

海洋食物网拓扑学方法研究进展*

朱江峰 戴小杰^① 王学昉 陈彦

(上海海洋大学海洋科学学院 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室 上海 201306)

摘要 基于生态系统的渔业管理(EBFM)对海洋食物网研究提出了新的理论和方法需求。作者针对食物网动态这一生态系统的核心问题,对其近期发展起来的研究领域——食物网拓扑学理论和方法进行综述。食物网拓扑学通过建立一系列拓扑学指标,定量描述食物网各个成员之间的联系紧密程度,以及各个成员对整个食物网的作用。评价渔业对食物网的影响或食物网对外界的响应,开发可持续的捕捞方案,需要建立并运用食物网的动态模型。鱼类生物的重要特点是其捕食关系在很大程度上由个体大小(体长、体重)决定。而体长结构的渔业种群动力学模型发展已经成熟。因此,建议将食物网拓扑学的动态建模、体长结构的渔业种群生物量模型、鱼类个体大小相关的捕捞过程研究结合起来,作为基于生态系统渔业管理的一个重要的、潜在解决方案。对此,下一步的研究重点是,选择食物网资料采集较为容易、渔业统计资料较为全面的海洋食物网,开展试点研究,从而逐步构建起完整的、具有实际应用能力的 EBFM 方法体系。

关键词 生态系统;食物网;拓扑学;渔业管理;资源评估

中图分类号 S937 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2016)02-0153-07

1 渔业管理对食物网研究的需求

当前,以单鱼种(或种群)为单位开展资源评估(Single species-based assessment; SSBA)、评价资源状态、制定相应的渔业管理措施,仍然是海洋渔业资源管理的主流。但是,基于生态系统的渔业管理(Ecosystem-based fishery management, EBFM)已成为渔业管理发展的主要趋势之一(Pikitch *et al.*, 2004; Fulton *et al.*, 2014; 金显仕等, 2015)。自 21 世纪初完整的 EBFM 概念提出以来,EBFM 的理论和方法体系不断发展。由于生态系统固有的复杂性,通用的 EBFM 方法体系的建立和发展还处于初级阶段。类似于 SSBA 的状态指标或生物学参考点,EBFM 的实施也需要构建一系列生态学参考点或指标(Cury *et al.*, 2005; Fulton *et al.*, 2005; Greenstreet *et al.*, 2006),以及完整的生态系统建模、评估方法(Shin *et al.*, 2005; Fulton *et al.*, 2014)。

EBFM 的前提是认识生态系统结构,而食物网是生态系统结构的基础。因此,EBFM 的研究,应该与食物网动态(Food-web dynamics)研究结合起来。食物网动态研究的科学问题包括营养动态(即食物网各物种的营养关系及其变化)、食物网结构的稳定性、渔业捕捞对食物网的影响、食物网的生产力等。其中,营养动态是其他各项研究的基础。营养动态模型的最早雏形是 Lotka-Volterra 捕食者-被捕食者模型(Berryman, 1992),虽然该模型的建立初衷是用于解释渔业种群的数量变动,但半个多世纪以来,渔业资源研究的发展主要依赖于另一个方向,即单种群生态学的发展(Quinn II *et al.*, 1999)。EBFM 理念的提出,以及 SSBA 理论和方法的发展,为生态系统管理和单鱼种资源研究的有机结合,奠定了理论基础。

本研究对海洋食物网新兴起的研究方向,即食物网拓扑学(Food-web topology)的研究进展进行总结,在此基础上,结合单鱼种资源评估理论和方法的分

* 国家自然科学基金项目(41106118)资助。朱江峰, E-mail: jfzhu@shou.edu.cn

^① 通讯作者:戴小杰,教授, E-mail: xjdai@shou.edu.cn

收稿日期: 2015-03-22, 收修改稿日期: 2015-05-10

析,提出食物网拓扑学与体长结构的单鱼种种群动力学模型相结合,是推进 EBFM 方法体系构建的一个新的潜在途径。

2 海洋食物网的传统研究

认识食物网的复杂过程是生态学的中心问题之一(Allesina *et al*, 2008)。生物摄食关系的研究最早要追溯到 19 世纪后期,但直到 20 世纪 20 年代,关于陆地和海洋较为详细的、经验性的食物网研究工作才真正开始(Dunne, 2006)。Elton (1927)首次提出了食物链(Food chain)的概念,并将群落中的各条食物链统称为食物环(Food cycle),现在称之为食物网(Food web)。这些工作,奠定了上世纪海洋食物网研究的基础。对胃含物进行食性分析是传统食物网研究的基本方法(窦硕增, 1996; 薛莹等, 2003),已经在国内外广泛应用。稳定同位素技术的运用则推动了营养动态和食物网研究向更微观的方向发展(颜云榕等, 2011)。

营养动态综合模型的开发使食物网模拟和预测成为可能,其中 Ecopath with Ecosim (Christensen *et al*, 2004) 是较成功的例子,该模型通过建立食物网的质量-平衡关系,研究系统的能流效率、捕食关系和人类活动(如渔业)对食物网的影响,已在全球 100 多个海洋生态系统中运用(Coll *et al*, 2012)。与 Ecopath with Ecosim 接近的 Atlantis 生态系统模型(Fulton *et al*, 2011),近年来的应用也逐渐增多。这些模型的功能强大,但需要的数据和信息量非常大。对生态系统功能类群基础调查资料的缺乏,会直接影响这些模型的应用,如大洋生态系统(Olson *et al*, 2003)。

3 食物网拓扑学理论和方法

3.1 食物网拓扑学及其量化指标

食物网的网状结构,使研究者们注意到,应该可以采用社会网络分析(Social network analysis) (Wassermann *et al*, 1994)的有关理论对食物网进行更加量化的研究,但这方面的工作直到 20 世纪 70 年代才初步开始。Cohen(1978)首次收集了 30 个食物网资料,用数字 1、0 表示物种间是否有摄食关系,但不考虑摄食数量,从而将 30 个食物网分成不同的网络类型。运用网络分析理论对食物网研究的发展,主要得益于拓扑学(Topology)方法的运用。拓扑学结构理论为食物网动态研究提供了科学基础,使得可以通过拓扑学建模,研究食物网的结构和动态(Allesina *et al*, 2008)。

食物网拓扑学的基本思想是通过建立一系列拓

扑学指标,定量地描述食物网各个成员之间的联系紧密程度,以及各个成员对整个食物网的作用或影响(Dunne, 2006; Jordán *et al*, 2006)。Jordán 等 (2006) 以切撒皮克湾为案例,较为系统地介绍了用拓扑学方法分析食物网的常用指标,比较每个成员种类对食物网的相对重要性。主要指标包括:(1)节点强度(Node degree)。某一物种的节点强度(食物网的每个物种视为一个节点),等于其捕食者和被捕食者数量之和。如果掌握了所有节点的强度,就可以呈现整个食物网的节点强度分布,该分布反映了食物网各物种之间的连结(Link)结构,由于该分布具有统计性质,是食物网的基本属性,可以作为衡量或比较不同食物网的基本指标。(2)关键指标(Keystone index)。节点强度反映了物种之间的直接联系,但还不足以了解物种间的关系网络。因此, Jordán 等(1999)提出了关键指标。关键指标不仅考虑物种间的直接联系,还考虑间接联系,如捕食者的更高一级捕食者。(3)集中性指数(Centrality indices)。指某节点在任意其他两个节点之间最短营养通道上的出现频率,这一指数在社会网络分析中普遍运用(Wassermann *et al*, 1994)。(4)拓扑重要性指数(Topological importance)。该指数量化每个物种间接的营养关系效应,包括上行(Bottom-up)和下行(Top-down)两个方向。比如, A 物种通过多少个节点实现对 B 物种的间接捕食。(5)关键种(Key player)。Borgatti (2004)从网络分析的角度提出了认定关键种的两种思路,并开发了相应的计算方法。一种是,如果要解散(或重组一个新的)食物网,哪些种类节点是必须移除的,则该节点种类可以认为是关键种;另一种是,如果要将食物网的某个信息从节点 A 传递到 K,必须经过或影响哪些节点,则该节点种类可以认为是关键种。一般情况下,关键种节点不止一个。Borgatti (2004)的方法在许多海洋食物网分析中应用,如太平洋大洋性鱼类食物网(Dambacher *et al*, 2010)。

通过计算每个节点的上述指标,就可以将每个物种成员对食物网的重要性进行排序。理论上,通过不同指标排序得到的各成员对食物网的重要性应是一致的。但实践中,食物网数据采集和营养关系测定中的误差或偏差,会影响其结果。除了上述 5 个主要指数外,不同研究者还提出了其他定量描述食物网的指标。Riede 等(2010)采用了总连结数、单个物种的连结数等 19 个指数,分析了 65 个食物网。Dambacher 等(2010)则采用了种间连结数量(Interspecific links)、连结密度(Link density)、营养级等 6 个指标分析了西南太平洋、赤道太平洋、中东太平洋的 3 个食物网。

应该说,对于特定的海洋食物网,选用哪些指标,取决于其可利用的基础数据资料和研究目标,并不是追求指标的多样化。

虽然计算机的运用,可以使以物种为节点的拓扑结构食物网分析成为可能,然而这样的食物网结构一般非常复杂,其动态也难以呈现和解释。因此,拓扑结构的食物网仍需简化。传统的食物网简化方法是根据饵料相似性(欧几里得距离和 Bray-Curtis 相似性),将多个物种合为同一类群。运用网络分析法简化食物网,则不仅考虑物种的饵料对象,还考虑其捕食者的相似性,即根据一系列网络拓扑学指标,将在网络结构中功能或营养位置相似的种类归为一类(Luczkovich *et al*, 2003),实现这一简化的主要方法称为“等价算法”(Regular equivalence algorithm) (Boyd, 2002; Everett *et al*, 2002)。Dambacher 等(2010)将该方法运用于太平洋的多个食物网。Metcalf 等(2008)通过模拟发现,采用“等价算法”简化食物网而建立的生态系统模型,其预测能力要明显高于采用传统方法简化建立的模型。

3.2 食物网拓扑学的缩尺定律

缩尺定律(Scaling laws)是物理学、化学研究中常见的准则,表示不同变量之间的普遍联系,如牛顿的万有引力定律。多年来,生态学家一直在探索生态学上的缩尺定律,发现跨越有机体、种群甚至生态系统的普遍规律(Garlaschelli *et al*, 2005; Lange, 2005)。在食物网方面,对缩尺定律的研究热点之一是营养缩尺模型(Trophic scaling models),该模型试图建立食物网拓扑学指标与群落物种多样性指数(Diversity)之间具有普遍性的定量关系(Dunne, 2006)。

早期研究者认为,物种多样性不同的食物网可能具有相等的连结密度(单个物种的连结数) (Cohen *et al*, 1984),这与经典的食物网稳定性理论似乎相符。后续的研究还认为顶级捕食种类的比例(Proportions of top species)、中间营养级种类(Intermediate species, 既是捕食者、又是被捕食者)比例、基础饵料生物种类数(Basal species)等指标,也是与物种多样性无关的常数(Cohen *et al*, 1984)。但是,食物网基础数据收集质量、采样代表性和物种分类较为粗糙等问题,使得这些研究的可靠性受到质疑(Riede *et al*, 2010)。随着研究方法的改进和数据收集质量的提高,研究者们发现,上述常数并不存在(Martinez, 1993; Dunne, 2006)。也有研究者认为连结性指数(Connectance, 食物网任意两个种对间存在捕食关系的概率)为常数(Martinez, 1992),但后续研究同样未能证明其可靠性(Dunne, 2006)。

缩尺定律的存在与否,关系到食物网建模和参数化、生态系统稳定性等许多问题的研究,是否可以采用统一的方法体系,减少模型构建中的参数个数(即某些参数可以设为常数)、降低对数据收集数量和质量的要求,并简化分析过程。对于复杂的非线性生态模型,减少参数个数和简化模型,将有助于提高模型的运行效率和可靠性。因此,有关缩尺定律的研究还在继续。

近期, Riede 等(2010)分析了陆地、湖泊、河流、海洋等 65 个食物网的基础数据,发现 10 个拓扑学指标与物种丰富度成显著的幂函数关系,并通过统计分析认为,这些幂函数关系在不同系统之间无显著差别,即食物网拓扑学指标与物种丰富度存在定量关系。虽然该定律的普遍性不及早期的论断(Cohen *et al*, 1984),但也为食物网动态建模研究提出了新的思路 and 方向。比如,物种较丰富的生态系统,物种间的平均营养通道更短,种间连结更紧密。Riede 等(2010)的工作也进一步证实了前人的一些发现,如顶级捕食者和基础饵料生物种类的比例随群落物种多样性增加而减少,但中间营养级种类比例的变化相反(Martinez, 1993)。

4 基于拓扑学的食物网动态建模

4.1 食物网动态模型

基于拓扑学结构的食物网模型可以看成是静态模型。静态模型显然不能满足食物网及其生态系统研究的需求。因此,在静态模型基础上,需要创建具有拓扑学结构的食物网动态模型,其中对食物网动态研究作出过重要贡献的有 3 个模型:级联模型(Cascade model)(Cohen *et al*, 1985)、生态位模型(Niche model) (Williams *et al*, 2000、2004)和嵌套等级模型(Nested hierarchy model)(Cattin *et al*, 2004)。

级联模型假设食物网内的每个物种是按营养关系顺序排序的,捕食者仅对处在其下一级的种类进行随机捕食,这一非循环的捕食关系,在实际中仅适用于无同种相食或捕食环的情况。级联模型的这一局限性,在生态位模型中得到了解决。生态位模型保留了级联模型的营养顺序关系,且给每个捕食者指定特定的生态位范围(包含了所有可捕食的种类),同时可以有循环捕食。但由于仅依赖于单个生态位,该模型仍不能较全面地描绘食物网的实际结构关系(Cattin *et al*, 2004)。嵌套等级模型的思想与前二者不同,它考虑了物种的系统发育限制(即生境相似的种类拥有相似的捕食对象)和环境适应性变化(部分捕食者会遇到新

的环境,从而调整相应的捕食对象)。

Allesina 等(2008)通过模拟比较,指出嵌套等级模型仍不能很好地描述真实食物网结构。因此,Allesina 等(2008)在 Williams 等(2000)的生态位模型基础上,提出并构建了基于多维生态位的食物网模型,即捕食者可以根据多个因素进行食物对象的选择,该模型比上述 3 个模型能更全面的描述食物网(理论上,可以描述完整的食物网)。Allesina 等(2008)同时建立了用于比较食物网完整性的似然估算方法。一个重要的趋势是,基于上述思想建立的食物网动态模型,较多的是采用基于个体大小(Size,以个体长度或重量表示)的模型来量化其成员的生物量(Yodzis *et al.*, 1992; Woodward *et al.*, 2005),见本文 4.3。

4.2 食物网的复杂性和稳定性

复杂性和稳定性历来是食物网研究的主要问题,其重点是食物网结构的复杂性和稳定性之间的关系,以及外界对食物网稳定性的影响和食物网的响应。这一方面的研究主要借助食物网动态模型来开展,如本文中 4.1 提到的级联模型、生态位模型等(Williams *et al.*, 2000、2004)。基于这些动态模型,可以对食物网的结构变化进行模拟(比如某一物种的灭绝或过度捕捞),从而评价食物网的稳定性。采用拓扑学结构建立的食物网动态模型,结构清晰,便于采用非线性、非平衡能量模拟方法进行食物网复杂性-稳定性关系的假设检验和研究。

近年来,对于食物网稳定性的新认识是,种类繁多、结构复杂,但物种间的捕食关系强度较弱的食物网更容易稳定,捕食关系较强的食物网更容易有物种灭绝(McCann, 2000)。Jennings 等(2003)研究指出,捕食者与被捕食者的平均个体大小比例越小,食物网可能越稳定。物种的杂食性(Omnivory)对食物网的动态和稳定性也至关重要。一般认为,中等程度的复杂性有利于食物网的稳定。然而, Namba 等(2008)通过模拟发现,如果高级捕食者的摄食对象也是杂食性的,该食物链是不稳定的,除非该高级捕食者的死亡率很低。Namba 等(2008)还分析了食物网的稳定性与食物网的拓扑学结构相关的原因。

4.3 食物网动态建模与个体大小

食物网内的物种及其个体之间因捕食发生物质交换和能量流动。鱼类生物的重要特点是,其捕食关系在很大程度上是由个体大小决定(从而决定口裂大小),而非年龄大小(相同年龄的个体大小可能差别很大)(Shurin *et al.*, 2006)。食物网内各物种的个体大小

差距很大,以各个物种或类群为节点建立的食物网结构,虽然较为简单,但这一简化必然损失了许多因个体大小差异而引起的生活史过程信息(例如,成年鱼和幼鱼的摄食对象往往是不同的)(Woodward *et al.*, 2005)。有机体个体大小在食物网过程中的作用,直到近期才被系统地研究和认识(Cohen *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2004)。

Woodward 等(2005)评价了个体大小在食物网动态中的效应,认为个体大小虽然不是有机体的唯一性状,但在食物网建模中考虑与能量需求直接相关的个体大小,将在很大程度上提高人们对生态系统动态的认识。例如,对于影响食物网稳定性的物种间捕食强度,需要紧密结合捕食者、被捕食者的个体大小进行建模研究。Emmerson 等(2004)发现,捕食强度和捕食者与被捕食者的个体重量之比成幂函数关系,表明外界干扰(如捕捞、物种入侵)对捕食强度的影响可以在食物网内部进行传播,从而为研究外界干扰对食物网稳定性的影响提供了新的线索。因此,捕捞对食物网影响的研究,采用基于个体大小的生物量模型,较基于年龄的生物量模型可能更合适。基于个体大小的食物网动态模型的研究案例还不多,但是 Yvon-Durocher 等(2011)认为,这是对生态系统结构和动态进行研究的重要潜在手段。

Jacob 等(2011)对南极附近食物网的研究,是评价外界对食物网拓扑学结构影响的典型案例之一。该食物网包含 489 个物种,食物网数据开始于 1983 年,是迄今为止最详细的海洋食物网数据库之一。Jacob 等(2011)对该食物网的拓扑学指标进行计算和统计,包括节点数量(S)、物种间的捕食关系连结数量(L)、连结密度(L/S)、连结性指数 $C=2L/(S^2-S)$ 、连接复杂性指数(Linkage complexity = SC)、平均营养级(Trophic Level)等常规拓扑学指数。Jacob 等(2011)设计了将物种从该食物网中逐渐移除的计算机模拟实验,研究该食物网对这一外界影响的相应。一个物种移除后,该物种的捕食者因失去捕食对象而灭绝(假设不转移捕食对象),由于捕食的网状关系,一个物种的移除可能会引起不止一个物种的灭绝。Jacob 等(2011)以食物网物种数量降低到原物种数量 1/2 时,所需移除的物种数,来衡量原食物网对外界影响的稳健性(Robustness),稳健值 $Robustness=(N-1)/(S/2-1)$ 。式中, N 为需移除的物种数量, S 为原物种数量,稳健值处于 0-1 (“1”表明无捕食者物种灭绝)。该实验中, Jacob 等(2011)也考虑了移除不同个体大小的物种。该项研究对食物网拓扑学在基于生态系统渔业管理中的应用具有重要的参考价值,捕捞实际上“移除”了食物网中的物

种, 只不过具有选择性的渔具未“移除”该物种的全部个体。

5 渔业种群模型与食物网建模

Rochet 等(2012)通过建立基于个体大小的食物网模型, 评价了渔业捕捞对食物网的干扰影响, 指出捕捞会放大食物网中生物量流动的时间变化。类似于 Rochet 等(2012)的研究, 食物网各物种的生物量模型多是纯粹依据生物学或统计学建立的(Gross *et al.*, 2009), 因而没有长期的观测数据予以支持, 或无法利用渔业观测数据, 或所建立的模型难以为渔业研究者所熟悉(Gascuel, 2005)。实际上, 对于许多具有较长渔业开发的生态系统, 可以采用基于渔业统计资料的种群动力学模型来构建物种的生物量动态, 即本文 1 提到的单鱼种种群动力学模型。

因此, 将拓扑学食物网建模与单鱼种种群动力学建模结合起来, 可以更好地解决食物网的生物量建模问题。如前文所述, 食物网动态研究, 是基于生态系统的渔业管理研究的基础之一。渔业对生态系统的影响, 很大程度上也是对食物网的影响。商业性渔业对食物网的影响评价, 可能是基于生态系统的渔业管理框架中最重要的科学问题之一(Pauly *et al.*, 1998, 2002)。而渔业对食物网的影响, 一是来自捕捞强度, 二是捕捞(或渔具)的选择性, 后者对于大多数渔业来说, 是与鱼类个体大小直接相关的过程(Size dependent process), 如一般的拖网、刺网渔具选择性, 以及“抓大放小”的丢弃问题等。

单鱼种种群动力学模型基本可以分为剩余产量模型、年龄结构模型和体长结构模型等三类(Punt *et al.*, 2013)。常用的体长结构模型包括种群统计学模型(Caswell, 2001)、实际种群分析(Jones, 1984)和体长结构的整合分析模型(Punt *et al.*, 2013)。虽然开发时间迟于年龄结构模型, 体长结构模型目前已经在澳大利亚、南非、新西兰和美国广泛地运用(Punt *et al.*, 2013), 其理论和方法体系也已经较为完善。

体长结构模型的优势在于可以充分利用体长组成数据, 更直观地描述种群的动态。体长组成数据是野外取样中直接可获得的数据, 而年龄组成数据则需要将体长组成数据借助年龄-体长表进行转换, 其误差有时较大(Campana, 2001)。体长结构模型可以估算鱼类种群各体长组的资源量、死亡率、渔具选择性等, 并估算生物学参考点, 从而评价捕捞对种群丰度和生物量的影响(Punt *et al.*, 2010)。因此, 通过建立体长结构的单鱼种种群模型, 从而构建多种类的食物网模

型, 已经具备了理论和方法基础。

6 小结与展望

作为一个较为新兴的研究方向, 食物网拓扑学理论和方法的发展, 推动了海洋食物网结构研究和动态建模的发展。食物网拓扑学通过建立一系列拓扑学指标, 定量描述食物网各个成员之间的联系紧密程度, 以及各个成员对整个食物网的作用或影响。传统的食物网模型, 各种类的生物量多是基于个体生物学进行建模, 而很少采用渔业资源种群动态理论研究的成果。鱼类生物的重要特点是, 其捕食关系在很大程度上由个体大小(体长、体重)决定。而在渔业资源种群动态领域, 体长结构的种群动力学模型已经发展成熟。因此, 将食物网拓扑学的动态建模、体长结构的渔业种群生物量模型、鱼类个体大小相关的捕捞过程研究结合起来, 是基于生态系统渔业管理的一个重要的、潜在解决方案。

对此, 下一步需要研究的重点是, 如何将生活史特点和体长范围不同的种群动态进行整合、组建成食物网, 并建立相应的食物网拓扑结构和动态模型, 从而评价渔业对食物网的影响, 以及食物网的响应。这方面, 应该选择食物网资料采集比较容易、渔业统计资料较为全面的海洋食物网, 开展试点研究, 从而逐步构建起完整的、具有实际应用能力的 EBFM 方法体系。

参 考 文 献

- 金显仕, 窦硕增, 单秀娟, 等. 我国近海渔业资源可持续产出基础研究的热点问题. 渔业科学进展, 2015, 36(1): 124-131
- 窦硕增. 鱼类摄食生态研究的理论及方法. 海洋与湖沼, 1996, 27(5): 556-561
- 颜云榕, 卢伙胜, 金显仕. 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展. 水产学报, 2011, 35(1): 145-153
- 薛莹, 金显仕. 鱼类食性和食物网研究评述. 海洋水产研究, 2003, 24(2): 76-87
- Allesina S, Alonso D, Pascual M. A general model for food web structure. *Science*, 2008, 320(5876): 658-661
- Berryman AA. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology*, 1992, 73(5): 1530-1535
- Borgatti SP. The Key Player problem. In: Breiger R, Carley K, Pattison P (eds). *Dynamic social network modeling and analysis: 2002 workshop summary and papers*. Washington, DC, National Academies Press, 2004, 241-252
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, *et al.* Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789

- Boyd JP. Finding and testing regular equivalence. *Soc Networks*, 2002, 24(4): 315–331
- Campana S. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J Fish Biol*, 2001, 59(2): 197–242
- Caswell H. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation* (2nd ed). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc Publisher, 2001, 1–722
- Cattin MF, Bersier LF, Banašek-Richter C, *et al.* Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 2004, 427(6977): 835–839
- Christensen V, Walters CJ. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol Model*, 2004, 172(s 2–4): 109–139
- Cohen JE. Food webs and niche space. *Monogr Popul Biol*, 1978(11): 1–189
- Cohen JE, Briand F. Trophic links of community food webs. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81(13): 4105–4109
- Cohen JE, Newman CM. Astochastic theory of community food webs: I. Models and aggregated data. *Proc Biol Sci*, 1985, 224(1237): 421–448
- Cohen JE, Jonsson T, Carpenter SR. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(4): 1781–1786
- Coll M, Libralato S. Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea. *Fish Fish*, 2012, 13(1): 60–88
- Cury PM, Christensen V. Quantitative ecosystem indicators for fisheries management- introduction. *ICES J Mar Sci*, 2005, 62(3): 307–310
- Dambacher JM, Young JW, Olson RJ, *et al.* Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Prog Oceanogr*, 2010, 86(1): 152–165
- Dunne JA. The network structure of food webs. In: Pascual M, Dunne JA (eds). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford: Oxford University Press, 2006, 27–86
- Elton CS. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 1927, 1–28
- Emmerson MC, Raffaelli D. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *J Anim Ecol*, 2004, 73(3): 399–409
- Everett M, Borgatti S. Computing regular equivalence: practical and theoretical issues. In: Mrvar A, Ferligoj A (eds). *Developments in Statistics, Metodološki Zvezki*. No. 17, 2002, 31–42
- Fulton EA, Smith ADM, Punt AE. Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing? *ICES J Mar Sci*, 2005, 62(3): 540–551
- Fulton EA, Link JS, Kaplan IC, *et al.* Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. *Fish Fish*, 2011, 12(2): 171–188
- Fulton EA, Smith ADM, Smith DC, *et al.* An integrated approach is needed for ecosystem based fisheries management: Insights from ecosystem-level management strategy evaluation. *PLoS ONE*, 2014, 9(1): 84242
- Garlaschelli D, Caldarelli G, Pietronero L. Food-web topology: Universal scaling in food-web structure? *Nature*, 2005, 435(7044): E3–E4
- Gascuel D. The trophic-level based model: A theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecol Model*, 2005, 189(3–4): 315–332
- Greenstreet SPR, Rogers SI. Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES J Mar Sci*, 2006, 63(4): 573–593
- Gross T, Rudolf L, Levin SA, *et al.* Generalized models reveal stabilizing factors in food webs. *Science*, 2009, 325(5941): 747–750
- Jacob U, Thierry A, Brose U, *et al.* The role of body size in complex food webs: a cold case. In: Belgrano A, Reiss J (eds), *Advances in ecological research vol. 45*. Amsterdam Academic press, 2011, 181–223
- Jennings S, Warr KJ. Smaller predator-prey body size ratios in longer food chains. *Proc Biol Sci*, 2003, 270(1522): 1413–1417
- Jones R. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data. *FAO Fisheries Technical Paper*, 1984, 1–256
- Jordán F, Takacs-Santa A, Molnar I. A reliability theoretical quest for keystones. *Oikos*, 1999, 86(3): 453–462
- Jordán F, Liu WC, Davis AJ. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 2006, 112(3): 535–546
- Lange M. Ecological laws: What would they be and why would they matter? *Oikos*, 2005, 110(2): 394–403
- Luczkovich JL, Borgatti SP, Johnson JJ, *et al.* Defining and measuring trophic role similarity in food webs using regular equivalence. *J Theor Biol*, 2003, 220(2): 303–321
- Martinez ND. Constant connectance in community food webs. *Am Nat*, 1992, 139(6): 1208–1218
- Martinez ND. Effect of scale on food web structure. *Science*, 1993, 260(5105): 242–243
- McCann KS. The diversity-stability debate. *Nature*, 2000, 405(6783): 228–233
- Metcalf SJ, Dambacher JM, Hobday AJ, *et al.* Importance of trophic information, simplification and aggregation error in ecosystem models. *Mar Ecol Prog Ser*, 2008, 360(1): 25–36
- Olson RJ, Watters GM. A model of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Am Trop Tuna Comm Bull*, 2003, 22(1): 135–218
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, *et al.* Fishing down marine food webs. *Science*, 1998, 279(5352): 860–863
- Pauly D, Christensen V, Guénette S, *et al.* Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 2002, 418(6898): 689–695
- Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, *et al.* Ecosystem-based

- fishery management. *Science*, 2004, 305(5682): 346–347
- Punt AE, Deng RA, Dichmont CM, *et al.* Integrating size-structured assessment and bioeconomic management advice in Australia's northern prawn fishery. *ICES J Mar Sci*, 2010, 67(8): 1785–1801
- Punt AE, Huang TC, Maunder MN. Review of integrated size-structured models for stock assessment of hard-to-age crustacean and mollusc species. *ICES J Mar Sci*, 2013, 70(1): 16–33
- Quinn II TJ, Deriso RB. Quantitative fish dynamics. New York: Oxford University Press, 1999, 1–542
- Riede JO, Rall BC, Banasek-Richter C, *et al.* Scaling of food-web properties with diversity and complexity across ecosystems. In: Woodward G (ed): *Advances in Ecological Research*. Burlington: Academic Press, 2010, 139–170
- Rochet M-J, Benoit E. Fishing destabilizes the biomass flow in the marine size spectrum. *Proc R Soc B*, 2012, 279(1727): 284–292
- Shin Y-J, Rochet M-J, Jennings S, *et al.* Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J Mar Sci*, 2005, 62(3): 384–396
- Shurin JB, Gruner DS, Hillebrand H. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc R Soc B*, 2006, 273(1582): 1–9
- Namba T, Tanabe K, Maeda N. Omnivory and stability of food webs. *Ecol complex*, 2008, 5(2): 73–85
- Wassermann S, Faust K. *Social network analysis: Methods and Applications*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994, 1–264
- Williams RJ, Martinez ND. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 2000, 404(6774): 180–183
- Williams RJ, Martinez ND. Stabilization of chaotic and non-permanent food web dynamics. *Eur Phys J B*, 2004, 38(2): 297–303
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, *et al.* Body size in ecological networks. *Trends Ecol Evol*, 2005, 20(7): 402–409
- Yodzis P, Innes S. Body-size and consumer-resource dynamics. *Am Nat*, 1992, 139(6): 1151–1173
- Yvon-Durocher G, Reiss J, Blanchard J, *et al.* Across ecosystem comparisons of size structure: methods, approaches and prospects. *Oikos*, 2011, 120 (4): 550–563

(编辑 江润林)

A Review of Methodology in Marine Food-web Topology

ZHU Jiangfeng, DAI Xiaojie^①, WANG Xuefang, CHEN Yan

(College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306)

Abstract Ecosystem-based fishery management (EBFM) is becoming a hot spot and prioritized in fishery industry. Implementation of EBFM requires innovative methodology for marine food-web studies. In this article, we reviewed the theories and methods of food-web topology that was a newly developed research area in ecology. Food-web topology is the quantification of food-web structures based on topological indicators. Models of food-web dynamics are needed to evaluate the impact of fishing and to develop sustainable fishery strategies. Theories and methods of establishing fishery population dynamics model have progressed in the past decades. An important notion in the fish feeding ecology is that body size acts as a determining factor in feeding activities such as selection of preys based on their sizes. Models of size-structured fishery population dynamics have been well developed and can be used to develop the biomass model of species within the food-web. Therefore, it could be valuable strategy for EBFM to combine studies on food-web topological model, size-structured population biomass model, and size-dependent fishing process quantification. Pilot studies on practical approaches should be conducted with high-quality food-web data and fishery statistics, for example, long-term fishery.

Key words Ecosystem; Food-web; Topology; Fishery management; Stock assessment

① Corresponding author: DAI Xiaojie, E-mail: xjdai@shou.edu.cn