

Huang J H, Du C H, Zhou J B, *et al.* Multidimensional diversity of freshwater benthic macroinvertebrate under multiple environmental stressors [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2025, 49(10): 102508. [黄金赫, 杜澄浩, 周俊波, 等. 多重环境胁迫下淡水底栖动物的多维多样性研究 [J]. 水生生物学报, 2025, 49(10): 102508.]

多重环境胁迫下淡水底栖动物的多维多样性研究

黄金赫¹ 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: 为了探究气候变暖、水体富营养化和杀虫剂污染等常见胁迫源对淡水底栖动物多样性的影响, 研究利用中宇宙系统模拟了多重环境胁迫下的淡水生态系统, 对连续脉冲与恢复不同阶段底栖动物群落多样性及其相关性进行了分析。研究结果表明, 变暖能够显著提高底栖动物物种多样性和功能丰富度(Functional richness, FRic; $P < 0.01$), 但这一正向效应在持续变暖后消失。营养添加对多样性未产生直接的显著影响, 但对平均分类差异指数(Delta+)产生了正面的持久影响($P < 0.05$)。杀虫剂(吡虫啉)脉冲主要影响功能多样性, 脉冲早期为负面效应($P < 0.05$), 连续脉冲后则产生正向效应($P < 0.01$), 但在恢复后期没有显著效应。三种胁迫源的共同作用会对功能多样性主要指数造成持久损害($P < 0.05$)。相关性分析结果表明, 物种多样性和功能多样性之间显著正相关($P < 0.05$), 系统发育多样性和功能多样性的部分指数在不同实验阶段也存在显著相关性($P < 0.05$), 而功能多样性内部指数的相关性强度随实验进行逐渐增强。研究结果强调了长期变暖会放大人为环境胁迫对淡水生态系统功能的潜在危害, 功能多样性对胁迫源的影响更加敏感, 而系统发育多样性能够更好地反映受胁迫水体的群落恢复情况, 淡水生态系统恢复效果评价需要综合多维多样性以提高真实性和准确性。综上所述, 研究揭示了多重环境胁迫下淡水底栖动物多维多样性的动态响应特征, 并为环境胁迫及恢复后底栖动物多样性的综合分析提供了新的见解。

关键词: 多重胁迫; 底栖动物; 恢复; 物种多样性; 系统发育多样性; 功能多样性

中图分类号: Q178.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)10-102508-14

doi: 10.3724/1000-3207.2025.2025.0069 **CSTR:** 32229.14.SSSWXB.2025.0069



淡水生态系统目前受到多重环境胁迫, 如气候变暖、富营养化及农药污染等。气候变暖对淡水生态系统健康造成严重影响, 未来这种趋势还将持续存在。除了气候变暖, 其他环境胁迫同样对脆弱的淡水生态系统构成威胁^[1]。城市化和农业活动带来的富营养化和杀虫剂污染作为最典型的人为胁迫源, 以脉冲释放的形式影响水体, 并可能为水体的生态功能造成长期损害^[2]。此外, 气候变化与这些胁迫源相互作用, 会加剧水生态系统的破坏, 并产生更复杂且难以预测的影响^[3, 4]。

底栖动物是淡水生态系统重要组成部分, 具有

重要的生态功能。作为衡量水体生境质量的重要生物指标^[5], 其多样性反映了生态系统结构和功能的健康水平。现有的关于多重环境胁迫下淡水底栖动物群落响应的研究, 主要关注于底栖动物的群落结构及物种多样性(Species diversity, SD)^[6, 7]。尽管物种多样性被认为能够有效捕捉物种的扩散过程^[8], 但研究表明, 基于物种进化关系分析的系统发育多样性(Phylogenetic diversity, PD)在环境监测中能够比传统生物多样性指数更具应用价值^[9]。系统发育多样性能够衡量物种间进化途径的长度, 为生物多样性评估带来重要的进化视角。此外, 结合功

收稿日期: 2025-03-05; 修订日期: 2025-05-16

基金项目: 湖北省重点研发计划(2023BBB007); 国家重点研发计划(2023YFD2400900)资助 [Supported by the Hubei Provincial Key Research and Development Program (2023BBB007); the National Key Research and Development Program of China (2023YFD2400900)]

作者简介: 黄金赫(2000—), 男, 硕士研究生; 主要从事底栖动物生态学研究。E-mail: huangjinhe@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 张敏(1978—), 女, 副教授, 博士; 主要研究方向为淡水生态学。E-mail: zhm7875@mail.hzau.edu.cn

能嵌套成分的功能多样性(Functional diversity, FD)可以反映群落对环境胁迫的一致性响应,并可能揭示物种的早期灭绝风险^[10, 11],对于解析群落功能状态至关重要。

尽管这3种多样性通常存在一定的正相关关系^[12, 13],但不同多样性的响应并不同步^[14, 15]。这种异步现象表明,生物群落的不同层面对环境变化的敏感性存在差异。因此,综合考虑不同维度的多样性,对于全面理解底栖动物群落装配机制及其对多重环境胁迫的响应十分重要。此外,不同多样性指数所提供的互补信息,不仅有助于提高群落分析的准确性,还能优化生物多样性保护和管理策略。

现有关于多重胁迫的中观尺度水生态实验主要关注胁迫源的短期效应,同时较少考虑不同胁迫源的类型差异。具体来说,与持续存在的气候变暖不同,富营养化和杀虫剂等胁迫源可以通过管理措施加以控制或去除。因此,亟需加强对人为胁迫源去除后生态系统恢复过程的长期研究。本研究通过综合考虑变暖、富营养化、杀虫剂污染这3种常见的淡水胁迫源,开展多重环境胁迫实验。通过分析不同维度多样性的响应模式及其相关性趋势,旨在揭示底栖动物多样性在多重环境胁迫不同阶段的变化规律,并探讨不同多样性之间的相互关系及其潜在机制。

1 材料与方法

1.1 实验设置

本实验所使用的中宇宙系统位于华中农业大学淡水水产健康养殖湖北省协同创新中心,由48个圆柱形聚乙烯桶组成(容积2500 L,直径1.5 m,高1.4 m)。每个中宇宙系统底部的一半填充10 cm厚度的淡水湖泊(梁子湖,30°11'3"N, 114°37'59"E)均质沉积物,沉积物经过5 mm×5 mm的金属网筛除残渣、沉水植物种子和大型软体动物,并种植当地优势沉水植物——菹草(*Potamogeton crispus*)和轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)各50 g。为了更真实地模拟自然生态系统,每个中宇宙系统中加入了等量的底栖动物和鱼类,包括:壳高1—2.5 cm的椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*)14只和壳高2.5 cm左右的铜锈环棱螺(*Bellamya aeruginosa*)20只;体长3 cm左右的中华鲮(*Rhodeus sinensis*)和体长4 cm左右的鲫(*Carassius auratus*)各4条;体长4 cm左右的日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)5只,这些生物为该地区的常见物种,同时密度和生物量在自然界中出现的范围内^[16—19]。实验系统的水位通过自来水和降雨补充至1.2 m,并向每个中宇宙系统中引入10 L天然湖水(南湖,30°28'57"N, 114°22'34"E),以接种

浮游生物群落。本研究在每个中宇宙的底部放置了一个特制的金属框(长15 cm,宽15 cm,高7.5 cm,孔径1.2 cm),内部填充满直径约5 cm的鹅卵石,用于对底栖动物进行长期定量采集^[20]。

2021年,本实验开展了3个胁迫源(变暖、营养添加、杀虫剂暴露)的全因子实验,每个处理设置6个重复,并随机分配在所有中宇宙系统中。中宇宙系统经过2个月的稳定后,于2021年4月8日开始添加实验处理。变暖处理使用加热器(600 W),使中宇宙系统水温较环境水温升高3.5℃,并模拟了每年5次热浪事件。热浪的频率和幅度基于长江中下游地区历史气象数据,并结合20世纪末气候变暖情景进行模型预测^[21, 22]。营养盐和杀虫剂处理均以脉冲形式每两周添加,并根据当地农业活动和降水波动调整剂量^[23]。营养盐添加采用NaNO₃和KH₂PO₄溶液,以10:1的质量比添加氮和磷,氮磷营养负荷分别为0.90和0.09 mg/L。杀虫剂处理选用新烟碱类杀虫剂吡虫啉(70%活性成分,PD20120072,德国拜耳),水体平均剂量为32.67 μg/L。2021年11月,中宇宙系统排水并收获水体中的动植物样品。2022年1月8日,使用自来水补充水位后实验继续进行。2022年,营养盐和杀虫剂暴露均停止添加,而变暖处理仍然保留,以模拟在变暖情景下,水生生态系统在去除脉冲胁迫后的恢复过程,热浪的频率和幅度和2021年相同。

1.2 样品采集与分析方法

本实验在2021年4月对中宇宙系统中的底栖动物进行第1次采样,以评估群落的初始状态。随后,在2021年5月(脉冲早期阶段)和2021年11月(连续脉冲阶段)分别采集底栖动物样品,以评估群落对胁迫的响应。2022年5月(恢复早期阶段)和2022年11月(恢复后期阶段)进行了两次相同的采样,以评估群落的恢复情况。在采样过程中,通过冲洗鹅卵石收集金属框内所有底栖动物,并对采集到的样品进行了形态学鉴定、计数及称重分析。针对每个实验阶段的底栖动物样品,本文计算了各分类单元的优势度(Y)^[24]。

1.3 多样性指数的选择

本研究计算了3种类型生物多样性指数,以衡量底栖动物的物种、系统发育和功能多样性。

(1)物种多样性:采用物种丰富度指数(Species Richness Index, SR)表示物种多样性。

(2)系统发育多样性:由于缺少实际的系统发育信息,本研究基于样品的物种名录构建了林奈分类树,以替代系统发育进化树。已有研究表明,该方法可以有效替代真正的系统发育信息,并被

广泛应用^[25, 26]。本研究的发育树设置了5个分类层级: 纲、目、科、属、种, 并依据分类层级加权计算分类树的路径长度, 较高分类级别赋予更高权重。采用两个指数衡量底栖动物的系统发育特征: 平均分类差异指数(Delta+), 用于衡量物种间系统发育关系的紧密程度; 分类差异变异指数(Lambda+), 反映系统发育树分布的不均匀性。系统发育多样性指数使用R语言“vegan”包中的“taxondive”函数计算^[27]。

(3)功能多样性: 本研究选取了8个功能性状来计算功能多样性(表 1), 涵盖底栖动物的生活史、形态及生理特征, 共分为26个性状类别。性状数据来源于已发表的论文^[28, 29]、出版物^[30]、数据库^[31, 32]及样本观察, 并采用离散型数值对各性状类别进行赋值^[33]。基于性状信息与物种丰度矩阵, 计算以下4个功能多样性指数: 功能丰富度(Functional richness, FRic), 衡量群落内物种占据功能空间的范围; 功能均匀度(Functional evenness, FEve), 反映功能性状的分布均匀性; Rao二次熵指数(Rao's quadratic entropy, RaoQ), 反映成对物种之间的性状差异; 功能冗余度(Functional redundancy, FRed), 表示功能性状的重叠程度。功能冗余度使用“adiv”包的“uniqueness”函数计算^[34], 其余功能多样性指数使用“FD”包的“dbFD”函数计算^[35]。

1.4 统计分析

使用多个线性模型(“lm”函数)评估不同胁迫源(单一或组合)在各实验阶段对群落总丰度、总生物量和多样性指数的影响。使用Ⅲ型方差分析(“car”包的“Anova”函数)检验统计结果的显著性^[36], 并通过绘制模型残差的QQ图评估残差的正态性。对于不满足正态性假设的数据, 通过对数转换或平方根转换等方法改善数据的正态性。当 $P < 0.05$ 时, 认为具有统计学意义。

为了探究不同实验阶段物种多样性、系统发育多样性和功能多样性指数之间的相关性, 针对实验初始阶段、连续脉冲阶段及恢复后期阶段, 我们使用Spearman相关系数, 并利用散点图矩阵来探究各阶段多样性指数之间的关联强度和方向。当显著性检验 $P < 0.05$ 时, 认为具有统计学意义。

所有的统计分析均在RStudio (2023)中使用R软件(R version 4.3.2)进行^[37]。

2 结果

2.1 群落的组成特征

本研究对收集到的底栖动物进行鉴定, 得到了3个门类共64个分类单元(表 2)。不同实验阶段的

优势种($Y \geq 0.02$)包括宽身舌蛭(*Glossiphonia lata*)、苏氏尾鳃蚓(*Branchiura sowerbyi*)、水丝蚓属(*Limnodrilus* sp.)、摇蚊属(*Chironomus* sp.)、雕翅摇蚊属(*Glyptotendipes* sp.)、多足摇蚊属(*Polypedilum* sp.)、无突摇蚊属(*Ablabesmyia* sp.)、径石蛾属(*Ecnomus* sp.)、铜锈环棱螺(*Bellamya aeruginosa*)、梨形环棱螺(*Bellamya purificata*)及椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*)。

表 1 中宇宙系统中底栖动物生物性状、性状类别及赋值

Tab. 1 Functional traits, categories and scores of the benthic macroinvertebrate in mesocosms

类别 Categories	性状 Traits	性状类别 Trait categories	赋值 Score	编码 Code
生活史Life History	体长Body size	小Small (<9 mm)	1	t11
		中等Middle (9—16 mm)	2	t12
		大Large (>16 mm)	3	t13
	世代数 Voltinism	单世代 Univoltine	1	t21
		多世代 Multivoltine	2	t22
	营养类群 Trophic groups	滤食者 Collector-filterer (CF)	1	t31
		集食者 Collector-gatherer (CG)	2	t32
		刮食者Scraper (HB)	3	t33
		碎食者Shredder (SH)	4	t34
		捕食者Predator (PR)	5	t35
		掘穴者Burrower (BU)	1	t41
		攀爬者Climber (CB)	2	t42
		匍匐者Sprawler (SP)	3	t43
		附着者Clinger (CN)	4	t44
		游泳者Swimmer (SW)	5	t45
形态特征 Morphological traits	体型Body shape	流线型 Hydrodynamic	1	t51
		非流线型Not hydrodynamic	2	t52
	外骨骼或保护性结构 Exoskeleton or external protection	虫体柔软Soft body	1	t61
		轻微骨化 Lightly protected	2	t62
		骨化良好Well protected	3	t63
生理特征 Physiological traits	最适温度 Thermal optima	嗜冷Cold	1	t71
		广温性 Eurythermic	2	t72
		嗜热Warm	3	t73
	呼吸方式 Respiration	表皮Cutaneous	1	t81
		鳃Gills	2	t82
		气门Stigma	3	t83

初始状态下各处理间群落组成相似(图 1a), 摇蚊科(Chironomidae)是优势类群。脉冲早期阶段(图 1b), 杀虫剂使群落中的水生昆虫占比明显下降, 这在变暖情况下更明显。连续脉冲阶段(图 1c), 变暖处理使环节动物占比下降, 水生昆虫占比上升; 杀虫剂对水生昆虫群落占比依旧有负面影响, 但是主要对蜉蝣目(Ephemeroptera)和毛翅目(Trichoptera)类群产生危害, 而摇蚊科占比较高。恢复早期阶段(图 1d), 杀虫剂群落的水生昆虫占比恢复迅速, 相反, 环节动物占比下降。恢复后期阶段(图 1e), 主要差异表现为营养添加群落中蜉蝣目和毛翅目类群占比较高, 而蜻蜓目(Odonata)占比较低。

2.2 多维多样性的响应

在总丰度方面(图 2), 仅变暖对总丰度(Abundance)有显著影响(表 3), 即在连续脉冲阶段, 总丰度极显著上升, 而在恢复早期阶段, 总丰度显著下降。各处理对生物量(Biomass)均未表现出显著的单独和交互作用。

在物种多样性方面(图 2和表 3), 变暖导致连续脉冲阶段物种丰富度指数(SR)极显著上升。营养添加和杀虫剂没有显著影响。

在系统发育多样性方面(图 3和表 4), 营养添加导致恢复后期平均分类差异指数(Delta+)显著上升; 杀虫剂导致恢复早期阶段Delta+显著下降。在分类

表 2 中宇宙系统中底栖动物名录及优势度指数

Tab. 2 List and dominance index of the benthic macroinvertebrate in mesocosms

物种Species	2021			2022		物种Species	2021			2022	
	4月	5月	11月	5月	11月		4月	5月	11月	5月	11月
巴蛭 <i>Barbronia weberi</i>	0	0				筒水蛭属 <i>Parapoynx</i> sp.			0	0.005	
扁舌蛭 <i>Glossiphonia complanata</i>	0					碧伟蛭 <i>Anax parthenope</i>			0	0	
宽身舌蛭 <i>Glossiphonia lata</i>	0.045	0.229	0.001	0		瘦螭属 <i>Ischnura</i> sp.		0	0.013	0.003	0.020
苏氏尾鳃蚓 <i>Branchiura sowerbyi</i>	0.002	0.008	0.010	0.026	0.031	尾螭属 <i>Paracercion</i> sp.			0	0	
水丝蚓属 <i>Limnodrilus</i> sp.	0.137	0.009	0.158	0.253	0.089	白尾灰蜻 <i>Orthetrum albistylum</i>			0	0	
肥满仙女虫 <i>Nais inflata</i>			0			狭腹灰蜻 <i>Orthetrum sabina</i>				0	
龙虱科Dytiscidae				0		玉带蜻 <i>Pseudothemis zonata</i>			0	0.006	
牙甲科Hydrophilidae				0		赤蜻属 <i>Sympetrum</i> sp.			0.014	0.016	
螳科Ceratopogonidae				0		径石蛾属 <i>Ecnomus</i> sp.		0.191	0.057	0.302	0.230
摇蚊属 <i>Chironomus</i> sp.	0.537	0.001	0.038	0.005	0.081	具角无齿蚌 <i>Anodonta angula</i>		0			
隐摇蚊属 <i>Cryptochironomus</i> sp.				0		瓶螺属 <i>Pila</i> sp.		0			
二叉摇蚊属 <i>Dicrotendipes</i> sp.	0	0		0.001		大瓶螺 <i>Pomacea canaliculata</i>				0	
内摇蚊属 <i>Endochironomus</i> sp.				0		铜锈环棱螺 <i>Bellamyia aeruginosa</i>	0.004	0.022	0.004	0	0
雕翅摇蚊属 <i>Glyptotendipes</i> sp.	0.009	0.001	0.120	0.001	0.072	角形环棱螺 <i>Bellamyia angularia</i>			0.002	0	0
哈摇蚊属 <i>Harnischia</i> sp.				0	0	双旋环棱螺 <i>Bellamyia dispiralis</i>		0	0		
拟摇蚊属 <i>Parachironomus</i> sp.	0.003	0.001	0.008	0		梨形环棱螺 <i>Bellamyia purificata</i>	0.003	0.038	0.001	0.001	0
拟长跗摇蚊属 <i>Paratanytarsus</i> sp.	0					方形环棱螺 <i>Bellamyia quadrata</i>	0	0		0	
多足摇蚊属 <i>Polypedilum</i> sp.	0.144	0.003	0	0.080	0.113	折叠萝卜螺 <i>Radix plicatula</i>		0	0		
长跗摇蚊属 <i>Tanytarsus</i> sp.	0					椭圆萝卜螺 <i>Radix swinhoei</i>	0	0.006	0.086	0.036	0.043
无突摇蚊属 <i>Ablabesmyia</i> sp.	0.001	0.004		0.025		尖膀胱螺 <i>Physa acuta</i>			0	0	0.001
前突摇蚊属 <i>Procladius</i> sp.				0.003		白旋螺 <i>Gyraulus albus</i>	0			0	
流粗腹摇蚊属 <i>Rheopelopia</i> sp.	0					尖口圆扁螺 <i>Hippeutis cantori</i>	0	0.001			
长足摇蚊属 <i>Tanytus</i> sp.	0		0			大脐圆扁螺 <i>Hippeutis umbilicalis</i>	0	0.001	0.007	0.005	0.002
异环足摇蚊属 <i>Acricotopus</i> sp.				0.009	0	半球多脉扁螺 <i>Polypylis hemisphaerula</i>	0				
环足摇蚊属 <i>Cricotopus</i> sp.		0	0.014	0.002		拟沼螺属 <i>Assiminea</i> sp.	0	0.003			
水摇蚊属 <i>Hydrobaenus</i> sp.				0		紧缢小田螺 <i>Paludinella stricta</i>		0			
刀突摇蚊属 <i>Psectrocladius</i> sp.				0		长角涵螺 <i>Alocinma longicornis</i>			0.009	0.001	
四节蜉属 <i>Baetis</i> sp.			0			赤豆螺 <i>Bithynia fuchsiana</i>	0.002	0.001	0	0	
二翅蜉属 <i>Cloeon</i> sp.	0					榔豆螺 <i>Bithynia misella</i>	0.001				
黑四节蜉属 <i>Nigrobaetis</i> sp.			0	0		大沼螺 <i>Parafossarulus eximius</i>		0			
细蜉属 <i>Caenis</i> sp.	0					纹沼螺 <i>Parafossarulus striatulus</i>			0.002	0	0.001
邻固蜉属 <i>Paraplea</i> sp.			0	0		盘螺属 <i>Valvata</i> sp.		0			

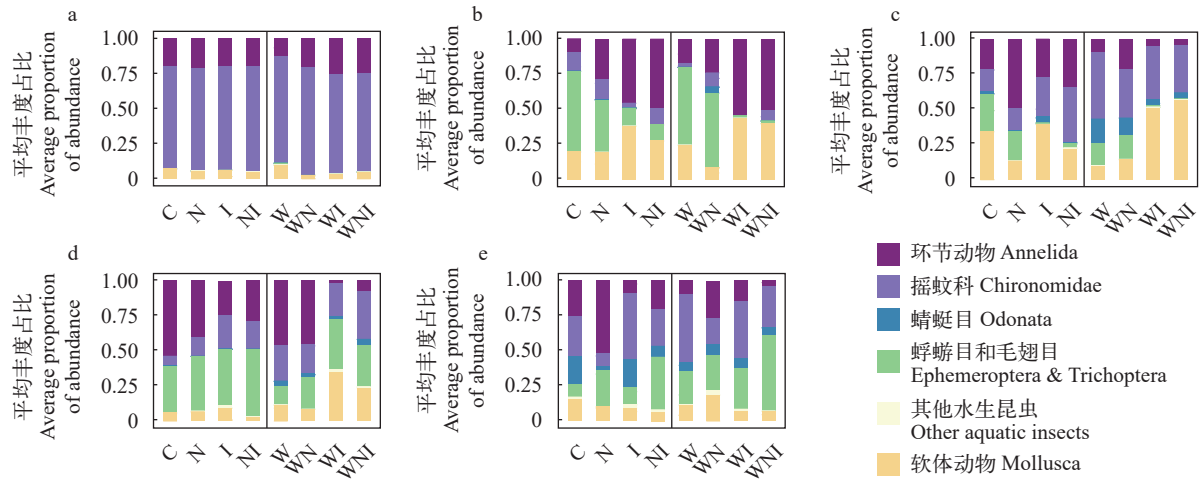


图1 底栖动物相关类群在实验过程中的平均丰度占比

Fig. 1 Average proportions of relative taxa abundance during the experimental period for benthic macroinvertebrates

a—e 依次表示实验初始阶段、脉冲早期阶段、连续脉冲阶段、恢复早期阶段以及恢复后期阶段; C. 对照; N. 营养添加; I. 杀虫剂; W. 变暖

a—e sequentially represent the initial stage, the early pulse stage, the continuous pulse stage, the early recovery stage, and the late recovery stage of the experiment; C. control; N. nutrient loading; I. insecticide; W. warming

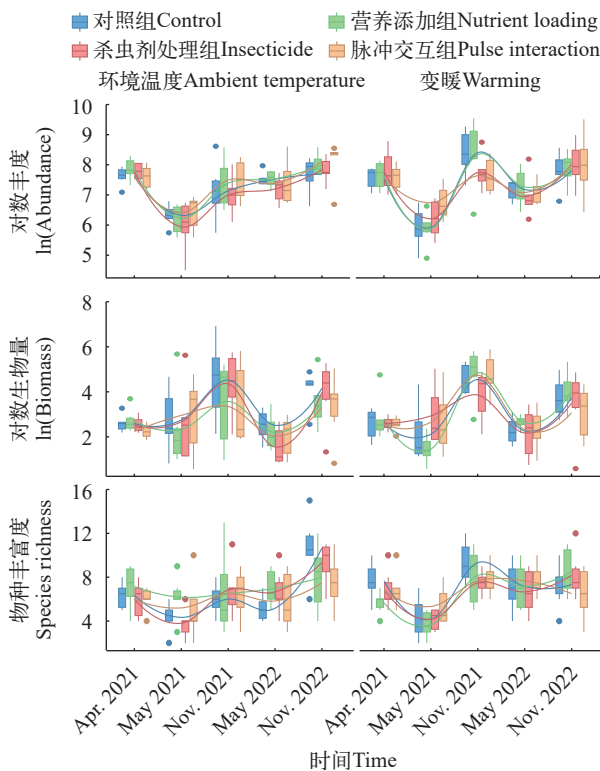


图2 实验不同阶段底栖动物丰度、生物量和物种多样性的变化
Fig. 2 The abundance, biomass, and species diversity of benthic macroinvertebrate at different stages of the experiment

时间依次表示实验初始阶段、脉冲早期阶段、连续脉冲阶段、恢复早期阶段和恢复后期阶段; 下同

Time sequentially represents the initial stage, the early pulse stage, the continuous pulse stage, the early recovery stage, and the late recovery stage of the experiment; the same applies below

差异变异指数(Lambda+)上, 各处理均未对Lambda+产生显著的单独和交互作用。

在功能多样性方面(图4和表5)。变暖导致连续脉冲阶段和恢复早期阶段功能丰富度(FRic)极显著上升。杀虫剂导致功能均匀度(FEve)和Rao二次熵指数(RaoQ)在脉冲早期阶段显著下降, 但是连续脉冲阶段极显著上升。在功能冗余度(FRed)方面, 各处理仅在恢复阶段和对照组之间存在显著差异, 其中变暖和杀虫剂均导致恢复早期阶段FRed极显著上升。

三种胁迫源的显著交互作用仅体现在功能多样性上(表5)。恢复早期阶段, 变暖和营养添加对杀虫剂提升FRed的效应分别产生了显著协同作用和极显著拮抗作用。此外, 在脉冲早期阶段, 变暖、杀虫剂和营养添加的三者共同交互作用显著提升FRic, 但在恢复后期阶段极显著降低FEve, 显著降低RaoQ, 同时显著提升FRed。

2.3 多样性指数之间的相关性分析

结果显示, 底栖动物群落的SR和FRic始终保持极显著正相关关系, SR在恢复后期阶段和其他的功能多样性正向指标(FEve、RaoQ)也呈显著正相关。但SR与系统发育多样性指数未表现出显著相关性(图5—7)。系统发育多样性内部, Lambda+和Delta+始终保持极显著的负相关关系, 实验初始阶段的相关性最强($r = -0.92$; 图5)。功能多样性内部, 正向指标之间呈正相关, 并与反向指标(FRed)呈负相关(图5—7)。但不同实验阶段的显著性存在差

表3 丰度、生物量和物种多样性的显著性检验P值

Tab. 3 The significance test *P*-value of abundance, biomass and species diversity

参数Parameter	时间Time	处理Treatment						
		W	N	I	W×N	W×I	N×I	W×N×I
丰度Abundance	Apr. 2021	0.578	0.888	0.914	0.712	0.631	0.156	0.818
	May 2021	0.801	0.260	0.159	0.810	0.066	0.123	0.993
	Nov. 2021	0.001 ↑	0.522	0.133	0.317	0.153	0.826	0.757
	May 2022	0.049 ↓	0.476	0.134	0.985	0.919	0.693	0.817
	Nov. 2022	0.914	0.399	0.459	0.494	0.965	0.871	0.888
生物量Biomass	Apr. 2021	0.450	0.977	0.205	0.563	0.633	0.287	0.771
	May 2021	0.391	0.501	0.133	0.662	0.396	0.533	0.852
	Nov. 2021	0.194	0.641	0.481	0.066	0.810	0.754	0.699
	May 2022	0.249	0.475	0.113	0.725	0.430	0.530	0.287
	Nov. 2022	0.635	0.290	0.265	0.410	0.571	0.603	0.631
物种丰富度指数Species Richness Index	Apr. 2021	0.419	0.536	0.531	0.135	0.315	0.493	0.147
	May 2021	0.325	0.092	0.876	0.260	0.107	0.569	0.331
	Nov. 2021	0.009 ↑	0.658	0.701	0.743	0.254	0.782	0.483
	May 2022	0.081	0.394	0.918	0.955	0.959	0.429	0.099
	Nov. 2022	0.101	0.080	0.320	0.184	0.916	0.419	0.196

注: 显著效应($P<0.05$)用粗体显示; 箭头表示因子的正向效应(↑)或负向效应(↓); N. 营养添加, I. 杀虫剂, W. 变暖; 下同

Note: Significant effects ($P<0.05$) are shown in bold; arrows indicate the positive (↑) or negative (↓) effects of the factors; N. nutrient loading, I. insecticide, W. warming; the same applies below

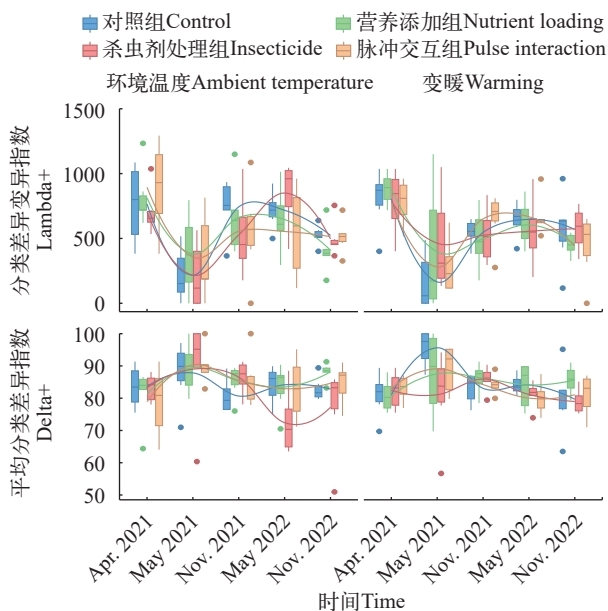


图3 实验不同阶段底栖动物系统发育性指数的变化

Fig. 3 The phylogenetic diversity indices of benthic macroinvertebrate at different stages of the experiment

异, 实验初始阶段仅表现为RaoQ和FRed之间的极显著相关性(图5), 连续脉冲阶段, FEve的极显著相关性显现(图6), 恢复后期阶段, FRic同样和各指数显著相关(图7)。

系统发育多样性和部分功能多样性指数间存在相关性。Lambda+在实验初始阶段和连续脉冲阶段与FRic之间呈显著负相关(图5和图6), 而

Delta+仅在实验初始阶段与FRic呈极显著正相关(图5)。在恢复后期阶段, Lambda+和Delta+分别与FRed呈极显著正相关和极显著负相关(图7)。

3 讨论

3.1 多重胁迫对多维多样性的影响

持续变暖在本实验中期使群落出现正向转变, 主要体现在对物种多样性和功能多样性的提升(表3和表5)。其他研究中也发现类似现象^[38], 主要原因是变暖通过影响底栖动物的代谢速率和食物来源来改变群落的多样性^[39], 这一阶段群落中水生昆虫占比上升证实了这一观点。在恢复阶段, 持续变暖对多样性的正向效应消失, 同时系统内功能冗余(FRed)短暂上升, 表明变暖对于底栖动物多样性的正向影响具有时间依赖性。一方面, 持续变暖在时间上对底栖动物存在非线性影响。短期变暖可以提升多样性, 但长期变暖会产生负面效应^[40]。其原因可能是生态系统由慢速能量通路转变为快速能量通路, 这种转变会促使群落中的小型个体形成优势, 并加速类群均质化^[41]。这种变化解释了连续脉冲阶段变暖对群落丰度的促进作用。然而, 快速能量通路会加剧资源消耗, 并可能导致环境恶化。水体环境的变化及丰度上升引发的竞争加剧, 限制了变暖对底栖动物的有益影响。另一方面, 生物最适温度的存在使变暖在升温幅度上对生物体同样存在非线性影响^[42], 这意

表 4 系统发育多样性的显著性检验 *P* 值

Tab. 4 The significance test *P*-value of phylogenetic diversity

参数Parameter	时间Time	处理Treatment						
		W	N	I	W×N	W×I	N×I	W×N×I
分类差异变异指数Lambda+	Apr. 2021	0.782	0.257	0.708	0.547	0.605	0.82	0.408
	May 2021	0.727	0.356	0.655	0.487	0.583	0.224	0.298
	Nov. 2021	0.350	0.941	0.508	0.645	0.117	0.315	0.815
	May 2022	0.264	0.254	0.962	0.097	0.789	0.788	0.149
	Nov. 2022	0.629	0.094	0.714	0.463	0.687	0.562	0.472
平均分类差异指数Delta+	Apr. 2021	0.968	0.448	0.878	0.411	0.412	0.912	0.730
	May 2021	0.832	0.919	0.354	0.838	0.184	0.213	0.170
	Nov. 2021	0.872	0.389	0.261	0.690	0.388	0.084	0.913
	May 2022	0.514	0.276	0.021 ↓	0.188	0.596	0.230	0.130
	Nov. 2022	0.308	0.014 ↑	0.078	0.580	0.738	0.763	0.563

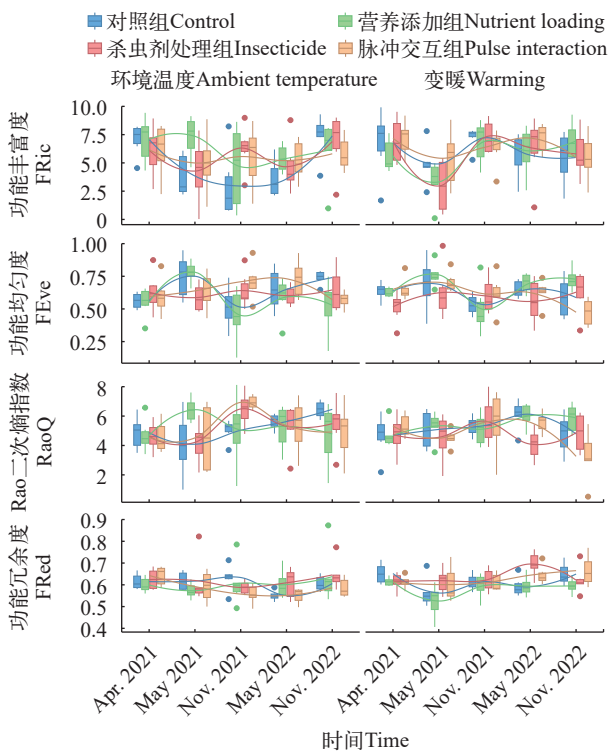


图 4 实验不同阶段底栖动物功能多样性指数的变化

Fig. 4 The functional diversity indices of benthic macroinvertebrate at different stages of the experiment

味着持续变暖在不同季节会产生相反的生态效应。例如, 变暖可能有利于底栖动物越冬, 也可能造成敏感类群在夏季崩溃甚至是灭绝。综上所述, 变暖在时间尺度和升温幅度上的双重非线性效应共同决定了其对底栖动物多样性影响的时间依赖性。因此, 在生态管理中, 应关注变暖的阶段效应, 建立基于多样性的预警机制并及时调整保护策略, 以增强生态系统的韧性。

不同于变暖的非线性效应, 营养添加仅在恢复

后期阶段产生显著影响, 导致Delta+指数显著上升(表 4)。这种现象反映了群落内营养敏感型类群在水质恢复后的种群恢复。同一时期, 营养添加群落中更高的蜉蝣目和毛翅目类群占比证实了这一点(图 1)。已有研究表明, 一定程度的富营养化对淡水底栖动物群落的影响通常较弱, 主要原因在于食物网的复杂性能够缓冲营养物质对处于中间生态位的底栖动物的效应^[43]。此外, 食物网的缓冲效应也是敏感类群恢复滞后的重要原因。基于此, 富营养化治理中, 合理控制营养输入的同时, 需要重点监测EPT类群和系统发育多样性, 同时可以通过增强食物网复杂性来提升对中间生态位物种的保护能力。

杀虫剂的影响集中在脉冲阶段, 且主要体现在功能多样性上。其在脉冲早期阶段对底栖动物功能多样性产生负面影响(表 5)。在各胁迫源中, 杀虫剂能够更早地对多样性产生显著影响, 主要原因是其对敏感类群的直接毒性效应^[44](图 1)。然而, 在连续脉冲阶段, 功能性状的均匀度(FEve)和离散度(RaoQ)均有显著提升(表 5)。一方面, 与相对稳定的营养添加不同, 杀虫剂在自然水体中的降解较快, 周期性低剂量添加会降低耐受类群竞争压力^[45], 并影响水体环境。另一方面, 连续脉冲阶段, 性状单一的环节动物在对照群落中占比较高, 同时季节变化使主要的水生昆虫进入幼虫阶段, 蜉蝣目和毛翅目类群占据优势, 这些因素共同导致对照群落的功能多样性(尤其是FEve)到达季节波动的低谷。而杀虫剂对蜉蝣目和毛翅目类群的强烈抑制释放了生态位, 使群落中出现了替代的其他水生昆虫(图 1), 并使摇蚊科和性状多元的软体动物占据优势, 这共同导致了功能多样性的上升。在脉冲去除后, 这些正向效果伴随敏感类群的反弹而消失,

FRed和Delta+分别升高和下降, 这强调了杀虫剂对功能多样性的提升只是短暂的过渡现象。恢复后期阶段, 杀虫剂的显著影响全部消除, 这一现象表明连续的杀虫剂脉冲仅导致了敏感群落的功能性衰退, 经过长期恢复, 功能多样性可以回到对照水平。这也强调了在生态实践中通过提升水体理化环境、建立生态缓冲区等措施来缩短杀虫剂胁迫下功能多样性恢复周期的必要性。

值得注意的是, 胁迫源仅对功能多样性表现出显著交互作用, 并在恢复后期阶段产生负面影响, 这主要体现在FEve、RaoQ和FRed (表 5)上。这表明在变暖的背景下, 即使停止输入, 脉冲胁迫仍然对底栖动物功能性状产生长期影响, 导致功能性状分布的均匀性和重叠状态潜在受损。然而, 恢复后期阶段的功能多样性受损并未在单一的胁迫源效应中表现出显著性, 说明功能多样性在揭示多重胁迫影响时具备更高的敏感性。这一现象表明, 在受损生态系统修复过程中, 除了关注群落物种组成的恢复, 更应重视功能状态的完整性, 以提升生态系统的恢复效果和长期稳定性。同时, 将功能多样性的敏感指标纳入评估和保护, 也可以增强生态系统服务功能的可持续性。

3.2 多样性之间的相关性

在本实验中, 系统发育多样性指数Delta+和Lambda+始终呈显著负相关, 在陆地生态系统的研究也观察到这一现象^[46]。主要原因是Delta+作为正向指标, 高值反映了更长的进化路径, 即群落中存在更多不同科或属的物种^[47]。而Lambda+则关注进化路径长度的变化, 高值表明物种主要集中于部分科或属, 意味群落中的系统发育结构不均衡^[48]。因此, 这种负相关关系可视为系统发育多样性的内部特征。

在功能多样性方面, RaoQ和FRed之间的负相关关系保持稳定, 主要原因是FRed在统计过程中依赖于RaoQ^[49]。但RaoQ主要指示性状的离散程度, 而FRed关注于性状的重叠情况, 两者在评价群落功能性状的分布状态上具有互补性。实验初始阶段, RaoQ和FRed未与其他功能多样性指数显著相关, 但随着实验进行, 两者与FEve和FRic的相关性逐渐显著(图 6和图 7)。这一结果与Delta+和Lambda+的负相关强度减弱的现象相反, 表明功能多样性的内部机制在实验过程中被简化。原因可能是环境变化能够直接作用功能性状^[50], 进而对物种进行筛选或主导物种的定殖, 并导致群落内功能特化, 这些

表 5 功能多样性的显著性检验 P 值
Tab. 5 The significance test P-value of functional diversity

参数Parameter	时间Time	处理Treatment						
		W	N	I	W×N	W×I	N×I	W×N×I
功能丰富度FRic	Apr. 2021	0.962	0.703	0.943	0.677	0.138	0.536	0.554
	May 2021	0.134	0.059	0.553	0.248	0.468	0.538	0.027 ↑
	Nov. 2021	0.003 ↑	0.924	0.163	0.421	0.081	0.261	0.480
	May 2022	0.007 ↑	0.120	0.240	0.615	0.688	0.728	0.442
	Nov. 2022	0.298	0.644	0.412	0.172	0.912	0.499	0.443
功能均匀度FEve	Apr. 2021	0.442	0.511	0.924	0.171	0.090	0.308	0.169
	May 2021	0.823	0.180	0.032 ↓	0.708	0.331	0.874	0.946
	Nov. 2021	0.692	0.917	0.002 ↑	0.875	0.267	0.299	0.654
	May 2022	0.773	0.200	0.589	0.758	0.073	0.151	0.248
	Nov. 2022	0.668	0.058	0.098	0.085	0.311	0.319	0.008 ↓
Rao二次熵指数RaoQ	Apr. 2021	0.526	0.888	0.819	0.601	0.394	0.540	0.728
	May 2021	0.602	0.097	0.050 ↓	0.074	0.741	0.199	0.437
	Nov. 2021	0.203	0.627	0.008 ↑	0.548	0.188	0.844	0.914
	May 2022	0.948	0.391	0.059	0.345	0.069	0.189	0.375
	Nov. 2022	0.063	0.181	0.059	0.234	0.444	0.412	0.043 ↓
功能冗余度FRed	Apr. 2021	0.739	0.431	0.736	0.354	0.049 ↓	0.125	0.995
	May 2021	0.248	0.121	0.063	0.904	0.149	0.622	0.988
	Nov. 2021	0.346	0.158	0.251	0.620	0.087	0.944	0.857
	May 2022	0.001 ↑	0.371	0.008 ↑	0.514	0.017 ↑	0.008 ↓	0.298
	Nov. 2022	0.400	0.535	0.665	0.764	0.504	0.873	0.015 ↑

过程最终增强了功能多样性各指数之间的相关性。这一现象揭示了功能多样性的内部结构对环境变化的响应存在动态特征, 这启示我们可以通过多样性指数的相关性强度评估系统是否对胁迫做出了响应, 同时可以通过多样性指数的变化率评估系统功能的恢复潜力。因此, 开展长期监测以获得多样性指数的时间序列信息对于水生态治理十分重要。

多维多样性相关性方面, 尽管统计过程均不涉及具体物种的丰度, 但Delta+和Lambda+在实验各阶段, 与SR之间几乎没有相关性。此外, 本实验恢复后期阶段, 蜉蝣目和毛翅目类群在营养添加群落中占据优势并导致Delta+显著上升, 但这些类群优

势的形成也导致群落内更低的SR (图 2), 尽管并不显著。物种多样性和系统发育多样性之间的这种弱相关关系在理论和实验研究中均有所报道^[51, 52]。这表明, 物种多样性难以捕捉物种间的进化差异^[53]。同时, 有研究显示, 系统发育多样性对于样本大小并不敏感^[54]。因此, 综合考虑物种多样性和系统发育多样性对于水生态评估的准确性至关重要^[9]。

SR和功能多样性的相关性分析结果则表明, 物种多样性能够很大程度反映底栖动物群落的功能状态。然而, SR始终未与FRed显著相关, 这表明群落物种的丰富程度并不能有效衡量功能性状的冗余情况。相反, 进化距离相近的物种往往在生态系统中承担相似的功能, 这解释了在恢复后期阶段,

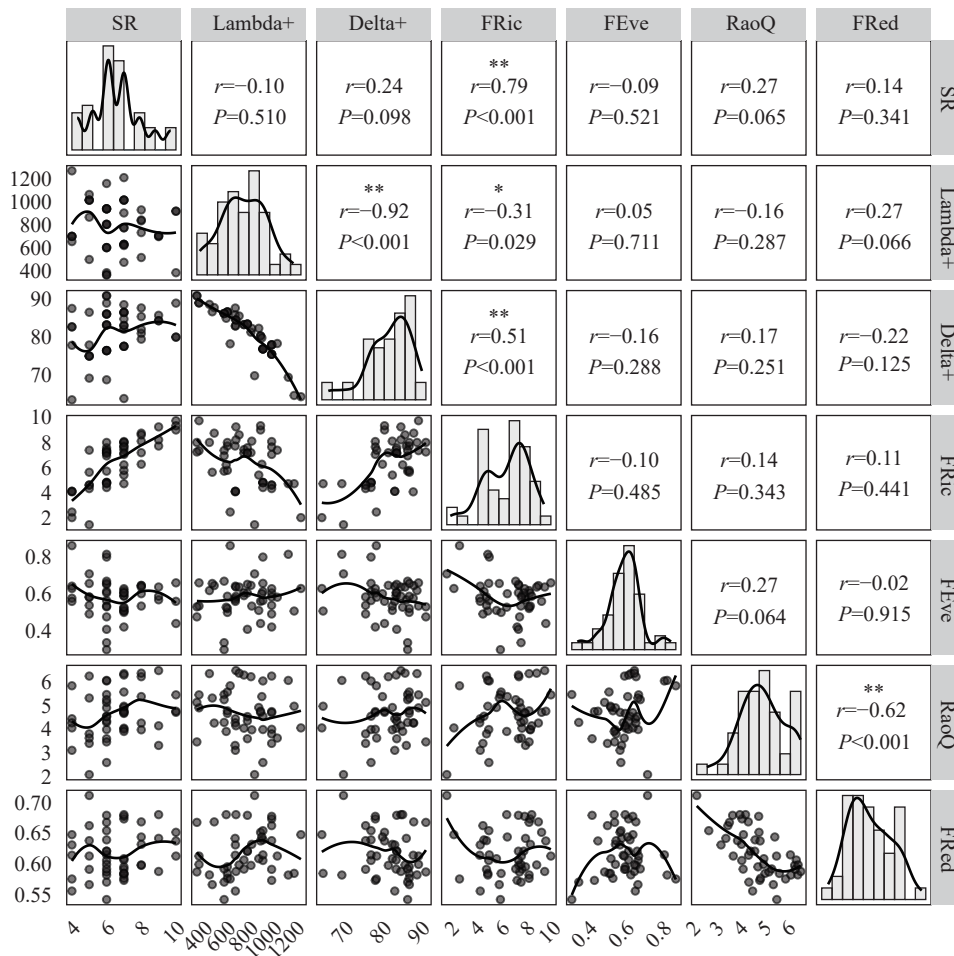


图 5 实验初始阶段底栖动物多样性指数的相关性

Fig. 5 The correlations of benthic macroinvertebrate diversity indices at the initial stage of the experiment

对角线显示变量的分布, 下三角显示散点图, 上三角显示Spearman相关系数和P值, * $P<0.05$, ** $P<0.01$; SR. 物种丰富度指数; Lambda+. 分类差异变异指数; Delta+. 平均分类差异指数; FRic. 功能丰富度; FEve. 功能均匀度; RaoQ. Rao二次熵指数; FRed. 功能冗余度; 下同

The diagonal squares show the variable distributions, the squares below the diagonal show the scatter plots, and the squares above the diagonal show the Spearman correlation coefficients and P-values; * $P<0.05$, ** $P<0.01$; SR. species richness index; Lambda+. variation in taxonomic distinctness index; Delta+. average taxonomic distinctness index; FRic. functional richness; FEve. functional evenness; RaoQ. Rao's quadratic entropy index; FRed. functional redundancy; the same applies below

Delta+和Lambda+均与FRed显著相关的现象(图 7), 并强调了系统发育信息有助于揭示功能冗余机制^[55]。在恢复早期阶段, 杀虫剂导致Delta+和FRed发生相反方向的显著变化(表 4和表 5), 同样证实了这种内在联系。另一方面, 系统发育多样性由实验初始阶段和FRic的显著正相关关系(图 5), 转变为恢复后期阶段和FRed的显著负相关关系(图 7)。这一现象意味着, 未受胁迫的稳态系统中, 系统发育多样性能够直观反映群落的功能状态, 而环境变化导致系统进入功能特化阶段时, FRic和FRed相关性增强, 系统发育多样性则主要通过功能冗余间接反映功能状态。这实际上反映了受环境控制的功能性状在进化上的保守性。综上所述, 这些现象共同表明, 功能多样性响应环境变化的同时, 群落的物种多样性和系统发育多样性同样能有效地反映群落的功能状态。这启示我们, 在生态治理中, 可以通过人为引入分类或进化距离较大的物种来改善功能多样性。在生态监测中, 也可以基于多样性的相关性机制来探索简化监测步骤的可能性。

4 结论

本研究结果表明, 多重环境胁迫对淡水底栖动物多样性的不同维度均产生影响。变暖主要影响底栖动物物种多样性和功能丰富度, 其效应随时间呈现非线性的正向变化。营养添加的影响相对较小, 但会对系统发育多样性产生持久的正向影响。杀虫剂主要作用于功能多样性, 其效应较强且具有较高的可恢复性。多重胁迫共同作用会削弱底栖动物群落在恢复后期阶段的整体功能多样性。此外, 研究结果还表明, 功能多样性主要和物种多样性存在显著正相关关系, 功能多样性内部相关性在实验过程中逐渐增强。系统发育多样性能够为多样性分析提供关键的补充信息, 功能多样性则更为敏感, 两者有助于更全面地理解生态系统的变化。此外, 本研究结果强调了在水体生态环境评价中, 综合考量物种多样性、系统发育多样性和功能多样性的必要性, 以便更准确地反映生态系统真实状态, 并为生态管理措施提供重要参考依据。

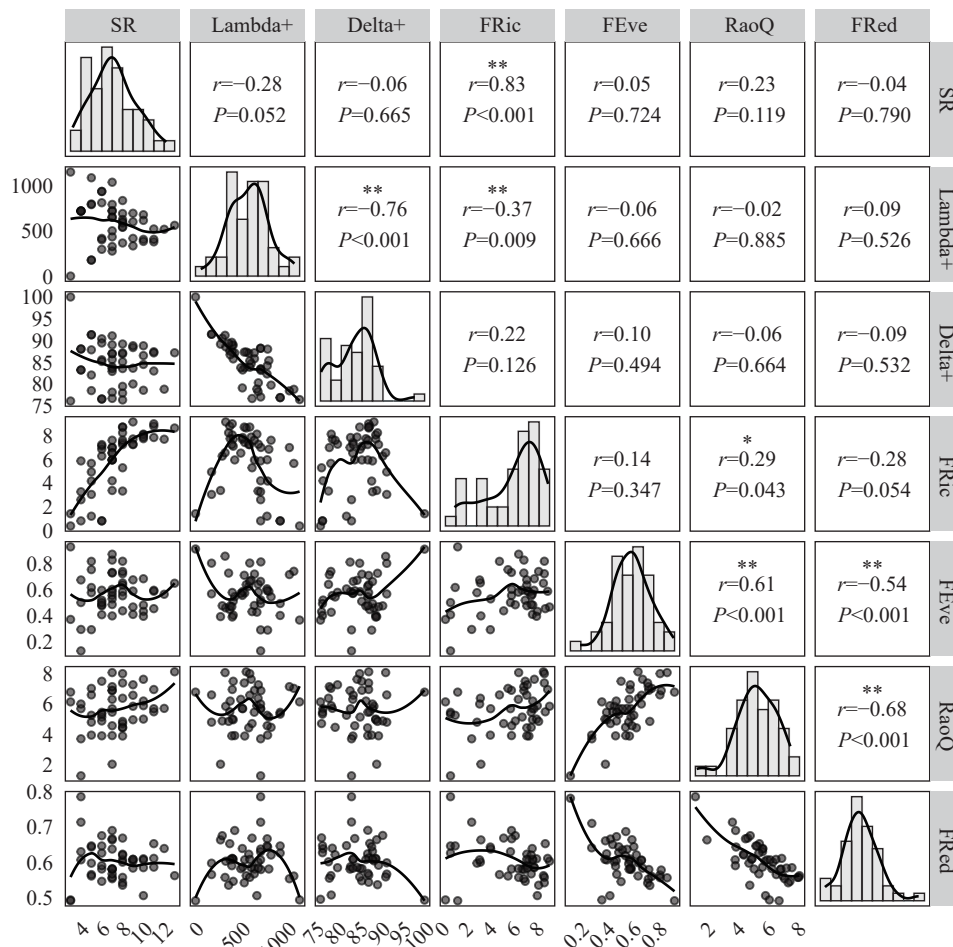


图 6 连续脉冲阶段底栖动物多样性指数的相关性

Fig. 6 The correlations of benthic macroinvertebrate diversity indices at the continuous pulse stage

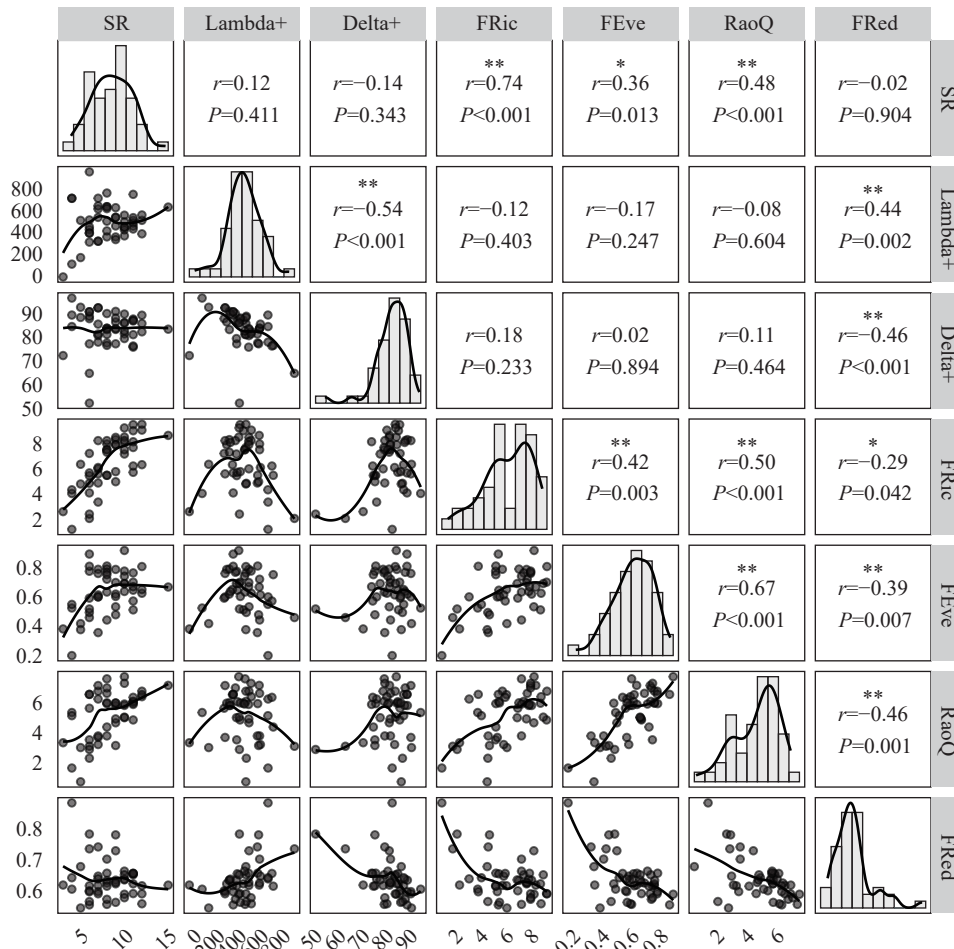


图 7 恢复后期阶段底栖动物多样性指数的相关性

Fig. 7 The correlations of benthic macroinvertebrate diversity indices at the late recovery stage

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Chará-Serna A M, Epele L B, Morrissey C A, *et al.* Nutrients and sediment modify the impacts of a neonicotinoid insecticide on freshwater community structure and ecosystem functioning [J]. *Science of the Total Environment*, 2019(692): 1291-1303.
- [2] Reid A J, Carlson A K, Creed I F, *et al.* Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity [J]. *Biological Reviews*, 2019, **94**(3): 849-873.
- [3] Spears B M, Chapman D S, Carvalho L, *et al.* Making waves. Bridging theory and practice towards multiple stressor management in freshwater ecosystems [J]. *Water Research*, 2021(196): 116981.
- [4] Cimon S, Cusson M. Impact of multiple disturbances and stress on the temporal trajectories and resilience of benthic intertidal communities [J]. *Ecosphere*, 2018, **9**(10): e02467.
- [5] Van den Broeck M, Waterkeyn A, Rhazi L, *et al.* Assessing the ecological integrity of endorheic wetlands, with focus on Mediterranean temporary ponds [J]. *Ecological Indicators*, 2015(54): 1-11.
- [6] Kath J, Thomson J R, Thompson R M, *et al.* Interactions among stressors may be weak: implications for management of freshwater macroinvertebrate communities [J]. *Diversity and Distributions*, 2018, **24**(7): 939-950.
- [7] Masese F O, Wanderi E W, Nyakeya K, *et al.* Bioassessment of multiple stressors in afrotropical rivers: evaluating the performance of a macroinvertebrate-based index of biotic integrity, diversity, and regional biotic indices [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2023(11): 1015623.
- [8] Aarnio S, Soininen J. Taxonomic and functional diversity covary in rock pool microalgal communities despite their different drivers [J]. *Ecology and Evolution*, 2021, **11**(17): 11852-11873.
- [9] Zhang Q T, Hu G K, Yang R R. Application of taxonomic diversity indices in assessing ecological environment: a review [J]. *Environmental Monitoring in China*, 2016, **32**(3): 92-98. [张青田, 胡桂坤, 杨若然. 分类学多样性指数评价生态环境的研究进展 [J]. 中国环境监测, 2016, **32**(3): 92-98.]
- [10] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, *et al.* A func-

- tional approach reveals community responses to disturbances [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, **28**(3): 167-177.
- [11] Zhang D, Heng W, Chu L, *et al.* Taxonomic and functional diversity in a subtropical stream: a longitudinal pattern analysis [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2020, **29**(4): 752-763.
- [12] Kang B, Huang X, Yan Y, *et al.* R language-based methods for revealing taxonomic and functional diversity and tracing process of fish fauna [J]. *MethodsX*, 2018(5): 1498-1502.
- [13] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, *et al.* Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules [J]. *Functional Ecology*, 2010, **24**(4): 867-876.
- [14] Baker N J, Pilotto F, Haubrock P J, *et al.* Multidecadal changes in functional diversity lag behind the recovery of taxonomic diversity [J]. *Ecology and Evolution*, 2021, **11**(23): 17471-17484.
- [15] Winter M, Devictor V, Schweiger O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we [J]? *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, **28**(4): 199-204.
- [16] Gong Z J, Li Y L, Xie P. Population dynamics and production of *Bellamyia aeruginosa* (Reeve) (Mollusca: Viviparidae) in Lake Donghu, Wuhan [J]. *Journal of Lake Sciences*, 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 [J]. *湖泊科学*, 2009, **21**(3): 401-407.]
- [17] Zhi Y, Liu Y, Li W, *et al.* Responses of four submerged macrophytes to freshwater snail density (*Radix swinhoei*) under clear-water conditions: a mesocosm study [J]. *Ecology and Evolution*, 2020, **10**(14): 7644-7653.
- [18] Mao Z, Gu X, Cao Y, *et al.* Pelagic energy flow supports the food web of a shallow lake following a dramatic regime shift driven by water level changes [J]. *Science of the Total Environment*, 2021(756): 143642.
- [19] Yu J, Zhen W, Kong L, *et al.* Changes in pelagic fish community composition, abundance, and biomass along a productivity gradient in subtropical lakes [J]. *Water*, 2021, **13**(6): 858.
- [20] Brock T C M, Crum S J H, Van Wijngaarden R, *et al.* Fate and effects of the insecticide Dursban® 4E in indoor Elodea-dominated and macrophyte-free freshwater model ecosystems: I. Fate and primary effects of the active ingredient chlorpyrifos [J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 1992, **23**(1): 69-84.
- [21] IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report [R]. Cambridge University Press, 2014.
- [22] Zhang P, Zhang H, Wang S, *et al.* Multiple stressors simplify freshwater food webs [J]. *Global Change Biology*, 2025, **31**(3): e70114.
- [23] Xu J, Wang T, García Molinos J, *et al.* Effects of warming, climate extremes and phosphorus enrichment on the growth, sexual reproduction and propagule carbon and nitrogen stoichiometry of *Potamogeton crispus* L [J]. *Environment International*, 2020(137): 105502.
- [24] McNaughton S J. Relationships among functional properties of Californian grassland [J]. *Nature*, 1967, **216**(5111): 168-169.
- [25] Yang B, Qu X, Liu H, *et al.* Urbanization reduces fish taxonomic and functional diversity while increases phylogenetic diversity in subtropical rivers [J]. *Science of the Total Environment*, 2024(908): 168178.
- [26] Zhu P, Pan B, Li Z, *et al.* Responses of biodiversity to microhabitat heterogeneity in debris flow gullies: Assessing the impact of hydrological disturbance [J]. *Science of the Total Environment*, 2023(902): 166509.
- [27] Oksanen J, Simpson G L, Blanchet F G, *et al.* vegan: Community Ecology Package [CP]. 2022.
- [28] Poff N L, Olden J D, Vieira N K M, *et al.* Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships [J]. *Journal of the North American Benthological Society*, 2006, **25**(4): 730-755.
- [29] Tomanova S, Goitia E, Helešić J. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams [J]. *Hydrobiologia*, 2006, **556**(1): 251-264.
- [30] Tachet H, Richoux P, Bournaud M, *et al.* Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie: Vol. 15 [M]. CNRS éditions Paris, 2010.
- [31] Vieira N K, Poff N L, Carlisle D M, *et al.* A database of lotic invertebrate traits for North America [J]. *US Geological Survey Data Series*, 2006(187): 1-15.
- [32] Odume O N, Akamagwuna F C, Ntloko P, *et al.* A trait database for southern African freshwater invertebrates [J]. *African Journal of Aquatic Science*, 2023, **48**(1): 64-70.
- [33] Colzani E, Siqueira T, Suriano M T, *et al.* Responses of aquatic insect functional diversity to landscape changes in Atlantic forest [J]. *Biotropica*, 2013, **45**(3): 343-350.
- [34] Pavoine S. adiv: Analysis of Diversity [CP]. 2024.
- [35] Laliberté E, Legendre P, Shipley B. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology [CP]. 2014.
- [36] Fox J, Weisberg S. An R Companion to Applied Regression [CP]. Thousand Oaks CA: Sage, 2019.
- [37] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing [CP]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2023.
- [38] Wang H, Li X, Meng C, *et al.* Relationship between dynamic characteristics of zoobenthos community structure and water environmental factors in constructed wetlands in subtropical hilly area [J]. *Research of Agricultural Modernization*, 2023, **44**(2): 348-358. [王浩, 李希, 孟岑, 等. 亚热带丘陵区人工湿地底栖动物群落结构动态特征与水环境因子关系 [J]. *农业现代化研究*,

- 2023, **44**(2): 348-358.]
- [39] Koizumi S, Hamdan M, Puts I C, *et al.* Experimental warming and browning influence autumnal pelagic and benthic invertebrate biomass and community structure [J]. *Freshwater Biology*, 2023, **68**(7): 1224-1237.
- [40] Fagbohun I R, Akindele E O, Adedapo A M, *et al.* Assessment of the biological water quality and response of freshwater macroinvertebrates to thermal stress in an Afrotropical warm spring [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, **30**(16): 47755-47768.
- [41] Zhai M, Bojková J, Němejcová D, *et al.* Climatically promoted taxonomic homogenization of macroinvertebrates in unaffected streams varies along the river continuum [J]. *Scientific Reports*, 2023, **13**(1): 6292.
- [42] Schertenleib K S H, Davey T, Taylor D, *et al.* Key benthic species are affected by predicted warming in winter but show resistance to ocean acidification [J]. *Ecology and Evolution*, 2024, **14**(9): e70308.
- [43] Artigas J, García-Berthou E, Bauer D E, *et al.* Global pressures, specific responses: effects of nutrient enrichment in streams from different biomes [J]. *Environmental Research Letters*, 2013, **8**(1): 014002.
- [44] Schepker T J, Webb E B, Tillitt D, *et al.* Neonicotinoid insecticide concentrations in agricultural wetlands and associations with aquatic invertebrate communities [J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020(**287**): 106678.
- [45] Colombo V, Mohr S, Berghahn R, *et al.* Structural changes in a macrozoobenthos assemblage after imidacloprid pulses in aquatic field-based microcosms [J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2013, **65**(4): 683-692.
- [46] De K, Singh A P, Sarkar A, *et al.* Relationship between species richness, taxonomic distinctness, functional diversity, and local contribution to β diversity and effects of habitat disturbance in the riparian spider community of the Ganga River, India [J]. *Ecological Processes*, 2023, **12**(1): 13.
- [47] Liu Y, Zhang M, Peng W, *et al.* Phylogenetic and functional diversity could be better indicators of macroinvertebrate community stability [J]. *Ecological Indicators*, 2021(129): 107892.
- [48] Zintzen V, Anderson M J, Roberts C D, *et al.* Increasing variation in taxonomic distinctness reveals clusters of specialists in the deep sea [J]. *Ecography*, 2011, **34**(2): 306-317.
- [49] Ricotta C, de Bello F, Moretti M, *et al.* Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, **7**(11): 1386-1395.
- [50] Perez Rocha M, Bini L M, Domisch S, *et al.* Local environment and space drive multiple facets of stream macroinvertebrate beta diversity [J]. *Journal of Biogeography*, 2018, **45**(12): 2744-2754.
- [51] Clarke K R, Warwick R M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1998, **35**(4): 523-531.
- [52] Heino J, Soininen J, Lappalainen J, *et al.* The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms [J]. *Limnology and Oceanography*, 2005, **50**(3): 978-986.
- [53] Chao A, Chiu C H, Jost L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through hill numbers [J]. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2014(45): 297-324.
- [54] Wang J, Li Z, Song Z, *et al.* Responses of different biodiversity indices to subsampling efforts in lotic macroinvertebrate assemblages [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, **37**(1): 122-133.
- [55] Thompson P L, Davies T J, Gonzalez A. Ecosystem functions across trophic levels are linked to functional and phylogenetic diversity [J]. *PLoS One*, 2015, **10**(2): e0117595.

MULTIDIMENSIONAL DIVERSITY OF FRESHWATER BENTHIC MACROINVERTEBRATE UNDER MULTIPLE ENVIRONMENTAL STRESSORS

HUANG Jin-He¹, DU Cheng-Hao¹, ZHOU Jun-Bo¹, LI Qing¹, ZHANG Pei-Yu², XU Jun² and ZHANG Min¹

(1. Hubei Provincial Engineering Laboratory for Pond Aquaculture, Engineering Research Center of Green Development for Conventional Aquatic Biological Industry in the Yangtze River Economic Belt, College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

Abstract: To investigate the impacts of common stressors, including climate warming, water body eutrophication, and pesticide pollution, on the diversity of freshwater benthic macroinvertebrates, this study simulated a freshwater ecosystem under multiple environmental stressors using a mesocosm system. The diversity and correlation among different diversity indices of benthic macroinvertebrates were analyzed at different stages of continuous pulse and restoration. Results showed that warming significantly increased species diversity and functional richness index (FRic) of benthic macroinvertebrate ($P < 0.01$); however, this positive effect disappeared with prolonged warming. Nutrient loading exerted no direct significant effect on diversity but had a positive lasting effect on the average taxonomic distinctness index (Delta+) ($P < 0.05$). The insecticide (imidacloprid) pulse mainly affected functional diversity, with a negative effect at the early pulse stage ($P < 0.05$), followed by a positive effect at the continuous pulse stage ($P < 0.01$), though no long-term effects were observed at the late recovery stage. The combined effects of the three stressors resulted in lasting declines in key functional diversity indices ($P < 0.05$). Correlation analysis showed significant positive relationship between species diversity and functional diversity ($P < 0.05$). Partial indices of phylogenetic diversity and functional diversity also exhibited significant correlations at different experimental stages ($P < 0.05$). The correlation strength of functional diversity indices gradually increased with the progress of the experiment. These findings highlight that long-term warming exacerbates the negative impacts of anthropogenic stressors on freshwater ecosystem functions. Functional diversity demonstrated higher responsiveness to environmental stressors, whereas phylogenetic diversity better reflected community recovery from pulse stressors. This suggests that evaluating artificial interventions in freshwater ecosystems requires integrating multidimensional diversity assessments to enhance accuracy and reliability. In summary, this study reveals the dynamic responses of multidimensional diversity in freshwater benthic macroinvertebrates under multiple environmental stressors, providing new insights for comprehensive diversity assessments under long-term environmental stressors.

Key words: Multiple stressors; Benthic macroinvertebrate; Recovery; Species diversity; Phylogenetic diversity; Functional diversity