

“十三五”国家重点出版物出版规划项目
海洋生态科学与资源管理译丛

水生食物网 ——生态系统途径

Andrea Belgrano, Ursula M. Scharler | 编
Jennifer Dunne, Robert E. Ulanowicz

杜建国 陈 彬 杨圣云 等 | 译
牛文生 周秋麟 | 校

Aquatic Food Webs
an ecosystem approach

 海洋出版社

“十三五”国家重点出版物出版规划项目
海洋生态科学与资源管理译丛

国家自然科学基金(31101902,41676096,41506123)

中印尼海上合作基金“比通生态站建设”项目

国家留学基金(201309660067)

水生食物网——生态系统途径

Aquatic Food Webs—an ecosystem approach

Andrea Belgrano, Ursula M. Scharler,
Jennifer Dunne, Robert E. Ulanowicz 编

杜建国 陈 彬 杨圣云 等译

牛文生 周秋麟 校



海洋出版社

2016年·北京

图书在版编目(CIP)数据

水生食物网:生态系统途径/(意)安德烈·贝尔格拉诺(Andrea Belgrano)编;杜建国等译. —北京:海洋出版社, 2016. 7

(海洋生态科学与资源管理译丛)

书名原文: Aquatic Food Webs: an ecosystem approach

ISBN 978-7-5027-9544-3

I. ①水… II. ①安… ②杜… III. ①水生生物-食物链-研究 IV. ①Q17②Q148

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第173381号

图字:01-2014-2601

© Oxford University Press, 2005

“AQUATIC FOOD WEBS: AN ECOSYSTEM APPROACH, FIRST EDITION” was originally published in English in 2005. This translation is published by arrangement with Oxford University Press.

《水生食物网——生态系统途径》一书英文原版于2005年首印。本书中文简体版由牛津大学出版社授权出版。

责任编辑:王溪

责任印制:赵麟苏

海洋出版社 出版发行

<http://www.oceanpress.com.cn>

北京市海淀区大慧寺路8号 邮编:100081

北京朝阳印刷厂有限责任公司印刷 新华书店北京发行所经销

2016年10月第1版 2016年10月第1次印刷

开本:889mm×1194mm 1/16 印张:18.75

字数:432千字 定价:80.00元

发行部:62132549 邮购部:68038093 总编室:62114335

海洋版图书印、装错误可随时退换

中文版序一

作者编写《水生食物网》的目的在于凝练和综述水生食物网领域的相关主题,即(1)结构与功能,(2)检验食物网理论和(3)食物网稳定性和多样性。这三大主题交流探讨了食物网研究的方方面面。在高效而稳定的生态系统的生态基础持续退化中,食物网的功能、稳定性及其与生物多样性丧失和气候变化等影响的相关关系的理论和自然保护的诸多理论,在当代以及在将来依然属于热门主题。

本书倡导的“生态系统途径”是一种媒介,可藉以认识食物网的复杂性,也可以了解食物网天然功能范围的改变导致较大尺度影响的复杂性。因此,本书大部分章节严格遵循网络途径,重点探讨生态系统功能和稳定性的各种调控过程。通过网络途径,研究者易于说明生态系统的相互作用与过程,而且由于许多分析技术的进步,可以直观地研究食物网。

虽然我们在认识本书中有关食物网调控的三大主题的相互作用中还存在距离,但我们在理解其中的方方面面已经取得巨大进步。本书三大部分从文献中遴选介绍了各种食物网和网络分析方法,其中既有理论研究,也包括案例研究。第一篇介绍了根据化学计量限制因子建立的食物网结构模式、群落中的营养相互作用以及气候和气象胁迫在塑造食物网中的作用,说明功能性状特征乃是各种网络结构和相互作用的结果。第二篇说明网络分析的检验方法,包括未加权的相互作用的网络统计分析,检验网络指标的特征和物种特性对食物网结构的影响。最后,第三篇综述了多样性——稳定性争论,特别是生物多样性在塑造食物网复杂性中的作用。

过去的十年中,在生态系统结构和功能相关的食物网领域,我们的看法和认识已经取得了相当大的进展(Thompson et al., 2012; Pockock et al., 2012)。我们迫切需要为由人类压力导致的物种消除和生物多样性丧失提供解决方案,需要提高绘制生态相互作用的复杂性的能力,在这两个方面,研究水生生态系统中的营养相互作用和非营养相互作用具有特别的意义(Kéfi et al., 2015)。

我们可以营养流网络表达各种过程的结构,这使得人们可以量化网络中固有的约束以及各种过程中依然存在的自由度和不确定性。由于约束性和灵活性相辅相成,因此,可以定量地研究生态的阴阳相生互补性质(Ulanowicz, 2009)。研究中包括的人类以及非人类相互作用的分析,扩展了“人类世”的哲学视野。

我们欢迎“水生食物网——生态系统途径”的第一个中文版本,我们希望这将成为下一代食物网生态学家有价值的信息源。

Andrea Belgrano
Ursula M. Scharler
Jennifer A. Dunne
Robert E. Ulanowicz

2015年5月15日
于瑞典哥德堡

参考文献

- Kéfi, S., et al. 2015. Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology*, 96, 291–303.
- Pocock, M. J., et al. 2012. The robustness and restoration of network of ecological networks. *Science*, 335, 973–977.
- Thomson, R. M., et al. 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *TREE*, 12, 689–697.
- Ulanowicz, R. E. 2009. A third window: natural life beyond Newton and Darwin. Templeton Foundation Press, USA, 208.

中文版序二

水生食物网之所以复杂,就在于事实上代表着水生生态系统中最重要过程,即食物网中绝大多数生物体最终成为其他动物的腹中物,后者最终又会被其他动物所网罗摄食,如此等等,不一而足。

正如《水生食物网》一书描述的,由此形成的复杂性需要通过各种类型的模型加以阐释。但我们应该记住,模型(文字模型、图形模型、数学/仿真模型)属于抽象化和简化的产物,旨在使得人们可以通过科学手段探索现实世界的复杂性。

正如本书若干章节的作者所强调的,真实世界的复杂性是所有模型,即使是最复杂的模型,也不会超越较简单的模型,更明显地接近真实世界的原因。因此,争论谁的模型更加“逼真”毫无裨益,因为所有的模型都只是在模仿真实世界;反之,应该评估各种模型为具体问题提供合理答案的能力,这样的答案应该以可检验的假设或合理的情景等成果形式提供。

由于水生生态系统的存在、运行和维持产生的实际问题或理论问题几乎是无止境的(《水生食物网》的若干章均强调了这一点),科学家就水生生态系统可以提出的问题也是无止境的,因而世界上并没有“最佳”的模型或建模方法。

不过,所有的模型都需要数据,水生食物网的所有模型都需要水生生物信息,特别需要鱼类或其他水生动物摄食什么动物或牧食什么水生植物的信息。再者,鉴于任何一位科学家(甚至研究小组)都不可能收集到充分描述一个生态系统的食物网所需的所有数据,因此,这里出现一个问题,即水生生物具有哪些通用的数据信息源,可用以弥补水生生态系统描述的差距?

鱼类常常是水生食物网模型中最突出的组成部分。世界鱼类数据库(www.fishbase.org; 中文版见 www.fishbase.cn/search.php?lang=scChinese)是一个可免费获取鱼类科学信息的主要来源,包括构建淡水和海洋生态系统食物网模型的信息。

针对越来越多的生态系统,也针对世界各国的淡水或海洋水域,世界鱼类数据库常规提供以下数据信息:可能分布在上述生态系统和/或国家水域的鱼类名录及其主要属性,即个体大小、饵料组分、生长参数和营养级等。这些数据信息目前被优化用于 Ecopath 模型(见 www.ecopath.org 和 <http://sirs.agrocampus-ouest.fr/EcoBase/>),但对于其他类型的食物网模型也应该是有用的。

对于鱼类以外的海洋生物,即其他脊椎动物、无脊椎动物和藻类,与世界鱼类数据库相关的海洋生物数据库(www.sealifebase.org)可以提供类似的数据信息,但其涵盖面没有世界

鱼类数据库那么全面。

就中国而言,世界鱼类数据库(截止2015年11月)记录了3 322种鱼类(95%为本地种、4%为特有种、1%为引进种),其中47%分布在淡水,53%分布在海水,并且几乎所有(97%)的种类至少具有最大个体大小和估计的营养级等数据信息,可藉以研究食物网。

另一方面,海洋生物数据库记录了3 950个中国物种,其中116种属于鱼类以外的脊椎动物(海洋哺乳动物、海鸟和爬行动物),56种是海洋植物,其余的为无脊椎动物(71%为贝类,4%为海胆、海参及其亲缘动物,6%为珊瑚、水母及其亲缘动物)。同样,针对越来越多的生态系统,针对世界各国的淡水和/或海水,海洋生物数据库为上述生态系统和/或国家提供鱼类以外的海洋生物名录,只要具有数据信息,还提供这些生物的主要属性数据,即个体大小、饵料组分、生长参数和营养级等。

借助《水生食物网》中的概念与模型以及上述数据库,中国研究人员应该能够迅速构建起各种生态系统模型,促进水生生态系统动力学的研究,希望因此为中国的水生生态系统带来利益。

Daniel Pauly

加拿大温哥华

2015年11月6日

译者序

水域约占地球表面的 71%,水生生态系统为人类的生存与发展提供了重要的产品和服务。然而,在人类活动和全球变化的影响下,水生生态系统的脆弱性和敏感性日益凸显。近年来,研究水生生态系统的动态变化已经成为研究热点之一。面对资源约束趋紧、环境污染严重、生态系统退化的严峻形势,我国提出尊重自然、顺应自然、保护自然的生态文明理念,把生态文明建设放在了突出的地位。2015 年 4 月,中共中央、国务院印发了《关于加快推进生态文明建设的意见》,提出加大自然生态系统和环境保护力度;2015 年 7 月,国家海洋局印发了《国家海洋局海洋生态文明建设实施方案》(2015—2020 年),该方案着眼于建立基于生态系统的海洋综合管理体系。

近年来,译者在研究我国和东南亚典型海洋生态系统时曾多次参阅《水生食物网——生态系统途径》一书。该书是对水生食物网和生态系统途径研究成果的综述,包括食物网的结构与功能、检验食物网的理论、食物网稳定性与生物多样性的关系等。本书虽然出版于 2005 年,但其中涉及的水生食物网和生态系统途径研究的概念、理论和方法,至今仍为世界各地的科研工作者广泛应用。我们希望本书能为我国水生生态系统研究与管理以及生态文明建设工作提供可借鉴的思路和方法。

本书由杜建国、陈彬和杨圣云主持翻译,牛文生和周秋麟审校。各章具体分工如下:卷首语、导言、第二章和跋由杜建国与庄小云翻译;第一章由姜峰与杜建国翻译;第三章由马志远与藏春鑫翻译;第四章由郑新庆与曾千惠翻译;第五章、第六章和第九章由李虎与陈彬翻译;第七章和第十二章由叶观琼与杨圣云翻译;第八章由胡文佳与廖建基翻译;第十章由王玉玉与郑新庆翻译;第十一章由郑新庆与王玉玉翻译;第十三章和第十五章由王枫与杜建华翻译;第十四章由俞炜炜与叶观琼翻译。在本书的翻译过程中,得到原作者 Andrea Belgrano 博士和国际著名水生生态系统专家 Daniel Pauly 教授的支持。本书出版也得到海洋出版社屠强副编审、江波副编审和王溪编辑的大力协助,在此一并表示感谢。

本书涉及的内容非常广泛,又有较多交叉学科,加上译者水平有限,疏漏和不足之处在所难免,敬请广大专家、学者及读者批评指正。

译者

2015 年秋于厦门

原著序 食物网研究的现状与展望

Michel Loreau

食物网沿着生态学的两大基本观点开展研究。第一个是 Lindeman^① 在 1942 年提出的能量观点,在随后的几十年中,食物网的能量研究随着生态系统生态学的发展而发展。按照能量观点,食物网是生态系统中,即从光合作用过程中由自养生物获取,到最终在异养呼吸中消散的能量流通途径组成的网络。我敢说,Ulanowicz^② 及其同事在本书中所倡导的生态网络分析是对这一传统的继承。另一个观点根植于群落生态学,由 May^③(1973)发起,后来由 Pimm(1982)等人完善。这种研究途径侧重于物种相互作用过程中的动态约束,并强调过多的相互作用(不管是物种的数量巨大,还是物种之间的关联度更强,抑或是平均相互作用强度更高)会破坏食物网和生态系统的稳定。根据这种生态系统多样性和关联度的理论开展的预测,引起对食物网结构比较拓扑学的研究高潮。因此,尽管这两种传统观点的出发点不同,但在本书讨论食物网结构模式的章节中则殊途同归。

然而,模式普遍不足以推断过程。因此,从过程入手,解释模式的研究仍然非常活跃,其中,能量和动力学的观点并非揭示真相的唯一途径。生物地球化学循环从功能作用角度为食物网研究提供了途径,而且与能量观点相辅相成(DeAngelis, 1992)。物质循环是最常见的正反馈循环,这在本书 Ulanowicz 的总结中得到讨论,对生态系统的关键属性进行了解释(Loreau, 1998)。生态相互作用的化学计量学可能会进一步强烈地限制食物网结构(Sterner & Elser, 2002; Elser & Hessen 的相关章节)。在过去的十年中,生物多样性和生态系统结构之间的关系也获得相当大的关注(Loreau et al., 2002)。

如今,迫切需要食物网和物种多样性保护相关理论的融合,这有可能为食物网结构和生态系统功能提供新的见解(Hillebrand & Shurin 的相关章节)。

生态系统的结构和功能不仅取决于局部的限制和相互作用,也受到大规模过程的影响。

① R. L. Lindeman (1915—1942): 美国生态学家。在他对 50 万平方米的湖泊做了野外调查和研究后,他在 1941 年发表了《一个老年湖泊内的食物链动力学》(Ecological Dynamics in a Senescent Lake)的研究报告,用确切的数据说明,生物量从绿色植物向草食动物、肉食动物等按食物链的顺序在不同营养级上转移时,有稳定的数量级比例关系,通常后一级生物量只等于或者小于前一级生物量的 1/10。林德曼把生态系统中能量的不同利用者之间存在的这种必然的定量关系,叫做“什一律”,即群落中的数量金字塔。1942 年,他又发表文章,说明生态系统中能量与物质的流动在不同的营养级之间存在的定量关系,是维持所有生态系统稳定的重要因素。Lindeman 以数学方式定量地表达了群落中营养级的相互作用,建立了养分循环的理论模型,标志着生态学开始从定性走向定量——译者注。

② Ulanowicz 的著作《增长与发展:生态系统现象学》(Growth and Development: Ecosystems Phenomenology)中文版已于 2010 年由黄河水利出版社出版——译者注。

③ May 的著作《理论生态学:原理及应用》(Theoretical Ecology Principles and Applications, Third Edition)中文版已于 2010 年由高等教育出版社出版——译者注。

群落生态学已越来越认识到区域和历史影响的重要性(Ricklefs & Schluter, 1993)。然而,它们在何种程度上影响食物网,则研究相对较少。集合群落理论的最新进展(Leibold et al., 2004)为入手研究局部海域食物网结构和功能的空间限制提供了框架(Melian 等的章节)。在更长的时间尺度中,食物网是进化的结果,进化过程决定了食物网的现有属性。复杂的食物网可能顺其自然地从简单的生态相互作用进化而来(McKane, 2004)。食物网和生态系统属性的演化是将来研究的重大课题。

本书是对水生食物网最新研究成果的集大成者,希望有助于推动研究,建立起联结群落和生态系统的新方法。

参考文献

- DeAngelis, D. L. 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman & Hall, London.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Loreau, M. 1998. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:33-38.
- Loreau, M., S. Naeem, and P. Inchausti. Eds. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford.
- May, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton.
- McKane, A. J. 2004. Evolving complex food webs. *The European Physical Journal B* 38:287-295.
- Pimm, S. L. 1982. Food webs. Chapman & Hall, London.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter. Eds. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.
- Sterner, R. W., and J. J. Elser. 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton.

参与编写者

Daniel Baird, 南非伊丽莎白港大学动物系, 南非伊丽莎白港

Jordi Bascompte, 西班牙国家研究委员会唐安那生物研究所综合生态学研究组, 西班牙塞维利亚, 电子邮箱: bascompte@ebd.csic.es

Andrea Belgrano, 美国国家基因组资源中心(NCGR), 美国新墨西哥州圣菲, 电子邮箱: ab@ncgr.org

Ulrich Brose, 德国达姆施塔特技术大学生物系, 德国达姆施塔特

Robert R. Christian, 美国东卡罗来纳大学生物系, 美国北卡罗来纳州格林维尔, 电子邮箱: christianr@mail.ecu.edu

Lorenzo Ciannelli, 挪威奥斯陆大学生物系生态和进化综合中心(CEES), 挪威奥斯陆, 电子邮箱: lorenzo.ciannelli@bio.uio.no

Janet T. Duffy-Anderson, 美国国家海洋与大气局阿拉斯加渔业科学中心, 美国华盛顿州西雅图

Jennifer A. Dunne, 太平洋生态信息学与计算生态实验室, 美国加利福尼亚州伯克利; 圣菲研究所美国新墨西哥州圣菲; 落基山生物实验室, 美国科罗拉多州科斯特布特, 电子邮箱: jdunne@santafe.edu

James J. Elser, 美国亚利桑那州立大学生命科学学院, 美国亚利桑那州坦佩, 电子邮箱: j.elser@asu.edu

Dag O. Hessen, 挪威奥斯陆大学生物系, 挪威奥斯陆

Alan G. Hildrew, 英国伦敦大学玛丽皇后生物科学学院, 英国伦敦, 电子邮箱: A.Hildrew@qmul.ac.uk

Helmut Hillebrand, 德国科隆大学植物研究所, 德国科隆, 电子邮箱: helmut.hillebrand@uni-koeln.de

D. Ø. Hjermand, 挪威奥斯陆大学生物系生态和进化综合中心, 挪威奥斯陆

Simon Jennings, 英国洛斯托夫特环境、渔业和水产养殖科学中心, 英国洛斯托夫特, 电子邮箱: S.Jennings@cefas.co.uk

Jeffrey C. Johnson, 美国东卡罗来纳州立大学海岸带和海洋资源研究所, 美国北卡罗来纳州格林维尔

Pedro Jordano, 西班牙国家研究委员会唐安那生物研究所综合生态学研究组, 西班牙塞维利亚

Michio Kondoh, 荷兰生态研究所湖泊学研究中心, 电子邮箱: mkondoh@rins.ryukoku.ac.jp

P. Lehodey, 新喀里多尼亚太平洋共同体秘书处海洋渔业项目, 新喀里多尼亚努美阿

Mathew Leibold, 美国得州大学奥斯汀分校综合生物学部, 美国得克萨斯州奥斯汀, 电子邮箱: mleibold@mail.utexas.edu

Jason S. Link, 美国国家海洋渔业局东北渔业科学中心, 美国马萨诸塞州伍兹霍尔, 电子邮箱: jlink@whsunl.wh.who.edu

Michel Loreau, 法国高等师范学院, 法国巴黎, 电子邮箱: loreau@wotan.ens.fr

Joseph Luczkovich, 美国东卡罗来纳大学生物系, 美国北卡罗来纳州格林威尔

Neo D. Martinez, 美国太平洋生物信息学和计算生态学实验室, 美国加利福尼亚州伯克利; 落基山生物实验室, 美国科罗拉多州科斯特布特

Carlos J. Melián, 西班牙国家研究委员会唐安那生物研究所综合生态学研究组, 西班牙塞维利亚

Elizabeth T. Methratta, 美国国家海洋渔业局东北渔业科学中心, 美国马萨诸塞州伍兹霍尔

James T. Morris, 南卡罗来纳大学生物科学系, 南卡罗来纳州哥伦比亚, 电子邮箱: morris@biol.sc.edu

Geir Ottersen, 挪威海洋研究所, 挪威卑尔根, 现地址: 挪威奥斯陆大学生物系生态和进化综合中心, 挪威奥斯陆

Enric Sala, 美国斯克里普斯海洋学研究所海洋生物多样性和保护中心, 美国加利福尼亚州拉由拉, 电子邮箱: esala@ucsd.edu

Ursula M. Scharler, 美国马里兰大学环境科学中心切萨皮克生物实验室, 美国马里兰州所罗门; 美国史密森环境研究中心, 美国马里兰州埃奇沃特, 电子邮箱: scharler@cbl.umces.edu

Jonathan B. Shurin, 加拿大不列颠哥伦比亚大学动物学系, 加拿大卑诗省温哥华

Nils Chr. Stenseth, 挪威奥斯陆大学生物系生态和进化综合中心, 挪威卑斯陆

Dietmar Straile, 德国康斯坦茨大学 Dietmar Straile 湖沼研究所, 德国康斯坦茨, 电子邮箱: dietmar.straile@uni-konstanz.de

William T. Stockhausen, 美国国家海洋渔业局东北渔业科学中心, 美国马萨诸塞州伍兹霍尔

Andrew R. Solow, 美国伍兹霍尔海洋研究所, 美国马萨诸塞州伍兹霍尔, 电子邮箱: asolow@who.edu

Geroge Sugihara, 美国斯克里普斯海洋学研究所海洋生物多样性和保护中心, 美国加利福尼亚州拉由拉

Ross Thompson, 加拿大不列颠哥伦比亚大学生物多样性研究中心, 加拿大卑诗省温哥华

Colin R. Townsend, 新西兰奥塔哥大学动物学系

Robert E. Ulanowicz, 美国马里兰大学环境科学中心切萨皮克生物实验室, 美国马里兰州所罗门, 电子邮箱: ulan@cbl.umces.edu

Richard J. Williams, 太平洋生物信息学和计算生态学实验室, 美国加利福尼亚州伯克利; 落基山生物实验室, 美国利罗拉多州科斯特布特; 旧金山州立大学计算机科学系, 美国加利福尼亚州旧金山

Guy Woodward, 爱尔兰科克大学学院动物学、生态学和植物科学系, 爱尔兰科克

目 录

导言 水生食物网生态学的历史与现实挑战	(1)
---------------------	-----

第一篇 结构和功能

第一章 通过化学计量法实现生物研究简化:食物网结构和过程的演化	(7)
第二章 海洋食物网的空间结构和动力学	(23)
第三章 网络分析在河口生态系统比较研究中的作用	(31)
第四章 湖泊食物网——季节变动和气候变化的影响	(51)
第五章 食物网模式与过程:来自溪流的证据	(66)

第二篇 检验食物网理论

第六章 食物网数据统计分析的若干随机思考	(93)
第七章 利用信息理论指标分析随机构成的食物网的大小和复杂性	(98)
第八章 基于体型大小的水生食物网分析	(114)
第九章 海洋生态系统中的食物网理论	(131)

第三篇 食物网稳定性与多样性

第十章 食物网动力学模型:复杂性和稳定性的影响	(159)
第十一章 生物多样性能否保持食物网复杂性——适应性食物网假说	(174)
第十二章 中上层海洋生态系统中的气候压力、食物网结构和群落动力学	(190)
第十三章 食物网理论为海洋保护提供指南	(226)
第十四章 生物多样性和水生食物网	(243)

第四篇 结束语

第十五章 生态网络分析:不再机械	(267)
跋:水生食物网研究展望	(276)

导言 水生食物网生态学的历史与现实挑战

Andrea Belgrano

在谷歌上输入“水生食物网”，就可以找到连篇累牍的可供选择的网站和信息（以及伪信息）。不过，即使在这种真伪莫辨、鱼目混珠的大环境中，人们显然可以看到食物网研究在过去的几十年中大有发展，既有理论研究，也有实践探索。本书着力综合和总结水生食物网的若干最新研究进展，重点在于生态系统框架中的知识整合。

回顾哈代爵士 (Alister Hardy) 于 20 世纪 20 年代在英国洛斯托夫特渔业实验室的开创性研究工作极为有益。哈代从北海物种分布格局入手, 研究了北海鲱鱼和浮游生物群体的摄食关系, 目的是更科学地评估北海渔业资源。如果仔细观察他亲手绘制食物网图 (图 1), 我们就会惊喜地发现, 他注意到浮游植物和浮游动物的物种多样性, 具体地研究了食物网中不同生物的体长数据。因此可以说, 在将近 100 年之前, 在网状图形里构建和绘制不同营养层次的物种之间联系的概念已经印在许多水生生物研究者的脑海里。

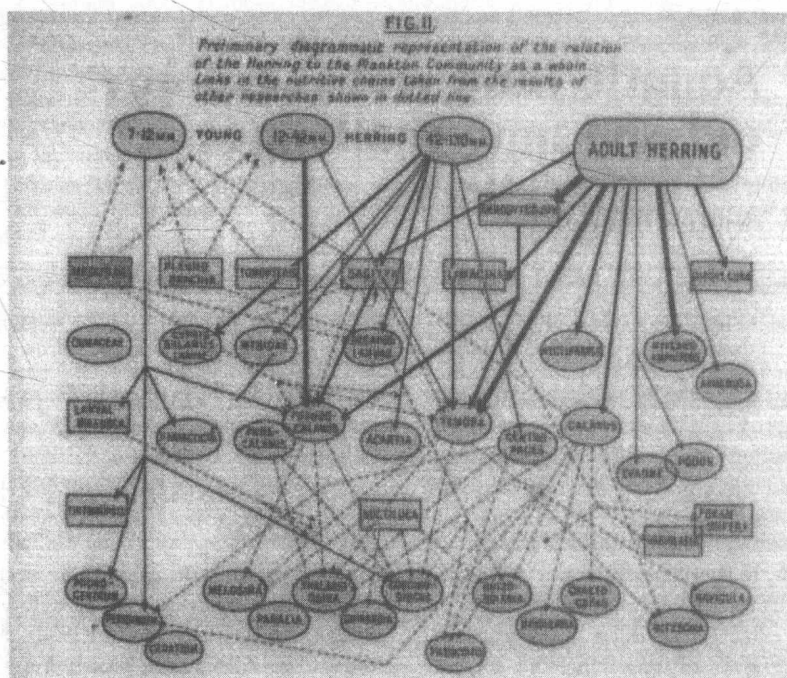


图1 哈代在1924年发表的大西洋鲱(*Clupea harengus*)食物网图。承蒙哈代爵士基金会(SAHFOS)-英国普利茅斯浮游生物连续记录仪项目(CPR)的允许,引自《天风海涛自风流——哈代爵士的生活、研究和艺术》

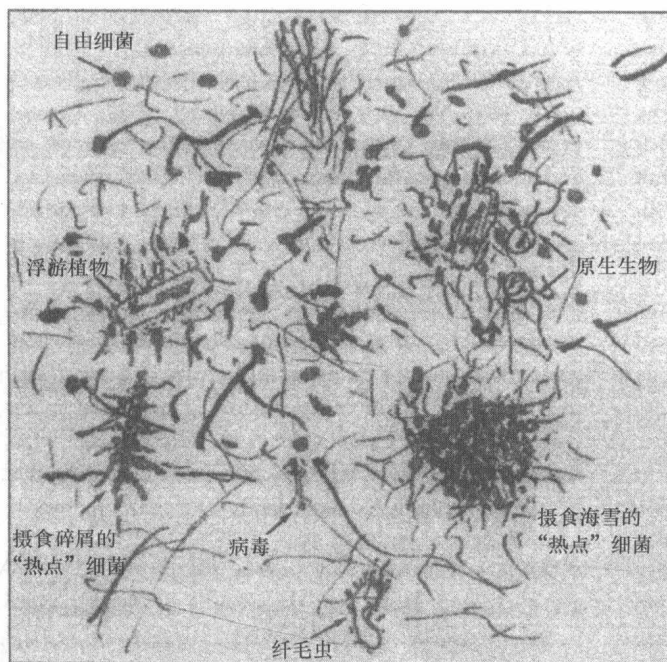


图2 微生物环的印象派艺术图,说明细菌眼中的海洋真光层。海水中处处充满着有机物,是高分子和各种丝状物及片状物以及动物纤丝和颗粒物相互纠缠组成的胶状体,其中包括作为热点的活体生物。在这个系统中,摄食海雪(黑色)或单细胞藻(绿色)的细菌(红色)控制着沉积过程和初级生产力;各种各样的微生境(热点)支持着高多样性的微生物(Azam, F. 1998. Microbial control of oceanic carbon flux; the plot thickens. *Science* 280:694–696.)(见模块1)

在接下来的几十年里,科学家开始思考食物网复杂性和生态群落稳定性之间的关系。MacArthur(1955)提出的经典的、但仍存争议的“稳定性随链接数量的增加而增强”的假说促进了后人的研究,例如 Paine(1966)分析了水生物种多样性、食物网复杂程度和群落稳定性之间的纬向梯度关联性。遵循麦克阿瑟的早期假说,如果询问水生食物网到底有多复杂则正当其时。

第一本有关食物网生态理论的书是 May 于 1973 年出版的《生态系统模型中的稳定性和复杂性》,然后是 Cohen 于 1978 年出版的《食物网和生态位》。此后, Pimm (1982) 和 Polis and Winemiller (1996) 重新思考了由 May 和 Cohen 提出的部分观点,并且在不同情景下对这些观点进行了讨论。在这个阶段,科学界提出了营养流模型,并广泛应用于水生生态系统,尤其是海洋生态系统(Wulff et al., 1989; Christensen & Pauly, 1993)。然而,生态系统网络分析(Ulanowicz, 1997; Ulanowicz & Abarca-Arenas, 1997)和与生态系统动力学、生态系统功能、生态系统稳定性有关的食物网结构(Williams & Martinez, 2000; Dunne et al., 2002; Williams et al., 2002)的最新进展,为食物网分析确定了相得益彰的新研究方向。这些和其他很多的研究表明,对现有的信息进行一次新的综述是非常有必要的。这次综述正在开拓一个在不同的栖息地和尺度上通用的新的基础研究,例如在食物网结构中普遍存在的比例关系(Garl-

aschelli et al., 2003)。该总结也为完善生态系统的保护和管理,尤其是海洋生态系统的保护和管理,确定了新的途径。

水生食物网研究也脱离了只关注从浮游植物到鱼类的分类学研究,向前有所发展。根据海洋微生物在全球海洋中的作用的新认知(Azam & Worden, 2004),海洋生态系统应该高度概述为一个复杂的、动态的分子网络。因此,需要加强微生物食物网的作用(图2,同时参见模块1, Azam, 1998)的研究,深入了解表层和深海区域之间存在的非线性特征。

水生食物网研究面临着新的挑战,其中包括在整合遗传学、生物地球化学、环境学和经济学等数据资料的基础上建立模型,从而阐明不同的时空尺度和整个生态系统的物种多样性(包括人类)中生态系统动力学的控制机制。在发展和检验重视生态系统中生物和非生物组分之间复杂的相互作用的生态学理论中,水生食物网可能会提供一个特别有用的经验框架。

致 谢

该工作部分或全部获得美国能源部的基因组到生命项目(www.doe-genome-to-life.org)“蓝藻碳汇:从分子机器到分层建模”(www.genomes-to-life.org)的资助。

参考文献

- Azam, F., and A. Z. Worden. 2004. Microbes, molecules, and marine ecosystems. *Science* 303:1622-1624.
- Azam, F. 1998. Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens. *Science* 280:694-696.
- Cohen, J. E. 1998. *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Christensen, V. and D. Pauly. (eds). 1993. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM, Manila, 390.
- Dunne, J. A., R. J. Williams, and N. D. Martinez. 2002a. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567.
- Dunne, J. A., R. J. Williams, and N. D. Martinez. 2002b. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:12917-12922.
- Garlaschelli, D., G. Caldarelli, and L. Pietronero. 2003. Universal scaling relations in food webs. *Nature* 423:165-168.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36:533-536.
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, 2nd edn. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Polis, G. A., and K. O. Winemiller. 1996. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall.
- Ulanowicz, R. E. 1997. *Ecology, The Ascendent Perspective*. Columbia University Press, New York, 224.
- Ulanowicz, R. E., and L. G. Abarca-Arenas. 1997. An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecology Modelling* 95:1-10.
- Ulanowicz, R. E. 1996. The propensities of evolving systems. In: E. L. Khalil and K. E. Boulding (eds), *Evolution, Order and Complexity*. Routledge Publishers, London, 217-233.

- Williams, R. J. , and N. D. Martinez. 2000. Simple rules yields complex food webs. *Nature* 404:180-183.
- Williams, R. J. , E. L. Berlow, J. A. Dunne, A. -L. Barabási, and N. D. Martinez. 2002. Two degrees of separation in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:12913-12917.
- Wulff, F. , J. G. Field, and K. H. Mann. (eds) . 1989. *Network Analysis in Marine Ecology*. Springer-Verlag, New York, 284.