其方向和强度会随环境条件及生态过程而变化。

3.3 营养级结构复杂度对生态系统多功能性的作用机制

营养级结构复杂度与生态系统多功能性的关系具有明显的情景依赖性，其作用路径随营养水平发生变化。在低营养盐处理下，营养级结构复杂度对 EMF 具有显著负向直接作用，而黑藻生物量与 EMF 和 RaoQ 均显著正相关，但未形成经 RaoQ 影响 EMF 的显著间接路径。营养级结构复杂度的负向直接作用表明，本实验所设置的消费者加入和营养级结构增加并不一定会促进所有生态功能。虽然较复杂的食物网可能通过营养级联提高部分功能，但能量传递损耗、摄食关系变化以及不同生态功能之间的权衡也可能抵消这种促进作用[27,29]。在资源相对有限时，新加入的消费者还可能增强系统内对有限资源的间接竞争，使营养级结构复杂度对 EMF 表现为负向效应。在中营养盐处理下，复杂度的作用主要体现为与特定植物生物量相关的路径，但营养级结构复杂度和 FDis 对 EMF 的直接作用均不显著。这说明中营养盐条件下 EMF 的变化主要与特定植物生物量有关。该结果更接近优势种或物种身份效应，即特定植物的生物量变化比群落性状差异更直接地决定综合功能。在高营养盐处理下，营养级结构复杂度对 EMF 的直接作用同样不显著，EMF 主要与黑藻生物量及 FDiv 的变化相关。高资源条件可能降低物种间资源互补的重要性，并强化优势植物生物量对生态系统过程的控制，这与营养加富削弱多样性功能效应的研究结果一致[23-24]。FDiv 与 EMF

之间的负向趋势还可能反映不同生态功能之间的权衡，即性状分化增强并不保证生产力、稳定性和养分削减等功能同步提高[34]。总体而言，我们的研究结果表明 EMF 变化主要与特定植物生物量相关，而对植物功能多样性中介机制的证据相对有限。

综上，富营养化背景下生态系统多功能性的变化具有明显的结构依赖性。营养水平主要通过改变资源供给影响不同单一生态过程，而营养级结构则通过改变消费者作用和植物生物量进一步影响 EMF。营养级结构复杂度对 EMF 的显著负向直接作用仅出现在低营养盐处理下；在中营养盐和高营养盐处理下，EMF 主要与特定植物生物量变化相关，植物功能多样性的显著中介作用未得到支持。这说明生态系统功能的形成是资源条件、生物相互作用和植物响应共同作用的结果。需要强调的是，本研究所得结果主要反映特定物种组合、投放密度和实验时段内消费者添加的效应。因此，本研究为理解营养盐背景下消费者添加与生态系统功能之间的关系提供了实验依据，但尚不足以直接形成食物网结构优化的具体管理方案；相关管理应用仍需在包含更多消费者物种和密度梯度、覆盖更长时间尺度的实验及野外研究中进一步验证。

声明：田玉清负责研究设计、数据分析及论文初稿撰写；彭秋桐负责数据采集、预处理与实验；徐芷妍、张旭、欧文慧负责实验样品采集与结果验证；李中强负责研究构思、论文审阅与编辑、监督指导。作者未使用生成式 AI，全体作者均对最终文稿内容知情并同意发表，论文全部内容由署名作者承担完整学术责任。

4 参考文献

[1] Tan ZQ, Li YL, Zhang Q *et al*. Progress of hydrological process researches in lake wetland: A review. *J Lake Sci*, 2022, **34**(1): 18-37. DOI: 10.18307/2022.0104. [谭志强, 李云良, 张奇等. 湖泊湿地水文过程研究进展. 湖泊科学, 2022, **34**(1): 18-37.]

[2] Wang Z, Tao LL, Han C *et al*. Effects of human activities on nitrogen and phosphorus load dynamics in the Wuliangsuhai Lake Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 2026, **46**(8): 4223-4238. DOI: 10.20103/j.stxb.202506061435. [王治, 陶亮亮, 韩超等. 人类活动对乌梁素海流域水体氮磷负荷变化的影响. 生态学报, 2026, **46**(8): 4223-4238.]

[3] 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.

[4] 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.

[5] Zhang XG, Cheng CY, Tan L *et al*. Nutrient enrichment weakens aquatic ecosystem stability *via* reduced species asynchrony and species richness. *Ecological Indicators*, 2025, **175**: 113588. DOI: 10.1016/j.ecolind.2025.113588.

[6] Xu ZW, Guo X, Allen WJ *et al*. Plant community diversity alters the response of ecosystem multifunctionality to multiple global change factors. *Global Change Biology*, 2024, **30**(2): e17182. DOI: 10.1111/gcb.17182.

[7] Huang MJ, Reich PB, Wang SP *et al*. Nitrogen and CO_2 enrichment interact to decrease biodiversity impact on complementarity and selection effects. *Nature Communications*, 2025, **16**: 7445. DOI: 10.1038/s41467-025-62691-0.

[8] Dirnböck T, Grandin U, Bernhardt-Römermann M *et al*. Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. *Global Change Biology*, 2014, **20**(2): 429-440. DOI: 10.1111/gcb.12440.

[9] He Q, Silliman BR. Biogeographic consequences of nutrient enrichment for plant–herbivore interactions in coastal wetlands. *Ecology Letters*, 2015, **18**(5): 462-471. DOI: 10.1111/ele.12429.

[10] Leibold MA. Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *The American Naturalist*, 1989, **134**(6): 922-949. DOI: 10.1086/285022.

[11] Davis JM, Rosemond AD, Eggert SL *et al*. Long-term nutrient enrichment decouples predator and prey production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**(1): 121-126. DOI: 10.1073/pnas.0908497107.

[12] Zhang QG, Zhang DY. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent advances and trends. *Biodiversity Science*, 2003, **11**(5): 351-363. DOI: 10.3321/j.issn: 1005-0094.2003.05.001. [张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向. 生物多样性, 2003, **11**(5): 351-363.]

[13]Li YQ, Wang ZH. Functional biogeography of plants: research progresses and challenges. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, **47**(2): 145-169. [李耀琪, 王志恒. 植物功能生物地理学的研究进展与展望. 植物生态学报, 2023, **47**(2): 145-169.]

[14] Jing X, He JS. Relationship between biodiversity, ecosystem multifunctionality and multiserviceability: Liter-ature overview and research advances.

Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, **45**(10): 1094-1111. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0154. [井新, 贺金生. 生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望. 植物生态学报, 2021, **45**(10): 1094-1111.]

[15] Li Y, Liu XJ. Multitrophic biodiversity and terrestrial ecosystem multifunctionality: Advances and perspectives. *Scientia Sinica*: *Vitae*, 2024, **54**(4): 739-750. [李逸, 刘晓娟. 多营养级生物多样性与陆地生态系统多功能性: 研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2024, **54**(4): 739-750.]

[16] Wang YH, Shan H, Chou QC *et al*. Macrophyte species diversity and community stoichiometric homeostasis are correlated with different dimensions of stability following disturbance. *Journal of Ecology*, 2025, **113**(9): 2682-2697. DOI: 10.1111/1365-2745.70122.

[17] Wang K, Wang C, Feng XM *et al*. Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(1): 11-23. DOI: 10.5846/stxb202105141263. [王凯, 王聪, 冯晓明等. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. 生态学报, 2022, **42**(1): 11-23.]

[18] Qin S, Cui JS, Shen LN *et al*. The influences of eutrophication for the carbon and nitrogen sources for aquatic consumer communities—a case study in Lake Baiyangdian. *J Lake Sci*, 2020, **32**(6): 1657-1670. DOI: 10.18307/2020.0608. [秦珊, 崔建升, 申立娜等. 富营养化对湖泊消费者群落碳源和氮源的影响——以白洋淀为例. 湖泊科学, 2020, **32**(6): 1657-1670.]

[19] Xu ZY, Yang H, Mao HZ *et al*. Environment and time drive the links between the species richness and ecosystem multifunctionality from multitrophic freshwater mesocosms. *Frontiers in Marine Science*, 2023, **10**: 1125705. DOI: 10.3389/fmars.2023.1125705.

[20] Mao HZ, Yang H, Xu ZY *et al*. Responses of submerged macrophytes to different particle size microplastics and tetracycline co-pollutants at the community and population level. *Journal of Hazardous Materials*, 2024, **464**: 132994. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2023.132994.

[21] Hu ZF, Chang J, Tong Q *et al*. High-throughput sequencing analysis of intestinal flora diversity of two freshwater snails(*Radix auricularia* and *Planorbella trivolvis*). *Chinese Journal of Biotechnology*, 2020, **36**(12): 2622-2634. DOI: 10.13345/j.cjb.200322. [胡宗福, 常杰, 佟庆等. 高通量测序方法分析两种草食性淡水螺肠道菌群多样性. 生物工程学报, 2020, **36**(12): 2622-2634.]

[22] Kou CN, Li J, Chen WT *et al*. Comparative study of the morphological variation in the feeding organs of seven Cyprinid species in the lower reaches of the Pearl River. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2023, **30**(7): 907-920. DOI: 10.12264/JFSC2023-0101. [寇春妮, 李捷, 陈蔚涛等. 珠江下游 7 种典型鲤科鱼类摄食器官形态特征比较. 中国水产科学, 2023, **30**(7): 907-920.]

[23] 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.

[24] Hu ZK, Delgado-Baquerizo M, Fanin N *et al*. Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships. *Nature Communications*, 2024, **15**: 2858. DOI: 10.1038/s41467-024-47323-3.

[25]Qin BQ, Gao G, Zhu GW *et al.* Lake eutrophication and its ecosystem response. *Chinese Science Bulletin*, 2013, **58**(10): 855-864. [秦伯强, 高光, 朱广伟等. 湖泊富营养化及其生态系统响应. 科学通报, 2013, **58**(10): 855-864.]

[26] Jeppesen E, Peder Jensen J, SØndergaard M *et al*. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: Changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 2000, **45**(2): 201-218. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2000.00675.x.

[27] Duffy JE, Cardinale BJ, France KE *et al*. The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 2007, **10**(6): 522-538. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x.

[28] Ci L, Mao JZ, Huang SF. Theory and application of biomanipulation and non-traditional biomanipulation. *Ecological Science*, 2012, **31**(1): 86-90. [此里能布, 毛建忠, 黄少峰. 经典与非经典生物操纵理论及其应用. 生态科学, 2012, **31**(1): 86-90.]

[29] Gravel D, Albouy C, Thuiller W. The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 2016, **371**(1694): 20150268. DOI: 10.1098/rstb.2015.0268.

[30] Mehner T, Attermeyer K, Brauns M *et al*. Trophic transfer efficiency in lakes. *Ecosystems*, 2022, **25**(8): 1628-1652. DOI: 10.1007/s10021-022-00776-3.

[31] Cheng HW, Feng MJ, Zhang PY *et al*. Effects of warming on aquatic snails and periphyton in freshwater ecosystems with and without predation by common carp. *Water*, 2023, **15**(1): 153. DOI: 10.3390/w15010153.

[32] Huser BJ, Bajer PG, Chizinski CJ *et al*. Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on sediment mixing depth and mobile phosphorus mass in the active sediment layer of a shallow lake. *Hydrobiologia*, 2016, **763**(1): 23-33. DOI: 10.1007/s10750-015-2356-4.

[33] Zhang XF, Liu ZW, Jeppesen E *et al*. Effects of benthic-feeding common carp and filter-feeding silver carp on benthic-pelagic coupling: Implications for shallow lake management. *Ecological Engineering*, 2016, **88**: 256-264. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2015.12.039.

[34] de Bello F, Lavorel S, Hallett LM *et al*. Functional trait effects on ecosystem stability: Assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 2021,

36(9): 822-836. DOI: 10.1016/j.tree.2021.05.001.

[35] Li ZY, Ye XZ, Wang SP. Ecosystem stability and its relationship with biodiversity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, **45**(10): 1127-1139. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0116. [李周园, 叶小洲, 王少鹏. 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. 植物生态学报, 2021, **45**(10): 1127-1139.]

[36] Zhang QG, Zhang DY. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent advances and controversies. *Biodiversity Science*, 2002, **10**(1): 49-60. DOI: 10.3321/j.issn: 1005-0094.2002.01.008. [张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论. 生物多样性, 2002, **10**(1): 49-60.]

[37] Li RX, Ding Y, Ma WJ *et al*. Research advances in plant functional diversity and its relationship with ecosystem functions. *Ecology and Environment Sciences*, 2016, **25**(6): 1069-1075. [李瑞新, 丁勇, 马文静等. 植物功能多样性及其与生态系统功能关系研究进展. 生态环境学报, 2016, **25**(6): 1069-1075.]

[38] Xu W, Ma ZY, Jing X *et al*. Biodiversity and ecosystem multifunctionality: Advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 2016, **24**(1): 55-71. DOI: 10.17520/biods.2015091 [徐炜, 马志远, 井新等. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. 生物多样性, 2016, **24**(1): 55-71.]