

土壤食物网: 结构、能流及稳定性

陈云峰, 曹志平*

(中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

摘要: 在国外 4 个土壤生态学项目的基础上, 结合其他学者的研究成果, 从连通网、能流网及功能网 3 个层次分别阐述了土壤食物网的结构、能流与稳定性。在连通网中, 主要描述土壤食物网的功能群、营养位及格局; 在能流网中, 主要描述了面向过程食物网模型及其应用, 主要涉及到土壤中的碳流与氮流; 在功能网中, 以作用强度为中心, 描述了土壤食物网的稳定性问题。

关键词: 功能群; 连通网; 能流网; 功能网; 作用强度

文章编号: 1000-0933(2008)10-5055-10 中图分类号: Q146, Q148, S154.1 文献标识码: A

The soil food web: structure, energy flux and stability

CHEN Yun-Feng, CAO Zhi-Ping*

College of Resources and Environmental Science, China Agricultural University, Beijing 100094, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 5055 ~ 5064.

Abstract: The review here discussed the structure, energy flux and stability of soil food web on the basis of connectedness web, energy flow web and functional web according to the research results of four soil ecology projects done in the USA, Sweden and Netherlands as well as some related research findings. Soil functional groups, trophic position and patterns within the soil food web were described in the connectedness web. Energy flow web focused on the oriented-process food web model and its application regarding to the simulation of carbon and nitrogen mineralization. In the functional web, the stability of soil food web was discussed based the central conception of interaction strength.

Key Words: functional group; connectedness web; energy flow web; functional web; interaction strength

土壤食物网可以定义为描述土壤各功能群(functional group)之间消费与被消费关系的食物网^[1]。其能量来源主要为土壤中的碎屑和根系^[2], 其中又以碎屑为主^[3, 4], 因此又称土壤食物网为碎屑食物网(detritus food web)。广义上, 碎屑可以定义为任何非生命形式的有机质, 包括不同形态的植物组织、动物组织(腐肉)、死亡的微生物、畜禽粪便、次生代谢物、有机体的排泄物或渗出物等^[5]。又因食物网中各种土壤生物生活史绝大部分在地下完成, 也可称为地下食物网(below-ground food web)。土壤食物网在有机质分解、碳存贮、污染物降解、土壤结构调节、病虫害控制、矿物质养分循环、存贮及时空上的再分配起着重要作用^[6]。

国外有关土壤食物网开创性的研究最主要集中在 4 个项目: (1) 瑞典耕地项目^[7]; (2) 美国半干旱草原农

基金项目: 中国和意大利合作资助项目: 有利于环境的植物保护——应用于园艺病虫害控制的现代技术(2002—2006); 北京市生态学重点学科资助项目(XK10019440)

收稿日期: 2007-05-28; **修订日期:** 2007-10-18

作者简介: 陈云峰(1979~), 男, 湖北蕲春县人, 博士生, 主要从事土壤生态学研究. E-mail: chen971314@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhipingc@cau.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Sino-Italy cooperation project: plant protection benefit to environment- modern techniques for the control of pests and diseases of horticultural crops (No. 2002—2006) and key fund with ecology subject of Beijing City (No. XK10019440)

Received date: 2007-05-28; **Accepted date:** 2007-10-18

Biography: CHEN Yun-Feng, Ph. D. candidate, mainly engaged in soil ecology. E-mail: chen971314@163.com

业生态系统项目^[8]; (3) 美国亚热带和温带地区免耕研究项目^[9]; (4) 荷兰可耕地土壤生态系统综合研究项目^[10]。其中荷兰项目相对于其他的土壤生态学研究项目, 更侧重于土壤生物、土壤生物介导的土壤过程以及土壤生物在氮矿化中的作用。1994 年,《Agricultural, ecosystem and environment》杂志推出专刊, 系统介绍他们的成果。在这 4 个项目基础上建立了 7 个土壤食物网, 包括一个自然生态系统和六个农业生态系统, 即: 美国科罗拉多州中部矮草草原土壤食物网, 简称 CPER; 美国乔治亚州常规翻耕和秸秆覆盖免耕土壤食物网, 简称 HSB-CT 和 HSB-NT; 瑞典不施 N 肥和施 N 肥 ($120 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) 的大麦的土壤食物网, 简称 KS-B0 和 KS-B120; 荷兰 Lovinkhoeve 农场常规农业 (Conventional farming) 与集成农业 (Integrated farming) 土壤食物网, 简称 LH-CF 和 LH-IF。在这些食物网研究中, 基本上遵循着 3 个层次: 连通网 (Connectedness web)、能流网 (Energy flow web) 和功能网 (Functional web) 或作用网 (Interaction web)。早期的食物网一般只采用连通网来描述, 其用一种可视化的图定性的描述了土壤中各功能群之间的取食与被取食关系。但这种描述是很简单的, 且难以描述出各种链接 (Link) 的重要性。在这种情况下, 能流网通过量化不同营养级间的物流或能流, 解决了这个问题。在土壤食物网研究中, 这种描述是最重要的, 因为土壤食物网研究的主要目的就是了解土壤生物群落对土壤降解过程和养分循环的影响。但能流网不能描述各功能群之间的相互影响程度以及对整个系统稳定性的影响, 比如病原物与其寄主之间能量流动很少, 但其影响强度绝对大于一般的捕食与被捕食关系。在这种情况下, 引出了功能网的概念。土壤食物网中, 功能网的核心概念为作用强度 (Interaction strength)^[4, 8, 11 ~ 13]。最近的一些研究, 如英国高山草原土壤生物多样性项目 (1997 ~ 2004 年), 也采用了类似的研究框架^[14]。

我国对土壤食物网研究较少, 基本上停留在单独研究某类土壤动物的水平上, 很少将土壤生物作为整体提高到群落和生态系统水平。20 世纪 80 年代到 90 年代, 尹文英院士主持了“中国亚热带土壤动物研究” (1987 ~ 1991 年) 和“中国典型地带土壤动物研究” (1993 ~ 1996 年) 两个国家自然科学基金重点项目, 对我国不同气候区 6 个典型地带土壤动物物种多样性、群落结构、地理分布与区系组成、不同环境和不同季节土壤动物的动态变化特点作了详细的调查^[15]。其研究成果集中体现在 3 本著作《中国亚热带土壤动物》(1992)、《中国土壤动物检索图鉴》(1998)、《中国土壤动物》(2000) 中, 还出了一本土壤动物研究方法手册《土壤动物研究方法》。但这些研究很少涉及到土壤动物相互关系及食物网层次, 其他学者^[16, 17]的研究中涉及到一部分。

本文在上述 4 个项目研究结果基础上, 结合国内外相关学者近几年的研究, 从连通网、能流网及功能网 3 个层次对土壤食物网结构、能流及稳定性方面的研究作一个综述, 以资国内同行借鉴。

2 结构

2.1 功能群

生态系统模型中的基本单位为功能群^[18]。功能群没有一个通用的定义, 一般是与一定的生态功能联系在一起而定义的^[19]。类似的概念还有同资源种团 (guilds)^[20], 营养物种 (trophic speices) 等^[21]。Moore 等^[18]将其定义为: 具有类似食物源、取食方式、繁殖率、抵抗捕食压力及土壤剖面中的分布等特征的种的组合。具体操作时, 功能群的划分主要基于食物源、取食方式、生活史策略和分布模式^[22, 23]。表 1 显示了在上述 4 个项目 7 个土壤食物网所划分的功能群。

2.2 营养位

如前言中所述, 连通网描述了食物网中谁吃谁的问题。土壤食物网中一个经典的模型如图 1。

此图也是土壤食物网面向有机体模型的结构图, 关于面向有机体模型参见下文描述。在这 7 个食物网中, 均以 Hunt 等^[8]描述的北美矮草草原食物网为标准, 仿照他们建立^[4]。因为一些生物占据着好几个营养级, 碎屑及其取食碎屑的生物也不好归入某一个营养级。在这种情况下, 采用营养位 (trophic position) 概念取代了营养级。营养位描述了某一生物离食物链的距离。上述 7 个食物网可分为 5 个营养位: I 碎屑和根系; II 初级分解者和植食性者, 包括细菌、腐生真菌、菌根真菌、植食性线虫; III 食细菌者和食真菌者, 包括弹尾目、

食真菌线虫、食真菌螨类、鞭毛虫、肉足虫、食细菌螨类和线虫;IV中间捕食者,包括原生动物、捕食性线虫和食线虫螨;V顶级捕食者,包括捕食性螨和弹尾目。在功能网中,描述作用强度时,采用营养位的概念(图2B)。但在很多研究中,营养位与营养级的概念是相同的。

表1 7个土壤食物网中功能群划分^[22]Table 1 Functional groups classification within seven soil food webs^[22]

功能群 Functional group	土壤食物网 Soil food webs					
	CPER	LH-IF	LH-CF	HSB-NT	HSB-CT	KS-B0 KS-B120
根系 Roots	+		+		+	+
碎屑 Detritus	+		+		+	+
微生物 Microbe						
细菌 Bacteria	+		+		+	+
腐生真菌 Saprophytic Fungi	+		+		+	+
菌根真菌 Mycorrhizae	+		n. a.		n. a.	n. a.
原生动物 Protozoa						
肉足虫 Amoebae	+		+		原生动物 Protozoa	原生动物 Protozoa
鞭毛虫 Flagellates	+		+		原生动物 Protozoa	原生动物 Protozoa
纤毛虫 Ciliates	n. a.		n. a.		原生动物 Protozoa	原生动物 Protozoa
线虫 Nematodes						
食植物 Herbivores	+		+		+	+
食细菌 Bacteriovores	+		+		+	+
食真菌 Fungivores	+		+		+	+
捕食性 Predaceous	+		+		n. a.	+
杂食性 Omnivores	+		捕食性 Predaceous		n. a.	肉食性 Predaceous
节肢动物 Arthropods						
植食性大型节肢动物 Predatory Macroarthropods	n. a.		n. a.		n. a.	+
捕食性螨类 Predatory mites	+		+		肉食性 Predaceous	+
食线虫螨类 Nematophagous Mites	+		+		肉食性 Predaceous	肉食性 Predaceous
菌食性甲螨 Mycophagous oribatida	+		+		+	+
菌食性前气门亚目螨 Mycophagous prostigmata	+		+		+	+
食细菌螨类 Bacteriovores mites	×		+		×	+
弹尾目 Collembola	+		+		+	+
捕食弹尾目 Predators Collembola	×		+		肉食性 Predaceous	肉食性 Predaceous
环节动物 Annelids						
线蚓 Enchytraedis	n. a.		+		+	+
蚯蚓 E. arthworms	×		+		+	+

CPER: 美国科罗拉多州中部平原试验区 Central plains experimental range, Colorado, USA; LH: 荷兰 Lovinkhoeve 农场 Lovinkhoeve experimental farm, the Netherlands; IF: 集成农业 Integrated farming; CF: 常规农业 Conventional farming; HSB: 美国乔治亚 Horseshoe Bend 研究站 Horseshoe Bend research site, Georgia USA; NT: 免耕 No tillage; CT: 常规耕作 Conventional tillage; KS: 瑞典 Kjettslinge 试验地 Kjettslinge experimental field, Sweden. B0: 不施 N 肥大麦地 Barely without N fertilizer; B120: 施 N 肥 (120 kg hm⁻² a⁻¹) 大麦地 Barely with N fertilizer (120 kg hm⁻² a⁻¹); +: 食物网中存在该功能群 Functional group was present within food webs; “×”: 不存在此功能群 Functional group was absent within food webs; n. a.: 数据不可用 Data not available; 名字: 表示此功能群没有细分, 如“原生动物”表示没有将其分进一步分类 Name, functional group was included under a broader category, e. g. “protozoa” were not separated.

2.3 格局

土壤食物网格局(pattern)有一整套的参数描述,具体参数的定义参见 Pimm^[21]、Dunne^[24]及 Romanuk 等^[25]的文章。Moore^[22]在 Pimm^[21]研究基础上,将土壤食物网的格局分析分为两大部分,即基于群落结构分析和基于能量分析,其综述的上述几个食物网的结构的基本特征为:功能群个数为 14~19 个,连接度为 0.21~0.29,平均食物链长度为 2.27~4.22,存在资源分室、时间分室或空间分室。

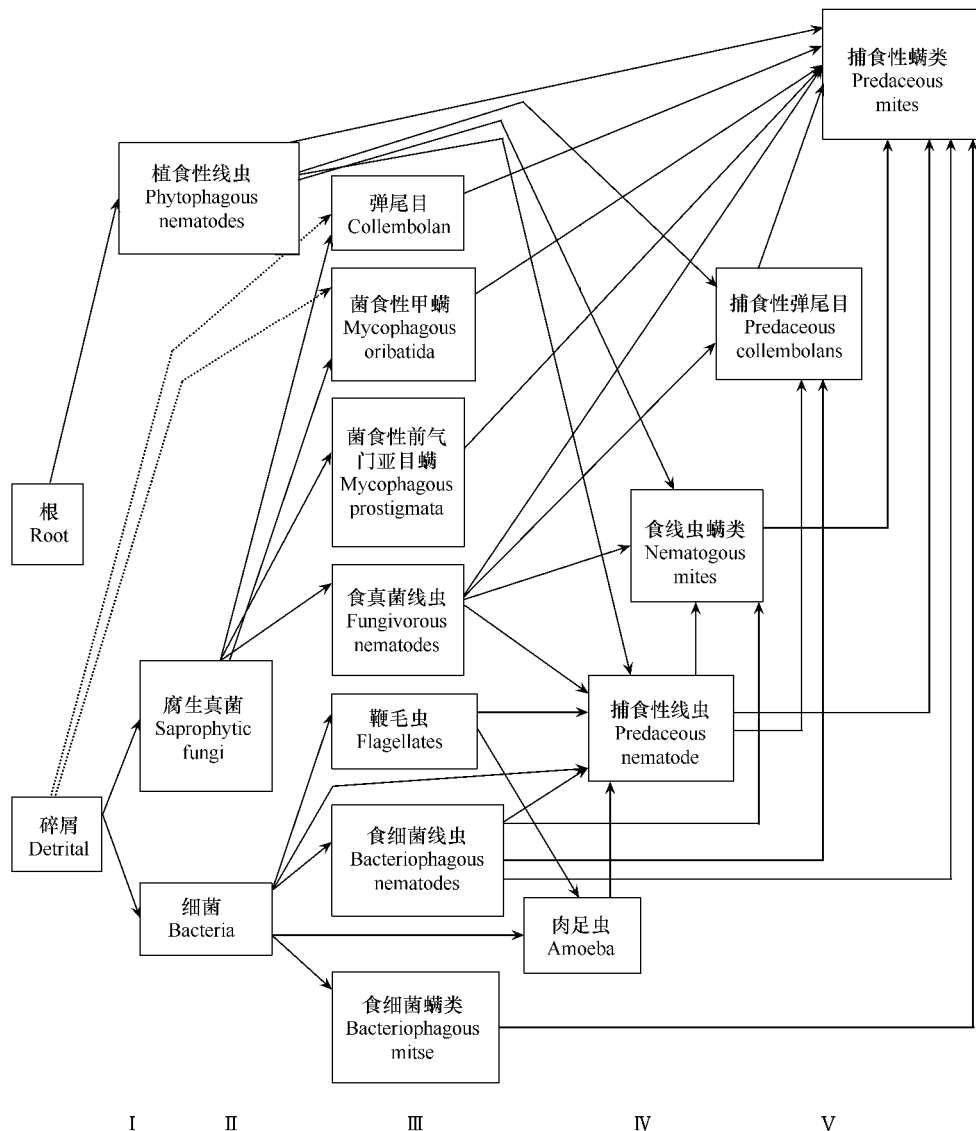


图1 荷兰 Lovinkhoeven 试验地综合农业管理模式下冬小麦土壤碎屑食物网模型^[3]

Fig. 1 The soil food web of the Lovinkhoeve Experimental Farm, Netherlands (winter wheat, integrated plot)^[3]

虚线表示没有量化潜在的取食关系 The dashed lines indicate potential feeding relationships that were not quantified; I - V: 营养位 represent different trophic position

在上述描述中,仅仅描述食物网在一个特定空间的静态特征,即忽略了食物网的时空特征。而现实中的食物网往往是动态和多维的。在这种情况下,Moore 等^[3],Moore 和 De ruiter^[4]采用一些多元统计方法来分析食物网的格局。利用聚类分析(cluster analysis, CA)和典型判别分析(canonical discriminant analysis, CDA)来分析各功能群的动态格局,进而验证食物网中的分室结构。最近,Berg 和 Bengtsson^[26]将 Bray-Curtis 相似性系数引入到食物网时空分析来。

由于食物网结构比较复杂,近些年来,信息技术在描述及计算食物网模型中得到了极大的发展。美国俄勒冈州州立大学“Loop group”小组利用群落矩阵(community matrix)定性的描述土壤食物网结构,可以用于分析食物网稳定性及预测食物网对于干扰的反应^[27]。英国高山草原土壤生物多样性项目软件根据 Hunt 等^[9]、Berg 等^[28]土壤食物网理论,制作出来 SIM(stable isotope modelling)软件,可以用来描述土壤食物网及模拟¹³C 脉冲标记试验,也可以模拟土壤食物网的能流^[14, 29]。PEaCE (pacific ecoinformatics and computational ecology

lab) 实验室制作出了 Foodweb3D 软件,不仅可以以立体的方式显示出食物网结构而且可以用于食物网结构分析及构建模型^[30, 31]。

3 能流

土壤食物网中,以碳和氮作为能量货币来描述土壤中的能流^[4]。在土壤食物网中,一般应用面向过程模型(也叫食物网模型)来描述土壤中的碳流和氮流。许多学者^[1, 3, 4, 9, 10, 32-37]均描述过面向过程模型,下一小节综述了这个模型。

3.1 面向过程模型

模型的中心假设为每一功能群生物量在一定的时间内为一个常量,即该功能群得到的生物量等于失去的生物量(死亡及被捕食)。每一个功能群 j 均有下列几个参数:

B_j 为生物量 (kg C hm^{-2}); d_j 为自然死亡率 (a^{-1}); p_j 为生产率 (a^{-1}); a_j 为同化率 (a^{-1}); w_{jk} 为对食物类型 k 的相对偏好。假设肉食性线虫对线虫、原生动物、细菌的权重分别为 1000、10 和 1,肉食性螨对微节肢动物为 2,对线虫为 1。

定义好上述几个参数后,对功能群 j 有:

F_{ij} 为功能群 j 对功能群 i 的取食率 ($\text{kg C hm}^{-2} \text{a}^{-1}$); F_j 为功能群 j 对功能群 j 所有猎物的取食率 ($\text{kg C hm}^{-2} \text{a}^{-1}$); M_j 为功能群 j 所有捕食者对功能群 j 的取食率 ($\text{kg C hm}^{-2} \text{a}^{-1}$)。另外, CN_{prey} 为被捕食者碳氮比; CN_{pred} 为捕食者碳氮比; n 为功能群数目。

上述参数中,自然死亡率 d_j 、同化效率 a_j 、生产率 p_j 和 C/N 都是一些常量,各功能群不尽相同,如表 2。

表 2 7 个土壤食物网中功能群生理参数^[32]

Table 2 Physiological parameter values for the functional groups within seven food webs^[32]

	C/N	a_j	p_j	d_j
微生物 Microbe				
细菌 Bacteria	4	1.00	0.30	1.20/1.10 *
真菌 Fungi	10	1.00	0.30	1.20/0.10 *
泡囊-丛枝菌根真菌 Vesicular arbuscular mycorrhizae	10	1.00	0.30	2.00
原生动物 Protozoa				
肉足虫 Amoebae	7	0.95	0.40	6.00/1.00 *
鞭毛虫 Flagellates	7	0.95	0.40	6.00/1.00 *
线虫 Nematodes				
食植物 Herbivores	5	0.25	0.37	1.08
食细菌 Bacteriovores	5	0.60	0.37	2.68
食真菌 Fungivores	5	0.38	0.37	1.92
捕食性 Predators	5	0.50	0.37	3.00
节肢动物 Arthropods				
食植物节肢动物 Herbivorous herbage arthropods	8	0.35	0.40	1.84
捕食性节肢动物 Predatory herbage arthropods	8	0.70	0.30	1.84
植食性大型节肢动物 Herbivores macroarthropods	8	0.45	0.40	1.84
食微大型节肢动物 Microbivorous macroarthropods	8	0.50	0.35	1.84
捕食性大型节肢动物 Predatory macroarthropods	8	0.60	0.35	1.84
捕食性螨 Predatory mites	8	0.60	0.35	1.84
食线虫螨 Nematophagous mites	8	0.90	0.35	1.84
隐气门螨 Cryptostigmatic mites	8	0.50	0.35	1.20
非隐气门螨 Non-cryptostigmatic mites	8	0.50	0.35	1.84
食细菌螨 Bacteriovores mites	8	0.50	0.35	1.84
食真菌弹尾目 Fungivores collembola	8	0.50	0.35	1.84
捕食弹尾目 Predators collembola	8	0.50	0.35	1.84
环节动物 Annelids				
线蚓 Enchytraedis	5	0.25	0.40	5.00
蚯蚓 Earthworms	5	0.25	0.40	2.40

* 分别代表 CPER/HSB/LH 食物网和 KS 食物网 The two values refer to the webs from CPER/HSB/LH and KS, respectively

根据每一个功能群获得的生物量 = 损失的生物量有:

$$F_j a_{ij} p_j = M_j + d_j B_j \Rightarrow F_j = \frac{M_j + d_j B_j}{a_{ij} p_j} \quad (1)$$

功能群 j 对功能群 i 的取食率为:

$$F_{ij} = \frac{w_{ij} B_i}{\sum_{k=1}^n w_{kj} B_k} F_j \quad (2)$$

$$F_j = \sum_{i=1}^n F_{ij} \quad (3)$$

在摄食率基础上, C、N 矿化率计算公式为:

$$C_{\min} = \sum_{j=1}^n a_j (1 - p_j) F_j \quad (4)$$

$$N_{\min} = \sum_{j=1}^n a_j \left(1 / CN_{\text{prey}} - \frac{p_j}{CN_{\text{pred}}} \right) F_j \quad (5)$$

在计算 C、N 矿化过程中, 首先计算最高级别捕食者的摄食率, 因为最高级别捕食者仅经历了自然死亡, 即 $P=0$ (式 1)。次级营养级中捕食损失可由高级捕食者的摄食率计算, 计算次级营养的捕食损失时还应加上非捕食的损失。当计算回到最初的消费者即微生物和腐生生物时, 就计算出了食物网全过程所有的取食率。图 2A 为食物网中各功能群的取食率。实际上, 为了使模型更精确, 需要考虑气候条件尤其是温度的影响, 详细的讨论参见 Schröter^[36]。

3.2 应用

利用面向有机体模型可以模拟与预测土壤 C、N 矿化。上述 6 个食物网中 (CPER 食物网除外), De ruiter 等^[32] 将利用模型模拟到的 C、N 矿化与原位测定、氮收支分析和基于降解模型得到的结果相比, 发现 C 矿化率与实际监测到的近似, 氮矿化在不同的食物网中略有差异。在 LH-IF 和 LH-CF 食物网中, 模型模拟的 N 矿化率与原位观测到的结果近似, 在 HSB-NT 与 HSB-CT 食物网中, 模型模拟到的 N 矿化率高于与利用氮收支分析所得到的结果。在 KS-B0 食物网中, 食物网模型模拟的 N 矿化率高于氮收支分析和基于降解模型得到的结果, 而在 KS-B120 食物网中, 却得到相反的结果。Berg 等^[28] 的研究结果为: C 矿化中, 落叶层模拟结果偏低, 而半落叶层及腐殖质层两种结果近似; N 矿化模拟结果普遍偏低, 落叶层中模拟结果占实测结果的 85% 左右, 而在落叶层及腐殖质层分别占 50% 和 30%。Schröter 等^[37] 利用模型模拟了瑞典北部 (N-SE)、瑞典南部 (S-SE)、德国 (DE) 和法国 (FR) 4 个地区森林样带的 C、N 矿化。与利用实验室培养外推法所得到的结果相比, N-SE 与 S-SE 食物网模拟 C 矿化率与外推法结果类似, DE 和 FR 食物网模型中模拟 C 矿化率高于外推法结果。除了 FR 食物网, 模拟的 N 矿化率与外推法结果一致。

利用食物网模型还可以判断各功能群对 C、N 矿化的贡献。De ruiter 等^[32]、Bloem 等^[1] 综述了上述 7 个食物网中各功能群对 N 矿化的贡献。结果表明: 在 CPER 和 LH-CT 食物网中, 细菌对 N 矿化贡献最大, 为 52%。真菌的贡献率为 1% (LH) 到 34% (KS-B120)。在 LH-IF、HSB (NT 与 CT)、KS-B0 食物网中, 原生动物的对氮矿化贡献最大, 分别为 46%, 48% 和 45%。这是因为原生动物有较高的特定死亡率且其食物 C/N 比较低。蚯蚓对氮矿化率贡献较小, 从 1% (HSB-CT) 到 6% (LH-IF)。其余所有生物对 N 矿化贡献率较低, 不足 1%, 但在 CPER 食物网中稍高, 为 18%, 其中 13% 由食细菌线虫贡献。Berg 等^[28] 的研究结果显示: 在落叶层和半落叶层中, 真菌对 C 矿化的贡献率最大, 它和细菌加起来, 两者占 C 矿化的 75%, 在腐殖质层中, 细菌的贡献最大, 占 63%; 氮矿化中, 3 层情况类似, 均以真菌、肉食虫及捕食性螨对 N 矿化率较大。Schröter 等^[37] 对瑞典北部 (N-SE)、瑞典南部 (S-SE)、德国 (DE) 和法国 (FR) 4 个地区森林样带 C、N 矿化研究结果认为, 土壤生物对碳矿化的贡献为 7% ~ 13%, 其中有壳肉足虫的贡献最大。N 矿化为负值, 即固持, 兼食碎屑和微生物的有壳原生动物对氮固持贡献最大, 其次是真菌, 然后是捕食性有壳肉足虫。总体上, 土壤生物对 N 的影

响要大于对 C 矿化的影响。

此外,还可以利用模型算出各功能群中能量来源的相对比例。土壤食物网中的能量来源为细菌、真菌和根系,各功能群从这三大基础能量来源中获得的能源称为能量通道(Energy channel)。通过计算可知,能量主要来源为细菌途径和真菌途径,直接从根系获得的能量较少。其中,细菌途径和真菌途径的相对大小受农业管理措施控制^[3,4,38]。Beare^[39]综述了这两个分解途径的主要差别在于:以细菌分解途径为主导土壤中,氮矿化率和有机质降解快,这是因为相较于真菌,细菌有较低的 C 同化率和较快的周转率。在以真菌途径为主的土壤中,由于存在着菌丝,氮和能量变化缓慢,提高了有机质存贮和氮的固持。胡峰和吴珊眉^[16]对常规耕作和免耕红壤生态系统碎屑食物网比较研究表明,免耕红壤生态系统以真菌分解途径为主导,食真菌土壤动物及大型土壤动物占优势;而常耕系统主要以细菌分解途径为主导。

4 能流,作用强度与稳定性

长久以来,食物网稳定性是生态学研究的重点之一。早期研究揭示食物网稳定性取决于食物网结构(如连通性、食物链长度和分室)^[40]。De ruiter、Moore、Neutel 等人借助于上述 7 个土壤食物网,将田间实验数据和食物网模型结合起来,分析了能流,群落结构与稳定性的关系^[2,23,33,35,40~44]。由于分析过程中涉及到许多复杂的数学推导,在此主要对相关概念、分析方法及结果做一个总结。

稳定性有多种不同的意义,不同的定义其数学描述不尽相同。在土壤食物网中,稳定性指的是局域稳定性(Local stability),即在较小的干扰情况下,群落返回平衡状态的能力。平衡状态指群落中各种群大小保持稳定,即生长率等于损失率^[42,44]。分析食物网稳定性时,采用 May^[45]的数学分析方法。即通过线性逼近,将稳定性问题转化为对群落矩阵特征值的分析。由于矩阵特征值的正负代表了线性变换的方向,大小代表了变化的快慢,因此若群落矩阵所有的特征值(整数或复数实部)均小于 0,则表示系统趋于稳定,其中最大特征值的负倒数为返回时间(Return time),反应了系统回到平衡状态的快慢。若有一个特征值大于或等于 0,则此食物网不稳定。

将功能群大小,周转率,能量转换参数与食物网模型结合起来,连通网可以转换成能流网,在能流网基础上,强调功能群之间相互作用强度,可以将能流网引申为功能网。作用强度的格局反映了食物网的能量特征^[2],其组织形式构成了食物网稳定的基础^[33]。在构建食物网模型的 3 个参数(物种数,链接度和作用强度)中,作用强度的测定最困难。在 May^[45]的理论食物网模型中,假定作用强度为一个常量,这与实际情况是不符的^[46]。土壤食物网中,作用强度为某功能群对另一功能群影响的单位效应(能流网中为每单位生物量效应)^[2]。De ruiter 等学者^[2,41]将定量描述食物网的两大类方法(种群/群落动态和能/物流描述^[47])结合起来,用 Lotka-Volterra 方程来描述群落动态,用面向过程模型描述物流或能流,可以计算出土壤食物网中的功能群相互作用强度。但这种方法不能描述功能群与碎屑的相互作用,其计算方法参见 Moorer 等^[43]。同时,也不能计算出种内相互作用,实际应用时,假设种内作用强度为特定死亡率(d_i)的某一比例(s_i),一般假定 3 个梯度,即 $s_i = 1, 0.1, 0.01$ ^[35]。

分析上述 7 个食物网作用强度,发现作用强度不是随机的,而是呈现一定的格局,在高营养级中呈现上行效应(Bottom-up effect),在低营养级中呈现下行效应(Top-down effect)(图 2B)。分析各个作用强度对稳定性的影响结果表明,表明各作用强度对稳定性的贡献是不一致的,对能流贡献率小的可能对稳定性贡献率大(图 2C)。对食物网稳定性高的相互作用可视为关键作用强度(Keystone interaction)。

将具有格局的作用强度与随机作用强度的食物网相比,发现具有格局的食物网稳定性更强,详细方法参见 De ruiter 等^[35,42]的文章。进一步研究发现,食物网中的相互作用形成一个闭合的环(loop),称为营养作用环(trophic interaction loop)。营养作用环描述了相互作用的路径,即从一个物种开始沿着食物网又回到这个物种的过程中所有的相互作用,每种相互作用仅仅出现一次。环的长度为环中的营养类群(trophic group)个数,环的权重(loop weight)为环中作用强度绝对值的几何平均数。不同作用强度的格局可以反映在营养作用环的分布特征上,食物网中环最大权重值可以作为食物网稳定性的指标,值越低表明越稳定。数学推导及证

明参见 Neutel 等^[41]。在实际的食物网中,较长的环由于包含较多的下行效应,弱链接较多,因而权重较低(上行效应的作用强度一般是下行效应的 2 个数量级的倍数,图 2)。而在随机矩阵中,较长的环的权重相对较高。造成这种结果的主要原因是食物网中的生物量金字塔,即生物量随着营养级的升高而降低。环重分析可以作为一个有用的工具探索复杂群落结构与组织。

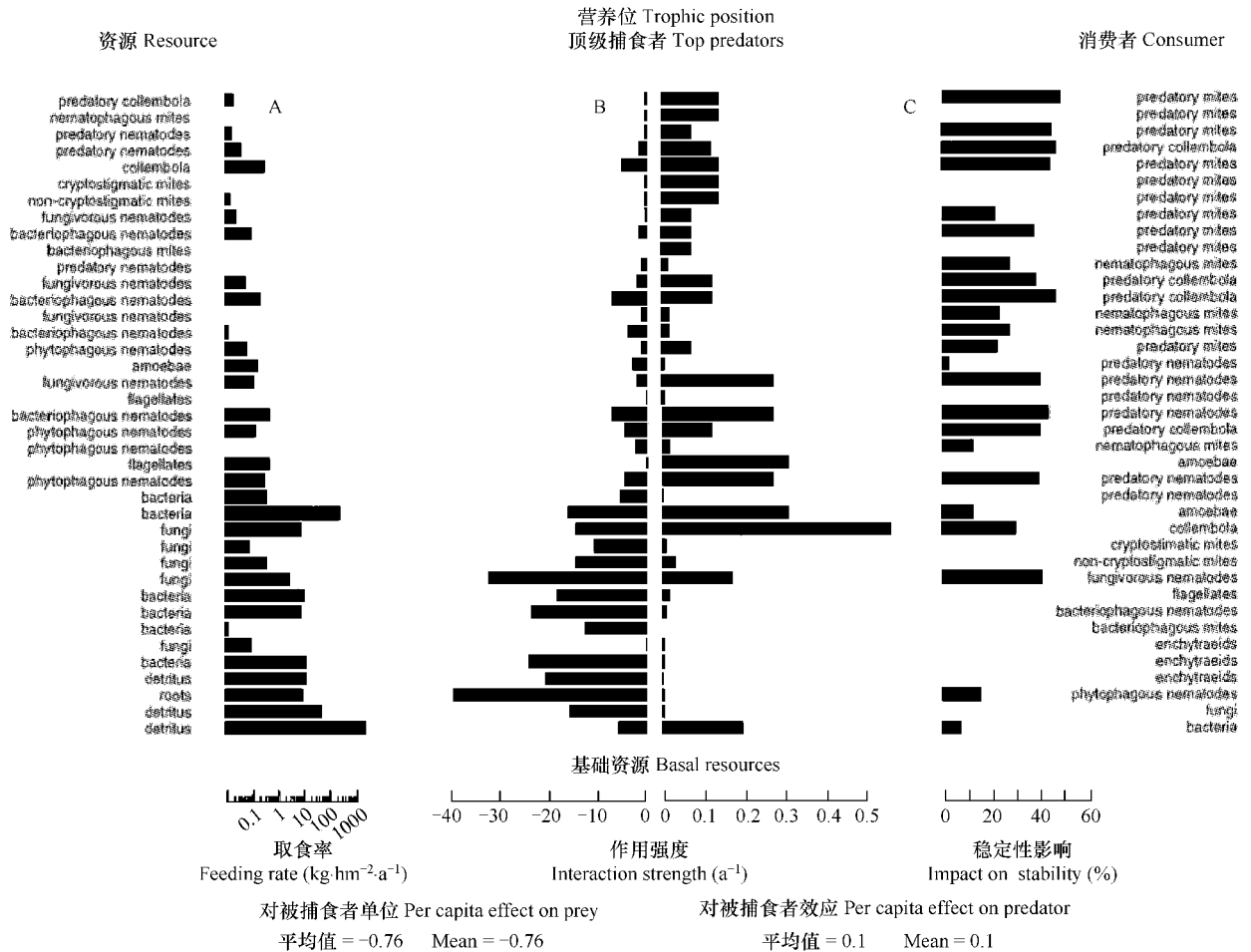


图 2 荷兰 Lovinkhoeve 农场常规管理模式 (LH-CF) 下食物网取食率 (A) 作用强度 (B) 及作用强度对稳定性的影响 (C) ^[35]

Fig. 2 Feeding rates (A), interaction strengths (B), and impacts of the interactions on food web stability (C) within the food webs of the conventional practices at the Lovinkhoeve Experimental Farm ^[35]

图中功能群中文翻译参见表 1, 表 2 The Chinese translation of functional groups in the figure see table 1 and table 2

5 结语

传统上,食物网理论主要来自陆地表面生态系统和水生生态系统^[22],土壤食物网一方面在采用这些理论,另一方面也丰富着食物网理论。目前土壤食物网同其他食物网一样也存在着很多困难。在定性描述食物网时,功能群分类不定,各个研究者并没有一个统一的标准。表 1 里,有些食物网将原生动物分成鞭毛虫、纤毛虫及肉足虫 3 个功能群,有些食物网中将它们合为一类。一些生物食性或食性偏好,很多是推测出来的,而不是实际观测到的^[48]。一些重要的功能群并没有包括在网中,如藻类、根系病原物、食线虫真菌、某些生态工程师等,某些功能群之间的链接也并不清楚^[2,3,47]。在试验方法手段上也存在一些问题,主要是在细菌、真菌及原生动物等一些周转率较快的土壤微生物难以直接测定或测定方法繁琐。如原生动物有的采用直接法,有的采用培养法如最大或然数法 (MPN),这两者之间得出的结果差异很大^[37]。面向过程模型中的参数有时候也不确定,特别是在参数来自于文献时,差异较大^[32]。功能网中,理论食物网与实际食物网,土壤食物

网与其他食物网的作用强度的定义均有差异,彼此之间难以比较^[35,47,49],而且模型中所用作用强度都是在一定条件下的,是线性而不是非线性的,因此只能分析局部稳定性,而不能分析全局稳定性^[50]。实际上,土壤食物网的全局稳定性研究较少^[44,51]。此外,用 Lotka-Volterra 方程描述群落动态也过于简单,假定各功能群处于平衡态也显粗糙^[44]。总之,土壤食物网在数据质量和数据整合方面都要进一步完善,其中田间数据的质量的提高主要取决于相关科学如土壤学的发展,数据整合则依赖于食物网理论的发展。

References:

- [1] Bloem J, De ruiter P C, Bouwman L A. Soil food webs and nutrient cycling in agro-ecosystems. In: van Elsas J D, Trevors J T, Wellington E M H, eds. *Modern soil microbiology*. New York: Marcel Dekker Inc., 1997, 245 — 278.
- [2] De ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. The balance between productivity and food web structure in soil ecosystems. In: Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W, eds. *The balance between productivity and food web structure in soil ecosystems*. UK: Cambridge University Press, 2005. 139 — 153.
- [3] Moore J C, Zwetsloot H J C, De ruiter P C. Statistical analysis and simulation modeling of the belowground food webs of two winter wheat management practices. *Neth. J. Agric. Sci.*, 1990, 38(3): 303 — 316.
- [4] Moore J C, De ruiter P C. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions with below-ground food webs. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 1991, 34(1): 371 — 397.
- [5] Moore J C, Berlow E L, Coleman D C, *et al.* Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Lett.*, 2004, 7(7): 584 — 600.
- [6] Ferris H, Bongers T, de Goede R G M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl. Soil Ecol.*, 2001, 18(1): 13 — 29.
- [7] Andrén O, Lindberg T, Boström U, *et al.* Organic carbon and nitrogen flows. *Ecol. Bull*, 1990, 4085 — 126.
- [8] Hunt H W, Coleman D C, Ingham E R, *et al.* The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biol. Fert. Soils*, 1987, 3(1): 57 — 68.
- [9] Hendrix P F, Parmelee R W, Crossley Jr D A, *et al.* Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. *BioScience*, 1986, 36(6): 374 — 380.
- [10] De ruiter P C, Moore J C, Zwart K B, *et al.* Simulation of Nitrogen Mineralization in the Below-Ground Food Webs of Two Winter Wheat Fields. *J. Appl. Ecol.*, 1993, 30(1): 95 — 106.
- [11] Paine R T. Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *J. Anim. Ecol.*, 1980, 49(3): 666 — 685.
- [12] Raffaelli D. Trends in research on shallow water food webs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2000, 250(1): 223 — 232.
- [13] Scheu S. The soil food web: structure and perspectives. *Eur. J. Soil Biol.*, 2002, 38(1): 11 — 20.
- [14] Irvine L, Kleczkowski A, Lane A M J, *et al.* An integrated data resource for modelling the soil ecosystem. *Appl. Soil Ecol.*, 2006, 33(2): 208 — 219.
- [15] Gao F. Soil animal research milestone — soil fauna research works series review. *Acta Zoo Sinica*, 2000, 46(20): 238 ~ 240.
- [16] Hu F, Wu S M. Soil biota interactions in soil ecosystem and the approach of soil detrital food web. In: Xu Q, Li Y C, eds. *Soil, resource, ecology and environment*. Qingdao: Qingdao Ocean University Press, 1992. 28 — 32.
- [17] Liang W J, Wen D Z. Soil biota and its role in soil ecology. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, 12(1): 137 — 140.
- [18] Moore J C, Walter D E, Hunt H W. Arthropod regulation of micro- and mesobiota in below-ground detrital food webs. *Annu. Rev. Entomol.*, 1988, 33(1): 419 — 435.
- [19] Bengtsson J. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Appl. Soil Ecol.*, 1998, 10(3): 191 — 199.
- [20] Brussaard L. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Appl. Soil Ecol.*, 1998, 9(1): 123 — 135.
- [21] Pimm S L, Lawton J H, Cohen J E. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 1991, 350(6320): 669 — 674.
- [22] Moore J C. Impact of agricultural practices on soil food web structure: Theory and application. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 1994, 51(1-2): 239 — 247.
- [23] Moore J C, De ruiter P C, Hunt H W, *et al.* Microcosms and soil Ecology: Critical Linkages between Fields Studies and Modelling Food Webs. *Ecology*, 1996, 77(3): 694 — 705.
- [24] Dunne J A. The network structure of food webs. In: Pascual M, Dunne J A, eds. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. UK: Oxford University Press, 2006. 27 — 86.
- [25] Romanuk T N, Jackson L J, Post J R, *et al.* The structure of food webs along river networks. *Ecography*, 2006, 29(1): 3 — 10.
- [26] Berg M P, Bengtsson J. Temporal and spatial variability in soil food web structure. *Oikos*, 2007.
- [27] Loop Group of Oregon state university. loop analysis. Available on-line at <http://www.ent.orst.edu/loop>. October 2007.
- [28] Berg M, De ruiter P, Didden W, *et al.* Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil.

Oikos, 2001,94(1):130—142.

- [29] Members of the NERC soil biodiversity programme. Stable isotope modelling (SIM) user guide. Available on-line at <http://soilbio.nerc.ac.uk/Download/SIM/Comprehensive%20SIM%20user%20guide%20AK.doc>. October 2007.
- [30] Yoon I, Williams R J, Levine E, *et al.* Webs on the web (WOW): 3D Visualization of ecological Networks on the www for collaborative research and education. Proceedings of the IS&T/SPIE symposium on electronic imaging, visualization and data analysis section. San Jose, CA., 2004. 124—132.
- [31] Yoon S, Yoon I, Williams R J, *et al.* 3D visualization and analysis of ecological networks. Proceedings of the seventh LASTED international conference on computer graphics and imaging. San Jose, CA., 2004. 224—229.
- [32] De ruiter P C, Veen J A, Moore J C, *et al.* Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs. Plant Soil, 1993,157(2):263—273.
- [33] Moore J C, De ruiter P C. A food web approach to disturbance and ecosystem stability. In: Van straalen N M, L kke H, eds. Ecological risk assessment of contaminants in soil. New York: Chapman & Hall, 1997. 157—171.
- [34] De ruiter P C, Bloem J, Bouwman L A, *et al.* Simulation of dynamics in nitrogen mineralisation in the belowground food webs of two arable farming systems. Agric. Ecosyst. Environ., 1994,51(1-2):199—208.
- [35] De ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. Science, 1995,269(5228):1257.
- [36] Schr ter D. Structure and function of the decomposer food Webs of forests along a european north-south-transect with special focus on testate amoebae (protozoa). Department of Animal Ecology: University Giessen., 2001.
- [37] Schr ter D, Wolters V, De ruiter P C. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a european forest transect. Oikos, 2003,102(2):294—308.
- [38] Moore J C, Hunt H W. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. Nature, 1988,333(6170):261—263.
- [39] Beare M H. Fungal and bacterial pathways of organic matter decomposition and nitrogen mineralization in arable soils. In: Brussaard L, Ferrera-Cerrato R, eds. Soil ecology in sustainable agricultural systems. Boca Raton: Lewis publications CRC Press, 1997. 37—70.
- [40] De ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. Biodiversity and stability in soil ecosystems;Modelling community food webs, nutrient cycling and effects of disturbances. Available on-line at <http://mk.geog.uu.nl/research/research-A4/A4-pdf/Ruiter.pdf>. October 2007.
- [41] Neutel A M, Heesterbeek J A P, De ruiter P C. Stability in Real Food Webs: Weak Links in Long Loops. Science, 2002,296:1120—1123.
- [42] De ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. Biodiversity in soil ecosystems: the role of energy flow and community stability. Appl. Soil Ecol., 1998, 10(3):217—228.
- [43] Moore J C, De ruiter P C, Hunt H W. Influence of Productivity on the Stability of Real and Model Ecosystems. Science, 1993,261(5123):906—908.
- [44] Neutel A M. Stability of complex food webs: pyramids of biomass, interaction strengths and the weight of trophic loops. Utrecht: University of Utrecht, The Netherlands, 2001.
- [45] May R M. Will a large complex system be stable. Nature, 1972,238(5364):413—414.
- [46] Wootton J T. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. Ecol. Monogr., 1997,67(1):45—64.
- [47] Woodward G, Speirs D C, Hildrew A G. Quantification and resolution of a complex, size-structured food web. Adv. Ecol. Res., 2005,3685—135.
- [48] Walter D E, Kaplan D T, Permar T A. Missing links: a review of methods used to estimate trophic links in soil food webs. Agric. Ecosyst. Environ., 1991,34(1-4):399—405.
- [49] Berlow E L, Neutel A M, Cohen J E, *et al.* Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. J. Anim. Ecol., 2004,73(3):585—598.
- [50] Ruesink J L. Variation in per capita interaction strength: thresholds due to nonlinear dynamics and nonequilibrium conditions. Ecology, 1998,95(12):6843—6847.
- [51] Neutel A M, Roerdink J, De ruiter P C. Global stability of two-level detritus-decomposer food chains. J. Theor. Bio., 1994,171(3):351—353.

参考文献:

- [15] 高峰. 土壤动物科学研究的里程碑——我国土壤动物系列研究成果著作评介. 动物学报, 2000,46(2):238~240.
- [16] 胡锋, 吴珊眉. 土壤生态系统中土壤生物的相互作用与碎屑食物网研究进展. 见: 徐琪、李永昌主编. 土壤·资源·生态·环境, 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992. 28~32.
- [17] 梁文举, 闻大中. 土壤生物及其对土壤生态学发展的影响. 应用生态学报, 2001,12(1):137~140.