

文章编号: 1674-5566(2024)02-0493-16

DOI: 10.12024/jsou.20230604213

## 海洋食物网结构稳定性及干扰响应研究综述

高春霞<sup>1,2,3</sup>, 王寅<sup>1</sup>, 杨蕊<sup>1</sup>

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 海洋食物网是海洋生态系统运行的核心机制之一, 其复杂性和多维度稳定性保障了生态平衡、促进能量流动和物质循环, 并且对生物多样性的维系至关重要。人类活动如过度捕捞、污染排放等可能对食物网结构造成干扰, 进而影响到整个海洋生态系统的生产力和服务功能。同时, 随着气候变暖和海洋酸化等全球变化进程的推进, 食物网的结构和功能可能会发生改变, 这不仅影响现有生态系统的动态平衡, 还关系到未来海洋生态系统的适应能力和恢复潜力。本文梳理了食物网结构稳定性在不同维度的概念, 总结稳定性与复杂性之间的内在联系。通过综述不同类型干扰如何作用于海洋食物网, 从网络重构、物种更替、群落演变等角度揭示食物网在应对干扰时的适应机理。最后指出了当前海洋食物网研究过程中存在的局限性, 例如数据获取难度大、食物网模型对动态过程的模拟不足以及种群功能界定的精度不够等问题, 为未来海洋食物网研究提供改进方向。

**关键词:** 海洋食物网; 种间相互作用; 复杂性; 稳定性; 干扰响应; 适应性

**中图分类号:** Q 178 **文献标志码:** A

不同的生态系统往往具有不同特征, 海洋生态系统相比陆地、雨林等系统有着较大的区别<sup>[1-4]</sup>, 其中一个根本的区别在于海洋生态系统中目前被人类开发利用的物种更多为高级捕食者, 这意味着海洋生物群落结构受人因素为影响程度比陆地更大。当前越来越多的证据表明在气候变化、人类活动(开发、捕捞、污染、栖息地破坏等)等因素的影响下, 海洋生境正在不断退化<sup>[5-6]</sup>, 某些生物种群被过度开发甚至资源枯竭, 这使得海洋生态系统中物种所处营养级发生不同程度的变化, 生物多样性降低, 群落结构被不断简化, 进而导致整个生态系统能够发挥的功能逐渐减少<sup>[7-11]</sup>。食物网是生态系统结构和功能的基本表达形式, 它描述了生态系统中物种间的营养相互作用, 这种营养相互作用是生态系统结构、功能和稳定性的关键驱动因素<sup>[12]</sup>, 早期食物网结构研究主要是对种间摄食关系进行描述, HARDY<sup>[13]</sup>首次对英格兰东部海域的鲱鱼摄食习性进行阐述, 海洋生物间摄食关系的量化为后续的食物网

结构研究提供了基础数据; 随着社会网络理论的发展, 至20世纪70年代后期, COHEN等<sup>[14]</sup>基于摄食关系整合了30种食物网的二元网络结构, 但这种结构仅能显示摄食方向以及是否存在摄食关系, 并无摄食强度加权<sup>[12]</sup>; 随后 ALLESINA等<sup>[15]</sup>提出拓扑学结构理论, 通过拓扑学建模和拓扑网络结构指标来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, 并预测在干扰状态下物种间营养相互作用强度对食物网稳定性的影响以及食物网结构对抗扰动的适应性变动, 为食物网结构和动态研究奠定了科学基础。

食物网稳定性作为生态学的中心问题一直受到学者们的广泛关注。食物网的稳定性反映食物网在受到干扰后恢复其结构或抵抗食物网结构变化的能力, 当前人们已经认识到食物网稳定性是生态系统结构维持、功能发挥和动态演化的重要前提。WALTER等<sup>[16]</sup>研究了20个海洋和陆地群落的食物网特征, 发现食物网稳定

收稿日期: 2023-06-09 修回日期: 2023-08-16

基金项目: 国家自然科学基金(31902372)

作者简介: 高春霞(1988—), 女, 博士, 高级工程师, 研究方向为海洋生态、渔业资源评估和管理。E-mail: cxgao@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

性与物种丰富度的空间同步性以及生物多样性等群落特征存在正相关关系;THÉBAULT等<sup>[17]</sup>研究表明稳定性的发生机制会随生态网络中相互作用类型的不同而变化,在互惠网络中高连接性和嵌套性促进了群落稳定性,在营养网络中弱相互作用组成的结构增强了稳定性;ROONEY等<sup>[18]</sup>对物种多样性、食物网结构和稳定性三者之间的关系进行了综述,认为食物网整体的稳定结构产生于进化和演替的过程,并且物种多样性使得食物网中的相互作用强度存在倾斜分布,一定程度上为复杂食物网赋予了稳定性。目前国内对该领域的研究尚处于起步阶段,徐光华等<sup>[19]</sup>对模块层面的稳定性机制和全网层面对各模块的整合机制进行了综述,并提出一种基于等级系统的食物网稳定性框架以建立普适性的食物网稳定性理论,但有关食物网对干扰的响应和适应的研究目前尚匮乏。因此,本文将从食物网结构的复杂性、稳定性及其对干扰的响应等方面来探讨研究中的一些热点问题。

## 1 食物网结构及其稳定性

### 1.1 食物网营养关系研究方法

食物网是由各物种间的营养关系所紧密构成,目前研究营养关系的方法较多,主要为传统胃肠物分析法、稳定同位素分析以及胃肠物DNA鉴定等,这些方法在识别和量化摄食成分的能力方面存在较大差异。

胃肠物分析法是估测水域生态系统中生物群落营养结构最传统、应用最为广泛的研究方法<sup>[20]</sup>,其原理为通过对生物胃肠道中所含食物种类和数量的测定,获取生物摄食情况和食物组成信息<sup>[20-21]</sup>。张波<sup>[22]</sup>采用胃含物分析法确定了东海23种鱼类和黄海15种鱼类的摄食来源组成。胃肠内容物或粪便通常仅能代表观察前6~48 h的消耗量,因而不适合长时间跨度的信息采集<sup>[23]</sup>,且胃肠物分析法往往通过视觉方法识别,视觉方法则偏向于未消化部分的鉴定,这使得在对于已被消化成分的鉴定可能存在未知或仅从粗略的分类学水平上解决<sup>[24]</sup>。尽管存在上述缺点,胃肠物分析法所能获取的信息量之大是不可否认的,因此仍被应用于众多食性研究中。除此之外,还有一些胃肠物相关方法由

于存在一定限制条件,因而并不具备普适性。肠道色素法假设自然海域内浮游动物的摄食与排粪处于平衡状态,通过测定浮游动物的肠道色素含量和肠道内含物的周转率来计算摄食率<sup>[25]</sup>,如宋昌民<sup>[26]</sup>利用肠道色素法研究发现渤海和北黄海浮游桡足类摄食率差异不大,渤海同一种类的桡足类单个摄食率低于北黄海,中小型桡足类群体摄食高于大型桡足类,此方法仅适用于植食性浮游动物,无法反映对其他食物组分的摄食情况,色素降解问题对摄食率的评估结果有一定的影响。食物去除法是将培养于培养瓶中的捕食者与对照组(培养瓶中未培养捕食者)作比较,计算培养瓶中饵料的减少量进而推算其捕食率<sup>[27]</sup>,由于培养环境与捕食者生存的自然环境会有所差别,因此该方法可能无法完整反映捕食者的真实摄食情况。

由于胃肠中的残留物仅为摄食但未被消化的食物,研究结果往往只能反映生物近期的摄食情况,难以推测食物组成的变化情况,且在小型生物个体的研究分析中存在较大难度,具有一定的局限性。基于长时间序列的稳定摄食信息研究需求,稳定同位素分析(Stable isotope analysis, SIA)应运而生,生物同位素组成与其食物同位素组成一致,是生物生存状况的理想指示物<sup>[28]</sup>。在食物网研究领域,稳定同位素分析已成为评估饮食生态、营养位置、生态位特性、单个物种和功能群的相互作用以及能量流和食物网结构的关键方法之一<sup>[29]</sup>。生物体组织中的同位素(如<sup>13</sup>C、<sup>15</sup>N和<sup>34</sup>S)被用于揭示生物体的物质循环和能量流动信息,量化生物间的营养关系、食物网结构和功能等<sup>[30-32]</sup>,目前该技术已在多个水域食物网中应用<sup>[33]</sup>。薛彬等<sup>[34]</sup>应用碳、氮稳定同位素技术分析了枸杞岛近岸海域不同季节和发育阶段的褐菖鲉(*Sebastes marmoratus*)摄食习性;李丽等<sup>[35]</sup>利用稳定同位素技术探讨了长江口青草沙水库刀鲚(*Coilia nasus*)的食性转变。随着同位素技术的不断进步,特定化合物稳定同位素分析(Compound specific isotope analysis, CSIA)开始兴起,它将脂肪酸、氨基酸等单体与稳定同位素结合,更具体、更准确地测定种群营养结构及能量来源信息,是一项用于研究海洋食物网的新技术<sup>[36]</sup>,赵晶晶等<sup>[37]</sup>利用气相色谱-燃烧-同位素比值质谱法分析氨基酸

氮稳定同位素评估了水生生物体的营养级; VANDER 等<sup>[38]</sup>利用特定化合物氨基酸稳定同位素分析了加勒比海绿海龟(*Chelonia mydas*)稳定同位素值的空间差异。尽管稳定同位素技术提供了丰富的营养生态信息,但其在食物网研究中的潜力尚未能完全实现,目前还存在一定局限性,如时空的范围和分类的分辨率有限,鲜有研究能够同时实现高分辨率覆盖多年份、全季节和跨营养群;另外,稳定同位素分析往往仅限于几个预先定义的营养群,这很可能会使得食物网中潜在的具有重要功能的群体被忽视<sup>[39]</sup>。

胃肠物或粪便的 DNA 高通量测序技术凭借其对被摄食饵料分类的高分辨率已成为表征水生生物营养相互作用的流行选择<sup>[40]</sup>。该技术通过定量 PCR 等分子研究手段测定捕食者体内摄食饵料的 DNA 信息,得出捕食者的食物组成信息<sup>[41-42]</sup>,如 TÖBE 等<sup>[43]</sup>基于分子方法研究了磷虾幼体胃肠道中的浮游动物组成。高通量测序技术很好地弥补了饵料消化程度对传统胃肠物法的局限,也使得鉴定不再依靠形态学和分类学上的经验和主观的判断<sup>[40,44]</sup>。此外,高通量测序技术较高的灵敏性使得近缘种和微量饵料也能够被检测到并准确区分<sup>[44]</sup>。然而,消化引起的 DNA 降解率以及定量分析的准确性是这种方法主要的限制因素, DNA 仅能提供一定时间范围内的详细的摄食信息,除非通过连续采集样本,否则无法获取长时间线的摄食信息<sup>[45]</sup>。此外,捕食者吞咽环境中的 DNA 以及猎物胃肠物的 DNA 等情况会导致捕食者自身胃肠物 DNA 污染,从而造成实际猎物的识别出现偏差<sup>[46]</sup>。

## 1.2 食物网网络结构特征及其复杂性

一个食物网往往由成千上万个相互关联的物种组成,各个物种会通过直接或者间接的方式进行相互作用,通常需要对整个食物网进行综合评价来探究其中的机制<sup>[47]</sup>。因此,系统性的分析方法对于了解食物网的动态和特点至关重要。生态网络分析法(Ecological network analysis, ENA)的迅速发展使得食物网的一些特性得以解释,它由表示物种的节点 S 和表示物种间相互作用或能量流动的连线 L 组成,描述食物网中各个类型的相互作用<sup>[48]</sup>,如营养关系、互惠关系和竞争关系等<sup>[49]</sup>。生态网络分析方法的提出简化了

现实群落,直观地表现了生态现象,让人们更清晰地了解食物网结构应对干扰以及自我调节的机制<sup>[12]</sup>,成为定量分析食物网结构特征的强有力手段,常被应用于评估食物网的稳定性,特别是在海洋生态学的研究中<sup>[50]</sup>。MARINA 等<sup>[51]</sup>研究发现南极波特湾食物网的拓扑属性中连接密度、连接性和杂食性较低,表明该海域生态系统较为脆弱且存在潜在的营养级联效应。当前我国学者已开展我国近海海域食物网结构复杂性等研究,林坤等<sup>[52]</sup>构建了珠江口近岸海域鱼类群落食物网的生态网络,发现该海域能量流动效率较高,种间关系分布较均匀,但物种丰富度年际波动较大,网络稳健性呈逐年弱化的趋势;杨涛等<sup>[53]</sup>构建了莱州湾鱼类群落食物网的生态网络,通过对其拓扑结构的分析识别出细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)和六丝矛尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)为该海域鱼类群落的关键种。

生态网络分析法主要通过一系列复杂性指标来表现食物网的整体属性,这些指标可以对群落各方面功能进行综合评价,以此来评估海洋生态系统的稳定性<sup>[54]</sup>。以下介绍了常见的食物网结构复杂性指标。

网络中具有相互作用的物种数量(S)也称为网络规模,是网络复杂性的最简单也是运用最广泛的描述<sup>[55-58]</sup>。在食物网研究中,使用“营养物种”(Trophic species,将具有相同捕食者和猎物的一类功能群组归并在一起作为一个物种对待)这一概念来表示网络中的物种,这种方式也被众多学者广泛接受<sup>[59-62]</sup>。“营养物种”能够减少数据的分散性,同时还能避免相互作用的冗余,这一概念也被证明可以有效减少食物网数据的偏差<sup>[60,63]</sup>。

另一个常用的网络复杂性指标是连接性(Connectance, C),表示网络中已经发生的相互作用占所有可能发生的相互作用的比例<sup>[48,56-57,64]</sup>。连接性直观地反映了任何一对物种在网络中发生相互作用的可能性,被认为是最早也是最流行的生态网络结构的描述指标之一<sup>[64]</sup>。

为了解一个网络的平均相互作用水平,连接密度(Linkage density, LD)的概念被引入。它计算了每个物种的平均连接数(相互作用数量除以物种数量, L/S)。通过连接密度的高低

可以看出一个网络是由具有相互作用较多的物种主导还是由具有相互作用较少的物种主导<sup>[65]</sup>。

相互作用强度(Interaction strength)提高了网络指标的信息价值。根据相互作用强度的加权,连接密度和连接性对应的定量被称为加权连接密度(Weighted linkage density)和加权连接性(Weighted connectance)。加权连接密度根据生物量流动的比例来加权每对连接对所有等值种(Equivalent species,即群落中具有相同功能地位或处于同一功能群的物种,这些物种之间可以相互取代)的贡献,再用加权连接密度除以物种数量来计算加权连接性。加权指标的优势在于:包含了相互作用强度的网络指标,可以更为直观地表现群落的属性;可以赋予强的相互作用更高的权重;加权指标会随着相互作用强度的变化而不断变化,可以直观地反映网络的动态<sup>[66-68]</sup>。

连接性和连接密度往往只能用于描述网络结构的平均水平,而不能说明每个物种在整个网络中的相对重要性。节点的度分布(Degree distribution)很好地弥补了这一点,它表现了网络中各物种间相互作用的数量分布<sup>[64]</sup>,一个节点的度表示这一物种在网络中的相互作用数量。

除了相互作用数量和强度分布的生态模式外,生态网络中的相互作用还表现出与网络结构相关的更复杂的拓扑特征,模块性(Modularity)是其中最为重要的一个特征。模块性描述了网络被划分为分室的程度,每个物种

与同一分室中的物种会有强烈的相互作用,但不与其他分室的物种相互作用<sup>[69]</sup>。模块性假设同一分室的节点之间具有比随机网络所预期的更多的连接数,通过划分网络中的所有节点最大程度模块化网络。

### 1.3 食物网稳定性

稳定性长期以来备受争议,被认为是一个多层次的复杂概念。在一些研究中,稳定性被拆分成了许多组成部分<sup>[70-71]</sup>,包括渐近稳定性、恢复性、抵抗性、稳健性、持久性等(表1)。由于各研究之间缺乏统一的标准,且在理论研究和实证研究中稳定性的组成成分存在差别,这一领域的进展也受到了制约<sup>[72]</sup>。理论研究倾向于关注基于数学模型的渐近稳定性<sup>[56,71,73]</sup>以及各种形式的二元度量方法<sup>[74]</sup>等问题,实证研究则倾向于通过衡量种群或群落的某些总体特征来描述其稳定性,如时空变异性,通常为生物量或丰度的变异系数<sup>[75-76]</sup>,还有研究表明稳定性的各个组成部分之间存在相互关联<sup>[75,77]</sup>。例如,在丰度上有着较高时间变异性的群落更可能具有较低的稳健性,因为这种时间高变异性使得种群数量小的物种灭绝风险增大<sup>[78-79]</sup>。此外,HARRISON<sup>[77]</sup>还表明,两个稳定性组成部分之间的关系可能会出现不同的情况,例如种群对扰动的抵抗性可能与其恢复性呈正相关,也可能呈负相关,这取决于种群自身增长率的特征以及对环境变化的敏感程度。由于还没有一个通用的框架用于整合不同层面的稳定性,所以关于稳定性的多个组成部分之间的相互关系的形式、强度以及机制,人们还知之甚少。

表1 网络稳定性的衡量  
Tab. 1 Measures of network complexity

稳定性 Stability	定义 Definition	参考文献 References
渐近稳定性 Asymptotic stability	在群落自身发生扰动后,群落通过抑制扰动从而回到原先的生态状况。	[56, 57, 73, 80-85]
恢复性 Resilience	微小扰动发生后群落恢复到原先生态状况的时间。	[17, 86]
持久性 Persistence	常规生态条件下共存物种占物种总数的比例,持久性等于1,即群落中所有物种都共存。	[17, 87-90]
移除稳定性 Deletion stability	在移除一个目标物种后其他物种的灭绝情况。	[55, 62, 91-92]
稳健性 Robustness	物种移除后群落抵抗二次灭绝的能力。	[62, 92]
入侵抵抗性 Resistance to invasion	群落对于新物种入侵的抵抗能力。	[93-94]
抵抗性 Resistance	群落对于扰动的抵抗能力。	[71, 86, 95]

### 1.4 食物网复杂性与稳定性的关系

自20世纪50年代以来,关于食物网复杂性

与稳定性之间的关系一直受到激烈的辩论。早期的研究普遍认为更加复杂的群落则更加稳

定<sup>[58,94]</sup>,然而这些理论在逻辑上过于简单化,并且缺乏数学模型的验证。MAY<sup>[57]</sup>通过分析物种随机交互的大型网络,首次在数学上证明了复杂性往往会破坏群落的稳定性。他提出了一个稳定性准则,当 $i\sqrt{SC}<1$ 时( $i$ 为网络中的平均相互作用强度, $S$ 为物种数量, $C$ 为连接性),接近平衡状态的食物网将趋于稳定,这一理论为之后的研究奠定了基础。

除了物种数量和连接性外,理论和实证研究都表明网络复杂性还存在更深层的机制在增强稳定性方面发挥着关键作用,如物种的度分布、弱相互作用等<sup>[17,96-99]</sup>。大部分食物网会呈现出多数物种连接数较少而少数物种连接数较多的度分布规律<sup>[98,100-101]</sup>。这种规律不仅适用于某一物种的连接总数,将连接总数进行分解后的捕食者数或猎物数也同样适用<sup>[101-102]</sup>,这种分布规律在促进食物网稳定性方面起到了重要作用。弱相互作用作为另一个重要机制,被大量研究证明一定程度上能够增强食物网稳定性<sup>[90,103-106]</sup>。在天然食物网中,相互作用在强度上倾向于表现为弱相互作用<sup>[105,107-108]</sup>,MCCANN等<sup>[90]</sup>研究表明弱相互作用会通过抑制潜在的强相互作用的方式来达到增强群落稳定性的效果,之后的研究<sup>[109-110]</sup>支撑了这一观点,并进一步证明弱相互作用物种的丧失更可能破坏食物网的稳定性。

一些研究<sup>[57,58,111-113]</sup>将度分布和相互作用强度两种机制结合起来,并假设相互作用更多的物种其相互作用更弱,而相互作用更少的物种其相互作用则更强。因为广食性的捕食者无需像单食性的捕食者那样对每个猎物都大量捕食,而对于有许多捕食者的猎物来说,由于这些捕食者之间存在竞争关系,这类猎物也不需要承受只有单一捕食者的猎物所承受的那般相同的被捕食压力<sup>[113-114]</sup>。一些理论研究<sup>[58,111]</sup>在证明生物多样性与稳定性之间存在正向关系时也选择采用这一假设。这种假设支撑了MACARTHUR<sup>[58]</sup>的理论,即复杂性与稳定性之间存在正相关关系,MACARTHUR<sup>[58]</sup>的框架将相互作用强度标准化,使得每个物种的连接总数为1,这样具有较多相互作用的物种必然比具有较少相互作用的物种有着强度更弱的相互作用。基于此种框架,物种多样性的增加往往会通过增加弱相互作用的数量来增强稳定性。

在食物网中,一些物种的灭绝可以直接或间接引发其他物种的二次灭绝,而关键种(Keystone species)的灭绝则会引发更多的二次灭绝,进而导致整个食物网结构稳定性发生巨大变化,因此关键种在维持食物网稳定性方面较群落中其他物种有着压倒性的重要性<sup>[115]</sup>。相对于食物网整体结构特点,关键种更多是通过网络里局部和中尺度结构的各项机制渗透着食物网的稳定性。起初对于用于识别网络中关键种最直接的方法就是通过度分布来评估各个物种所处网络位置的重要性,这是最局部也是最简单快捷的评估方式<sup>[62]</sup>。然而这种评估方式只计算了直接影响,忽略了可能更加重要的间接影响<sup>[116]</sup>。之后的学者为了更好地理解其间接影响,逐渐将注意力转向了网络中尺度结构的节点效应上,如中间中心性、接近中心性、特征向量中心性等<sup>[117]</sup>。此外,JORDÁN等<sup>[118]</sup>根据前人的理论基础提出了拓扑重要性指数(Topological importance index)用于分析不同长度的间接相互作用,量化网络内部相互作用结构,为关键种的识别提供依据。国内对于关键种的研究则起步较晚,20世纪末,唐启升<sup>[119]</sup>总结了海洋食物网和高营养层次营养动力学研究进展,并指出应重视以关键种为中心的食物网结构研究。随着生态网络分析法的发展以及国内学者对于种间相互作用的理解不断深化,关键种逐渐成为海洋生态系统和食物网领域近年来的研究热点。杨涛等<sup>[120]</sup>利用生态网络分析了莱州湾鱼类群落关键种的长期演替过程,发现该海域关键种由经济价值较高的物种逐渐转变为经济价值较低的种类,且栖息生境逐渐单一化,这使得食物网结构趋于简单化,同时也增加了鱼类群落结构的脆弱性;徐从军等<sup>[121]</sup>利用SURF指数识别了细螯虾(*Leptochela gracilis*)、毛虾(*Acetes* sp.)等物种为海州湾食物网的关键饵料生物,它们的数量波动会对该海域其他物种产生直接或间接影响;苏程程等<sup>[122]</sup>构建了黄海水域秋季鱼类群落食物网拓扑结构,识别出鳀(*Engraulis japonicus*)为关键被捕食者,小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)为控制群落离散变量的关键种,黄鮟鱇(*Lophius litulon*)为关键捕食者;王士聪等<sup>[123]</sup>构建浙江南部近海鱼类食物网拓扑结构,通过分析网络复杂性发现带鱼(*Trichiurus lepturus*)凭借其广食性的特点在网络中有着最强的信息交换的控

制能力,成为关键捕食者,七星底灯鱼(*Benthoosema pterotum*)则是凭借其强大的上行控制效应成为关键被捕食者。

我国对于海洋食物网结构的相关研究较国外而言起步较晚,自20世纪80~90年代以来,我国陆续有学者开展了闽南-台湾浅滩<sup>[124]</sup>、黄海<sup>[125-126]</sup>、东山湾<sup>[127]</sup>、渤海<sup>[128]</sup>以及南海<sup>[129-130]</sup>等近海的简化食物网研究,研究内容以主要种类的摄食饵料组成、营养级以及食性分析等为主,而对于食物网结构复杂性与稳定性涉及较少。生态网络分析法的出现使得学者们不再局限于简化食物网,将更多注意力转向食物网结构复杂性和稳定性的量化。徐从军等<sup>[131]</sup>利用拓扑网络分析了海州湾食物网复杂性指数,发现较高的复杂性水平使得该海域食物网结构处于稳定状态,能够一定程度抵御外界环境波动;林坤等<sup>[52]</sup>构建了2015—2018年珠江口海域生态网络,发现各年份的网络均属复杂网络,应对扰动的能力较强,但网络密度逐年降低,稳健性呈现弱化趋势;崔钰莹等<sup>[132]</sup>分析了热带东太平洋中上层食物网结构复杂性,表明该海域食物网处于稳定状态,且物种间可形成几个连接性较密切的子网络结构;赵永松等<sup>[133]</sup>将庙岛群岛毗邻海域食物网拓扑结构与其他海域横向对比,发现该海域在其生境特点影响下复杂性高于邻近的莱州湾和黄海,但低于国际上一些热点地区。

## 2 食物网对于干扰的响应

### 2.1 干扰的类型及其作用机制

不同类型的干扰会对群落造成不同的影响,在生态学的背景下,根据持续的时间和规模的不同,干扰主要分为脉冲干扰(Pulse disturbance)和压力干扰(Press disturbances)两大类型<sup>[134]</sup>。脉冲干扰为环境中短期的、离散的干扰,当干扰平息后,群落就能从干扰中恢复<sup>[134-135]</sup>。脉冲干扰在自然生态系统中普遍存在,通常为极端事件,表现形式可分为物理干扰(风暴、海浪、高温、干旱或洪水)、化学输入(营养物质、暴雨)或生物事件(大规模繁殖或死亡)<sup>[135]</sup>。根据形式、强度和频率的不同,脉冲干扰会不同程度地改变某一海域温度、盐度和pH值等水文要素,并通过物种分布、组成、多样性、群落结构、初级和次级生产力以及种群动态等方面的变化反应在生态系统上<sup>[136]</sup>。

海洋热浪和寒流作为海洋环境中的极端温度事件,通常会产生广泛的生态影响。NIQUEN和BOUCHON<sup>[137]</sup>研究发现1998年的厄尔尼诺事件使得秘鲁沿岸鳀(*Engraulis japonicus*)生物量大幅降低,而拟沙丁鱼(*Sardinops sagax*)、竹筴鱼(*Trachurus murphyi*)和日本鲭(*Scomber japonicus*)等热带和暖温带海域特有鱼种生物量上升,进而导致原先以鳀为基础的单一鱼种渔业转变为了多鱼种渔业。GAYMER等<sup>[138]</sup>研究发现拉尼娜现象使得智利北部海域植食性鱼类丰度大幅上升,导致海藻丰度急剧减少,造成该海域底栖群落结构发生巨大变化。此外,风暴和巨浪也会对群落生境造成重大影响,严重的风暴甚至会影响深海生态系统,2008年西班牙沿海的一次强烈风暴引发大陆架沉积物运动并在邻近的深海盆地中堆积,造成西地中海底栖生物群落磨蚀和掩埋<sup>[139]</sup>。

近年来,生态系统面临的自然或人为压力不断增大,这种压力对于绝大多数的群落来说是长期性的,短期内不会消退,这类干扰称为压力干扰,例如由于污染引起的营养水平的变化或由于气候变化导致的温度变化<sup>[140]</sup>。与脉冲干扰相比,压力干扰对于群落的影响程度也更大,压力干扰会改变物种的丰度和分布模式从而影响种间相互作用的发生机制、强度和频率<sup>[141]</sup>。在人类活动日益加剧的背景下,全球范围内海洋生态系统目前正遭受严重的压力干扰<sup>[140]</sup>,主要表现为过度捕捞、物种入侵以及全球气候变化等<sup>[6,142-144]</sup>。有充分的证据表明这类干扰对海洋群落结构和生态系统功能造成严重破坏。大量研究表明,目前的渔业开发模式是不可持续的,海洋生物资源正在严重衰退<sup>[10,143,145]</sup>。海洋渔业对顶端捕食者的捕捞使得海洋群落结构和稳态被严重破坏,群落中的优势种向体型小、营养水平低的物种转移<sup>[146-147]</sup>。大个体物种的丧失很可能会进一步引起系统内其他物种的增多或减少,由于群落内的物种会以多种方式相互作用,一些物种即便没有受到直接干扰也会一定程度被间接影响,在某些情况下甚至比最初的物种受到更严重的影响<sup>[100,148]</sup>。例如,DASKALOV<sup>[147]</sup>发现自20世纪70年代初以来,黑海中的顶端捕食者(鲷鱼、鲑鱼、海豚等)受到捕捞压力资源严重枯竭,导致浮游食性的鱼类数量激增,浮游食性鱼类摄食量的增加又导致植食性的浮游动物生物量下降,进而又

使得浮游植物得以大量繁殖。此外,外来物种对海洋生态系统的入侵也会产生严重的后果,因为与陆地物种相比,海洋环境中物种的传播速度更快范围更广<sup>[149]</sup>。例如,中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)入侵北海,对当地的经济种群和渔业造成极大的危害<sup>[150]</sup>。全球变暖对海洋生态系统的影响是多层面的,例如,藻类繁殖的时间和强度变化、浅层水温升高、近海盐度和沉积物变化、极端天气事件增多等<sup>[151]</sup>。

## 2.2 食物网结构对于干扰的响应

食物网结构稳定性有许多不同的方面,每个方面的定义和衡量标准也各有不同。对于脉冲干扰的稳定性有三个常用的定义:局部稳定性、恢复性和反应性。局部稳定性是最简单的数学定义,如果一个群落一次微小的扰动后恢复到原来的平衡点,那么群落就具备局部稳定性<sup>[57]</sup>。恢复性衡量了群落恢复平衡的速度,一个群落具有更高的恢复性则说明该群落在受到干扰后能更快恢复到原始状态<sup>[152-153]</sup>,恢复性表现了群落在应对脉冲干扰的长时间响应,而很多研究表明,瞬时响应(发生干扰和恢复平衡时所发生的变化)对于群落的稳定性可能同样重要,甚至更重要,反应性则量化了群落应对干扰的瞬时响应。

与脉冲干扰相比,食物网对于压力干扰的响应特征则不够明显,因此相对不易测量。研究表明,食物网对两种干扰的稳定性会随着物种数量和连接性的增加而降低<sup>[154]</sup>。食物网中众多的间接相互作用使得任何轻微的干扰很可能会迅速产生连锁效应从而破坏网络的稳定性<sup>[89,113,155]</sup>。许多研究发现,在复杂性水平较低的网络中,群落对脉冲干扰的恢复性越强,那么对压力干扰的抵抗力也会越强,而在复杂性水平较高的网络中,无论群落对于压力干扰的抵抗力如何,其效果都微乎其微<sup>[73,89-90,156]</sup>,这可能是因为在更高的复杂性水平下,网络中的稳定结构出现的频率较低,DUNNE等<sup>[99]</sup>研究表明连接性较高的网络会具有更均匀的度分布。如果在上文中提到的度分布模式(即相互作用的数量和强度之间的负相关关系)确实对群落稳定性有促进作用,那么更均匀的度分布可能会阻碍这种度分布模式的发生。

许多关于压力干扰的研究聚焦于物种移除,通过模拟群落中某一个或某一些物种的消失来

量化其对群落整体以及其他物种的影响。某一物种的消失会导致生态群落营养结构的巨大变化,进而引发与之直接或间接相关的物种灭绝,即“二次灭绝”<sup>[62,157-158]</sup>。物种的消失和随之而来的二次灭绝所导致的群落结构变化可能会改变群落对未来干扰的抵抗力<sup>[159]</sup>。研究表明,物种的特征会影响二次灭绝的数量<sup>[160-163]</sup>。在拓扑学研究中,有针对性地移除相互作用最多的物种会导致最多的二次灭绝<sup>[62,92]</sup>,因为这些物种更有可能成为其他物种唯一的猎物,因此灭绝物种的相互作用数量与群落在该物种灭绝后网络的稳健性之间往往呈现负相关关系<sup>[160,163]</sup>。不过在很多情况下压力干扰并不会使一个物种完全灭绝,而只是影响该物种的生长率和死亡率<sup>[164-165]</sup>,使得这一物种出现“功能性灭绝”的现象,在其生物量仍为正值时产生二次灭绝<sup>[164-166]</sup>。

许多关于物种移除的研究采用纯粹的拓扑学方法,即一个物种只有在它失去所有猎物时才会灭绝<sup>[62,92,166]</sup>。实证和理论研究都表明,某一物种的灭绝可能会对群落结构产生一系列连锁效应<sup>[162,167-168]</sup>,单靠拓扑学方法分析可能无法检测到由于种群动态变化而发生的二次灭绝,因此还需要用生物数据来补充拓扑学方法,如生物量和丰度等<sup>[50,169-170]</sup>,从而兼顾到局部物种因受到干扰而影响生长但没有完全灭绝的情况。

受干扰物种所处的营养水平也被证明影响食物网稳健性<sup>[163]</sup>。拓扑学模型中的物种只有在失去所有猎物时才会灭绝,因此移除顶级捕食者通常不会导致二次灭绝<sup>[92,163]</sup>,因而这类研究往往着眼于自下而上的影响,而忽视了自上而下的控制效应。在现实中,顶级捕食者对于竞争对手和猎物的控制是至关重要的,它们的灭绝可能会导致群落失去原有的平衡,进而造成二次灭绝<sup>[167,171]</sup>。另外,基础物种的灭绝对于群落而言可能是毁灭性的,因为这些物种是构成整个群落的基础,它们的缺失很可能会造成群落中大批量的二次灭绝,使得群落稳健性大幅降低<sup>[160,162-163]</sup>。

## 3 海洋食物网研究中的局限性

以上介绍了食物网各项重要的机制,而长期以来定量数据的缺乏一直是食物网生态学的重大难题,定量数据的准确性和获取难易度很大程度决定了食物网各个维度稳定性的研究深度。

有关食物网的很多理论主要是从淡水和陆地发展而来,而海洋生态系统更为复杂的生境特征和群落结构使得获取全面且准确的定量数据的难度大大增加,从而造成食物网的构建和分析的准确性降低。以下总结了海洋生态系统在数据获取分析以及食物网构建过程中的困难性。

在海洋系统中观测和获取数据的成本要远高于其他生态系统,在海洋生态系统中采样的困难导致了获取的物种数量和相互作用关系严重不足,因此一些基于采样数据的研究在海洋生态系统中往往更加受限。与非海洋生态系统相比,海洋生态系统功能的时空尺度要更多更大,其中产生的生物相互作用的规模也会大得多<sup>[4,172]</sup>。通常情况下,同一种群的个体可能分布在数千平方千米的范围内,许多物种每天的活动范围也有数百千米之远,并且速率和幅度也会比其他系统的生物体更大<sup>[2]</sup>。物种还会根据自身习性(如产卵、觅食等)进行季节性的迁徙或聚集,这种局部的现象会与更宏观的海洋现象(如气候变暖、环境变化等)相结合,使得物种的分布、活动范围以及生产力发生变化,这使得海洋食物网的研究较其他生态系统更加难以开展。

海洋生物在生物量或体长上的个体发育变化通常会跨越3~4个数量级,甚至在某些情况下可以跨越5~6个数量级,这在陆地生态系统中极为少见。对于许多海洋物种而言,个体大小的变化往往与功能群的变化相对应<sup>[173]</sup>,这会使得一个物种在其生活史上实际上可能会发挥出多种不同物种的功能,因此个体发育的变化可能会对群落结构和能量流动造成重大影响。在某些情况下将一个物种的不同生活史阶段划分为不同的营养种,可以更好地解析群落结构<sup>[174-175]</sup>。

罕见物种或低丰度物种也可能在生态系统功能中发挥重要作用。在对海洋生态系统采样时经常会采集到许多仅有一个个体的物种,这些单个体的物种对食物网动态的总体贡献往往很难评估<sup>[176]</sup>。例如,研究表明胶状浮游动物是包括海龟、月鱼科和鲔科鱼类在内的一百多种捕食者的主要食物来源<sup>[177]</sup>,那么这类物种很可能是海洋生态系统中能量流动的重要影响因素。

海洋中体型最大、寿命最长物种往往对应着海洋的顶端营养水平,这与陆地生态系统的情况正好相反,在陆地生态系统中自养生物往往是体

型更大寿命更长的有机体<sup>[1]</sup>。现有的食物网研究直观地反映了这种差异,特别对于处在较低营养水平的物种。在大多数海洋食物网中,初级生产者的物种通常无法被清晰分辨,对于描述消费者相互作用的网络来说,更精细的分辨率也是不切实际的,因此在这些食物网中生产者如果出现也仅仅只能被简单表示。有研究表明,与顶级物种的灭绝相比,处在基础营养水平上的物种灭绝可能对生态系统的破坏更大<sup>[178]</sup>。因此,进一步研究初级生产者与消费者之间的相互作用会有助于更全面地了解海洋群落的结构和功能。此外,还有一些海洋类群人们对它们知之甚少,例如微生物环就是一组重要但却受到忽视的功能群。在海洋生态系统中,微生物在分解碎屑和更新初级生产者资源等方面发挥着重要作用<sup>[179]</sup>,有研究表明,在某些海洋生态系统中,微生物在消耗有机碳方面可能与浮游动物一样重要<sup>[180]</sup>。尽管微生物发挥着重要的功能作用,但在海洋食物网中通常无法表现出有关微生物的相互作用。

“脉冲-压力干扰”这对概念一直被用来描述生态系统中的扰动<sup>[134]</sup>,但对于一些极端天气事件和生物事件的归因并不明确,从而造成研究中的误区<sup>[181]</sup>,这反映了人们目前对驱动变化的潜在生物机制的理解不足。此外,在海洋生态系统中极端事件的脉冲干扰往往伴随着气候变化等持续性的压力干扰叠加作用于群落,这种干扰间的叠加作用甚至会放大单一干扰造成的影响,但目前尚缺乏有效的综合性框架来量化这种效应对海洋生态系统的影响<sup>[182]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] STEELE J H. Can ecological theory cross the land-sea boundary? [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1991, 153 (3): 425-436.
- [2] CARR M H, NEIGEL J E, ESTES J A, et al. Comparing marine and terrestrial ecosystems: Implications for the design of coastal marine reserves [J]. *Ecological Applications*, 2003, 13(s1): 90-107.
- [3] EMERY A R. The basis of fish community structure: marine and freshwater comparisons [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1978, 3(1): 33-47.
- [4] STEELE J H. A comparison of terrestrial and marine ecological systems [J]. *Nature*, 1985, 313(6001): 355-358.
- [5] KAISER M J, COLLIE J S, HALL S J, et al. Modification

- of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions[J]. *Fish and Fisheries*, 2002, 3(2): 114-136.
- [6] VITOUSEK P M, MOONEY H A, LUBCHENCO J, et al. Human domination of Earth's ecosystems [J]. *Science*, 1997, 277(5325): 494-499.
- [7] SUMAILA U R, CHEUNG W W L, LAM V W Y, et al. Climate change impacts on the biophysics and economics of world fisheries[J]. *Nature Climate Change*, 2011, 1(9): 449-456.
- [8] WORM B, BARBIER E B, BEAUMONT N, et al. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services [J]. *Science*, 2006, 314(5800): 787-790.
- [9] JACKSON J B C, KIRBY M X, BERGER W H, et al. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems[J]. *Science*, 2001, 293(5530): 629-637.
- [10] PAULY D, CHRISTENSEN V, GUÉNETTE S, et al. Towards sustainability in world fisheries [J]. *Nature*, 2002, 418(6898): 689-695.
- [11] WORM B, HILBORN R, BAUM J K, et al. Rebuilding global fisheries [J]. *Science*, 2009, 325 (5940) : 578-585.
- [12] DUNNE J A. The network structure of food webs [M]// PASCUAL M, DUNNE J A. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford: Oxford University Press, 2006: 27-86.
- [13] HARDY A C. The herring in relation to its animate environment. Part I. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England [J]. *Fish. Invest. Lond.*, 1924, 7(3): 1-53.
- [14] COHEN J E, STEPHENS D W. *Food webs and niche space* [M]. Princeton: Princeton University Press, 1978.
- [15] ALLESINA S, ALONSO D, PASCUAL M. A general model for food web structure [J]. *Science*, 2008, 320 (5876): 658-661.
- [16] WALTER J A, SHOEMAKER L G, LANY N K, et al. The spatial synchrony of species richness and its relationship to ecosystem stability[J]. *Ecology*, 2021, 102 (11): e03486.
- [17] THÉBAULT E, FONTAINE C. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks[J]. *Science*, 2010, 329(5993): 853-856.
- [18] ROONEY N, MCCANN K S. Integrating food web diversity, structure and stability[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(1): 40-46.
- [19] 徐光华, 杨俊杰. 食物网稳定性机制研究进展: 一个基于等级系统的框架[J]. *生态学报*, 2022, 42(20): 8492-8507.
- XU G H, YANG J J. Research progress on stability mechanisms of food webs: a hierarchy-based framework [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(20): 8492-8507.
- [20] 林龙山. 长江口近海小黄鱼食性及营养级分析[J]. *海洋渔业*, 2007, 29(1): 44-48.
- LIN L S. Study on feeding habit and trophic level of redlip croaker in Changjiang estuary [J]. *Marine Fisheries*, 2007, 29(1): 44-48.
- [21] 高小迪, 陈新军, 李云凯. 水生食物网研究方法的发展和應用[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(6): 1347-1360.
- GAO X D, CHEN X J, LI Y K. A review on the methods used in aquatic food web research: Development and applications [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(6): 1347-1360.
- [22] 张波. 中国近海食物网及鱼类营养动力学关键过程的初步研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.
- ZHANG B. Preliminary studies on marine food web and trophodynamics in China coastal seas [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005.
- [23] HAYDEN B, HARROD C, KAHILAINEN K K. Dual fuels: intra-annual variation in the relative importance of benthic and pelagic resources to maintenance, growth and reproduction in a generalist salmonid fish [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83(6): 1501-1512.
- [24] DAVIDSON D W, COOK S C, SNELLING R R. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications [J]. *Oecologia*, 2004, 139(2): 255-266.
- [25] 仲学锋. 肠道荧光法测定大磷虾 (*Euphausia superba* Dana) 的肠道排空率和摄食率[J]. *海洋科学*, 1995(3): 31-34.
- ZHONG X F. Estimation of evacuation rate and ingestion rate of antarctic krill *Euphausia superba* Dana, by gut fluorescence method [J]. *Marine Sciences*, 1995(3): 31-34.
- [26] 宋昌民. 渤海和北黄海浮游桡足类摄食率的研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2016.
- SONG C M. Study on the feeding rates of planktonic copepods between the Bohai Sea and the northern Yellow Sea [D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2016.
- [27] HUO Y Z, WANG S W, SUN S, et al. Feeding and egg production of the planktonic copepod *Calanus sinicus* in spring and autumn in the Yellow Sea, China [J]. *Journal of Plankton Research*, 2008, 30(6): 723-734.
- [28] POST D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions [J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [29] NIELSEN J M, CLARE E L, HAYDEN B, et al. Diet tracing in ecology: method comparison and selection [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2018, 9(2): 278-291.
- [30] 李云凯, 贡艺. 基于碳、氮稳定同位素技术的东太湖水生食物网结构[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(6): 1534-1538.
- LI Y K, GONG Y. Food web structure of the East Lake Taihu by analysis of stable carbon and nitrogen isotopes

- [J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(6): 1534-1538.
- [31] DEL RIO C M, WOLF N, CARLETON S A, et al. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments [J]. Biological Reviews, 2009, 84(1): 91-111.
- [32] PETERSON B J, HOWARTH R W, GARRITT R H. Sulfur and carbon isotopes as tracers of salt-marsh organic matter flow [J]. Ecology, 1986, 67(4): 865-874.
- [33] 李忠义, 金显仕, 庄志猛, 等. 稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用 [J]. 生态学报, 2005, 25(11): 3052-3060.
- LI Z Y, JIN X S, ZHUANG Z M, et al. Applications of stable isotope techniques in aquatic ecological studies [J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 3052-3060.
- [34] 薛彬, 蒋日进, 王凯, 等. 应用稳定同位素技术分析枸杞岛近岸海域褐菖鲈的食性 [J]. 水产学报, 2017, 41(9): 1415-1423.
- XUE B, JIANG R J, WANG K, et al. Feeding habits of *Sebastes marmoratus* in the Gouqi Island based on stable isotope analysis [J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(9): 1415-1423.
- [35] 李丽, 杜蓉, 刘其根, 等. 长江口青草沙水库刀鲚食性转变 [J]. 中国水产科学, 2019, 26(4): 765-773.
- LI L, DU R, LIU Q G, et al. The ontogenetic dietary shift of Japanese grenadier anchovy (*Coilia nasus*) in the Qingcaosha Reservoir near the Yangtze River Estuary [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(4): 765-773.
- [36] 于灏, 吴莹, 张经. 特定化合物同位素分析技术在海洋食物网研究中的应用 [J]. 质谱学报, 2006, 27(2): 122-128.
- YU H, WU Y, ZHANG J. Application of compound-specific isotope analysis in marine food web studies [J]. Journal of Chinese Mass Spectrometry Society, 2006, 27(2): 122-128.
- [37] 赵晶晶, 张忠义, 郑能建, 等. 气相色谱-燃烧-同位素比值质谱法分析氨基酸氮稳定同位素并初步评估水生生物体营养级 [J]. 分析化学, 2017, 45(3): 309-315.
- ZHAO J J, ZHANG Z Y, ZHENG N J, et al. Stable nitrogen isotope analysis of amino acids by gas Chromatography-Combustion-Isotope ratio mass spectrometry for High-Resolution trophic level estimation [J]. Chinese Journal of Analytical Chemistry, 2017, 45(3): 309-315.
- [38] VANDER ZANDEN H B, ARTHUR K E, BOLTEN A B, et al. Trophic ecology of a green turtle breeding population [J]. Marine Ecology Progress Series, 2013, 476: 237-249.
- [39] EGLITE E, MOHM C, DIERKING J. Stable isotope analysis in food web research: systematic review and a vision for the future for the Baltic Sea macro-region [J]. Ambio, 2023, 52(2): 319-338.
- [40] VALENTINI A, POMPANON F, TABERLET P. DNA barcoding for ecologists [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(2): 110-117.
- [41] TROEDSSON C, FRISCHER M E, NEJSTGAARD J C, et al. Molecular quantification of differential ingestion and particle trapping rates by the appendicularian *Oikopleura dioica* as a function of prey size and shape [J]. Limnology and Oceanography, 2007, 52(1): 416-427.
- [42] TROEDSSON C, SIMONELLI P, NÄGELE V, et al. Quantification of copepod gut content by differential length amplification quantitative PCR (dla-qPCR) [J]. Marine Biology, 2009, 156(3): 253-259.
- [43] TÖBE K, MEYER B, FUENTES V. Detection of zooplankton items in the stomach and gut content of larval krill, *Euphausia superba*, using a molecular approach [J]. Polar Biology, 2010, 33(3): 407-414.
- [44] SYMONDSON W O C. Molecular identification of prey in predator diets [J]. Molecular ecology, 2002, 11(4): 627-641.
- [45] THOMSEN P F, KIELGAST J, IVERSEN L L, et al. Detection of a diverse marine fish fauna using environmental DNA from seawater samples [J]. PLoS One, 2012, 7(8): e41732.
- [46] KELLY R P, PORT J A, YAMAHARA K M, et al. Using environmental DNA to census marine fishes in a large mesocosm [J]. PLoS One, 2014, 9(1): e86175.
- [47] WOLANSKI E, MCLUSKY D. Treatise on estuarine and coastal science [M]. London: Academic Press, 2011.
- [48] ESTRADA E. The structure of complex networks: theory and applications [M]. Oxford: Oxford University Press, 2012.
- [49] PASCUAL M, DUNNE J A. Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs [M]. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- [50] CHRISTIAN R R, BAIRD D, LUCZKOVICH J, et al. Role of network analysis in comparative ecosystem ecology of estuaries [M]//BELGRANO A, SCHARLER U M, DUNNE J, et al. Aquatic Food Webs: an Ecosystem Approach. Oxford: Oxford University Press, 2005: 25-40.
- [51] MARINA T I, SALINAS V, CORDONE G, et al. The Food Web of Potter Cove (Antarctica): complexity, structure and function [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2018, 200: 141-151.
- [52] 林坤, 麦广铭, 王力飞, 等. 2015—2018年珠江口近岸海域鱼类群落结构及其稳定性 [J]. 水产学报, 2020, 44(11): 1841-1850.
- LIN K, MAI G M, WANG L F, et al. Structure and stability of the fish community in the Pearl River Estuary coastal waters from 2015 to 2018 [J]. Journal of Fisheries

- of China, 2020, 44(11): 1841-1850.
- [53] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 等. 莱州湾鱼类群落的关键种[J]. 水产学报, 2016, 40(10): 1613-1623.
- YANG T, SHAN X J, JIN X S, et al. Keystone species of fish community in the Laizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(10): 1613-1623.
- [54] HEYMANS J J, COLL M, LIBRALATO S, et al. Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach[J]. PLoS One, 2014, 9(4): e95845.
- [55] PIMM S L. Properties of food webs[J]. Ecology, 1980, 61(2): 219-225.
- [56] MAY R M. Qualitative stability in model ecosystems[J]. Ecology, 1973, 54(3): 638-641.
- [57] MAY R M. Will a large complex system be stable? [J]. Nature, 1972, 238(5364): 413-414.
- [58] MACARTHUR R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability [J]. Ecology, 1955, 36(3): 533-536.
- [59] WILLIAMS R J, MARTINEZ N D. Simple rules yield complex food webs[J]. Nature, 2000, 404(6774): 180-183.
- [60] PIMM S L, LAWTON J H, COHEN J E. Food web patterns and their consequences [J]. Nature, 1991, 350(6320): 669-674.
- [61] SCHOENER T W. Food webs from the small to the large: the robert H. MacArthur award lecture [J]. Ecology, 1989, 70(6): 1559-1589.
- [62] DUNNE J A, WILLIAMS R J, MARTINEZ N D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance [J]. Ecology Letters, 2002, 5(4): 558-567.
- [63] MARTINEZ N D. Scale-dependent constraints on food-web structure [J]. The American Naturalist, 1994, 144(6): 935-953.
- [64] NEWMAN M. Networks: an introduction [M]. Oxford: Oxford University Press, 2010.
- [65] MONTOYA J M, PIMM S L, SOLÉ R V. Ecological networks and their fragility [J]. Nature, 2006, 442(7100): 259-264.
- [66] DORMANN C F, FRÜND J, BLÜTHGEN N, et al. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks[J]. The Open Ecology Journal, 2009, 2(1): 7-24.
- [67] TYLIANAKIS J M, TSCHARNTKE T, LEWIS O T. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs[J]. Nature, 2007, 445(7124): 202-205.
- [68] BERSIER L F, BANAŠEK-RICHTER C, CATTIN M F. Quantitative descriptors of food-web matrices[J]. Ecology, 2002, 83(9): 2394-2407.
- [69] OLESEN J M, BASCOMPTE J, DUPONT Y L, et al. The modularity of pollination networks [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(50): 19891-19896.
- [70] IVES A R, GROSS K, KLUG J L. Stability and variability in competitive communities [J]. Science, 1999, 286(5439): 542-544.
- [71] PIMM S L. The complexity and stability of ecosystems [J]. Nature, 1984, 307(5949): 321-326.
- [72] GRIMM V, WISSEL C. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion [J]. Oecologia, 1997, 109(3): 323-334.
- [73] ALLESINA S, TANG S. Stability criteria for complex ecosystems [J]. Nature, 2012, 483(7388): 205-208.
- [74] LOGOFET D O. Stronger-than-Lyapunov notions of matrix stability, or how “flowers” help solve problems in mathematical ecology [J]. Linear Algebra and its Applications, 2005, 398: 75-100.
- [75] TILMAN D, REICH P B, KNOPS J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment [J]. Nature, 2006, 441(7093): 629-632.
- [76] STEINER C F, LONG Z T, KRUMINS J A, et al. Temporal stability of aquatic food webs: partitioning the effects of species diversity, species composition and enrichment [J]. Ecology Letters, 2005, 8(8): 819-828.
- [77] HARRISON G W. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability [J]. The American Naturalist, 1979, 113(5): 659-669.
- [78] PIMM S L, REDFEARN A. The variability of population densities [J]. Nature, 1988, 334(6183): 613-614.
- [79] LANDE R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes [J]. The American Naturalist, 1993, 142(6): 911-927.
- [80] VAN ALTENA C, HEMERIK L, DE RUITER P C. Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited [J]. Theoretical Ecology, 2016, 9(1): 49-58.
- [81] GROSS T, RUDOLF L, LEVIN S A, et al. Generalized models reveal stabilizing factors in food webs [J]. Science, 2009, 325(5941): 747-750.
- [82] HAYDON D T. Maximally stable model ecosystems can be highly connected [J]. Ecology, 2000, 81(9): 2631-2636.
- [83] YODZIS P. The stability of real ecosystems [J]. Nature, 1981, 289(5799): 674-676.
- [84] DE ANGELIS D L. Stability and connectance in food web models [J]. Ecology, 1975, 56(1): 238-243.
- [85] EMMERSON M C, RAFFAELLI D. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web [J]. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(3): 399-409.
- [86] DAKOS V, KÉFI S. Ecological resilience: what to

- measure and how [J]. *Environmental Research Letters*, 2022, 17(4): 043003.
- [87] KONDOH M. Anti-predator defence and the complexity - stability relationship of food webs [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1618): 1617-1624.
- [88] KONDOH M. Does foraging adaptation create the positive complexity - stability relationship in realistic food-web structure? [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, 238(3): 646-651.
- [89] STOUFFER D B, BASCOMPTE J. Compartmentalization increases food-web persistence [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(9): 3648-3652.
- [90] MCCANN K, HASTINGS A, HUXEL G R. Weak trophic interactions and the balance of nature [J]. *Nature*, 1998, 395(6704): 794-798.
- [91] PIMM S L. The structure of food webs [J]. *Theoretical Population Biology*, 1979, 16(2): 144-158.
- [92] DUNNE J A, WILLIAMS R J. Cascading extinctions and community collapse in model food webs [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 364(1524): 1711-1723.
- [93] HUI C, RICHARDSON D M, LANDI P, et al. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks [J]. *Biological Invasions*, 2016, 18(4): 971-983.
- [94] ELTON C S. *The ecology of invasions by animals and plants* [M]. London: Methuen, 1958.
- [95] HOLLING C S. Resilience and stability of ecological systems [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 1-23.
- [96] JAMES A, PITCHFORD J W, PLANK M J. Disentangling nestedness from models of ecological complexity [J]. *Nature*, 2012, 487(7406): 227-230.
- [97] ARII K, PARROTT L. Emergence of non-random structure in local food webs generated from randomly structured regional webs [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2004, 227(3): 327-333.
- [98] STOUFFER D B, CAMACHO J, GUIMERÀ R, et al. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs [J]. *Ecology*, 2005, 86(5): 1301-1311.
- [99] DUNNE J A, WILLIAMS R J, MARTINEZ N D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(20): 12917-12922.
- [100] SÄTERBERG T, SELLMAN S, EBENMAN B. High frequency of functional extinctions in ecological networks [J]. *Nature*, 2013, 499(7459): 468-470.
- [101] CAMACHO J, GUIMERÀ R, AMARAL L A N. Robust patterns in food web structure [J]. *Physical Review Letters*, 2002, 88(22): 228102.
- [102] DIGEL C, RIEDE J O, BROSE U. Body sizes, cumulative and allometric degree distributions across natural food webs [J]. *Oikos*, 2011, 120(4): 503-509.
- [103] TANG S, ALLESINA S. Reactivity and stability of large ecosystems [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2014, 2: 21.
- [104] FAGAN W F, HURD L E. Hatch density variation of a generalist arthropod predator: population consequences and community impact [J]. *Ecology*, 1994, 75(7): 2022-2032.
- [105] PAINE R T. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength [J]. *Nature*, 1992, 355(6355): 73-75.
- [106] OTTO S B, RALL B C, BROSE U. Allometric degree distributions facilitate food-web stability [J]. *Nature*, 2007, 450(7173): 1226-1229.
- [107] SALA E, GRAHAM M H. Community-wide distribution of predator-prey interaction strength in kelp forests [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(6): 3678-3683.
- [108] WOOTTON J T. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds [J]. *Ecological Monographs*, 1997, 67(1): 45-64.
- [109] BASCOMPTE J, MELIÁN C J, SALA E. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(15): 5443-5447.
- [110] EMMERSON M, YEARSLEY J M. Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(1537): 397-405.
- [111] MOUGI A, KONDOH M. Diversity of interaction types and ecological community stability [J]. *Science*, 2012, 337(6092): 349-351.
- [112] MONTOYA J M, WOODWARD G, EMMERSON M C, et al. Press perturbations and indirect effects in real food webs [J]. *Ecology*, 2009, 90(9): 2426-2433.
- [113] MONTOYA J M, EMMERSON M C, SOLÉ R V, et al. Perturbations and indirect effects in complex food webs [M]//DE RUITER P C, WOLTERS V, MOORE J C. *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change*. New York: Academic Press, 2005: 369-380.
- [114] O'GORMAN E J, EMMERSON M C. Manipulating interaction strengths and the consequences for trivariate patterns in a marine food web [J]. *Advances in Ecological Research*, 2010, 42: 301-419.

- [115] LIBRALATO S, CHRISTENSEN V, PAULY D. A method for identifying keystone species in food web models [J]. *Ecological Modelling*, 2006, 195(3/4): 153-171.
- [116] WINEMILLER K O, LAYMAN C A. Food web science: moving on the path from abstraction to prediction [M]//DE RUITER P C, WOLTERS V, MOORE J C. *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change*. New York: Academic Press, 2005: 10-23.
- [117] LAI SM, LIU WC, JORDÁN F. On the centrality and uniqueness of species from the network perspective [J]. *Biology Letters*, 2012, 8(4): 570-573.
- [118] JORDÁN F, LIU WC, VAN VEEN J F. Quantifying the importance of species and their interactions in a host-parasitoid community [J]. *Community Ecology*, 2003, 4(1): 79-88.
- [119] 唐启升. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略[J]. *海洋水产研究*, 1999, 20(2): 1-6.  
TANG Q S. Strategies of research on marine food web and trophodynamics between high trophic levels [J]. *Marine Fisheries Research*, 1999, 20(2): 1-6.
- [120] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 等. 莱州湾春季鱼类群落关键种的长期变化[J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(1): 1-11.  
YANG T, SHAN X J, JIN X S, et al. Long-term changes in keystone species in fish community in spring in Laizhou Bay [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(1): 1-11.
- [121] 徐从军, 徐宾铎, 张崇良, 等. 基于SURF指数识别海州湾食物网的关键饵料生物[J]. *生态学报*, 2019, 39(24): 9373-9378.  
XU C J, XU B D, ZHANG C L, et al. Identification of keystone prey species in Haizhou Bay food web based on SURF index [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(24): 9373-9378.
- [122] 苏程程, 单秀娟, 杨涛, 等. 黄海秋季鱼类群落关键种的年代际变化[J]. *渔业科学进展*, 2021, 42(6): 1-14.  
SU C C, SHAN X J, YANG T, et al. Interdecadal changes in keystone species of fish community during autumn in the Yellow Sea [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2021, 42(6): 1-14.
- [123] 王士聪, 杨蕊, 高春霞, 等. 基于生态网络结构的浙江南部近海鱼类群落关键种识别[J]. *中国水产科学*, 2022, 29(1): 118-129.  
WANG S C, YANG R, GAO C X, et al. Keystone species of fish community in the offshore waters of southern Zhejiang: insight from ecological network [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2022, 29(1): 118-129.
- [124] 张其永, 林秋眠, 林尤通, 等. 闽南-台湾浅滩渔场鱼类食物网研究[J]. *海洋学报*, 1981, 3(2): 275-290.  
ZHANG QY, LIN Q M, LIN Y T, et al. Food web of fishes in Minnan-Taiwanchientan fishing ground [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 1981, 3(2): 275-290.
- [125] 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.  
WEI S, JIANG W M. Study on food web of fishes in the Yellow Sea [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1992, 23(2): 182-192.
- [126] 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.  
XUE Y. Studies on the feeding ecology of dominant fishes and food web of fishes in the central and southern Yellow Sea [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005.
- [127] 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.  
ZHANG Y Z, LI F Z, LIU X Y, et al. Food web of fishes in Dongshan Bay, Fujian [J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 1994, 13(1): 52-61.
- [128] 邓景耀, 姜卫民, 杨纪明, 等. 渤海主要生物种间关系及食物网的研究[J]. *中国水产科学*, 1997, 4(4): 1-7.  
DENG J Y, JIANG W M, YANG J M, et al. Species interaction and food web of major predatory species in the Bohai Sea [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1997, 4(4): 1-7.
- [129] 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.  
ZHANG Y P. Foods web for main fishes in Beibu Gulf of the South China Sea [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2005, 12(5): 621-631.
- [130] 张月平, 陈丕茂. 南沙岛礁周围水域主要鱼类食物网[J]. *南方水产*, 2005, 1(6): 23-33.  
ZHANG Y P, CHEN P M. Main fishes food web in the adjacent waters area of Nansha Islands and reefs [J]. *South China Fisheries Science*, 2005, 1(6): 23-33.
- [131] 徐从军, 刘阳, 程远, 等. 基于拓扑网络研究海州湾食物网结构与复杂性[J]. *海洋学报*, 2020, 42(4): 47-54.  
XU C J, LIU Y, CHENG Y, et al. Structure and complexity of Haizhou Bay food web based on topological network analysis [J]. *Haiyang Xuebao*, 2020, 42(4): 47-54.
- [132] 崔钰莹, 林琴琴, 朱江峰, 等. 热带东太平洋中上层食物网结构指数分析[J]. *上海海洋大学学报*, 2022, 31(6): 1533-1541.  
CUI Y Y, LIN Q Q, ZHU J F, et al. Analysis of indicators of pelagic food web in the tropical eastern Pacific Ocean [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, 31(6): 1533-1541.
- [133] 赵永松, 单秀娟, 苏程程, 等. 庙岛群岛毗邻海域底层渔业生物群落拓扑结构及其关键种[J]. *水生生物学报*, 2023, 47(9): 1464-1475.  
ZHAO Y S, SHAN X J, SU C C, et al. Topological structure and keystone species of bottom fishery communities in the sea adjacent to Miaodao Archipelago

- [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, 47(9): 1464-1475.
- [134] BENDER E A, CASE T J, GILPIN M E. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice [J]. *Ecology*, 1984, 65(1): 1-13.
- [135] JENTSCH A, WHITE P. A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology [J]. *Ecology*, 2019, 100(7): e02734.
- [136] HARLEY C D G, RANDALL HUGHES A, HULTGREN K M, et al. The impacts of climate change in coastal marine systems [J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(2): 228-241.
- [137] ÑIQUEN M, BOUCHON M. Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters [J]. *DeepSea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(6/9): 563-574.
- [138] GAYMER C F, PALMA A T, VEGA J M A, et al. Effects of La Niña on recruitment and abundance of juveniles and adults of benthic community-structuring species in northern Chile [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2010, 61(10): 1185-1196.
- [139] SANCHEZ-VIDAL A, CANALS M, CALAFAT A M, et al. Impacts on the deep-sea ecosystem by a severe coastal storm [J]. *PLoS One*, 2012, 7(1): e30395.
- [140] ASSESSMENT M E, VAN JAARSVELD A. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis [R]. Washington: World Resources Institute, 2005.
- [141] BLOIS J L, ZARNETSKE P L, FITZPATRICK M C, et al. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions [J]. *Science*, 2013, 341(6145): 499-504.
- [142] MINTENBECK K, BARRERA-ORO E R, BREY T, et al. Impact of climate change on fishes in complex antarctic ecosystems [J]. *Advances in Ecological Research*, 2012, 46: 351-426.
- [143] JACKSON J B C. The future of the oceans past [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1558): 3765-3778.
- [144] DONEY S C, RUCKELSHAUS M, DUFFY J E, et al. Climate change impacts on marine ecosystems [J]. *Annual Review of Marine Science*, 2012, 4: 11-37.
- [145] PECK M A, HUEBERT K B, LLOPIZ J K. Intrinsic and extrinsic factors driving match - mismatch dynamics during the early life history of marine fishes [J]. *Advances in Ecological Research*, 2012, 47: 177-302.
- [146] LOTZE H K, COLL M, DUNNE J A. Historical changes in marine resources, food-web structure and ecosystem functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean [J]. *Ecosystems*, 2011, 14(2): 198-222.
- [147] DASKALOV G M. Overfishing drives atrophic cascade in the Black Sea [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 225: 53-63.
- [148] SAHASRABUDHE S, MOTTER A E. Rescuing ecosystems from extinction cascades through compensatory perturbations [J]. *Nature Communications*, 2011, 2(1): 170.
- [149] SORTE C J B, WILLIAMS S L, CARLTON J T. Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(3): 303-316.
- [150] INGLE R W. The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards: a contentious immigrant [J]. *London Naturalist*, 1986(65): 101-105.
- [151] WOODWARD G, BENSTEAD J P, BEVERIDGE O S, et al. Ecological networks in a changing climate [J]. *Advances in Ecological Research*, 2010, 42: 71-138.
- [152] GUNDERSON L H. Ecological resilience - in theory and application [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31: 425-439.
- [153] PIMM S L, LAWTON J H. Number of trophic levels in ecological communities [J]. *Nature*, 1977, 268(5618): 329-331.
- [154] WOOTTON K L. Fitting species into the complexity-stability debate [D]. Canterbury: University of Canterbury, 2015.
- [155] YODZIS P. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments [J]. *Ecology*, 1988, 69(2): 508-515.
- [156] TYLIANAKIS J M, LALIBERTÉ E, NIELSEN A, et al. Conservation of species interaction networks [J]. *Biological Conservation*, 2010, 143(10): 2270-2279.
- [157] PAINE R T. Food web complexity and species diversity [J]. *The American Naturalist*, 1966, 100(910): 65-75.
- [158] EBENMAN B, LAW R, BORRVALL C. Community viability analysis: the response of ecological communities to species loss [J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2591-2600.
- [159] IVES A R, CARDINALE B J. Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions [J]. *Nature*, 2004, 429(6988): 174-177.
- [160] QUINCE C, HIGGS P G, MCKANE A J. Deleting species from model food webs [J]. *Oikos*, 2005, 110(2): 283-296.
- [161] EKLÖF A, EBENMAN B. Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2006, 75(1): 239-246.
- [162] BORRVALL C, EBENMAN B, JONSSON T J T. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs [J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(2): 131-136.
- [163] CURTSDOTTER A, BINZER A, BROSE U, et al. Robustness to secondary extinctions: comparing trait-based sequential deletions in static and dynamic food webs [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2011, 12(7): 571-580.
- [164] ANDERSON S H, KELLY D, LADLEY J J, et al.

- Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density [J]. *Science*, 2011, 331(6020): 1068-1071.
- [165] GORNISH E S, TYLIANAKIS J M. Community shifts under climate change: mechanisms at multiple scales [J]. *American Journal of Botany*, 2013, 100(7): 1422-1434.
- [166] STANICZENKO P P A, LEWIS O T, JONES N S, et al. Structural dynamics and robustness of food webs [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 891-899.
- [167] ESTES J A, PALMISANO J F. Sea otters: their role in structuring nearshore communities [J]. *Science*, 1974, 185(4156): 1058-1060.
- [168] SOLÉ R V, MONTOYA M. Complexity and fragility in ecological networks [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2001, 268(1480): 2039-2045.
- [169] LAYER K, HILDREW A G, JENKINS G B, et al. Long-term dynamics of a well-characterised food web: four decades of acidification and recovery in the broadstone stream model system [J]. *Advances in Ecological Research*, 2011, 44: 69-117.
- [170] LAYER K, RIEDE J O, HILDREW A G, et al. Food web structure and stability in 20 streams across a wide pH gradient [J]. *Advances in Ecological Research*, 2010, 42: 265-299.
- [171] ELMHAGEN B, RUSHTON S P. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(3): 197-206.
- [172] MANN K H, LAZIER J R N. Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans [M]. 3rd ed. Swanston Street: Blackwell Publishing, 2006.
- [173] COHEN J E, BEAVER R A, COUSINS S H, et al. Improving food webs [J]. *Ecology*, 1993, 74(1): 252-258.
- [174] CHRISTENSEN V, PAULY D. ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics [J]. *Ecological Modelling*, 1992, 61(3/4): 169-185.
- [175] DO CARMO GOMES M. Predictions under uncertainty: fish assemblages and food webs on the Grand Banks of Newfoundland [M]. St. John's, Nfld: Institute of Social and Economic Research, Memorial University of Newfoundland, 1993.
- [176] ETTER R J, MULLINEAUX L S. Deep-sea communities [M]//BERTNESS M D, GAINES S D, HAY M E. *Marine Community Ecology*. Sunderland: Sinauer Associates, 2001: 367-393.
- [177] VERITY P G, SMETACEK V. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 130: 277-293.
- [178] ABARCA-ARENAS L G, ULANOWICZ R E. The effects of taxonomic aggregation on network analysis [J]. *Ecological Modelling*, 2002, 149(3): 285-296.
- [179] SCHLESINGER W H. Biogeochemistry: an analysis of global change [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1998, 73(1): 105.
- [180] CHO B C, AZAM F. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior [J]. *Nature*, 1988, 332(6163): 441-443.
- [181] PARMESAN C, BURROWS M T, DUARTE C M, et al. Beyond climate change attribution in conservation and ecological research [J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(s1): 58-71.
- [182] BOUCEK R E, REHAGE J S. Climate extremes drive changes in functional community structure [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(6): 1821-1831.

## A review of stability of marine food web structures and response to disturbance

GAO Chunxia<sup>1,2,3</sup>, WANG Yin<sup>1</sup>, YANG Rui<sup>1</sup>

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China; 3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** The marine food web constitutes a core mechanism within marine ecosystems, with its complexity and multidimensional stability ensuring the maintenance of ecological balance, promoting energy flow and material cycling, and playing a critical role in preserving biodiversity. Human activities such as overfishing and pollution discharge may disrupt the structure of the food web, consequently impacting the productivity and service functions of the entire marine ecosystem. Concurrently, under the progression of global changes like climate warming and ocean acidification, the structure and functionality of the food web are likely to undergo alterations, which not only affect the current dynamic equilibrium of ecosystems but also bear upon the adaptability and resilience of future marine ecosystems. The paper employs ecological network analysis to systematically review and organize the concepts of food web structural stability across various dimensions, elucidating the intrinsic relationship between stability and complexity. Through an extensive overview of how different types of disturbances act on the marine food web, the paper uncovers the adaptive mechanisms at play from perspectives including network reconfiguration, species substitution, and community evolution. Finally, the paper highlights existing limitations in current research on marine food webs, such as the difficulty in acquiring data, insufficient modeling of dynamic processes in food web models, and inadequate precision in defining population functions. These insights provide directions for improvement in future studies of marine food webs, aiming to gain a more comprehensive understanding of their responses to environmental changes.

**Key words:** marine food web; interspecific interaction; complexity; stability; response to disturbance; adaptability