

DOI: 10.5846/stxb202009192439

李晓晓, 杨薇, 孙涛, 崔保山, 邵冬冬. 水生生态系统食物网复杂性与多样性的关系. 生态学报, 2021, 41(10): 3856-3864.

Li X X, Yang W, Sun T, Cui B S, Shao D D. Relationship between complexity and diversity in aquatic food webs. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 3856-3864.

水生生态系统食物网复杂性与多样性的关系

李晓晓¹, 杨薇^{1,2,*}, 孙涛^{1,2}, 崔保山^{1,2}, 邵冬冬^{1,2}

¹ 北京师范大学环境学院, 水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875

² 黄河口湿地生态系统教育部野外科学观测研究站, 东营 257500

摘要:探索食物网的复杂结构是生态学的中心问题之一。基于构建的黄河口海草床食物网并耦合实际食物网的数据集,整理了包含河口、湖泊、海洋和河流四种水生生态系统类型的 48 个实际食物网案例。以食物网的节点数反映食物网多样性,物种之间的营养链接数、链接密度和连通度来表示食物网的复杂性,采用营养缩尺模型描述水生生态系统食物网的复杂性特征与节点数的普适性规律。结果表明:所涉及的 48 个水生生态系统食物网的多样性和复杂性跨度较大,其中,节点数的分布范围为 4—124,链接数为 3—1830,链接密度为 0.75—15.71,连通度为 0.06—0.25。不同类型水生生态系统间的连通度存在显著性差异($P=0.01$),节点数、链接数、链接密度不存在显著性差异。各类型生态系统的食物网链接数、链接密度均随节点数的增加而增加($R^2=0.92, P<0.001$ 和 $R^2=0.82, P<0.001$)。湖泊生态系统的连通度随节点数的变化不明显,围绕在 0.20 附近;而其他 3 种类型生态系统的食物网连通度随节点数的增加而降低($R^2=0.06—0.41, P<0.001$)。对全球尺度的水生食物网多样性和复杂性的定量化研究对于提升对食物网的复杂结构的科学认识,从系统尺度探究多样性和复杂性的关系提供数据支撑。

关键词:食物网;多样性;复杂性;链接密度;连通度;水生生态系统

Relationship between complexity and diversity in aquatic food webs

LI Xiaoxiao¹, YANG Wei^{1,2,*}, SUN Tao^{1,2}, CUI Baoshan^{1,2}, SHAO Dongdong^{1,2}

¹ State Key Laboratory of Water Environment Simulation, School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

² Yellow River Estuary Wetland Ecosystem Observation and Research Station, Ministry of Education, Dongying 257500, China

Abstract: Food webs are at the heart of understanding the biological structure and functioning of ecosystems. Exploring the complex structure of food webs is one of the central issues in ecological studies. Previous studies have developed two hypotheses, i.e. link-species scaling law and constant connectance. The link-species scaling law assumes that food webs with varying diversity have the same linkage density. The constant connectance hypothesis states that food webs have constant connectance though their diversity varies. Given the inconsistency between the two hypotheses, it is critical to explore the correlation between food web complexity and diversity. Based on the constructed food web structure of a seagrass bed in the Yellow River Estuary and a well-studied actual food web dataset “TroModels”, we totally collected 48 food web cases comprising estuarine, lacustrine, marine, and riverine aquatic ecosystems. In this study, the food web complexity was represented by three metrics, i.e. the number of links, linkage density, and connectance, and the number of nodes in the food web indicated its diversity. We used the trophic scaling model to describe the relationships between food web diversity and complexity in various aquatic ecosystems. Our results showed that the food web diversity and complexity of the 48 aquatic food webs varied, in which the number of nodes ranged from 4 to 124, the number of links ranged from 3 to 1830, the linkage density ranged from 0.75 to 15.71, and the connectance ranged from 0.06 to 0.25. The food web connectance differed significantly among different aquatic ecosystems ($P=0.01$), but there were no significant differences in the number of nodes, the number of links, and the linkage density of food webs among different aquatic ecosystems. Both of the number

基金项目:国家重点研发计划(2018YFC1406404, 2017YFC0404505);NSFC-山东联合基金重点项目(U1806217)

收稿日期:2020-09-19; 修订日期:2021-03-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangwei@bnu.edu.cn

of links and the linkage density increased with the increasing of the number of nodes ($R^2 = 0.92$, $P < 0.001$ and $R^2 = 0.82$, $P < 0.001$, respectively), and there were no obvious correlations among different aquatic ecosystems. In addition, the food web connectance decreased with the increasing of the number of nodes ($R^2 = 0.06$ — 0.41 , $P < 0.001$) except that the connectance of the lacustrine food webs showed nearly constant value (about 0.20) with the increasing of number of nodes. The quantitative analysis of aquatic food webs on a global scale in terms of food web diversity and complexity provides support for scientific understanding of the complex structure of food webs and the exploration of the relationship between diversity and complexity at the system scale.

Key Words: food web; diversity; complexity; linkage density; connectance; aquatic ecosystems

食物网是生态系统中以多种生物作为节点、其间捕食关系作为营养链接形成的网络,认识食物网的复杂结构是生态学的中心问题之一^[1-5]。食物网的节点数量称为食物网多样性,用于反映食物网的大小^[4-5]。食物网的链接密度和连通度可系统反映食物网内部各个节点联系的紧密程度,体现食物网的复杂性^[4-5]。

食物网的多样性(节点数)和复杂性(链接数、链接密度、连通度)均是食物网研究中最重要概念之一,渗透到食物网结构、能流、稳定等多领域研究中。例如 May^[6]提出食物网的稳定性与食物网多样性和复杂性均有直接的关系,且二者的乘积越小食物网越稳定;目前广泛使用的生态位模型^[7]则仅需要输入节点数和连通度建立食物网的拓扑结构。这些研究均要求对于自然生态系统食物网多样性和复杂性之间的关系有科学论述^[8]。在过去的几十年中,生态学家致力于探索食物网复杂性与多样性之间的普适关系。早期研究普遍认为存在链接-物种缩放法则^[9-10](link-species scaling law),即多样性不同的食物网具有相等的链接密度。后有研究提出了连通度常数假设^[11](constant connectance),指食物网随着多样性的增加,其连通度不变。考虑到两种假设的不一致性,仍需进一步探究食物网的复杂性和多样性间的关系。

本研究基于一个水生生态系统食物网数据集 Tromodels^[12-13],并补充了课题组在黄河口海草床建立的食物网(待发表),共涉及河口、湖泊、海洋和河流四种生态系统类型,探究水生生态系统的食物网复杂性(链接数、链接密度和连通度)与其多样性(节点数)的关系,验证早期提出的链接-物种缩放法则和连通度常数法则,探究是否存在不同水生生态系统类型均适用的普适性规律,以期了解自然生态系统多样性和复杂性间的关系提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 水生生态系统食物网案例

本研究共选取 48 个水生食物网案例(图 1),其中 47 个食物网案例源于 R 软件中 enaR 安装包的一个实际食物网数据集 TroModels^[12-13],食物网均采用生态网络分析的方法构建。另外 1 个为本课题组在黄河口海草床构建的食物网(待发表),采用文献调研结合稳定同位素方法构建。

根据美国湿地分类标准^[14],将 48 个水生食物网案例分为河口生态系统(14 个)、湖泊生态系统(5 个)、海洋生态系统(25 个)和河流生态系统(4 个)(表 1)。研究的食物网案例多由牧食食物链和碎屑食物链耦合而成,即浮游植物或水生植物、碎屑等初级生产者共同驱动食物网的能量循环^[15-16]。仅包含碎屑食物链的食物网案例为湖泊生态系统 Lake Findley, Mirror Lake, Marion Lake 和美国南卡罗来纳州的牡蛎礁 Oyster Reef(表 1),这与食物网采样时间和对浮游植物和碎屑的区分方法有关。多数河口和海洋生态系统的食物网案例含有微食物环,即水中的溶解有机碳被细菌利用,细菌被原生动物(鞭毛虫、纤毛虫)摄食,原生动物进而被浮游动物摄食,浮游动物又产生溶解有机碳,形成了碳循环的环^[17-18]。总体上,研究的食物网案例数据质量较高,已得到广泛研究^[19-20]。且该 48 个食物网案例在拓扑特性上差异较大,拓扑特征尺度由节点数少、营养链接关系稀疏至节点丰富、营养链接紧密。均有助于本文在较大尺度上探究食物网复杂性与多样性间的普适性规律,进而验证早期提出的链接-物种缩放法则和连通度常数法则,案例在拓扑特性上差异较大,具有研究的代表性。

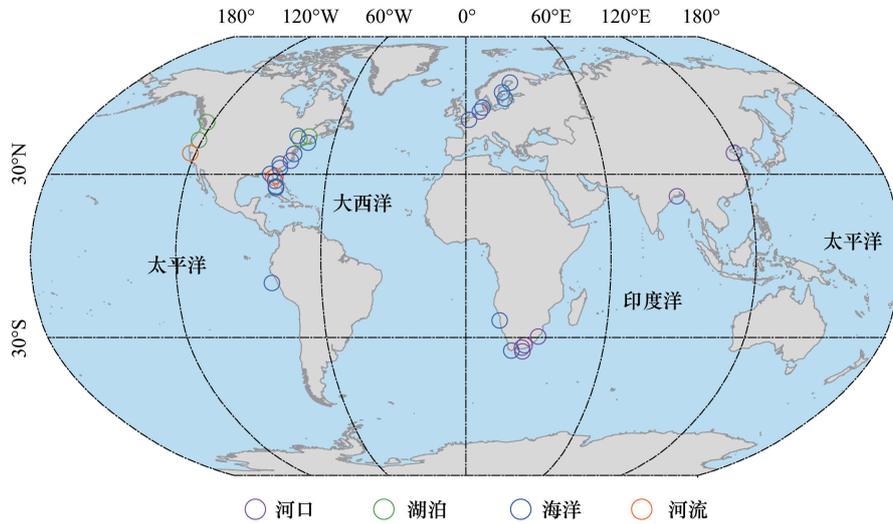


图 1 48 个水生生态系统食物网案例的分布示意图

Fig.1 Map of the 48 studied aquatic food webs

表 1 48 个水生生态系统食物网案例的特征

Table 1 48 studied food web cases in the study

食物网案例 Food web case	类型 Type	食物网特征 Food web properties	食物网案例 Food web case	类型 Type	食物网特征 Food web properties
黄河口 Yellow River Delta wetland	E	DFC, GFC	Oyster Reef	M	DFC
Sundarban Mangrove (virgin)	E	DFC, GFC, ML	Baie de Somme	M	DFC, GFC
Sundarban Mangrove (reclaimed)	E	DFC, GFC, ML	Bothnin Bay	M	DFC, GFC, ML
Ems Estuary	E	DFC, GFC, ML	Bothnin Sea	M	DFC, GFC, ML
Swartkops Estuary	E	DFC, GFC, ML	Baltic Sea	M	DFC, GFC, ML
Sunday Estuary	E	DFC, GFC, ML	Southern Benguela Upwelling	M	DFC, GFC, ML
Kromme Estuary	E	DFC, GFC, ML	Peruvian Upwelling	M	DFC, GFC, ML
Neuse Estuary (early summer 1997)	E	DFC, GFC, ML	Northern Benguela Upwelling	M	DFC, GFC, ML
Neuse Estuary (late summer 1997)	E	DFC, GFC, ML	Narragansett Bay	M	DFC, GFC, ML
Neuse Estuary (early summer 1998)	E	DFC, GFC, ML	Chesapeake Bay	M	DFC, GFC, ML
Neuse Estuary (late summer 1998)	E	DFC, GFC, ML	St. Marks Seagrass site 1 (Jan.)	M	DFC, GFC, ML
Mdloti Estuary	E	DFC, GFC, ML	St. Marks Seagrass site 1 (Feb.)	M	DFC, GFC, ML
Mangroves (wet)	E	DFC, GFC, ML	St. Marks Seagrass site 2 (Jan.)	M	DFC, GFC, ML
Mangroves (dry)	E	DFC, GFC, ML	St. Marks Seagrass site 2 (Feb.)	M	DFC, GFC, ML
Lake Findley	L	DFC	St. Marks Seagrass site 3 (Jan.)	M	DFC, GFC, ML
Mirror Lake	L	DFC	St. Marks Seagrass site 4 (Feb.)	M	DFC, GFC, ML
Marion Lake	L	DFC, GFC	Sylt-Romo Bight	M	DFC, GFC, ML
Lake Oneida (pre-ZM)	L	DFC, GFC	Graminoids (wet)	M	DFC, GFC
Lake Oneida (post-ZM)	L	DFC, GFC	Graminoids (dry)	M	DFC, GFC
Cone Springs	R	DFC	Cypress (wet)	M	DFC, GFC
Silver Springs	R	DFC, GFC	Cypress (dry)	M	DFC, GFC
Crystal River (control)	R	DFC, GFC	Bay of Quinte (pre-ZM)	M	DFC, GFC
Crystal River (thermal)	R	DFC, GFC	Bay of Quinte (post-ZM)	M	DFC, GFC
			Florida Bay (wet)	M	DFC, GFC, ML
			Florida Bay (dry)	M	DFC, GFC, ML

E 为河口生态系统;L 为湖泊生态系统;R 为河流生态系统;M 为海洋生态系统;DFC 为碎屑食物链,GFC 为牧食食物链,ML 为微食物环;除黄河三角洲食物网,其余食物网案例名称为 Tromodels 数据库的原名称

1.2 食物网多样性和复杂性指标

以食物网的节点数表征食物网的多样性^[4-5]。值得注意的是,这里的节点指食物网中具有相同捕食者和被捕食者的营养群(Trophic groups)和碎屑(如水体悬浮颗粒物、溶解性有机物等)^[4,5,8,13]。

食物网的复杂性指标包括食物网的链接数、链接密度和连通度。食物网的链接数(Trophic links, L)即食物网的捕食关系数,这里本文不考虑 TroModels 数据集里食物网案例的物种迁入迁出等带来的碳流入流出,仅考虑食物网内部的营养关系:(1)对于营养群,考虑其之间的捕食或自食关系;(2)对于碎屑者,本文考虑由碎屑者流出至捕食者的关系,而对于由捕食者流入至碎屑者的关系不考虑在内^[21]。链接密度(Linkage density, LD)以食物网中的链接数与物种数的比值表征, $LD=L/S$ 。连通度(Connectance, C)表示一个群落中物种之间相互作用联系的紧密强度, $C=L/S^2$ 。

对不同水生生态系统食物网采用单因素分析法(one-way ANOVA)分析其物种数、链接数、链接密度、连通度是否有显著差异($P<0.05$),并利用 Turkey 法对不同水生生态系统食物网案例进行两两比较。上述分析均通过 SPSS 20.0 操作。

1.3 营养缩尺模型

缩尺定律(scaling law)常用来表示物理学或化学研究中不同变量之间存在的普遍联系^[9]。在食物网研究中,生态学家试图通过营养缩尺模型(Trophic scaling model)描述食物网的复杂性特征随食物网多样性的普遍规律^[11],表现为复杂性指标与多样性之间的缩尺关系:

$$L = a_1 S^{b_1} \quad (1)$$

$$LD = a_2 S^{b_2} \quad (2)$$

$$C = a_3 S^{b_3} \quad (3)$$

式中, L 为链接数, LD 为链接密度, C 为连通度, S 为食物网节点数, a_1 、 a_2 、 a_3 、 b_1 、 b_2 、 b_3 为常数。利用 Origin 2018 进行模型数据拟合。

2 结果

2.1 食物网多样性和复杂性的变化特征

48 个水生生态系统食物网节点数的分布范围为 4—124(图 2),不同的水生生态系统在食物网节点数上不存在显著性差异(ANOVA, $F_{3,47}=1.71$, $P=0.18$)。海洋生态系统具有较高的节点数均值(46.16 ± 32.46 , 平均值 \pm 标准差),其次为河口生态系统案例(33.14 ± 27.23)和湖泊生态系统案例(32.80 ± 38.53),河流生态系统案例的节点最少(12.25 ± 7.76)。同时,海洋生态系统食物网案例的节点数具有最高的变异系数(1.17),河口、湖泊和河流生态系统食物网案例的节点数的变异系数近似(0.70—0.83)。

对于食物网链接数(分布范围为 3—1830,图 2),不同水生生态系统在食物网链接数上也不存在显著性差异($F_{3,47}=1.17$, $P=0.33$)。湖泊食物网案例具有较高的链接数均值(470.40 ± 638.37),其次是海洋生态系统案例(391.67 ± 540.41)和河口生态系统案例(238.00 ± 417.72),河流生态系统食物网案例最低(27.5 ± 29.01)。不同生态系统食物网案例的链接数均具有较高的变异系数(1.05—1.76)。

食物网链接密度的分布范围为 0.75—15.71(图 2),不同水生生态系统在食物网链接数上也不存在显著性差异($F_{3,47}=0.91$, $P=0.44$)。不同生态系统食物网案例的链接密度的差异特征与其链接数的差异特征近似,湖泊生态系统食物网案例的链接密度均值较高(6.79 ± 8.04),其次为海洋生态系统案例(5.69 ± 4.68)和河口生态系统案例(4.35 ± 3.77),河流生态系统食物网案例最低(1.68 ± 1.12)。湖泊生态系统食物网案例的链接密度的变异系数最高(1.18),河口、湖泊和河流生态系统食物网案例的物种丰富度的变异系数近似(0.67—0.87)。

食物网连通度的分布范围为 0.06—0.25(图 2),且不同水生生态系统的连通度存在显著性差异($F_{3,47}=4.27$, $P=0.01$)。湖泊生态系统食物网案例的连通度(0.20 ± 0.01)显著高于河口(0.13 ± 0.04 , $P=0.026$)和海洋

生态系统的食物网案例($0.13 \pm 0.05, P = 0.013$),但与河流生态系统食物网案例的连通度无显著性差别($0.17 \pm 0.06, P = 0.797$)。此外,湖泊生态系统食物网案例的变异系数最低,为0.04。河口、湖泊和河流生态系统食物网案例的节点数变异系数较高(0.27—0.36)。总体上,不同水生生态系统食物网案例的连通度的变异性明显低于节点数、链接数和链接密度。

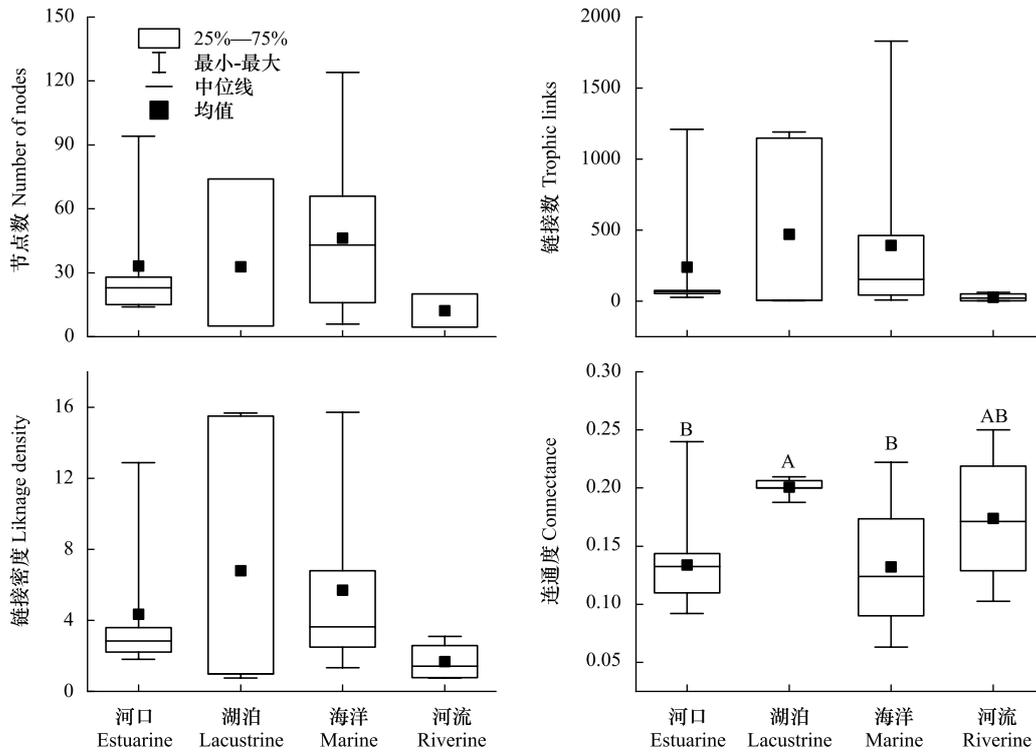


图2 不同水生生态系统(河口、湖泊、海洋、河流)的食物网特征

Fig.2 Food web properties of different aquatic ecosystems, comprising estuarine, lacustrine, marine, and riverine ecosystems

2.2 食物网节点数与链接数的关系

基于营养缩尺模型拟合了48个实际食物网案例中节点数和链接数的相关关系(图3),具体拟合参数见表2。可以看出,整体上食物网链接数随节点数的增加呈现规律性增加趋势($R^2 = 0.92, P < 0.001$)。不同水生生态系统食物网呈现相似规律,对于河口、湖泊、海洋生态系统, $R^2 = 0.92—0.99, P < 0.001$;对于河流生态系统, $R^2 = 0.87, P = 0.039$ 。营养缩尺模型的指数项 b_1 为1.81—2.11。基于湖泊生态系统食物网案例的拟合的营养缩尺模型的常数 a_1 最高,为0.46(表2)。

2.3 食物网节点数与链接密度的关系

进一步拟合了48个食物网案例整体上及不同水生生态系统类型的节点数与链接密度关系(图4和表3)。可以看到,48个食物网案例的链接密度随食物网节点数的增加而逐渐增加($R^2 = 0.82, P < 0.001$)。不同水生生态系统食物网案例也呈现类似关系,对于河口、湖泊、海洋生态系统, $R^2 = 0.77—0.99, P < 0.001$;对于河流生

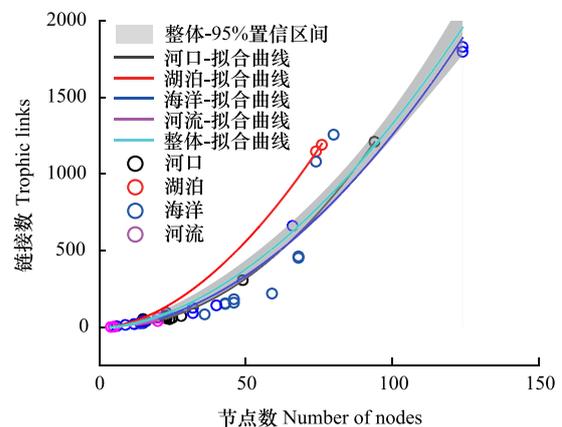


图3 水生生态系统食物网节点数和链接数的关系

Fig.3 Scaling of trophic links with number of nodes of the studied aquatic food webs

态系统, $R^2 = 0.78, P = 0.036$ 。指数 b_2 为 0.80—1.07, 因此, 食物网节点数和链接密度之间的关系较接近线性模型(表 3)。

表 2 水生食物网节点数和链接数的营养缩尺模型拟合关系

Table 2 Fit of trophic scaling models for trophic links depending on the number of nodes in the studied aquatic food webs

水生生态系统 Aquatic food webs	营养缩尺模型 Trophic scaling model		R^2	F_{df}	P
	$L = a_1 S^{b_1}$				
	a_1	b_1			
河口 Estuarine	0.08±0.02	2.11±0.04	0.99	8860 _{2,13}	<0.001
湖泊 Lacustrine	0.46±0.30	1.81±0.15	0.99	32746 _{2,4}	<0.001
海洋 Marine	0.20±0.14	1.90±0.15	0.92	227 _{2,24}	<0.001
河流 Riverine	0.23±0.97	1.81±1.44	0.87	24 _{2,3}	0.039
整体 All	0.32±0.15	1.81±0.11	0.92	416 _{2,47}	<0.001

表 3 水生食物网节点数和链接密度的营养缩尺模型拟合关系

Table 3 Fit of trophic scaling models for linkage density depending on the number of nodes in studied aquatic food webs

水生生态系统 Aquatic food webs	营养缩尺模型 Trophic scaling model		R^2	F_{df}	P
	$LD = a_2 S^{b_2}$				
	a_2	b_2			
河口 Estuarine	0.10±0.03	1.06±0.06	0.97	458 _{2,13}	<0.001
湖泊 Lacustrine	0.19±0.02	1.02±0.02	0.99	19822 _{2,4}	<0.001
海洋 Marine	0.09±0.06	1.07±0.14	0.77	123 _{2,24}	<0.001
河流 Riverine	0.23±0.22	0.80±0.34	0.78	26 _{2,3}	0.036
整体 All	0.11±0.04	1.05±0.09	0.82	255 _{2,47}	<0.001

2.4 食物网节点数与连通度的关系

拟合了水生生态系统食物网的节点数与连通度的关系(图 5 和表 4)。从整体上, 48 个食物网案例的连通度随食物网节点数的增加而逐渐降低($R^2 = 0.23, P < 0.001$)。河口、海洋、河流生态系统食物网案例呈现相似的关系, $R^2 = 0.06—0.41, P < 0.001$, 其拟合的指数 b_3 均为负值, 为 -0.32—0.12。湖泊生态系统食物网案例中连通度随节点数的变化不明显, 其拟合指数 b_3 为 0.02 和常数 a_3 为 0.19(表 4)。

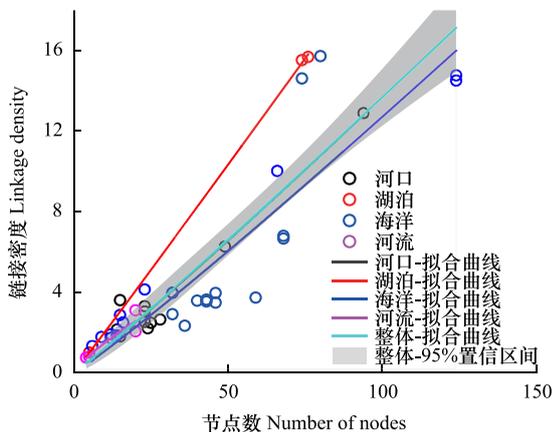


图 4 水生食物网节点数和链接密度的关系

Fig.4 Scaling of linkage density with number of nodes of the studied aquatic food webs

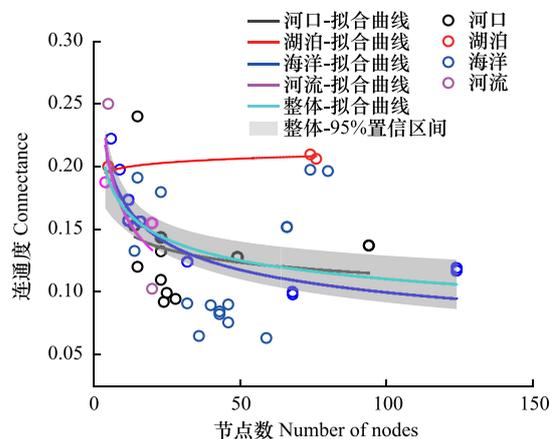


图 5 水生食物网节点数和连通度的关系

Fig.5 Scaling of connectance with number of nodes of the studied aquatic food webs

表 4 水生食物网节点数和连通度的营养缩尺模型拟合关系

Table 4 Fit of trophic scaling models for connectance depending on the number of nodes in the studied aquatic food webs

水生生态系统 Aquatic food webs	营养缩尺模型 Trophic scaling model		R^2	F_{df}	P
	$C = a_3 S^{b_3}$				
	a_3	b_3			
河口 Estuarine	0.20±0.08	-0.12±0.13	0.06	92 _{2, 13}	<0.001
湖泊 Lacustrine	0.19±0.01	0.02±0.01	0.55	3176 _{2, 4}	<0.001
海洋 Marine	0.30±0.07	-0.23±0.07	0.23	127 _{2, 24}	<0.001
河流 Riverine	0.34±0.14	-0.32±0.19	0.41	29 _{2, 3}	0.033
整体 All	0.26±0.03	-0.18±0.04	0.23	283 _{2, 47}	<0.001

3 讨论

3.1 水生生态系统食物网多样性和复杂性关系分析

由于食物网是特定系统中物种间摄食关系的反映,受不同采样时间、采样地点、研究区域的大小等因素,48个食物网的节点数和链接数差异很大。如湖泊生态系统中,Lake Oneida 食物网案例的物种数和链接数明显高于其他湖泊生态系统食物网案例,主要因为 Lake Oneida 研究区面积 207 km²,而其他湖泊食物网案例的研究区范围均< 2 km²[22-23]。相对于湖泊等系统,海洋生态系统的食物网变化动态特征更为明显,如海草床在不同季节,其水温、初级生产力、支撑草种和生物种类的组成上存在较大的差异。例如,位于佛罗里达州的墨西哥海岸的 St. Marks 海草床共有 6 个食物网案例,分布在 3 个相近的采样地,分别间隔 100 m,涵盖两个采样季节(1 月份和 2 月份)[24]。于 2 月采样的 3 个采样地食物网案例中节点数和链接数均高于于 1 月采样构建的食物网。同样地,对于河口生态系统,Neuse Estuary[25]在夏季末期构建的食物网节点数和链接数高于在夏季早期构建的食物网。具有最小节点数的食物网案例为湖泊 Lake Findley,主要因为其位于华盛顿 Cascade 山脉针叶林中的贫营养亚高山湖,海拔 1200 米,生长季较短[23]。具有最多节点数的为基于干湿季节的佛罗里达最南部的海湾 Florida Bay 的两个案例,为热带海湾,面积广为 2200 km²,具有丰富的海草和红树林,初级生产力高,为多种底栖动物和鱼类的育苗场[20]。

然而由于本研究中的食物网案例湖泊和河流生态系统的案例数较少,且每一生态系统类型的食物网案例的复杂性和多样性差异较大,分布不均匀,因此本研究中该 48 个食物网案例在不同水生生态系统类型间不存在节点数、链接数和链接密度的显著性差异。

尽管涵盖 4 种生态系统类型的 48 个食物网案例的复杂性和多样性差异较大,本研究致力于探究适应于不同食物网大小的复杂性和多样性的普适性关系。发现食物网多样性(节点数)与各复杂性指标(物种数、链接密度、连通度)之间的相互关系存在显著差异。其中,节点数与链接数之间的关系与节点数和链接密度之间的关系近似,即链接数、链接密度均随节点数的增加而增加,且在不同的生态系统中无显著差别。然而,节点数和连通度的关系与之相反,除湖泊生态系统外,连通度随节点数的增加而降低,湖泊生态系统的连通度随节点数的变化不明显。因此,本研究未能证明以往研究中提出的链接-物种缩尺法则和连通度常数假设的普遍性,唯有湖泊生态系统食物网案例的连通度与节点数的关系近似于连通度常数假设[10]。总体上,发现的食物网节点数与复杂性之间的关系与 Riede 等[11]发现的现象近似,即食物网拓扑特征与节点数之间的存在显著幂函数关系,但本研究进一步发现连通度与节点数之间幂函数关系在不同水生生态系统之间有差异。

值得考虑的是食物网的多样性是以食物网中的节点数来表征。自从 Cohen 发布了一个包括 30 个食物网的数据集后[20],节点在食物网中多是指具有相同捕食者和被捕食者的营养群或是非生态形态的碎屑物质。因此,当一个食物网具有较高的节点数时,意味着该生态系统的生物具有较高的营养多样性(Trophic diversity)[26-27],即消费者营养群的生态位较宽或不同消费者之间的生态位重叠较小[28-30],其食源具有较高的多样性。

3.2 对复杂性-稳定性悖论的调和作用

关于复杂性和稳定性之间的关系一直是生态学学者争论的焦点。1955 年 MacArthur 提出食物网稳定性随着能量通路的增加而提高的论点^[31],之后,Elton 提出了生态系统越简单就越不稳定的观点^[32],Odum 提出食物网较大的物种多样性意味着较长的食物链、更多的共生和负反馈控制的更大可能性,更大程度上减少了波动并因此而提高了系统的稳定性^[33]。然而 20 世纪 70 年代,以 May 为代表的理论生态学家挑战了这一观点,从数学上证明复杂性导致不稳定性^[6]。近期,Jacquet 等对海洋、淡水和陆地生态系统研究发现食物网的复杂性和稳定性之间没有显著性关系^[34]。从反映食物网复杂性的指标来看,早期以 MacArthur, Elton, Odum 等为代表的生态学家多以链接数、链接密度来考虑食物网的复杂性;而 May 和 Jacquet 的研究中以连通度反映食物网的复杂性。本研究发现的随着节点数的增加,连通度呈现的与链接数和链接密度相反的关系可为调和这一悖论提供一定支撑。May 和 Jacquet 等基于相同的复杂性指标得到的不同结论主要是由于 May 研究中基于随机的食物网结构,而 Jacquet 基于实际的食物网结构,随机的食物网结构显著降低食物网的稳定性^[35-37]。

3.3 对水生生态系统保护和修复的启示

目前全球生物多样性灭绝下降的背景下,基于拓扑模拟研究发现具有较高物种丰富度或较高连通度的食物网对物种灭绝的抵抗力更强,产生更少的次生灭绝,因此该食物网具有较高的稳健性^[5]。而基于动力学模拟的研究发现节点数更多的食物网对物种灭绝的抵抗能力更弱,而连通度更高的食物网对于物种灭绝的抵抗能力更强^[13]。对于退化生态系统,摸清其现存食物网的多样性和潜在的食源关系,在现有基础上恢复节点之间潜在的营养链接关系,并且优先恢复邻居数(与该节点有直接链接关系的邻居数量)较高的节点,可促使其食物网的连通度增加,进而提高退化生态系统的抵抗力和稳健性。另一方面,借助基于多样性和物种相互作用之间关系的研究^[38-40],恢复退化生态系统的多样性,在恢复物种多样性的同时仍需注重消费者的营养多样性,可以降低系统内物种之间的相互作用强度,促进其稳定性。

4 结论

(1) 48 个水生生态系统食物网案例的多样性(节点数)、复杂性(链接数、链接密度、连通度)分布特征:节点数为 4—124,链接数为 3—1830,链接密度为 0.75—15.71,连通度为 0.06—0.25。不同生态系统(河口、湖泊、海洋、河流)的节点数、链接数、链接密度均无显著性差异,但连通度存在显著差异。湖泊生态系统的连通度最高。

(2) 四种水生生态系统食物网案例的链接数、链接密度均随节点数的增加而增加。

(3) 河口、海洋和河流生态系统食物网案例的连通度随节点数的增加而降低,而湖泊生态系统的食物网连通度随节点数的变化不明显。

参考文献 (References):

- [1] Paine R T. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 1966, 100(910): 65-75.
- [2] Bersier L F, Banašek-Richter C, Cattin M F. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 2002, 83(9): 2394-2407.
- [3] Camacho J, Guimerà R, Amaral L A N. Robust patterns in food web structure. *Physical Review Letters*, 2002, 88(22): 228102.
- [4] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(20): 12917-12922.
- [5] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 2002, 5(4): 558-567.
- [6] May R M. Will a large complex system be stable? *Nature*, 1972, 238(5364): 413-414.
- [7] Williams R J, Martinez N D. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 2000, 404(6774): 180-183.
- [8] Cohen J E, Briand F. Trophic links of community food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1984, 81(13): 4105-4109.
- [9] 朱江峰,戴小杰,王学昉,陈彦. 海洋食物网拓扑学方法研究进展. *渔业科学进展*, 2016, 37(2): 153-159.
- [10] Martinez N D. Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 1992, 139(6): 1208-1218.

- [11] Riede J O, Rall B C, Banasek-Richter C, Navarrete S A, Wieters E A, Emmerson M C, Jacob U, Brose U. Scaling of food-web properties with diversity and complexity across ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 2010, 42: 139-170.
- [12] Borrett S R, Lau M K. enaR: an R package for ecosystem network analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(11): 1206-1213.
- [13] Zhao L, Zhang H Y, O'Gorman E J, Tian W, Ma A, Moore J C, Borrett S R, Woodward G. Weighting and indirect effects identify keystone species in food webs. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1032-1040.
- [14] Cowardin L M, Carter V, Golet F C, LaRoe E T. *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States*. Washington: U.S. Fish and Wildlife Service.
- [15] 徐超, 王思凯, 赵峰, 杨刚, 庄平. 长江口水生动物食物网营养结构及其变化. *水生生物学报*, 2019, 43(1): 155-164.
- [16] Attayde J L, Ripa J. The coupling between grazing and detritus food chains and the strength of trophic cascades across a gradient of nutrient enrichment. *Ecosystems*, 2008, 11(6): 980-990.
- [17] 李洪波, 杨青, 周峰. 海洋微食物环研究新进展. *海洋环境科学*, 2012, 31(6): 927-932.
- [18] Fenchel T. The microbial loop-25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 366(1/2): 99-103.
- [19] Borrett S R. Throughflow centrality is a global indicator of the functional importance of species in ecosystems. *Ecological Indicators*, 2013, 32: 182-196.
- [20] 赵磊. 基于能量平衡模型的食物网关键种识别研究[D]. 北京: 华北电力大学(北京), 2017.
- [21] Neutel A M, Thorne M A S. Interaction strengths in balanced carbon cycles and the absence of a relation between ecosystem complexity and stability. *Ecology Letters*, 2014, 17(6): 651-661.
- [22] Miehl A L J, Mason D M, Frank K A, Krause A E, Peacor S D, Taylor W W. Invasive species impacts on ecosystem structure and function: a comparison of Oneida Lake, New York, USA, before and after zebra mussel invasion. *Ecological Modelling*, 2009, 220(22): 3194-3209.
- [23] Richey J E, Wissmar R C, Devol A H, Likens G E, Eaton J S, Wetzel R G, Odum W E, Johnson N M, Loucks O L, Prentki R T, Rich P H. Carbon flow in four lake ecosystems: a structural approach. *Science*, 1978, 202(4373): 1183-1186.
- [24] Baird D, Luczkovich J, Christian R R. Assessment of spatial and temporal variability in ecosystem attributes of the St Marks National Wildlife Refuge, Apalachee Bay, Florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1998, 47(3): 329-349.
- [25] Baird D, Christian R R, Peterson C H, Johnson G A. Consequences of hypoxia on estuarine ecosystem function: energy diversion from consumers to microbes. *Ecological Applications*, 2004, 14(3): 805-822.
- [26] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, Post D M. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48.
- [27] Platner C, Piñol J, Sanders D, Espadaler X. Trophic diversity in a Mediterranean food web-stable isotope analysis of an ant community of an organic citrus grove. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(7): 587-596.
- [28] Ingram T, Harmon L J, Shurin J B, Heard S B, DeAngelis D L. Niche evolution, trophic structure, and species turnover in model food webs. *The American Naturalist*, 2009, 174(1): 56-67.
- [29] Kovalenko K E, Dibble E D. Effects of invasive macrophyte on trophic diversity and position of secondary consumers. *Hydrobiologia*, 2011, 663(1): 167-173.
- [30] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, Fuller R A, MacLeod H. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(5): 1007-1012.
- [31] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36(3): 533-536.
- [32] 陈云峰, 唐政, 李慧, 韩雪梅, 李钰飞, 胡诚. 基于土壤食物网的生态系统复杂性-稳定性关系研究进展. *生态学报*, 2014, 34(9): 2173-2186.
- [33] Odum H T. The stability of the world strontium cycle. *Science*, 1951, 114(2964): 407-411.
- [34] Jacquet C, Moritz C, Morissette L, Legagneux P, Massol F, Archambault P, Gravel D. No complexity-stability relationship in empirical ecosystems. *Nature Communications*, 2016, 7: 12573.
- [35] Tang S, Pawar S, Allesina S. Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks. *Ecology Letters*, 2014, 17(9): 1094-1100.
- [36] Yodzis P. The stability of real ecosystems. *Nature*, 1981, 289(5799): 674-676.
- [37] de Ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 1995, 269(5228): 1257-1260.
- [38] Ushio M. Interaction capacity underpins community diversity. *bioRxiv*, doi: 10.1101/2020.04.08.032524.
- [39] Rooney N, McCann K S. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(1): 40-46.
- [40] McCann K S. The diversity-stability debate. *Nature*, 2000, 405(6783): 228-233.