

鱼类营养级在海洋生态系统研究中的应用

纪炜炜^{1,2,3}, 李圣法¹, 陈雪忠¹

(1. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 农业部海洋与河口渔业重点开放实验室, 上海 200090; 2. 中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071; 3. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

摘要: 营养级是生态系统营养动力学的核心概念, 最早用于反映食物网中生命体的位置。近年来, 营养级广泛应用于群落和生态系统研究中。作者在广泛收集国内外相关文献资料基础上, 结合实际研究经验, 分析了国内外营养级的研究现状。研究结果显示, 营养级耦合了生态系统的结构和功能, 在海洋生态学研究优势明显。随着研究的深入, 营养级概念的缺陷也逐渐显露, 但新方法、新技术(稳定同位素方法)的产生可能为解决此问题带来帮助。在传统营养级研究基础上, 近年来群落平均营养级概念的提出, 扩充了营养级概念的内涵。群落平均营养级不仅可以揭示系统或群落的营养格局和结构组成特征, 也能用于评估生态系统的资源利用状况和外界干扰程度, 应作为群落营养动力学的主要发展方向。基于营养级的生态系统营养控制机制是生态系统动力学研究内容, 是揭示系统动态变化规律的重要途径。此外, 将群落大小结构和营养级相关联的新思路有效避免了营养级划分过程的局限性, 是营养动力学的重要进展。[中国水产科学, 2010, 17(4): 878–887]

关键词: 营养级; 海洋生态系统; 营养控制机制; 群落大小结构

中图分类号: S93

文献标识码: A

文章编号: 1005–8737–(2010)04–0878–10

近年来, 监测和探索海洋生态系统的长期变化趋势成为备受关注的世界性议题。全球范围内渔业资源的持续衰退暗示海洋生态系统正面临严峻的考验。大尺度环境条件的改变, 全球气候的变化, 以及人类对海洋的不断开发都是造成这一现状的重要原因^[1–4]。现阶段, 最根本和关键的问题是探讨自然环境和人类活动胁迫如何作用于生态系统的各个层面。其中, 海洋生态系统营养动力变化机制是揭示整个系统变化过程的至关重要的内容^[5]。

营养级是营养动力学的核心概念, 是揭示生态系统结构和功能的基础^[6–8]。从营养级入手研究生态系统的动态变化规律也得到了普遍认可^[9–11]。就世界范围来看, 中国在该领域的相关研究起步较晚, 研究基础也较为薄弱。近年来随着海洋生态系统研

究的深入, 越来越多的国内学者开始关注海洋鱼类营养级的重要作用。为此, 本文系统介绍了国内外营养级的研究现状, 围绕营养级在生态系统研究中的应用进行总结和评述, 旨在提升对营养级研究重要性的认识, 以期对今后的研究工作有所启迪。

1 营养级概述

1.1 营养级的概念

营养级概念最早由 Lindeman^[7]提出, 用来反映食物网中生命体的位置。在典型海洋生态系统营养级格局中, 浮游植物位置为最低等, 是初级生产者, 浮游动物是次级生产者, 摄食浮游动物的小型鱼类如鳀鱼(*Engraulis japonicus*)是初级消费者, 凶猛的肉食性鱼类如金枪鱼(*Thunnus thynnus*)、海洋哺乳动

收稿日期: 2010–03–09; 修订日期: 2010–03–24.

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金资助(2009M01).

作者简介: 纪炜炜(1981–), 女, 博士研究生, 从事海洋生态学研究. E-mail: vivianji@foxmail.com

通讯作者: 陈雪忠, 研究员. E-mail: xuezhong@eastfishery.ac.cn

物、鸟类等是高级消费者。营养级既强调了系统内各物种的功能地位,也反映了物质和能量在生态系统中流动和传递的模式。

在早期的研究中,由于没有明确规定测量和计算的方法,营养级在生态学中的应用受到了限制^[12]。直到Odum和Heald^[13]利用消费者的食物组成及重要性来计算营养级,并且定义了营养级的小数形式,还规定初级生产者的营养级为1,才大大促进了营养级研究的发展。近年来,稳定同位素方法的推广使得营养级的表达和计算又有了新的进展。稳定同位素方法与食性分析法相互补充,目前已成为营养级研究的通用手段。

1.2 营养级概念的生态学意义

在生态系统研究中,营养级可以揭示系统或群落的营养格局和结构组成特征,如以浮游动物为主要摄食对象的鳀鱼,营养级一般为3级,而肉食性鱼类如带鱼(*Trichiurus japonicus*)等属于高级消费者,营养级为4级或更高。韦晟和姜卫民^[14]研究了黄海70种鱼类的营养级,发现黄海鱼类基本属于第2至第4营养级(0~4级标准),而且低级肉食性鱼类(2.0~2.8级)占优势。张雅芝等^[15]发现,羽鳃鲐(*Rastrelliger kanagurta*)、长蛇鲻(*Saurida elongate*)、白姑鱼(*Argyrosomus argentatus*)等6种鱼类在渤海的营养级普遍高于其在黄海、东山湾和闽南一台湾浅滩渔场的营养级,并指出这种现象主要是由于不同海域的群落结构差别导致鱼类摄食饵料发生变化所致。张月平^[16]对南海北部湾渔场的49种鱼类进行食性分析和食物网构建,结果显示该海域内的鱼类群落营养结构完全符合“金字塔”模型,49种鱼类分别从属于3个营养层次,草食性和杂食性、低级肉食性和高级肉食性,营养级分别为1~1.9、2~3.4、3.5~4.0,且位于各营养级的鱼类种数依次递减。

营养级之间能量和生物量的积累和转移是维持生态系统稳定的关键步骤^[6-7],营养级之间能量与物质的定量关系,是构成生态系统的物质基础^[8]。Froese等^[17]将不同营养级上的物种类别、数量、平均大小等信息称为营养标签(trophic signature),用来描

述生态系统的结构特征。营养标签的变化可以反映生态系统受到渔业捕捞作用的影响程度。

以鱼类营养级为例,高营养级的鱼类通常是重要的渔业资源种类,这些鱼类的营养标签可以用来反映该海域渔业资源的开发程度^[6]。在过度开发的水域,生活史较长的大型肉食性鱼类的生物量会明显减少^[18-19],同时平均体长减小,个体性成熟提前。位于营养等级中部的鱼类通常为中上层浮游习性,在食物链中起着承上启下的连接作用。这些种类往往是很多海洋生态系统的关键类群,而且多样性程度更高^[20]。在生态系统的动力调节过程中,这类生物往往具有不可替代的重要作用,其数量波动和种类变化等营养标签信息是生态系统的结构和功能变化的主要表现。以黄海生态系统为例,鳀鱼在20世纪80年代中期是主要的饵料生物^[14,21],而2001年的调查结果显示,鳀鱼的优势程度已逐渐消失,太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)、脊腹褐虾(*Crangon affinis*)等甲壳类成为主要的饵料种类^[22]。这个结果暗示了20年来黄海生态系统的结构和功能发生了明显改变。

2 群落平均营养级及其影响因素

2.1 群落平均营养级

群落平均营养级是从群落的尺度对鱼类营养级的综合评价,最早是以渔获物平均营养级的形式提出。Pauly等^[23]利用FAO数据发现,在1950-1994年间全球渔获物(鱼类和无脊椎动物)平均营养级呈现下降的趋势。随后,Pauly等^[24]又进一步提出渔获物的平均营养级可以作为多种类渔业承受力的指标,用来评价渔业发展水平。其可靠性依赖于数据的质量和用于分析的时间序列的长度。Pinnegar等^[25]使用稳定氮同位素分析的方法,评估了凯尔特海域的渔业捕获量和独立渔业资源调查数据,证实了该海域渔获量和鱼类群落营养级水平呈下降趋势。

在生态系统研究中,对渔获物的调查是研究鱼类群落的主要途径。因此,渔获物的平均营养级可以视

为鱼类群落的平均营养级。群落或渔获物的平均营养级(MTL)可以用来说明该系统内物种的生物学特征(如鱼类的食性)^[22]以及群落格局的变动^[26]。2004年,在《生物多样性公约》部长级会议(Conference of the Parties to the Convention of Biological Diversity)中,海洋渔获物的平均营养级(会议称海洋营养指数 Marine Trophic Index)被确立为能够直接用来衡量生物多样性水平的8个多样性指标之一^[9]。

群落平均营养级水平与作用于群落或生态系统范围内的外界干扰直接相关,因此可以应用在很多研究中,如:用于判断人类捕捞行为对海洋食物网的影响^[23];评价不同捕捞程度对群落或生态系统营养结构的影响;用于其他群落参数的评估,如估算能够用于支持渔业可持续发展的初级生产力水平^[18,27]等。

2.2 群落营养级的影响因素

2.2.1 鱼类的个体大小 鱼类的营养级地位取决于食性和食物组成,一般来说,高营养级的肉食性鱼类往往个体较大,因此,当群落中大个体的种类占多数时,平均营养级水平也会相应提高。

对海洋鱼类而言,由于发育水平或栖息生境的不同,同一物种的不同个体间也会出现明显的大小差异^[28],从而引起营养级的变化。有时同种鱼类个体的营养级差异比鱼类的种间营养级差异更为显著^[29]。许多种类生长增加4~5个数量级时,会从浮游生物食性向肉食性转变^[30],营养级可能会出现3次重要的转折点^[31]。

近年来,利用稳定同位素方法同样证实,鱼类营养级与鱼类的个体大小密切相关。Jennings等^[32]用稳定氮同位素方法分析英国北海底层鱼类和无脊椎动物的营养级,结果表明,大约60%的鱼类个体体长和其 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间有着显著的相关性。一般情况下,随着个体生长,鱼类体内 $\delta^{15}\text{N}$ 值不断富集,营养级也会相应增加^[33-34]。也有研究显示某些特殊鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值会随着个体生长而下降。Power等^[35]对一种鲑鱼(*Salvelinus* spp.)的研究中发现,在某些水域中,当这种鱼体长增大时,体内的 $\delta^{15}\text{N}$ 值反而减少,营养级也随之降低。这种现象是因为该种鱼类体型增大时

伴随着口器变化,可能会更多地摄食一些个体较大而营养级却较低的食物。

但是有学者指出,并非所有系统的鱼类都适用这个规律。Layman等^[36]对一个热带漫滩食物网中的31种捕食鱼类的研究表明,由于区域的特殊性,该地区的消费者摄食的选择性不高,因此体长在7~45 cm的鱼类个体大小并不是影响营养级的关键因素。在这种情况下稳定同位素法所得结果有时也会与食性分析的结果不一致,例如有文献曾证实美国佛罗里达州阿巴拉契克拉海湾(Apalachicola Bay)的鱼类和蟹类会随着个体增大发生食性转变,而Wilson等^[35]利用稳定同位素方法研究的结果却显示消费者 $\delta^{15}\text{N}$ 值随个体的大小并没有发生显著变化。

正是由于鱼类具有如此复杂多变的生态特征,很多研究者都强调,要清楚了解鱼类的营养级,就应该掌握营养级在种间和种内的变化规律,包括捕食者与食物之间相对或绝对大小关系^[38-39],捕食者个体大小与其营养级的关系^[32]等。

2.2.2 外力干扰作用 外界干扰使鱼类群落在较短的时间内发生较大的变化,从而引起鱼类食物组成和种群结构的变化,最终表现为平均营养级的变动。

Pauly等^[23]提出了著名的“捕捞降低海洋食物网”(fishing down marine food webs)的观点,即在捕捞的影响下,海洋生态系统高营养级的捕食者(通常是个体较大、经济价值较高的种类)持续减少,导致渔获物组成向个体较小、营养层次较低、经济价值不高的种类转变。通常情况下,大个体的鱼类所受的影响明显大于小个体的鱼类。这种影响又通过一些生态学过程进一步放大,最终对群落产生影响^[40-41]。

很多研究都证实了捕捞对生态系统的结构和功能的影响^[3-4,42-44],但是,近年来全球气候变化的影响效应也日益凸显。气候变化使海洋的物理和环境条件发生了较大变动,如水温上升,营养盐水平增高导致近海营养富集等。Caddy等^[31]指出,“捕捞降低海洋食物网”的观点未必适用于食物链底层的种类。在海洋生态系统中,小型的浮游种类受环境的影响可能更为明显,其数量的波动也可能对系统的平均营

养级产生影响,因此,除了顶级捕食者的减少,低营养级种类数量增多也可能造成食物网营养层次的下降。海洋生态系统平均营养级的降低在很大程度上应该是环境因素和捕捞因素的共同作用结果^[45-46]。

实际上,在海洋生态系统已经发生了巨大变化的今天,过分强调任何一个因素的影响都不利于海洋科学的研究,我们应该做的是清醒认识各种外界干扰的影响效果,并寻找能够有效预测生态系统变化的措施^[47]。

3 基于营养级的群落和生态系统控制机制

3.1 生物量调节机制

营养级之间的相互作用是影响生态系统动态变化的主要动力。这些变化主要体现在不同营养层次生物量的变化,各营养级生物的数量和种类组成以及年龄大小等多方面^[8]。

Menge-Sutherland假说以海洋生态系统为研究对象,解释了食物网中的各个营养级的生物量调节规律。该假说认为在一个食物关系和营养级复杂的系统中,低营养级生物被高级消费者捕食的危险远远大于同类间的食物竞争,因此,捕食作用是调控低营养级生物量的主要手段。相反,尽管高营养级生物之间也存在一定的捕食行为,但是食物竞争应视为更主要的种间关系,食物竞争是高营养级生物量变动的重要原因。

3.2 营养控制机制

营养关系是生态系统的基础,也是调节和控制系统演替的动力。早期的营养控制研究多将重点放在生态系统的营养结构和能流模式上^[7,48-49],后来越来越多的研究开始聚焦到资源利用限制(上行控制)和捕食作用(下行控制)在生态系统调节和构建方面的作用^[50-52]。近年来,上行、下行机制的交互作用也受到关注^[53-55]。此外,在上升流生态系统中,一些处于中等营养级位置的小型种类在能流传递中起到关键作用,第三种种群控制机制——“蜂腰”控制^[20,56]正是由此提出。

3.2.1 上行控制和下行控制 上行控制(bottom-up

control)强调的是生产者所摄取的营养和能量作为生态系统的基础,能够影响其他营养级间的能量传递,即海洋生态系统中的浮游植物掌控着其他营养级的生产力和生物量变化^[30,57]。实验证据显示,提高初级生产力可以显著提高其他各营养级的生物量。而全球范围内初级生产力水平一般可以通过非生物因子的变化来衡量,包括光照、温度、水质等环境条件,这样的预测手段大大增强了上行控制效应在生态系统水平的利用程度。

下行控制(Top-down control)突出了捕食作用在能量和物质传递中的重要性。不同营养级的消费者通过捕食作用发生联系,捕食行为决定了被捕食者的数量和组成,食物竞争又决定了捕食者的数量和组成。有学者认为下行控制作用在近岸和潮间带生态系统中更为明显,因为深海大陆架或大洋生态系统中,空间的广阔性决定了物种多样性更为丰富,食物网的组成也更为复杂。

3.2.2 “蜂腰”控制 2004年10月,PICES(the North Pacific Marine Science Organization)发起一个题为“北太平洋生态系统控制机制:上行效应,下行效应还是其他效应?”的研讨会,旨在探讨海洋生物种群尤其是中高营养级种类和中上层游泳动物间的能流途径和机制。随后,“蜂腰”控制(Wasp-waist control)逐渐被广泛接受。海洋生态系统中的“蜂腰”控制主要存在于一些典型的沿岸海域、食物链长度较短且生产力水平较高的系统,在这些系统中,位于中等营养级上的一个或少数几个种类在能量传递中可以起到稳定的关键作用。“蜂腰”控制的概念目前频繁地应用于描述海洋小型上层鱼类的营养地位。捕食者能控制这些饵料鱼类的种群增长,使其既能充分满足捕食者的食物需求又不至于威胁自身生存状态。生态系统的稳定性正是通过这些种类能否有效抵御捕食压力来体现。因此小型鱼类“捕食临界点”(Predator pit)的存在是辨别“蜂腰”控制机制的重要信息^[56]。进入“捕食临界点”的生态系统可以认为是经历了长期恶劣环境的影响(上行效应)或是过度捕捞等人为因素造成了结构和功能的严重破坏。

3.2.3 营养级联效应 营养级联效应(Trophic cascades)是一种具体形式的下行控制,通过特殊的生物类群的变化反映食物网的营养控制效应。营养级联是指食物网中顶级捕食者的捕食作用使捕食对象的数量减少,从而引起较低营养级的数量增多,并最终对初级生产力产生大的影响^[57]。不同的生态系统所表现的营养级联效应是不同的。多数研究认为,水生生态系统较陆地生态系统更为明显^[58]。人类活动对海洋生态系统的影响往往集中在特殊的营养级类群,但是由于食物网的连续性和相互作用,最终整个生态系统都会表现出相应的变化。Daskalov^[59]认为海洋食物网营养级联效应是海洋生态系统结构和功能改变的重要推动因素,该学者以黑海生态系统为例进行了说明。黑海的工业捕捞自20世纪70年代迅速发展后,高营养层次捕食动物,如海豚、鲭(*Katsuwonus*)、鲭(*Scombridae*)等鱼类数量急剧减少,由此所引发的营养级联效应使得黑海海域浮游植物和水母频繁暴发,海水富营养化严重,黑海生态系统的稳定性遭到了严重破坏。

4 营养级应用的优势

描述生态系统中鱼类群落结构的途径主要有以下几种:根据鱼类的地理分布情况,划分鱼类群落的空间格局^[60-61];将自然群落划分为一系列具有不同功能的同资源集团或功能群^[62];按照营养级、食物关系划分生产者、消费者、分解者,确定群落的营养结构^[61]。

鱼类的空间格局是以鱼类的地理分布为主要依据,将具有相对同质的和持续的生物组成的地理区域作为种类群聚区域。而这些空间上相对稳定的群落单元被称为群聚生产单元(APU, Assemblage Production Unit)^[63]。如多数大陆架及斜坡的鱼类群落的空间格局划分,一般根据群落内种类的主要栖息区域的环境特征,如水深、底质类型等。群落的空间结构反映了生物在群落和生态系统中的结构有机性,也揭示出环境因素尤其是理化条件对群落的影响。但是鱼类的生活习性决定了群落空间格局的相

对性,在繁殖或摄食阶段的鱼类群落结构往往发生较大的变化。

运用同资源集团概念是分析生态系统结构的另一个方法,同资源集团(Guild)是指以相似方式,利用同样环境资源的物种集合体^[62]。经常通过食性分析的方法来鉴别鱼类所属的不同集团^[65-66]。同资源集团所揭示出的物种竞争、共存的种间关系,是研究系统稳定性的重要途径^[67-68]。集团内物种的多样性水平在一定程度上决定了系统的冗余性^[67,69-70],与系统的抗压恢复性密切相关。按照同资源集团来划分群落结构,实际上是将群落简化为一系列具有特化功能的特化类群^[62],因此在研究中更有针对性。然而,除了在划分方法上仍存在较大争议以外^[71-73],同资源集团的应用也未能考虑食物网的连续性和有机性。虽然同资源集团的划分大大简化了生态系统研究的难度,但是也正是由于这种简化而忽视了集团之间的联系,弱化了生态系统的统一性。

根据营养级将生态系统中的所有生物划分为生产者、消费者和分解者,不仅在一定程度上简化了食物网,表明了生态系统中生物量和能量的流动途径,同时将生态系统的组成结构和物种间的营养关系相关联,从而体现了系统的统一性,是系统结构和功能的有机结合,也有利于深入探讨生态系统的内在组成机制和变化原因。

应用营养级研究群落结构与其他方法并不冲突,实际上,由于生态系统的错综复杂,任何单一的研究方法都会由于侧重点的不同而导致研究的片面性。将这些方法有机地结合起来,从现象到本质逐层深入研究才是解决生态学问题的有效途径。例如Zambrano等^[74]对英国东部28个湖泊的研究显示,这些湖泊都受到了严重的人为影响,他们首先将鱼类群落划分为3个同资源集团,肉食性、浮游动物食性和底栖动物食性,分别探讨这些鱼类与湖泊中的大型沉水植物、浮游动物等其他营养级的联系。结果表明肉食性鱼类和浮游动物食性的鱼类能够与沉水植物共存。而底栖食性的鱼类与其他营养级之间不存在显著的联系,也会造成沉水植物的减少。因此

底栖食性鱼类的大量存在不利于湖泊营养结构的完整性和连续性,从而可以推断在富营养化严重和人为干扰剧烈的湖泊,减少底栖食性鱼种的数量和入侵是湖泊生态恢复的关键手段。

5 营养级应用的局限性和发展趋势

大多数海洋鱼类普遍具有杂食性^[75-77]。从这个意义上来说,鱼类群落的营养格局应该是连续的,有时甚至是重叠的。而营养级的概念却在无形中对群落进行了划分隔离,因此在描述复杂的生态系统时具有一定的局限性。

近年来,一些学者提出,描述生态系统营养结构时,如果忽略系统内个体的分类地位,只考虑系统的大小结构,并按照大小结构的营养级归属来讨论营养关系的格局,可以更清楚地表达生态系统的营养结构^[32,78]。这种思路既充分考虑了种内个体的差异对物种营养级的影响,也避免了杂食性在描述营养结构时的干扰作用。

营养结构的生物量“金字塔”模型显示,生产者到消费者的生物量是逐级减少的。由粒径谱模型可知,随着个体质量等级的增加,总生物量是逐渐减少的,这就证实了较大个体质量的生物一般位于较高的营养级。众所周知,除了寄生虫以外,多数捕食者比其食物个头大。Pahl-Wostl^[79]在研究生态系统食物网的时空格局时发现,食物网中生物量的分布及随之变动的营养格局可以作为说明食物网内部动态结构的指标,并且用于不同系统间的比较。Gaedke等^[80]也发现在中上层游泳动物食物网中,个体大小和营养位置之间的相关关系是确实存在的。

稳定同位素方法的应用,使营养级可以直接以同位素水平反映,而不用完全根据食物组成计算。这就为上述研究思路提供了重要的技术保障。France等^[78]利用稳定同位素方法对安大略湖东北部的几个贫营养湖泊和波士顿外海港海草场的底层食物网进行研究,结果验证了群落营养结构的“金字塔”模式。也表明利用个体大小和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的关系来分析群落营养结构的方法是可行且便利的。

Jennings等^[81]对英国北海的鱼类群落进行研究并发现,在不考虑物种差异的前提下,群落水平上的个体大小和其相对应的营养级之间有着显著的相关性。并指出,群落营养层次的组成是按照群落大小结构的组成状况来分配的。在相似的生态系统中,不同等级的营养级($\delta^{15}\text{N}$ 值)和体质量之间的线性关系可以用来预测群落营养结构的变动情况。

生态系统大小结构和营养级的研究,打破了传统的以物种为单位进行营养级划分的思路,并且避免了营养级分析方法的局限性,同时将系统的生物量分布格局和营养结构密切相关,是生态系统动力学的重要进展。

6 结语

尽管营养级概念在海洋生态学研究中的应用还需要进一步的完善,然而不可否认的是营养级研究已成为现代渔业生态学领域和海洋生态系统动力学的重要内容。中国海洋生态系统的营养级研究虽然起步较早,但是由于种种客观条件的制约,近年来发展较为缓慢。与国外研究水平相比,国内在研究方法、研究内容等各方面都急需改进和加强。

营养级的最初功能是构建生态系统的食物网,随着研究的深入,营养级更多是作为衡量系统稳定性和资源开发水平的指标被人们使用。国外在这方面的相关研究已经开展了数十年,并取得了丰硕的成果。群落范围内营养级的分布模式、群落营养结构和大小结构的关系、消费者群体内营养级的变异情况、营养级控制效应在海洋生态学中的应用等方面都是该学科的重点关注领域,同时也为海洋科学的发展提供了新的方向,这些先进的经验和思路都值得我们借鉴和学习。

营养级概念是不断发展深化的,随着各种新方法、新理论的出现,营养级研究也在逐渐突破传统,完善更新。中国海区内此类研究也是如此,相关研究专家在今后工作中,应该把握学科发展的方向,不但要巩固中国海域内鱼类的营养级研究基础,也要积极探讨更为前沿和深入的内容。

近几十年来,人类活动对海洋的影响不断增强,海洋生态环境也发生了巨大的变化。积极开展营养级研究有利于人们掌握海洋生态系统在现阶段的动态变化规律,为人类利用海洋资源,保护海洋环境提供重要的科学依据。

参考文献:

- [1] Edwards M, Richardson A J. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch [J]. *Nature*, 2004, 430: 881–884.
- [2] Perry A L, Low P J, Ellis J R, et al. Climate change and distribution shifts in Marine Fishes [J]. *Science*, 2005, 308: 1912–1915.
- [3] Levin P S, Holmes E E, Piner K R, et al. Shifts in a Pacific Ocean fish assemblage: the potential influence of exploitation [J]. *Conserv Biol*, 2006, 4: 1181–1190.
- [4] Oguz T, Gilbert D. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate induced variations [J]. *Deep-Sea Res*, 2007, 54: 220–242.
- [5] Reid K, Croxall J P. Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem [J]. *Proc Roy Soc London B*, 2001, 268: 377–384.
- [6] Elton C. *Animal ecology* [M]. London: Sidgwick and Jackson Publication. 1927.
- [7] Lindeman R L. The trophic-dynamic aspect of ecology [J]. *Ecology*, 1942, 23: 399–418.
- [8] Preisser E L. Trophic Structure [A]. In: Jorgensen S E, Fath B D eds. *Encyclopedia of Ecology* [M]. Oxford: Elsevier Press B.V., 2008, 4: 3608–3616.
- [9] Pauly D, Watson R. Background and interpretation of the ‘Marine Trophic Index’ as a measure of biodiversity [J]. *Phil Trans R Soc B*, 2005, 360: 415–423.
- [10] 陈作志, 邱永松, 贾晓平, 等. 基于 Ecopath 模型的北部湾生态系统结构和功能 [J]. *中国水产科学*, 2008, 15 (3): 460–468.
- [11] Cheng J H, Cheung W W-L, Pitcher T J. Mass-balance ecosystem model of the East China Sea [J]. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 1271–1280.
- [12] Rigler F H. The concept of energy flow and nutrients flows between trophic levels [A]. In: W H van Dobben, R H Lowe McConnell eds. *Unifying Concept in Ecology* [M]. The Hague: Dr W Junk B V Publishers, 1975: 15–26.
- [13] Odum W E, Heald E J. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community [A]. In: Cronin L E ed. *Estuarine Research* [M], New York: Academic Press, 1975, 1: 265–286.
- [14] 韦晟, 姜卫民. 黄海鱼类食物网的研究 [J]. *海洋与湖沼*, 1992, 23 (2): 182–192.
- [15] 张雅芝, 李福振, 刘向阳, 等. 东山湾鱼类食物网研究 [J]. *台湾海峡*, 1994, 13 (1): 52–61.
- [16] 张月平. 南海北部湾主要鱼类食物网 [J]. *中国水产科学*, 2005, 12 (5): 621–631.
- [17] Froese R, Garthe S, Piatkowski U, et al. Trophic signature of marine organisms in the Mediterranean as compares with the other ecosystem [J]. *Belg J Zool*, 2005, 135: 139–143.
- [18] Pauly D, Christensen V. Primary production required to sustain global fisheries [J]. *Nature (Lond)*, 1995, 374 (16): 255–257.
- [19] Kirkwood G P, Beddington J R, Rossouw J A. Harvesting species of different lifespans [A]. In: Edwards P J, May R M, Webb N R eds. *Large-scale ecology and conservation biology* [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publication Press, 1994: 199–227.
- [20] Rice J. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern fish populations [A]. In: Beamish R J eds. *Climate Change and Northern Fish Populations* [M]. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Science Press, 1995, 121: 561–568.
- [21] 唐启升, 叶懋中. 山东近海渔业资源开发与保护 [M]. 北京: 农业出版社, 1990: 1–214.
- [22] 薛莹. 黄海中南部主要鱼种摄食生态和鱼类食物网研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.
- [23] Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, et al. Fishing down marine food webs [J]. *Science*, 1998, 279: 860–863.
- [24] Pauly D, Lourdes Palomares M, Froese R, et al. Fishing down Canadian aquatic food web [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2001, 58: 51–62.
- [25] Pinnegar J K, Jennings S, O’ Brien C M, et al. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution [J]. *J Appl Ecol*, 2002, 39: 377–390.
- [26] 薛莹, 金显仕. 鱼类食性和食物网研究评述 [J]. *海洋水产研究*, 2003, 24 (2): 76–87.
- [27] Pauly D, Christensen V, Walters C. Ecopath, ecosim and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries [J]. *ICES J Mar Sci*, 2000, 57: 697–706.
- [28] Sheridan P. Trophic resource utilization by three species of Sciaenid fishes in a Northwest Florida estuary [J]. *Northeast Gulf Sci*, 1979, 3: 1–15.

- [29] Carr W E S, Adams C A. Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida [J]. T Am Fish Soc, 1973, 102: 511–540.
- [30] Cushing D H. Marine ecology and fisheries [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1975.
- [31] Caddy J, Csirk J, Garcia S M, et al. How pervasive is “Fishing down marine food webs” [J]. Science, 1998, 282: 183.
- [32] Jennings S, Greenstreet S P R, Hill L, Piet G J, et al. Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: evidence from stable isotope analysis, size-spectra and community metrics [J]. Mar Biol, 2002, 141: 1085–1097.
- [33] Grey J. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen [J]. Ecol Freshw Fish, 2001, 10: 168–176.
- [34] Currin C A, Wainright S C, Able K W. Determination of food web support and trophic position of the Mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in New Jersey smooth Cordgrass (*Spartina alterniflora*), common reed (*Phragmites australis*), and restored salt marshes [J]. Estuaries, 2003, 26: 496–510.
- [35] Power M, Oiwier G, Caron F, et al. Growth and dietary niche in *Salvelinus alpinus* and *Salvelinus fontinalis* as revealed by stable isotope analysis [J]. Env Biol Fish, 2002, 64: 75–85.
- [36] Layman C A, Winemiller K O, Arrington D A, et al. Body size and trophic position in a diverse tropical food web [J]. Ecology, 2005, 86: 2530–2535.
- [37] Wilson R M, Chanton J, Lewis G, et al. Isotopic variation ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{34}\text{S}$) with body size in post-larval estuarine consumers [J]. Estuar Coast Shelf S, 2009, 83 (3): 307–312.
- [38] Wainwright P C. Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes [J]. Ecology, 1988, 69: 635–645.
- [39] Luczkovich J J, Norton S F, Gilmore R G. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropom undecimalis* [J]. Env Biol Fish, 1995, 4: 79–95.
- [40] Rochet M J, Trenkel V M. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals [J]. Can J Fish Aquat Sci, 2003, 60: 86–99.
- [41] Greenstreet S P R, Rogers S I. Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management [J]. ICES J Mar Sci, 2006, 63: 573–593.
- [42] Hutchings P. Review of the effects of trawling on macrobenthic epifaunal communities [J]. Aust J Mar Freshwater Res, 1990, 41: 111–120.
- [43] Roberts C M. The effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs [J]. Conserv Biol, 1995, 9: 988–995.
- [44] Jennings S, Lock J M. Population and ecosystem effects of fishing [A]. In: Polunin N V C, Roberts C M eds. Reef Fisheries [M]. London: Chapman and Hall Publication Press, 1996, 193–218.
- [45] Hall S J. The Effects of Fishing in Marine Ecosystems and Communities [M]. Oxford: Blackwell Science Ltd Press, 1999.
- [46] Finney B P, Gregory-Eaves I, Douglas M S V, et al. Fisheries productivity in the northeastern Pacific Ocean over the past 2,200 years [J]. Nature, 2002, 416: 729–733.
- [47] Dayton P K, Thrush S, Coleman F C. Ecological Effects of Fishing in Marine Ecosystems of the United States [M]. Virginia: Pew Oceans Commission press, 2002.
- [48] Odum E P, Odum H T. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll [J]. Ecol Monogr, 1955, 25: 291–320.
- [49] Slobodkin L B. Growth and Regulation of Animal Populations [M]. New York: Science Press, 1962.
- [50] Hutchinson G E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals ? [J]. Amer Naturalist, 1959, 93: 45–159.
- [51] Smith F E. Effects of enrichment in mathematical models [A]. In: Jordan W R, Gilpin M E, Aber J D eds. Eutrophication: Causes, Consequences, Corrections [M]. Washington, DC: National Academy of Sciences Press, 1969, 631–645.
- [52] Estes J A. The influence of large, mobile predators in aquatic food webs: examples from sea otters and kelp forests [A]. In: Greenstreet S, Tasker M eds. Aquatic Predators and their Prey [M]. London: Blackwell press, 1996, 65–72.
- [53] Power M. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy ? [J]. Ecology, 1992, 73: 733–746.
- [54] Shurin J B, Borer E T, Seabloom E W, et al. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades [J]. Ecol Lett, 2002, 5: 785–791.
- [55] Sinclair A R E, Mduma S, Brashares J S. Patterns of predation in a diverse predator-prey system [J]. Nature, 2003, 425: 288–290.
- [56] Bakun A. Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: navigating the ‘predator pit’ topographies [J]. Prog Oceanogr, 2006, 68: 271–288.
- [57] Chavez J A, Knotts T A, Wang L P, et al. A role for ceramide, but not diacylglycerol, in the antagonism of insulin signal transduction

- by saturated fatty acids [J]. *J Biol Chem*, 2003, 278: 10297–10303.
- [58] Shurin J B, Gruner D S, Hillebrand H. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs [J]. *Proc R Soc London Ser B*, 2006, 273: 1–9.
- [59] Daskalov G M. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 225: 53–63.
- [60] Evans D O, Henderson B A, Bax N J, et al. Concepts and methods of community ecology applied to freshwater fisheries management [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1987, 44: 448–470.
- [61] 李圣法. 东海大陆架鱼类群落生态学研究—空间格局及其多样性[D]. 上海: 华东师范大学, 2005.
- [62] 颜忠诚, 陈永林. 同资源集团的概念、划分及其意义[J]. *动物学杂志*, 1998, 33(3): 54–57.
- [63] Tyler A V, Gabriel W L, Overholtz W J. Adaptive management based on structure of fish assemblages of northern continental shelves [J]. *Can Spec Publ Fish*, 1982, 59: 149–156.
- [64] Root R B. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher [J]. *Ecol Monogr*, 1967, 37: 317–350.
- [65] Bulman C, Althaus F, He X, et al. Diets and trophic guilds of demersal fishes of the southeastern Australian shelf [J]. *Mar Freshwater Res*, 2001, 52: 537–548.
- [66] Gaskett A C, Bulman C, He X, et al. Diet composition and guild structure of mesopelagic and bathypelagic fishes near Macquarie Island, Australia [J]. *New Zealand J Mar Freshwater Res*, 2001, 35: 469–476.
- [67] Rosenfeld J S. Functional redundancy in ecology and conservation [J]. *Oikos*, 2002, 98: 156–162.
- [68] Naeem S, Wright J P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem [J]. *Ecol Lett*, 2003, 6: 567–579.
- [69] Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability [J]. *Conser Biol*, 1998, 12: 39–45.
- [70] Jaksic F M. How much functional redundancy is out there, or, are we willing to do away with potential backup species [A]? In: Bradshaw G A, Marquet P A eds. *How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*. *Ecological Studies* [M], Berlin: Springer-Verlag, 2003, 162: 255–262.
- [71] Simberloff D, Dayan T. The guild concept and the structure of ecological communities [J]. *Annu Rev Ecol S*, 1991, 22: 115–143.
- [72] Wilson J B. Guilds, functional types and ecological groups [J]. *Oikos*, 1999, 86: 507–522.
- [73] Andrew N R, Hughes L. Herbivore damage along a latitudinal gradient: Relative impacts of different feeding guilds [J]. *Oikos*, 2005, 108: 176–182.
- [74] Zambrano L, Perrow M R, Sayer C D, et al. Relationships between fish feeding guild and trophic structure in English lowland shallow lakes subject to anthropogenic influence: implications for lake restoration [J]. *Aquat Ecol*, 2006, 40: 391–405.
- [75] 窦硕增, 杨纪明. 渤海南部牙鲆的食性及摄食的季节性变化[J]. *应用生态学报*, 1993, 4(1): 74–77.
- [76] Holt R D, Polis G A. A theoretical framework for intraguild predation [J]. *Amer Naturalist*, 1997, 149: 745–764.
- [77] Vandermeer J. Omnivory and the stability of food webs [J]. *J Theor Biol*, 2006, 238: 497–504.
- [78] France R, Chandler M, Peters R. Mapping trophic continua of benthic foodwebs: body size- $\delta^{15}\text{N}$ relationships [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1998, 174: 301–306.
- [79] Pahl-Wostl C. Food webs and ecological networks across spatial and temporal scales [J]. *Oikos*, 1993, 66: 415–432.
- [80] Gaedke U, Straile D, Pahl-Wostl C. Trophic structure and carbon flow dynamics in the pelagic community of a large lake [A]. In: Polis G, Winemiller K eds. *Food webs: Integration of Pattern and Dynamics* [M]. New York: Chapman and Hall publication press, 1996, 60–71.
- [81] Jennings S, Pinnegar J K, Polunin N V C, et al. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 226: 77–85.

Application of fish trophic level in marine ecosystem

Ji Weiwei^{1,2,3}, Li Shengfa¹, CHEN Xuezhong¹

(1. Key and Open Laboratory of Marine and Estuary Fisheries, Ministry of Agriculture of China, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China; 2. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Trophic level (TL), as a fundamental concept in ecology study, originally represents the location of organism in the food web. The present paper reviews current situation of TL research based on extensively collected related literatures at home and abroad and author's own work experience. Analyses show that the concept of TL has been widely used due to its unique advantage of combining the two parts in marine ecosystem (structure and function). However, limitations of the application of TL arise along with its widely using. New study methods, such as the application of stable isotope, will probably put new light on these problems. Mean TL, an important concept proposed in recent years in marine ecology, redefines the TL meaning and can be considered to lead the progress of the trophic dynamics study for it is used not only to reveal the composition patterns and nutrition characters, but also to evaluate the utilization of marine resources and the degree of external disturbances in marine ecosystem. Mechanisms based on TL serve as an important part and useful tool in understanding in trophodynamics study. Besides, due to the omnivorous character of fish, focusing on the size structure associated with TL in community research may be more effective. [Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(4): 878–887]

Key words: trophic level; marine ecosystem; trophic-control mechanism; community structure; size structure

Corresponding author: CHEN Xuezhong. E-mail: xuezhong@eastfishery.ac.cn