

生态系统的组织理论: 食物链动态论与互惠共生-控制论*

张晓爱

(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

邓合黎

(四川省重庆自然博物馆)

摘要 本文主要介绍了生态系统的组织理论:食物链动态理论和互惠共生-控制论。这两种理论代表了进化生态学家与系统生态学家两大学派。前者是建立在达尔文的“生存竞争”思想基础上,强调初级生产力是关键变量,捕食作用和食物资源两者随初级生产力梯度的增加交替控制食物网结构。并预报相邻营养级的生物量和周转率为负相关关系,被称作“生态学的中心理论”。后者是建立在控制论基础上,认为生态系统是由正、负反馈联合构建的,并预报生物量和周转率之间的关系是正的而不是负的。当食草动物不断刺激被食植物产品部分时,植物通过迅速生长补偿甚至超过牧食动物损失的部分,因此是互惠共生关系。系统生态学家们批评进化生态学家忽略了间接的、互补机制的重要。这些机制的大部分在自然界不需要任何进化变化便可在生态学时间上执行。并认为供体控制-间接效应理论是“处理生态系统模型的核心部分”。

关键词 生态系统, 组织理论, 食物链动态, 互惠共生-控制论

生态系统的研究不是按照物理学的原理就是按照生物学的原理进行。不管用那种原理,食物网结构的描述和组织理论的探讨都是最重要的问题(Oksanen, 1988; Higashi等, 1991)。食物网代表了生态系统中所有成员之间、种间或更高分类学单位之间通过营养关系相互作用的等级状镶嵌体组成的,受时-空变化制约的一种网络结构。它与生态学网络一起组成描述生态系统的整体性手段(Pahl-Wostl, 1993)。食物网概念和研究方法最初是由Elton(1927引自Paine, 1980)提出的,被评价为描述群落结构的“诱导符”(Paine, 1980)。此后该主题向两个方向发展。首先,Lindeman(1942)以营养动态的观点把它发展成了描述群落结构的能量和物质流的手段。另外MacArthur(1955)第1次提出食物网结构的稳定性与种的多样性成正相关关系的论断。然而,May(1973)在他的具有划时代意义的著作中,提出食物网的4种基本性质:包括的种数、相互连接的性质,每个种的连接数量及网的成员间的相互作用强度,并在计算机上模拟了大量资料后得出相反的结论。于是,自70年代以来,关于生态系统的复杂性与稳定性的关系问题便成为理论生态学家们争论的另一主题。问题的解决依赖于如何确立最接近真实的食物网结构的描述方法并提出具有高度预报能力的组织理论(Paine, 1980)。

* 本文由中国科学院生态系统网络计划资助

本文1995年2月13日收到,同年11月20日修回

若从后一条线看其发展现状,一般按照捕食与被食的相互关系分成两种类型,沿两个方向进行。一是捕食者-被食者相互调节丰富度的 Lotka-Volterra 模型 (Pimm, 1979, 1982)。二是捕食种群受被食种群的可利用性的限制,但捕食者对被食者有极少或根本没有影响。这种模型称作底部向上 (bottom-up) 的资源控制或供体控制 (donor control) 模型 (Price, 1991; Hawkins, 1992)。已提出营养级 (Oksanen 等, 1981) 和营养谱 (Cousins, 1987, 1990) 两种概念作为状态变量及从静态的到动态的描述手段 (Lawton 等, 1988; Pimm, 1991; Pahl-Wostl, 1993) 的发展趋势。

本文将着重介绍生态系统的组织理论 (食物网形成机制),它是系统生态学家与进化生态学家两大学派争论的焦点之一。进化生态学家把自然看作是上演进化戏的生态学剧院和直接产品——“戏”(即过程和产品两者)。达尔文的“生存竞争”是系统的唯一组织原理,物理环境是对它的唯一的外部制约 (Oksanen, 1989)。以 Odum 为首的系统生态学家们认为控制论组织是生态系统持续的必要条件,并明确指出:“生态系统不是按有序的控制论方式来描述就是按达尔文的‘生存竞争’思想来表达,除非生命是在一中性岩板上相互作用,所有生命都是独立的和互不受影响的,否则,对我们似乎是难以置信的”(Patten 等, 1981)。虽然 Odum 学派也承认自然选择作为基本原理在控制论机制存在的系统间执行,但他们进一步提出“在进化时间上,能量从自养型到异养型的转变是供体-受体控制或互惠共生”(Odum 等, 1984)。进化生态学家们认为“序”可能受个体适合度的短期最大化的支配从开发的相互作用中“突显”。在他们观察的生态系统中,若满足适合控制论设计的边界条件时,其它类型的生态系统则不适合。另外进化生态学家们还批评 Odum 学派完全背离了传统的进化思想,他们提出的唯一证据是关于消费者与资源之间正反馈环的产生,主要涉及到绿色植物和真菌之间的互惠共生。而这些被进化生态学家用朴素的达尔文理论解释为具有资源短缺和剩余的不同群落中有机体之间相互开发的结果 (Oksanen, 1988)。下面就这两种组织理论的发展和主要论点予以介绍:

1 食物链动态理论

Fretwell (1987) 指出,生态系统的分析正经历着一场理论和方法学两方面的革命。这场革命是由美国密执安大学当时的学生、生态学领域内的三位杰出思想家: Hairston, Smith 及 Slobodkin 在一次小型学术会上的一篇叫做“练习曲”的研究报告中提出的新见解引起的。题目是:“群落结构、种群控制及竞争”,于 1960 年发表在“American Naturalist”上。为了评价方便,以后的引用者把他们的理论思想以这三位作者名字的缩写命名为“HSS”理论。本来,种群的调节受食物资源和捕食作用两方面的调节是很容易理解的,但生态学家们一直受 Lack (1954) 等人曾经提出的:自然种群的调节主要是受资源、栖息地或食物限制理论的控制。“革命”是指 HSS 首次强调了捕食作用在种群调节中的重要性,并向传统观念提出了挑战,从而使种群生态学家和系统生态学家的生态学思想得以转变。HSS 假设是食物链动态理论的基础,下面将其发展过程和主要论点简单介绍如下:

1.1 HSS 假设

HSS 最初观察到,被牧食者过度开发和彻底破坏了的植被是很少的,而可用于牧食动物的食物资源似乎是丰富的和开发不足的。如果把所有营养级看作一整体的话,不是由食物资源就是由捕食作用限制,但不会是两者都限制。因此, HSS 从植被的丰富度推

断: 牧食动物营养级不受食物限制而受捕食者限制; 捕食者对牧食者的限制额保持在防止牧食者限制食物资源的程度。它主要解释了在生态系统水平上, 没有自然选择执行的情况下“序”如何按达尔文的“生存竞争”原理建立: 食肉者努力开发它们的资源时, 通过竞争机制形成营养集团, 受捕食作用调节的牧食动物对植物没有太多的影响, 因此, 植物群落是靠竞争构造的。另一方面, 虽然不是所有植物都被牧食类吃掉, 但每种植物可能被某些牧食者过分消耗而逐渐减少, 甚至从初级生产者营养级中淘汰。因而, 他们坚决反对用植物防御机制来解释植物丰富度的假设。HSS 推论, 因为牧食者必然受捕食者限制, 捕食者的天敌又必定受食物限制, 因此, 一般情况下没有更高的捕食作用出现, 其结论如下:

1.1.1 在经典的密度制约情况下, 生产者、食肉者及分解者受它们相应的食物资源的限制。

1.1.2 在这 3 种营养级组中, 每组成员之间必然存在竞争。

1.1.3 牧食者很少受食物限制, 因此不可能成为共同资源的竞争者。

这些结论只考虑了顶环是受食物限制的, 并能对 2 级环——牧食者进行调节的 3 环链系统。由于捕食压的作用, 牧食动物不能调节其食物资源——植物, 因而植物是受资源——阳光、水、营养物质的竞争能力的限制。于是得出: 偶数链是受顶部捕食者控制的, 奇数链是受资源控制的结论。HSS 发表的最初几年没有引起大的反响, 但几年后因受到 Ehrlich 等 (1967); Murdoch (1966) 的批评而成为当时热烈争论的焦点。

1.2 OFAN 模型

由于 HSS 假设只是站在“全绿”地区来解释世界为什么是“绿色”的及为什么有那么多食物未被消耗掉。他们的观察未涉及干旱和苔原环境, 而这些地区的“绿色”是短暂的, 在大部分季节食物明显短缺。为了证明 HSS 假设能否适用更长的链和所有类型的环境, Rosenzweig (1973) 对该假设作了两项最关键的补充。第 1, 他模拟了 1 种使 HSS 假设更清楚和客观的三级食物链, 第 2, 他把初级生产力作为陆地生态系统中一个易变的关键性变量结合到他的模型设计中。

另外, Fretwell (1977) 用生物地理学的手段进行了改进, 他把 HSS 假设扩展到生产者相对稀少的草地、荒漠及水体环境中。首先认识到增加生产力将起增加食物链长度的作用, 并考虑到当营养级作为离散整数存在时, 生产力连续变化的问题。但增加能量流将如何引起食物链从 3 环到 4 环变化是不清楚的。一种可能是看如何定义从一个整数到另一整数连续变化的非整数食物链长度。例如, 一个 2.5 环链可定义为包含一个生产者群落, 一个牧食者群落及一个捕食者群落组成, 捕食种的剔除只会对牧食者的丰富度产生轻微影响的链。在正常情况下, 牧食种群接近植物生产力所限定的容纳量, 即使在捕食者存在的情况下牧食者之间也存在着激烈竞争。

在此基础上, Oksanen, Fretwell, Arruda 及 Niemela (1981) 4 位学者正式定义了非整数链的概念。他们把环境分成“全绿”、“半绿”及“不绿”3 种类型栖息地, 用生产力梯度联系起来作了进一步分析。为了叙述方便, Oksanen 用这 4 位作者的名字缩写把它命名为 OFAN 模型。该模型把 Rosenzweig (1973) 定义的捕食者或消费者效益作为消费种群正增长所需资源的最低现存生物量。捕食效率越高, 被食种群的 r 值就越低。于是, 依下级被食种群为食的更有效的捕食者的内禀增长率是正值。假定这个值是固定不变的, 便可以与无捕食者存在时的被食种的容纳量 (K) 直接比较。因此, 捕食者的重要性是相对

的、随系统生产力的变化而变化的。因为增加资源的生产力便增加了被食种的容纳量，但不影响捕食者的效率。低的生产力可能使被食者的容纳量 (K) 在允许捕食者有效捕食的容纳量以下。这时捕食者的增长率 r 将保持在零以下，不能在该系统中持续存在。当生产力继续增加到被食者的容纳量是捕食者效率的 10 倍时，捕食-被食者的平衡点应该出现在被食种群的容纳量保持在它们的资源种群的 $1/10$ 水平上。这时的捕食者应是系统的“统治者”。

因为被食种的容纳量可以是捕食种捕食效益的任何倍数，因此需要准确决定一新环在什么时候才能完全附加的问题。按 OFAN 模型，有两种可能的解。一种情况是，增加被食种的容纳量和生产力就意味着增加捕食种的数量，但也会引起许多限制它的因素出现，如新的捕食者、疾病、同类相食及领域性等的自身限制。这时，被食种生产力的进一步增加部分不能消耗掉。即使初级生产力再大，被食种也不能随着初级生产力的增加而增加到超越捕食者控制的某点。他们把这个点定义为一种捕食者持续存在的上限。另一可能是，资源种群因它的最大容纳量的增加而变得饱和时，于是随着总的初级生产力的增加，资源种或被食种由于捕食种不能消耗掉它们的增加部分而保持在一恒定水平。受牧食者制约的植物不可能使光合作用像水和营养物质的吸收所允许的那样快速进行，所以，可能因蒸腾作用的增加而增加的能流因不能完全用于光合作用而被简单地损失掉。同样，因为受捕食者制约的牧食群落不能消耗掉所有植物产品，所以成为碎屑积累的有机物将不能加入到能流中增加食物链长度。由于受资源制约，被食种的生产力不再增加的这个点便可定义为捕食者始终存在的下限。两限之间，系统应该有一连续变化的梯度存在，因而，食物链长度的小数便容易找到。自然系统的食物链长度也可以用链长——生产力梯度关系方程精确地测定。

1.3 食物链动态理论

1987 年，Fretwell 又进一步指出 OFAN 模型的不足之处是把营养级作为“种”来处理时所预报的 1—3 环链没有捕食者存在，2—环链中没有牧食者存在的情况不符合实际。于是他又作了某些概念的修订，如假定牧食动物的易受攻击性是与其竞争能力成正比。在没有捕食作用的情况下，一种强竞争者将占优势；但在捕食作用存在的情况下，强竞争者被淘汰或减少而由一种不易受捕食者攻击的弱竞争者代替。还定义了什么是供体控制—捕食者及系统稳定性与食物链长度的关系。在此基础上他更全面地对食物链长度作出以下预报：

从食物链长为零的全裸栖息地开始，一旦某种植物出现，便成为食物链长稍大于零的系统。随着生产力和植物生物量增加，再逐步定义为 0.1, 0.2, 0.3 等更长的系统，直到牧食种出现。这时的牧食种可能是供体控制，或者只能控制某些植物种，而不能控制所有植物种。当第 1 种牧食者始终存在时可定义为一级食物链。由于某些不能被牧食动物所利用的植物种类（如只吃开花部分或种籽，但不影响新苗的建立）的增加使初级生产力进一步增加，但除易受捕食者攻击的牧食者外，它们的激烈竞争将使其数量受到高度限制。生物量增加的大部分来自抗牧食种类，牧食者的生物量随着初级生产力的继续增加而非常缓慢的增加。由于牧食者中有竞争能力的种（开发能力强的种）受到限制，因而植物多样性得以增加，于是食物链从 1—环增加到 2—环。在这种生态系统中，任何捕食者将是供体控制（只通过捕食因饥饿或开发中死亡率高的个体来影响被食者种群大小）或只限制极少数

的牧食种。

在 2-环链时,牧食动物的丰富度和多样性将增加到它们最终能控制植物总生物量所能达到的限度。上限时捕食者自然存在,甚至可能会出现 2 级捕食者,但它们只限于某些种或者都是供体控制。在这种情况下,生产力的进一步增加不会引起植物生物量的增加,但引起牧食动物增加,它们可以吃产量增加的每种植物。捕食者用同样方式影响牧食者,牧食者影响 1-环和 2-环链系统中的植物。个别牧食种受到限制,但其它牧食种增加,所以牧食动物的生物量和多样性缓慢增加。这时,植物多样性下降到只有抗牧食动物的种类可以生存的程度。

最后,抗捕食者的牧食种的生物量达到捕食者可以吃所有种并能持续存在的下限时,捕食者开始限制过多的牧食者生物量。这时的食物链长达到 3-环,随着生产力的增加,捕食者开始迅速增加丰富度。由于易受捕食作用攻击的牧食种被淘汰、制约,其多样性下降,则植物多样性开始增加;但又因牧食压的削弱使植物生物量和多样性的增加或许最终引起牧食者多样性的某些增加。

该理论有两个重要暗示:(1)任何营养级应该以增加它们的相对生物量和周转率之间选择其一。受食物资源限制的营养级应该有相对高的生物量和相对低的周转率,而受捕食者限制的营养级应该表现出低的生物量和高的周转率。(2)植物和食肉者不应该总是受资源或食物限制,食草者不总是受捕食者限制,顶部食肉者以下的较低营养级不应该都受捕食者限制。因此,这种限制之间按系统的生产力梯度的变化而转变。所以称作食物链动态理论。Fretwell (1987) 和 Oksanen (1988) 系统介绍了对该理论的检验结果与模型所预报的非常吻合。

1.4 关于食物链长度的预报

按照上述理论 Fretwell (1987) 作出以下预报:

1.4.1 环链:贫乏、裸露、几乎没有食草动物的植物群落。

1.4.2 环链由于轻放牧,影响了植物性质和多样性,但还不足以明显影响生物量的一种丰富和密度较大的植物群落。有竞争力的植物占优势,但有许多抗牧适应能力。例如相对茂盛的荒漠系统。

1.4.3 环链:开放的、强放牧群落。与二级链群落相比,生产力和盖度要高的多,但植物生物量相同甚至较低。例如从低草—中草的过度草原,靠围栏保护的高寒草甸。

1.4.4 环链:比 1 和 2 级链群落的生产力高,牧食动物个体小,缺少竞争表现并受捕食者控制的,适合放牧的植物群落。例如热带雨林。

1.4.5 环链:与 3 环链系统相似,但食草者比生产者个体大且更丰富,捕食者极少并受到严重限制。例如生产力低的单细胞海藻的水生系统,周转率迅速,生产者和牧食营养级之间的生物量形成倒金字塔,大小不等的鱼类组成了初级或次级消费者。

2 互惠共生-控制论

Odum 和 Biever (1984) 把食物网概念分成了两个主要能流路线:牧食链和碎屑链。它代表了活组织和死组织的两种消费过程,也符合把有机体分为自养型(生产者)、异养型(动物消费者)及分解者 3 种基本关系。再把自养型植物的能量来源划分为生长组织、繁殖组织(种子、花粉)、花蜜(及其他糖类分泌物)、微粒状死的有机物(碎屑 pom)

及溶解状有机物(碎屑 dom)等5种类型。它们之间存在着产品质量上的差异,通过食草、食肉者、碎屑 POM、碎屑 DOM、主动提取(寄生、共生)及吸食花蜜能量6条途径流入异养层,建立起一种多通道的食物链模型。

当牧食动物不断刺激被食植物产品部分时,植物能通过迅速生长补偿甚至超过损失掉的部分,因而相当于供体控制或互惠共生-控制论(mutualism-cybernetics)关系。这种关系可以通过下面1种或多种机制形成:(1)被牧食动物所利用的花、花蜜及种籽是容易被替代或补偿的。(2)以死亡、衰老或缓慢生长的植物为食的牧食动物为植物产品的更大生产开辟了栖息地(Belsky, 1986)。(3)牧食动物通过密度-制约机制预防植物过分开发它们的资源或使植物保持在容纳量以下,防止它们的排泄物污染自己。(4)牧食动物通过粪便或从它们所食植物中释放出的营养促使植物再生。(5)牧食动物和植物可能在空间、时间上只是局部地重叠分布。由于非生物因子的影响,牧食动物对植物丰富度不一定总是产生强烈影响。

很明显,供体控制和互惠共生不只限于植物-牧食动物,因为捕食者有时也吃一些受严重的非生物因子胁迫下死亡的个体,因而食肉动物和被食类也常常表现出以上5种互补效应。也就是说,较高营养级的捕食者通过增加它们的食物消耗、周转率、能流速率及下属营养级的生物量来提高下属营养级的生产力。这种情况是通过种间竞争和互惠共生来实现的。当捕食者-被食者的互惠共生关系压倒食物网中的其它关系种时,食物种类减少,链增多,复杂性(连接度)降低,致使捕食者和被食者的生物量互惠地增加(Ulanowicz, 1986)。

通过上述1种或几种互补机制,可引起被食类较高的生物量和周转率(统称为生产力)。随之允许消耗较多的食物及与它们互惠的捕食者的较大生产力,这种正反馈机制需要自然选择在群落水平上执行。本质上讲,为了使生态系统的运行更有效,通过群落选择所达到生物量和生产力的增加比种类的增加更重要。

另外,Vadas(1989)提出供体控制-间接效应理论是对互惠共生-控制论的补充。最近,Deangelis等(1991)也专门论述了正反馈与生态系统的组织问题。他们详细阐明:正反馈不仅是生物学系统和生态学系统普遍存在的现象,而且也是生态系统组织中起主要作用的因子。它影响着食物网和群落结构、时间行为及生态系统中观察到的空间模式。主要包括以下3点:(1)食物网和群落包含大量正反馈回路,连接着竞争或互惠种或包括许多种的更长的回路。如除去一个种时,对系统整体产生重大影响。(2)正反馈产生种群的时间变化如马尔萨斯增大,制约死亡率及偶然领地化都包括了正反馈回路。受正反馈刺激的时间行为包括指数增长、逻辑斯蒂增长线性倾斜及振荡。(3)系统的空间形式可以通过正反馈产生或加强。例如在白蚁群体的一个简单数学模型中,正反馈作为一种特殊空间的储存单元加速了最初群体的发展并抑制邻近群体,形成有规律的群体空间。在植物群落中,竞争引起的正反馈沿环境变化梯度的加大而促使植物类型间分离。

3 讨论

食物链动态理论预报相邻营养级的生物量和周转率是负相关关系,而互惠共生-控制论认为这种关系是正的而不是负的。系统生态学家们(Vadas, 1989; Tilman, 1986; Yodzis, 1988)承认食物链动态理论也是正确的,但它只检验直接的(捕食作用效应)和

间接(竞争效应)结果,而未考虑间接效应中补偿的重要。它适合分析不太复杂的系统中,特别是捕食-被食作用压倒决定生态系统模式的其它因子时的情况。另外它还可以解释营养级的一般生物量和周转率模式。但在较低等级水平上,如种或营养集团水平上,或对更复杂的食物网而言,供体-控制间接效应理论是重要的。

Vadas (1989) 认为 Fretwell 和 Oksanen 忽视了以上讨论的几种互补机制的重要。他认为这些机制的大多数是直接的,性质上是生态学的,不需要任何进化变化便可执行。因而, Vadas (1989) 在互惠共生假设的基础上提出供体-控制间接效应假设,他认为在水生食物网的某些链可能不受捕食者移出的干扰,而在死水系统中,捕食者控制可能比供体控制更重要。另外该理论可应用于水生食物网在一年中的某一时期,但当水生食物网按个体大小再细分成功能团时,这种趋势破坏 (McQueen 等, 1986)。同样,食物链动态理论在陆地食物网中应用时也遇到问题,如当食草动物再被细分为节肢动物和脊椎动物时,变化趋势不一致 (Oksanen 等, 1987; Oksanen, 1988)。

进化生态学家把食链动态理论看作“生态学的中心理论”(Fretwell, 1987); 系统生态学家们把供体控制-间接效应理论看作“处理生态系统模型的心脏部分”(Vadas, 1989)。Vadas 认为解决这两大学派之争的关键是需要在不同等级尺度上讨论问题才有可能取得一致结果。

参 考 文 献

- Belsky A J, 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.*, **127**: 870-892.
- Cousins S, 1987. The decline of the trophic level concept. *Trends Ecol. Evol.*, **2**: 312-316.
- Cousins S, 1990. Countable ecosystems deriving from a new food web entity. *Oikos*, **57**: 270-275.
- Deangelis D L, Post W M, 1991. Positive feedback and ecosystem organization. In: Higgashi M, Burns T P, ed. *Theoretical studies of ecosystems. The network perspective*. Cambridge Univ. Press.
- Ehrlich P, Birch L, 1967. The “balance of nature” and “population control” *Am. Nat.*, **101**: 97-107.
- Fretwell S D, 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspect. Biol. Med.*, **20**: 169-185.
- Fretwell S D, 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos*, **50**: 291-301.
- Hairstom N G, Smith F E, Slobodkin L B, 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.*, **94**: 421-425.
- Hawkins B A, 1992. Parasitoid-host food webs and donor control. *Oikos*, **65**: 159-162.
- Higashis M, Burns T P, 1991. *Theoretical studies of ecosystem the network perspective*. Cambridge Univ. Press.
- Lack D, 1954. *The natural regulation of animal numbers*. London: Oxford Univ. Press.
- Lawton J, Warren F, 1988. Static and dynamic explanations for patterns in food webs. *Trends Ecol. Evol.*, **3**: 242-245.
- Lindemann R, 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**: 399-418.
- MacArthur R H, 1965. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.
- May R M, 1973. *Stability and complexity in Model Ecosystems*. Princeton. Princeton University Press.
- McQueen D J, Post J R, Mills E L, 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 1571-1581.
- Murdoch W W, 1966. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.*, **100**: 219-226.
- Odum E P, Biever L J, 1984. Resource quality, mutualism, and energy partitioning in food Chains. *Am. Nat.*, **124**:

360-376.

- Oksanen L, 1988. Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain Darwinian struggle for existence? *Am. Nat.*, **131**: 424-444.
- Oksanen L, Ericson L, 1987. Concluding remarks: trophic exploitation and community structure. *Oikos*, **50**: 417-422.
- Oksanen L, Fretwell S D, Arruda J *et al*, 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Nat.*, **118**: 240-261.
- Pahl-Wosti C, 1993. Food webs and ecological networks across temporal and spatial scales. *Oikos*, **66**: 415-432.
- Paine R T, 1980. Food web: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. of Animal Ecology*, **49**: 607-675.
- Patten B C, Odum E F, 1981. The cybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.*, **118**: 886-895.
- Pimm S L, 1979. The structure of food webs. *Theoretical population biology*, **16**: 144-158.
- Pimm S L, 1982. Food webs. London. Chapman and Hall.
- Pimm S L, Lawton J, Cohen J, 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, **350**: 669-674.
- Polis G A, 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *Am. Nat.*, **138**: 123-155.
- Price P W, 1991. Evolutionary theory of host and parasitoid interactions. *Biol. Contr.*, **1**: 83-93.
- Rosenzweig M L, 1973. Exploitation in three trophic levels. *Am. Nat.*, **107**: 275-294.
- Tilman D, 1986. A consumer-resource approach to community structure. *Am. Zool.*, **26**: 5-22.
- Ulanowicz R E, 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. New York: Springer.
- Vadas R L Jr, 1989. Food web patterns in ecosystems: a reply to Fretwell and Oksanen. *Oikos*, **56**: 339-343.
- Yodzis P, 1988. The indeterminacy of ecological interaction as perceived through perturbation experiments. *Ecology*, **69**: 508-515.

ECOSYSTEM ORGANIZATION: FOOD CHAIN DYNAMICS AND MUTUALISM-CYBERNETICS

Zhang Xiaoi

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese
Academy of Sciences, Xining, Qinghai, P. R. China 810001)

Deng Heli

(Chongqing Nature Museum, Chongqing, Sichuan, P. R. China)

Abstract

This paper introduced the theories of ecosystem organization: the development of food chain dynamics and main points of mutualism-cybernetics theories. Both of the theories are necessary for analyzing food web patterns because they focus on complementary scales of observation. The food chain dynamics theory depends upon Darwinian evolution and ecological interactions, and emphasizes trophic level patterns. It is useful to examine the direct and indirect effects of predator-prey interactions. The mutualism-cybernetics theory depends upon community selection, which may be more useful for studying species, trophic guild interactions and the indirect effects caused by nutrient cycling, competition and abiotic factors.

Key words Ecosystems, Organization, Food chain, Mutualism-cybernetics