# DOI: 10.20103/j.stxb.202206221771

高世科,姚永琪,陈涛,张硕,路吉坤,伏光辉.海州湾人工鱼礁区和河口区食物网结构与功能的比较.生态学报,2024,44(2):579-590. Gao S K, Yao Y Q, Chen T, Zhang S, Lu J K, Fu G H.The structure and function of food webs in the artificial reef areas and estuary area of Haizhou Bay based on mass balance model.Acta Ecologica Sinica,2024,44(2):579-590.

# 海州湾人工鱼礁区和河口区食物网结构与功能的比较

高世科1,姚永琪1,陈 涛1,张 硕1,\*,路吉坤2,伏光辉2

1上海海洋大学,上海 201306

2 江苏连云港渔业发展促进中心,连云港 222002

摘要:近年来,在快速变化的近海环境和人类活动的共同影响下,渔业资源的管理和可持续利用对保护和恢复海洋生态系统越来越重要。基于 2020—2021 年的渔业资源数据构建了海州湾海域人工鱼礁生态系统(ARE)和河口生态系统(EE)的生态系统 能量通道模型(Ecopath),比较和分析了两个区域食物网结构与功能的差异性和相似性。结果显示,ARE 的生物量流动直接或 间接来自碎屑食物链。I—III 营养级占生态系统总生物量流量的 97.98%以上;EE 的生物量流动来自于初级生产力食物链。 I—III 营养级占生态系统总生物量流动的 99.88%以上。浮游生物是具有自下而上控制效应的重要结构功能类群,顶级捕食者 则控制着两个生态系统的自上而下的效应。总体而言,EE 的 Finn 循环指数(FCI)、Finn 平均路径长度(FMPL)、连通性指数 (*CI*)、系统杂食性指数(SOI)和优势度/容纳量(*A*/*C*)较高,比 ARE 更成熟,但 ARE 的自由度/容纳量(*O*/*C*)和多样性指数(*H*) 较高,食物网结构更多样化、更稳定。研究认为,人工鱼礁建设的持续进行,将有助于增强渔业资源的养护并推动海州湾生态系统走向更加成熟、稳定和健康的状态。

关键词:生态系统能量通道模型(Ecopath);食物网;海州湾;人工鱼礁;河口

# The structure and function of food webs in the artificial reef areas and estuary area of Haizhou Bay based on mass balance model

GAO Shike<sup>1</sup>, YAO Yongqi<sup>1</sup>, CHEN Tao<sup>1</sup>, ZHANG Shuo<sup>1,\*</sup>, LU Jikun<sup>2</sup>, FU Guanghui<sup>2</sup>

1 College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 Marine and Fishery Development Promotion Center in Lianyungang, Lianyungang 222002, China

Abstract: In recent years, under the mutual influence of the rapidly changing offshore environment and human activities, the management and sustainable use of fishery resources has become increasingly important for protection and restoration of marine ecosystems. In this study, Ecopath models of artificial reef ecosystem (ARE) and estuary ecosystem (EE) in Haizhou Bay were constructed according to fishery resource data in 2020—2021. The differences and similarities in structure and function of food webs in the two areas were described and compared. The results showed that the biomass flow of ARE was directly or indirectly derived from the detritus food chain. The trophic level I—III accounted for more than 97.98% of the total biomass flow of the ecosystem, and the biomass flows of EE was derived from the primary productivity food chain, with trophic level I—III accounting for more than 99.88% of the total biomass flow. Plankton is an important structural functional group with bottom—up control effect, while top predators control the top—down effect of the two ecosystems. Generally, EE is more mature than ARE due to higher Finn's cycling index (FCI), Finn's mean path length (FMPL), Connectance index (*CI*), System omnivory index (SOI) and Ascendency/capacity (*A*/*C*) values, but ARE has higher Overhead/capacity (*O*/*C*) and Shannon diversity index (*H*) values, and the food web structure is more diversified and

基金项目:江苏海州湾国家海洋牧场示范项目(D-8005-18-0188);上海市科委地方能力建设项目(21010502200)

收稿日期:2022-06-22; 网络出版日期:2023-10-20

<sup>\*</sup>通讯作者 Corresponding author.E-mail: s-zhang@ shou.edu.cn

stable. It is concluded that the continuous construction of artificial reef will help enhance fishery resource recovery and promote the ecosystem of Haizhou Bay to a more mature, stable and healthy status.

### Key Words: Ecopath; food web; Haizhou Bay; artificial reef; estuary

海洋生态系统中存在着各类复杂且多样的生态进程,其总是在动态的时空变化中不断更新和演变<sup>[1-2]</sup>。 食物网是海洋生态系统中的一部分,研究其结构和功能以及内部的营养相互作用,可以识别海洋生态系统的 稳定性和复杂性<sup>[3-5]</sup>。20世纪80年代初期,生态系统模型(EwE)软件中引入的质量平衡方法已被广泛用于 构建海洋生态系统的食物网模型<sup>[6-7]</sup>。EwE 不仅具有强大的定量分析数据的能力,还允许进行新的定性调 查<sup>[8-10]</sup>。通过确定消费者及其摄食习性之间的关系,生态系统能量通道模型(Ecopath)适用于分析食物网的 结构和功能,成为研究生态系统生态效应的一种成熟建模工具<sup>[11]</sup>。

海州湾海域是位于黄海海域著名的渔场之一,拥有丰富的渔业资源和良好的水域环境<sup>[12]</sup>。近年来,由于 航道建设、过度捕捞等一系列人为活动,海州湾的生态环境遭受破坏,渔业资源结构改变,生物数量和营养级 降低,体型趋向小型化<sup>[13-14]</sup>。2002年以来,当地政府建立了以人工鱼礁为主的海洋保护区(MPAs),用于生 态环境修复和渔业资源养护<sup>[15-17]</sup>。河口生态系统是世界上最大的水生生态系统之一,在连接着陆地和海洋 的结构和功能上发挥着重要作用<sup>[18-20]</sup>。由于受到黄海暖流、间歇性潮流以及大陆沿岸流的影响,海州湾的人 工鱼礁区和河口区的生物群落和食物网结构存在差异,并且游泳动物的迁移可能使两个区域存在潜在联 系<sup>[21-22]</sup>。鉴于此,如果能够识别出反映不同生态系统差异性和相似性的关键生态指标,则可以通过比较不同 生态系统,以进一步对其进行控制和管理。

因此,研究致力于建立在同一时期内海州湾海域的人工鱼礁生态系统(ARE)和河口生态系统(EE)的 Ecopath 模型,利用估算的生态指标来评估两个区域食物网的结构和功能。本研究旨在探索海州湾人工鱼礁 区和河口区的能量流动和生态系统成熟度,为未来生态营养动力学的研究提供理论参考,从而为近海生态环 境的恢复和渔业资源的合理利用提供参考。

# 1 材料与方法

### 1.1 研究区域与数据来源

海州湾位于黄海南部,以海洋性气候、半日潮的气候水文条件为主,年平均温度在 14℃到 16℃之间。年 平均降雨量在 1000—1200 mm 之间。在黄海沿岸流和黄海暖流的影响下,两股海流在海州湾河口处汇合形 成旋转流<sup>[23]</sup>(图 1)。因此,基于 2020 年 10 月和 2021 年 4 月展开的渔业资源调查(34°50′—35°05′N 和 119°25′—119°35′E),将研究区域分为两个区域。一个是位于研究区域的人工鱼礁区,是由一系列投放在海 底的人工鱼礁组成的保护区域,海底底质结构比较复杂,水深范围在 4—11 m,面积约为 0.3 km<sup>2</sup>;另一个是河 口区,被视为是环境压力较大的区域,海底层砂质较粗,且水体流量较大,水深范围在 7—16 m,面积约为 40 km<sup>2</sup>。

#### 1.2 参数来源和模型构建

本研究中使用 EwE(Ver. 6.5)软件(http://www.ecop.org)进行模型构建。其基本原理是基于系统中每个 功能组的一组线性方程,通过食性矩阵将每个功能组的生物量(*B*)和生产量(*P*)联系在一起。对于每个功能 组(*i*),其基本方程如下式所示:

$$B_{i}(P/B)_{i} EE_{i} = Y_{i} + \sum_{j=1}^{n} B_{j}(Q/B)_{i} DC_{ji} + EX_{i}$$
(1)

*i*和*j*分别为被捕食群体和捕食群体,*P<sub>i</sub>*为*i*的总生产量,*Y<sub>i</sub>*为渔获量,*B<sub>i</sub>*为生物量。(*P*/*B<sub>i</sub>*)为功能组*i*的 生产量与生物量之比,(Q/B<sub>j</sub>)为捕食者*j*对被捕食者*i*的消耗量与生物量之比,*DC<sub>ji</sub>*为捕食者*j*的饵料中*i*组 的矩阵,*EX<sub>i</sub>*为迁移率。*EE<sub>i</sub>*被视为系统中功能组总生产量的一部分。一旦系统达到平衡,模型就会计算出特





定功能组的相关指数。每个功能组的输入参数 B \ P/B \ Q/B 或 EE 中的一个应该留给模型来估算<sup>[6-7]</sup>。

ARE 和 EE 的面积分别为 40 km<sup>2</sup>和 0.33 km<sup>2</sup>。根据物种的生态特性和经济价值,两个生态系统的主要物种被分别划分为 21 和 14 个功能组。输入参数是基于 2020—2021 年渔业资源调查收集的数据、渔业统计数据、已发表的文献、食性矩阵报告和世界鱼类数据库(FishBase)(www.fishbase.org)。大多数功能组的生物量估算来自于本研究中利用扫面积法进行估算的拖网调查数据。鱼类的 Q/B 来自 FishBase,其他非鱼类群体的Q/B 来自于已发表文献。对于具有多个物种的功能组,通过计算每个物种的Q/B 值平均值得到该功能组的Q/B 值。渔获量、P/B 和食性矩阵基于调查数据和已发表文献。由于食性矩阵和生物量数据是最不确定的输入参数,因此对其进行调整以达到模型的质量平衡(即各功能组 EE 均<1.0)。为了实现模型平衡,修正了食性矩阵、P/B 和 Q/B,以适合当前的研究区域。如果模型仍然不平衡,可以通过稍微修改生物量来调整,因为拖网调查可能会导致生物量被低估<sup>[24]</sup>。

# 1.3 营养网络分析和混合营养影响评价

营养网络分析可用于描述系统能量流动和成熟度的基本指标(表1)。混合营养影响(MTI)的分析是通过构建 n×n 矩阵,初步定量分析系统中功能组之间的直接和间接的相互作用<sup>[7, 25]</sup>。

# 1.4 关键种指数分析

关键功能组包括关键种和结构种。关键种被定义为生物量相对较低的捕食者,对食物网有不成比例的高 影响,而结构种是指那些由于其相对较高的生物量而对食物网有较大影响的物种<sup>[26-27]</sup>。关键种指数计算公 式如下:

$$KS_{L} = \log(\varepsilon_{i} \times (1 - P_{i})) = \log\left(\sqrt{\sum_{j \neq j}^{n} m_{ij}^{2}} \times \left(1 - \left(\frac{B_{i}}{\sum_{k} B_{k}}\right)\right)\right)$$
(2)

$$KS_{V} = \log\left(\sqrt{\sum_{j \neq j}^{n} m_{ij}^{2}} \times \operatorname{drank}(B_{i})\right)$$
(3)

式中, $KS_L$ 为是来自 Libralato 等<sup>[26]</sup>的关键种指数; $KS_v$ 为来自 Valls 等<sup>[27]</sup>的关键种指数; $P_i$ 为功能组 i 对食物网 总生物量的贡献, $B_i$ 为功能组 i 的生物量。式(3)中的缩写"drank"表示一个变量的秩。具体释义可以参见

Valls 等<sup>[27]</sup>的文章。

Table 1 Indicators of trophic network analysis										
模型参数 Model parameters	型参数 指标 del parameters Indicators		模型参数 Model parameters	指标 Indicators	单位 Units					
基础统计和能量流动	总消耗量	t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup>		Finn 平均路径长度	%					
Basic statistics and flows	总输出量	t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup>		系统杂食性指数	—					
	碎屑流入量	t $\mathrm{km}^{-2} \mathrm{a}^{-1}$		连通性指数	—					
	总呼吸量	t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup>		优势度/容纳量	%					
	总生产量	t $\mathrm{km}^{-2} \mathrm{a}^{-1}$		自由度/容纳量	%					
	总系统吞吐量	t km <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup>		多样性指数	—					
	总消耗量/总系统吞吐量	_	生态系统效率	平均转换效率	%					
	总输出量/总系统吞吐量	_	Ecosystem efficiency	主要生产量平均转换效率	%					
	碎屑流入量/总系统吞吐量	_		碎屑平均转换效率	%					
	总呼吸量/总系统吞吐量	_		碎屑总流量占比	—					
	总生产量/总系统吞吐量	_	营养级指标	群落平均营养级	—					
	总生物量/总系统吞吐量	_	Trophic indices	海洋营养指数	_					
生态系统成熟度状态	主要生产量/总呼吸量	_		高营养级指数	%					
Ecosystem maturity	主要生产量/总生物量	_		顶级消费者指标	%					
status	Finn 的循环指数	%								

表1 营养网络分析指标

# 2 结果

# 2.1 基本参数的输入和输出

总体上,随着营养级的增加,功能组的生物量下降,在能量流动图的顶部有黄鮟鱇(Lophius litulon)、鳗属 (congers)和银鲳(Silver pomfret)等高级消费者,在能量流动图的底部有初级生产者(浮游植物和碎屑) (图 2)。从ARE 估算出营养级的范围为1.000(浮游植物)—3.717(黄鮟鱇),营养级大于3的功能组有黄鮟 鱇、鳗属、鰕虎鱼科、小黄鱼、银鲳和其他底层鱼类。从EE 估算营养级的范围为1.000(浮游植物)—3.152(银 鲳),营养级大于3的功能组只有银鲳。ARE 和EE 中大多数功能组属于营养级在2—3之间的次级消费者, 且两个模型的初级消费者(浮游动物)的营养级均为2.111。两个模型中初级生产者的EE 值较低,表明这些 功能组中有较大比例的生产量流入碎屑(表2)。

ARE 的生物量流动直接或间接来自碎屑食物链。不同功能组被聚集成 5 个营养级,营养级 I—III 占生态 系统总生物量流量的 99.96%以上(图 3)。结合来自初级生产者的流动和碎屑,根据营养级估算了营养转移 效率。营养级 II—V 的营养转移效率分别为 14.92%、19.57%、19.56%和 19.01%。

EE 的生物量流动来自于初级生产力(浮游植物)食物链。不同功能组被聚集成5个营养级,营养级Ⅰ— Ⅲ占生态系统总生物量流动的99.91%以上。营养级Ⅱ—Ⅳ的营养转移效率分别为2.74%、12.57%和8.24%。 2.2 海州湾人工鱼礁和河口生态系统特征和比较

为了便于比较 ARE 和 EE 的生态指标,使用并可视化雷达图列出了两个模型的能量流动、生态效率和生态指标(图 4)。在能量流动方面,ARE 的总消耗量/总系统吞吐量(Q/TST)和总呼吸量/总系统吞吐量(R/TST)均高于 EE,其余指标低于 EE。随着生态系统的成熟,ARE 的主要生产量/总呼吸量(PP/R)、Finn 的循环指数(FCI)、Finn 平均路径长度(FMPL)、系统杂食性指数(SOI)、自由度/容纳量(O/C)和多样性指数(H)的数值高于EE,其余指标低于EE。在生态系统效率方面,ARE的平均转换效率(MTE)、主要生产量平均转

人工鱼礁 生态系统	功能组 Functional groups	渔获量 Catch/ (t/km <sup>2</sup> )	生物量 Biomass/ (t/km <sup>2</sup> )	生产量/ 生物量 P/B Production/ Biomass	消耗量/ 生物量 Q/B Consumption/ Biomass	营养级 Trophic level	生态营 养效率 EE Ecological effciency	生产量/ 消耗量 P/Q Production/ Consumption
1	鰕虎鱼科	0.016 <sup>[5]</sup>	0.172	1.980 <sup>[5]</sup>	7.400 *	3.111	0.908	0.268
2	小黄鱼	0.008[6]	0.283	1.658 <sup>[5]</sup>	5.910 *	3.101	0.970	0.281
3	其他石首鱼科	0.006 <sup>[19]</sup>	0.0830	1.067 <sup>[19]</sup>	8.363 *	2.817	0.985	0.128
4	鳗属	0.207 <sup>[5]</sup>	0.0620	3.500 <sup>[19]</sup>	13.600*	3.559	0.964	0.257
5	银鲳	0.022 <sup>[19]</sup>	0.0710	0.950 <sup>[19]</sup>	6.900 *	3.057	0.985	0.138
6	其他中上层鱼类	1.097 <sup>[5]</sup>	0.437	2.600 <sup>[5]</sup>	16.440 *	2.768	0.979	0.158
7	鲻属	0.083 <sup>[19]</sup>	0.0750	1.162 <sup>[19]</sup>	9.827 *	2.487	0.966	0.118
8	其他底层鱼类	0.010 <sup>[19]</sup>	0.0660	1.203 <sup>[19]</sup>	11.020*	3.065	0.956	0.109
9	底栖鱼类	0.016 <sup>[5]</sup>	0.0400	1.260 <sup>[17]</sup>	9.600 *	2.785	0.960	0.131
10	黄鮟鱇	0.013 <sup>[10]</sup>	0.0400	1.160 <sup>[10]</sup>	9.600 *	3.717	0.692	0.121
11	鲬	0.016 <sup>[19]</sup>	0.0700	1.180 <sup>[19]</sup>	4.120 *	2.854	0.542	0.286
12	小型鱼类	0.027 <sup>[17]</sup>	0.130	$2.300^{[10]}$	56.800 *	2.475	0.931	0.040
13	口虾蛄	0.008 <sup>[19]</sup>	0.417	8.000 <sup>[19]</sup>	30.000 <sup>[19]</sup>	2.587	0.900	0.267
14	虾类	0.400 <sup>[17]</sup>	0.352	8.000 <sup>[17]</sup>	28.000 <sup>[17]</sup>	2.562	0.999	0.286
15	蟹类	0.050 <sup>[17]</sup>	0.671	3.500 <sup>[17]</sup>	12.000 <sup>[17]</sup>	2.576	0.994	0.292
16	头足类	0.400 <sup>[17]</sup>	0.189	3.000 <sup>[17]</sup>	9.750 <sup>[17]</sup>	2.524	0.776	0.308
17	底栖动物		0.120	1.570 <sup>[17]</sup>	8.600 <sup>[17]</sup>	2.546	0.789	0.183
18	棘皮动物		0.0240	1.300 <sup>[17]</sup>	4.800 <sup>[17]</sup>	2.409	0.855	0.271
19	浮游动物		1.520	30.000 <sup>[17]</sup>	100.000 <sup>[5]</sup>	2.111	0.752	0.300
20	浮游植物		10.581	100.000 <sup>[17]</sup>		1.000	0.087	
21	碎屑		80.320 <sup>[5]</sup>			1.000	0.071	
河口生 态系统								
1	鰕虎鱼科	0.016 <sup>[5]</sup>	0.115	1.980 <sup>[5]</sup>	8.240 *	2.864	0.931	0.240
2	小黄鱼	0.008 <sup>[5]</sup>	0.0650	1.658 <sup>[5]</sup>	6.000 *	2.875	0.911	0.276
3	其他石首鱼科	0.006 <sup>[5]</sup>	0.0840	1.067 <sup>[5]</sup>	7.620 *	2.892	0.960	0.140
4	银鲳	0.022 <sup>[5]</sup>	0.0270	0.950 <sup>[19]</sup>	6.900 *	3.167	0.946	0.138
5	其他中上层鱼类	0.016 <sup>[5]</sup>	0.0130	2.300 <sup>[5]</sup>	12.900*	2.682	0.965	0.178
6	底栖鱼类	0.016 <sup>[5]</sup>	0.0280	1.260 <sup>[17]</sup>	9.600 *	2.846	0.850	0.131
7	口虾蛄	0.008 <sup>[5]</sup>	0.0730	8.000 <sup>[19]</sup>	30.000 <sup>[19]</sup>	2.367	0.974	0.267
8	虾类	0.400 <sup>[5]</sup>	0.0810	8.000 <sup>[17]</sup>	28.000 <sup>[17]</sup>	2.461	0.904	0.286
9	蟹类	0.050 <sup>[5]</sup>	0.610	3.500 <sup>[17]</sup>	12.000 <sup>[17]</sup>	2.564	0.589	0.292
10	头足类	0.400 <sup>[5]</sup>	0.154	3.000 <sup>[17]</sup>	9.750 <sup>[17]</sup>	2.337	0.782	0.308
11	底栖动物	0.400 <sup>[5]</sup>	0.310	1.570 <sup>[17]</sup>	8.600 <sup>[17]</sup>	2.616	0.298	0.183
12	浮游动物		2.665	30.000 <sup>[17]</sup>	100.000 <sup>[17]</sup>	2.111	0.401	0.300
13	浮游植物		31.180	100.000 <sup>[17]</sup>		1.000	0.036	
14	碎屑		$43.000^{[17]}$			1.000	0.045	

表 2 人工鱼礁和河口生态系统中各个功能组的基本输入和估算输出参数

\*:来自世界鱼类数据库(FishBase)的参数

换效率(MTEpp)和碎屑平均转换效率(MTEd)高于 EE; ARE 的碎屑总流量占比(PFFD)与 EE 所差无异。两 个模型的营养指标相差不大。其中营养级 II 的功能组(主要是浮游动物和底栖无脊椎动物)对碎屑的消耗均 较高(图 3)。ARE 和 EE 的 MTE 分别为 17.62%和 6.977%。对于 ARE,来自碎屑(MTEd)食物网的 MTE (17.66%)高于初级生产者(MTEpp)食物网(17.58%),但在 EE 中,来自 MTEd 的食物网(6.933%)的占比高 于来自 MTEpp 的食物网(7.03%)。ARE 和 EE 营养指数的 MTL 值分别为 2.757 和 2.412, MTI<sub>0</sub>分别为 3.559 和 3.152。不论在群落水平上(主要以 MTL 为主)上,还是在食物网顶层(主要以 MTI<sub>0</sub>、HTI 和 API 为主)上, ARE 的各项营养指数均要高于 EE。



Fig.2 Trophic flow diagram of the balanced trophic model of the artificial reef and estuary ecosystems 图中系统各组成部分按营养级从 I 到 IV 沿垂直轴排列,每一个圆形节点表示一个功能组,每条线表示节点间的流量

#### 2.3 混合营养分析和关键种指数

MTI分析表明,拖网渔业对大多数功能组具有最大的直接负面影响。由于 ARE 和 EE 中对食物资源的种 内竞争,许多功能组也对自身产生了负面影响(图 5)。包含其他中上层鱼类、口虾蛄、虾类和蟹类所在的功能 组对调节整个 ARE 结构和功能的影响最大。此外,鳗属和银鲳同属于高级消费者,二者存在竞争关系,鳗属 对其他功能组生物量的影响更大一些。在 EE 中,大多数功能组对其他功能组的影响很小。相比之下,鰕虎 鱼科生物量的增加将导致石首鱼科生物量的下降。同样,虾类和蟹类对 EE 中的大多数其他功能组产生了相 对较大的营养影响。虾类和蟹类生物量的增加导致其他中上层鱼类、底栖鱼类和银鲳等消费者数量的下降。 在较高的营养级组中,这种负面影响更为突出。两个模型中,饵料生物功能组(例如浮游动物、浮游植物)对 其他功能组均存在直接和间接影响。

由于两个生态系统的种类组成不同,功能组的关键种指数也存在较大差异。Libralato 等<sup>[26]</sup>提出的方法 表明,在 ARE 中,具有最高关键种指数的功能组是 ARE 中的鳗属(图 2)。其他群体(例如口虾蛄、中上层鱼 类、虾类和浮游动物)具有较高的关键种指数,同时它们也拥有较高的生物量,尤其是浮游植物。因此,这些





群体可以被认为是生态系统的重要结构群<sup>[26]</sup>。在 EE 中, 鰕虎鱼科是拥有最高的关键种指数的功能组, 而浮游动物、浮游植物和蟹类等被认为是重要结构群。此外, 在两个生态系统中, 关键种指数较低的功能组物种组成完全不同, ARE 为棘皮动物, EE 为其他中上层鱼类(图 6)。

用于评价关键种指数的第二种方法来自于 Valls 等<sup>[27]</sup>。在 ARE 中,将顶级捕食者的鳗属、口虾蛄、中上 层鱼类和浮游动物列为具有较高关键种指数的四个功能组。在 EE 中,浮游植物、鰕虎鱼科、浮游动物和虾类 是关键种指数较高的四个功能组。两个生态系统中,除了底栖鱼类,关键种指数较低的功能组物种组成亦完 全不同,ARE 为棘皮动物,EE 为其他中上层鱼类(图 6)。

3 讨论

# **3.1** ARE 和 EE 的结构和功能

为了实现更有效的生态系统保护和管理计划,本研究利用 Ecopath 模型对海州湾 ARE 和 EE 的结构和功能进行了表征和比较。EE 的 TST 比 ARE 大 2.83 倍,主要是由于生态系统结构和生产力的差异。EE 位于近岸区域的陆源输入位置,其海水杂质复杂多样,初级生产力水平较高<sup>[28-29]</sup>。此外,ARE 中几乎所有的物种都被捕获,包括了肉食性鱼类在内的星康吉鳗(Conger myriaster)、褐菖鲉(Sebastiscus marmoratus)和黄鮟鱇等以及一些低营养级生物(如斑鰶(Konosirus punctatus)、青鳞小沙丁鱼(Sardinella zunas)等),这就导致了高级消费者捕食猎物的能量流动较低,从而降低了 Q/TST,提高了 Ex/TST。在两个生态系统的 FD/TST(ARE:0.446;EE:0.473)、P/TST(ARE:0.488;EE:0.496)和 B/TST(ARE:0.007;EE:0.005)间的差异并不明显,这可



■ 人工鱼礁生态系统 ■ 河口生态系统



#### Fig.4 Radial plot of ecological indicators of the artificial reef and estuary ecosystems

Q/TST:总消耗量/总系统吞吐量;Ex/TST:总输出量/总系统吞吐量;FD/TST:碎屑流入量/总系统吞吐量;R/TST:总呼吸量/总系统吞吐量; P/TST:总生产量/总系统吞吐量;B/TST:总生物量/总系统吞吐量;PP/R:主要生产量/总呼吸量;PP/B:主要生产量/总生物量;FCI:Finn的 循环指数;FMPL:Finn平均路径长度;SOI:系统杂食性指数;CI:连通性指数;A/C:优势度/容纳量;O/C:自由度/容纳量;H:多样性指数; MTE:平均转换效率;MTEpp:主要生产量平均转换效率;MTEd:碎屑平均转换效率;PEED:碎屑总流量占比;MTL:群落平均营养级;MTL<sub>0</sub>: 海洋营养指数;HTI:高营养级指数;API:顶级消费者指标

能与生态系统类型、地质、水文条件上的相似性有关[19]。

总体而言,ARE 的 MTE(17.87%)高于 EE(6.57%)。这与 EE 中营养级 II 的类群消耗较高水平的初级生产力有关。因为 EE 的初级生产力和营养级 II 的生物量较高,但从营养级 II 到营养级 III 以及营养级 III 到营养级 III 的能量流动却很少。碎屑在一个系统中的回收是相当重要的,而碎屑与生物体之间的关系可能是食物 网模型的一个关键功能过程<sup>[30-31]</sup>。两个生态系统的 PEED 没有差异,且均较高(ARE:0.49;EE:0.5),说明碎 屑向营养级 II 的能量流动较高。营养指数(MTL、MTI<sub>0</sub>)可以反映渔业对生态系统的影响。由于 ARE 存在比 EE 更多的高级消费者,高营养级物种数量较多,故 MTL 和 MTI<sub>0</sub>高于 EE(图 4)。HTI 和 API 反映了顶级消费 者的营养级,两个生态系统的 HTI 和 API 均为 0,说明了海州湾海域可能经历了较大的捕捞压力,导致顶级消费者的衰退或消失。

3.2 ARE 和 EE 的营养相互作用

功能组间强烈的营养影响对生态系统的结构和功能起着重要的决定作用[32]。从两个生态系统拖网对其

44 卷

587



图 5 人工鱼礁和河口生态系统混合营养影响评价

Fig.5 Mixed trophic impact assessment of the artificial reef and estuary ecosystems

图中,如果一个受影响的功能组(包括拖网捕捞)的生物量小幅增加导致一个受影响的功能组的生物量增加,则该值为正;如果它们导致减少,则为负

他功能组的显著影响可以看出,海州湾海域经历了较大的捕捞压力。在 ARE 中,鳗属、其他中上层鱼类、虾类和蟹类生物量的增加会对多数被捕食的功能组产生直接负向影响,说明这些功能组在 ARE 中起到相互调节的作用(图 5)。在 EE 中,鰕虎鱼科、石首鱼科和银鲳对自身所在的功能组有负向影响,这与功能组内的生物 竞争有关<sup>[33-34]</sup>。而虾类生物量的增加会对多数功能在产生负向影响。研究表明,虾类作为许多生物类群的 主要猎物,对上层营养类群的负向效应较高<sup>[35]</sup>。研究还发现,与 ARE 不同,EE 中的其他中上层鱼类对其他 功能组基本没有影响。研究认为,这是由于 EE 中的其他中上层鱼类的物种较少,生物量较低的原因,可能导 致这种情况的出现。此外,在这两个生态系统中,浮游植物和碎屑物表现出最大的正向影响,有利于其他功能 组作为自下而上的控制者;因此,这两个生态系统的渔业和管理都应考虑到这些相互作用。

控制食物网的主要机制可以通过基于 *KS*<sub>L</sub>和 *KS*<sub>V</sub>值的前四个功能组的影响来表示<sup>[26-27,36]</sup>。在 ARE 和 EE 中,低营养级类群的浮游植物均被认为具有最高的 *KS*<sub>V</sub>值,但是二者的控制机制有所不同。对于 EE 来说,该区域的特殊位置使得其本身就产生大量初级生产力,自然存在自下而上的控制<sup>[28]</sup>;而在 ARE 中,可能由于物种多样性较高而存在较大生物量的浮游植物(ARE 的多样性指数(H)高于 EE(图 4))。研究表明,与多样性较低的区域相比,物种丰富的区域主要受到自下而上的控制<sup>[37-38]</sup>。然而,两种方法都表明,*KS*<sub>V</sub>较高的类群是重要的结构功能类群(比如 ARE 中的鳗属),它们通过对大量低营养级类群的负面影响来影响整个食物网(图 5),这意味着在两种生态系统中,顶级捕食者仍然存在自上而下的影响,这种影响在 ARE 中更为明显。

3.3 ARE 和 EE 的生态系统成熟度

PP/R 比值描述了生态系统的相对成熟度,成熟生态系统的 PP/R 比为1,未成熟生态系统大于1<sup>[30]</sup>。本研究中 ARE 和 EE 的 PP/R 比均不超过1,说明两个生态系统均较为成熟。从生态系统成熟度指标的结果也可以说明这一点(图4)。此外,较高的 FCI 值意味着 ARE 更好的能量回收功能,较高的 SOI 值暗示了 ARE 更复杂的食物网结构,而 A/C 值较高表明生态系统较为成熟和专业化<sup>[6,11]</sup>。成熟生态系统内部的路径长度会



**Fig.6** Relative total impact and key stone index values of functional groups in the artificial reef and estuary ecosystems  $KS_L$ :来自 Libralato 等<sup>[26]</sup>的关键种指数,  $KS_V$ :来自 Valls 等<sup>[27]</sup>的关键种指数;图中,圆的大小与生物量成正比

增加,内部联系更加复杂,导致 FMPL 和 SOI 升高<sup>[11]</sup>。然而,较高的 *O/C* 值(约比 EE 高 68.36%)表明 ARE 的 食物网更稳定<sup>[11]</sup>。与 EE 相比,ARE 较高的 *H* 值表明食物网相对不成熟,但更为复杂多样。总体上,ARE 生态系统虽然不如 EE 成熟,但其食物网结构较为多样化和稳定。

在过去的一个世纪里,海州湾海域的营养级上层生物的数量在持续减少。顶级捕食者(如海洋哺乳动物、鲨鱼等)也经历了功能性灭绝。这些变化与自然气候变化、人类涉海事业和制度革新都存在一定关系<sup>[39-41]</sup>。恢复海州湾的整体生态系统不是一件容易的事情,因为一些关键物种只在生命周期的一部分依赖于海湾。因此,海岸管理对这些迁移物种的恢复没有显著影响。近年来,中国学者在近海海域广泛开展了增殖放流工作,大量高营养级物种被放流到指定区域<sup>[42-43]</sup>。而人工鱼礁可以通过吸引这些物种,增加放流物种的多样性,从而提高食物网复杂性和生态系统稳定性,减少渔业对自然系统的压力<sup>[17-44]</sup>。在研究中,ARE 中具有丰富多样的食物网结构,也能够说明人工鱼礁对渔业资源的养护起到一定的改善作用,这也是建设人工鱼礁的初心所在。

# 4 结论

Ecopath 模型可以从较小的数据集进行建模,能够较好地概述和比较 ARE 和 EE 的结构和功能。在此基础上,认为浮游生物是具有自下而上控制效应的重要结构功能类群,顶级捕食者则控制着两个生态系统的自上而下的效应。总体而言,EE 的 FCI、FMPL、CI、SOI 和 A/C 值较高,比 ARE 更成熟,但 ARE 的 O/C 和 H 值较高,食物网结构更多样化、更稳定。相信在未来,人工鱼礁建设工作的持续进行,将有助于增强以增殖型和

#### 休闲型海洋牧场建设为基础的渔业活动的开展,并推动海州湾生态系统走向更加成熟、稳定和健康的状态。

#### 参考文献(References):

- [1] Subramaniam R C, Melbourne-Thomas J, Corney S P, Alexander K, Péron C, Ziegler P, Swadling K M. Time-dynamic food web modelling to explore environmental drivers of ecosystem change on the Kerguelen Plateau. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 641.
- [2] Hernvann P Y, Gascuel D, Grüss A, Druon J N, Kopp D, Perez I, Piroddi C, Robert M. The Celtic Sea through time and space: ecosystem modeling to unravel fishing and climate change impacts on food-web structure and dynamics. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 578717.
- [3] Darnis G, Robert D, Pomerleau C, Link H, Archambault P, Nelson R J, Geoffroy M, Tremblay J É, Lovejoy C, Ferguson S H, Hunt B P V, Fortier L. Current state and trends in Canadian Arctic marine ecosystems: II. Heterotrophic food web, pelagic-benthic coupling, and biodiversity. Climatic Change, 2012, 115(1): 179-205.
- [4] Lenz J. Microbial loop, microbial food web and classical food chain: their significance in pelagic marine ecosystems. Ergebnisse der Limnologie, 1992, (37): 265-278.
- [5] Cheng J H, Cheung W W L, Pitcher T J. Mass-balance ecosystem model of the East China Sea. Progress in Natural Science, 2009, 19(10): 1271-1280.
- [6] Coll M, Navarro J, Olson R J, Christensen V. Assessing the trophic position and ecological role of squids in marine ecosystems by means of foodweb models. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 21-36.
- [7] Polovina J J. Model of a coral reef ecosystem. Coral Reefs, 1984, 3(1): 1-11.
- [8] Byron C, Link J, Costa-Pierce B, Bengtson D. Calculating ecological carrying capacity of shellfish aquaculture using mass-balance modeling: Narragansett Bay, *Rhode* Island. Ecological Modelling, 2011, 222(10): 1743-1755.
- [9] Parrish F A, Howell E A, Antonelis G A, Iverson S J, Littnan C L, Parrish J D, Polovina J J. Estimating the carrying capacity of French Frigate Shoals for the endangered Hawaiian monk seal using Ecopath with Ecosim. Marine Mammal Science, 2012, 28(3): 522-541.
- [10] 林群,李显森,李忠义,金显仕.基于 Ecopath 模型的莱州湾中国对虾增殖生态容量.应用生态学报,2013,24(4):1131-1140.
- [11] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: a user's guide (version 5.1). Fisheries Centre, University of British Columbia. 2005.
- [12] 唐峰华, 沈新强, 王云龙. 海州湾附近海域渔业资源的动态分析. 水产科学, 2011, 30(6): 335-341.
- [13] 程军利,张鹰,张东,刘吉堂,陈双双.海州湾赤潮发生期生态环境要素分析.海洋科学进展,2009,27(2):217-223.
- [14] 章守宇,张焕君,焦俊鹏,李曰嵩,朱孔文.海州湾人工鱼礁海域生态环境的变化.水产学报,2006,30(4):475-480.
- [15] 吴涛,赵新生,刘媛,陈骁.海州湾海湾生态与自然遗迹海洋特别保护区建设与管理的现状分析.海洋开发与管理,2010,27(11): 52-54.
- [16] Li F, Xu M, Liu Q, Wang Z F, Xu W J. Ecological restoration zoning for a marine protected area: a case study of Haizhouwan National Marine Park, China. Ocean & Coastal Management, 2014, 98(9): 158-166.
- [17] Wang T, Li Y K, Xie B, Zhang H, Zhang S. Ecosystem development of Haizhou Bay ecological restoration area from 2003 to 2013. Journal of Ocean University of China, 2017, 16(6): 1126-1132.
- [18] Barbier E B, Hacker S D, Kennedy C, Koch E W, Stier A C, Silliman B R. The value of estuarine and coastal ecosystem services. Ecological Monographs, 2011, 81(2): 169-193.
- [19] Ju P L, Cheung W W L, Chen M R, Xian W W, Yang S Y, Xiao J M. Comparing marine ecosystems of Laizhou and Haizhou Bays, China, using ecological indicators estimated from food web models. Journal of Marine Systems, 2020, 202: 103238.
- [20] Pouso S, Uyarra M C, Borja Á. The recovery of estuarine quality and the perceived increase of cultural ecosystem services by beach users: a case study from northern Spain. Journal of Environmental Management, 2018, 212: 450-461.
- [21] Folpp H, Lowry M, Gregson M, Suthers I M. Fish assemblages on estuarine artificial reefs: natural rocky-reef mimics or discrete assemblages? PLoS One, 2013, 8(6): e63505.
- [22] Skilleter G A, Loneragan N R, Olds A, Zharikov Y, Cameron B. Connectivity between seagrass and mangroves influences nekton assemblages using nearshore habitats. Marine Ecology Progress Series, 2017, 573: 25-43.
- [23] 谢飞, 逄勇, 宋志尧. 海州湾海域三维潮流数值模拟. 河海大学学报: 自然科学版, 2007, 35(6): 718-721.
- [24] Súnchez F, Olaso I. Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. Ecological Modelling, 2004, 172(2/3/4): 151-174.
- [25] Pauly D, Watson R. Background and interpretation of the 'Marine Trophic Index' as a measure of biodiversity. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2005, 360(1454): 415-423.
- [26] Libralato S, Christensen V, Pauly D. A method for identifying keystone species in food web models. Ecological Modelling, 2006, 195(3/4): 153-171.

[27]	Valls A,	Coll M,	Christensen	V.	Keystone	$\operatorname{species}$ :	toward	an	operational	concept	for	marine	biodiversity	conservation.	Ecological	Monographs,
	2015, 85(	(1): 29-	- 47.													

- [28] 杨志,赵冬至,林元烧.基于 PSR 模型的河口生态安全评价指标体系研究.海洋环境科学, 2011, 30(1): 139-142.
- [29] Lan C H, Hsui C Y. The deployment of artificial reef ecosystem: modelling, simulation and application. Simulation Modelling Practice and Theory, 2006, 14(5): 663-675.
- [30] Hattab T, Ben Rais Lasram F, Albouy C, Romdhane M S, Jarboui O, Halouani G, Cury P, Le Loc'h F. An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. Journal of Marine Systems, 2013, 128: 159-174.
- [31] Corrales X, Coll M, Tecchio S, Bellido J M, Fernández Á M, Palomera I. Ecosystem structure and fishing impacts in the northwestern Mediterranean Sea using a food web model within a comparative approach. Journal of Marine Systems, 2015, 148: 183-199.
- [32] de Mutsert K, Cowan Jr J H, Walters C J. Using ecopath with ecosim to explore nekton community response to freshwater diversion into a Louisiana Estuary. Marine and Coastal Fisheries, 2012, 4(1): 104-116.
- [33] Deehr R A, Luczkovich J J, Hart K J, Clough L M, Johnson B J, Johnson J C. Using stable isotope analysis to validate effective trophic levels from Ecopath models of areas closed and open to shrimp trawling in Core Sound, NC, USA. Ecological Modelling, 2014, 282: 1-17.
- [34] 刘鸿雁,杨超杰,张沛东,李文涛,张秀梅. 基于 Ecopath 模型的崂山湾人工鱼礁区生态系统结构和功能研究. 生态学报, 2019, 39(11): 3926-3936.
- [35] Tsagarakis K, Coll M, Giannoulaki M, Somarakis S, Papaconstantinou C, Machias A. Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2010, 88(2): 233-248.
- [36] Lassalle G, Lobry J, Le Loc'h F, Mackinson S, Sanchez F, Tomczak M T, Niquil N. Ecosystem status and functioning: searching for rules of thumb using an intersite comparison of food-web models of Northeast Atlantic continental shelves. ICES Journal of Marine Science, 2013, 70(1): 135-149.
- [37] Ortiz M, Levins R, Campos L, Berrios F, Campos F, Jordán F, Hermosillo B, Gonzalez J, Rodriguez F. Identifying keystone trophic groups in benthic ecosystems: implications for fisheries management. Ecological Indicators, 2013, 25: 133-140.
- [38] Qian W Q, Chen J S, Zhang Q, Wu C L, Ma Q, Silliman B R, Wu J H, Li B, He Q. Top-down control of foundation species recovery during coastal wetland restoration. Science of the Total Environment, 2021, 769: 144854.
- [39] Nuttall M A, Jordaan A, Cerrato R M, Frisk M G. Identifying 120 years of decline in ecosystem structure and maturity of Great South Bay, New York using the Ecopath modelling approach. Ecological Modelling, 2011, 222(18): 3335-3345.
- [40] Bauer B, Gustafsson B G, Hyytiäinen K, Markus Meier H E, Müller-Karulis B, Saraiva S, Tomczak M T. Food web and fisheries in the future Baltic Sea. Ambio, 2019, 48(11): 1337-1349.
- [41] Haas B, Mackay M, Novaglio C, Fullbrook L, Haward, M. The future of ocean governance. Rev. Fish Biol. Fish. 2022, 32: 253-270.
- [42] 韩立民, 都基隆. 发展中国家海洋渔业资源增殖放流现状考察与建议. 中国渔业经济, 2015, 33(1): 16-22.
- [43] Zhang R L, Liu H, Zhang Q Q, Zhang H, Zhao J M. Trophic interactions of reef-associated predatory fishes (*Hexagrammos otakii* and *Sebastes schlegelii*) in natural and artificial reefs along the coast of North Yellow Sea, China. Science of the Total Environment, 2021, 791: 148250.
- [44] 徐从军,隋吴志,徐宾铎,张崇良,纪毓鹏,任一平等. 基于 lim-mcmc 模型研究海州湾食物网能量流动特征. 中国水产科学. 2021, 28 (1): 66-78.