

DOI: 10.12264/JFSC2025-0058

基于 LIM-MCMC 的吕泗渔场食物网能量流动特征

张虎¹, 张卓迪¹, 李鹏程², 贲成恺¹, 薛莹^{2*}, 祝超文¹, 肖悦悦¹, 祖凯伟¹,
袁健美¹, 胡海生¹, 张芮¹

1. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通 226007;

2. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003

摘要: 食物网能量流动对于维持海洋生态系统结构、功能及其稳定性具有重要意义, 有助于深入了解海洋生态系统食物网营养动力学过程及其重要性。本研究根据 2023 年在吕泗渔场海域开展的季节性生物资源调查数据, 构建了马尔科夫链蒙特卡罗逆线性模型(linear inverse model with markov chain monte carlo, LIM-MCMC), 并结合生态网络分析(ecological network analysis, ENA)探究该海域食物网能量流动特征和生态系统状态。结果表明, 该海域海洋生物可划分为 22 个功能群, 共形成 224 条能量流动路径。由浮游动物所同化的能量, 经过斑鲚(*Konosirus punctatus*)、其他底栖生物、其他软体动物等功能群向上传递, 维持着高营养级生物的生长、发育和繁殖。尽管浮游动物包括 21 条能量流出路径, 但其摄食的能量绝大部分通过呼吸消耗损失, 为 1764.70 kg/(km²·year), 未能有效地向更高营养级传递。此外, 该海域生态系统的总流量(total system throughput, TST)、总初级生产力(total primary production, TPP)、总初级生产力/总呼吸(total primary production/total respiration, TPP/TR)和系统连接指数(connectance, C)分别为 5421.34 kg/(km²·year)、1803.92 kg/(km²·year)、1.00 和 0.41。另外, 系统的发展程度(extent of development, AC)、约束效率(constraint efficiency, CE)、芬恩循环指数(Finn's cycling index, FCI)、协同效应指数(synergism index, b/c)、主导地位的间接效应(dominance indirect effects, i/d)等生态网络分析(ecological network analysis, ENA)指标分别为 0.93、0.75、0.24、1.32、5.46。对比其他海域生态系统, 该海域生态系统规模较大、更成熟, 食物网结构也相对复杂, 能够在较大程度上抵御外界扰动。此外, 该海域生态系统发展空间较大、网络约束较低, 对能量利用效率较低, 具有较高的可持续性。本研究将为吕泗渔场海域食物网营养动力学深入研究以及该海域渔业资源的科学管理提供科学依据。

关键词: 吕泗渔场; LIM-MCMC; 生态网络分析; 食物网能量流动; 生态系统状态

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)07-1044-13

吕泗渔场位于东、黄海交界处, 处于黄海暖流、长江径流和苏中、苏北沿岸水团 3 个不同水系的交汇处^[1]。该海域水体营养物质丰富, 各种浮游生物种类繁多、数量较大, 是多种重要渔业生物的产卵场、育幼场和索饵场, 也是江苏省近岸的重要渔场^[2-3]。然而, 近年来由于受到持续高强度的捕捞和气候变化等多重压力的影响^[4], 该海域渔业资源呈现明显的衰退趋势, 且生态系统特

征也已发生改变^[5]。因此, 有必要加强对吕泗渔场海域食物网能量流动特征的了解, 以实现该海域渔业资源的可持续利用和生态系统的健康发展。

量化食物网种间的能量流动, 对于深入解析生态系统的结构和功能是至关重要的^[6]。然而, 在水域生态系统中, 有关食物网种间能量流动数据的测量是极为困难的, 从而造成数据集的“不完整”。在此背景下, 逆线性模型(linear inverse

收稿日期: 2025-03-10; 修订日期: 2025-04-24.

基金项目: 渔业生态与资源监测项目(2024-SJ-100); 水产种质资源保护区管护项目(2024-SJ-108).

作者简介: 张虎, 男, 正高级工程师, 从事海洋生态与渔业资源研究. Email: ahu80@163.com

通信作者: 薛莹, 教授, 主要从事渔业资源生态学研究. E-mail: xueying@ouc.edu.cn

model, LIM)应运而生。该模型基于食物网营养动力学原理,通过平衡方程和不平衡方程共同构建的食物网营养动力学模型^[7],可对食物网能量流动进行估算。需要注意的是,尽管 LIM 基于“不完整”的数据集,能够提供无限数量符合限制条件的食物网能量流动模式,但无法确定“最佳”解决方案。基于此, van den Meersche 等^[8]提出在 LIM 的基础上结合马尔科夫链蒙特卡罗算法(Markov chain monte carlo, MCMC),通过提供生态系统中食物网能量流动的概率分布,以有效避免低估食物网的规模和复杂性等问题^[9-10]。马尔科夫链蒙特卡罗算法的逆线性模型(linear inverse model with markov chain monte carlo, LIM-MCMC),通过对提供的约束条件,建立食物网能量流动模式的解空间,对其所定义的解空间进行充分取样,并计算能量流动的均值,在很大程度上考虑了数据和模型固有的不确定性^[11]。目前, LIM-MCMC 已被广泛用于全球多个水域生态系统中的食物网能量流动研究^[12-16],能够有效弥补在食物网功能分析过程中,因能量流动数据集“不完整”导致的缺陷,为食物网能量流动和营养动力学的深入研究提供了有效方法。

基于此,本研究根据 2023 年在吕泗渔场海域开展的季节性渔业资源和栖息环境综合调查数据,构建了该海域 LIM-MCMC,并结合生态网络分析(ecological network analysis, ENA),探究该海域食物网能量流动特征和生态系统状态,旨在为吕泗渔场海域食物网营养动力学的深入研究提供科学依据,并为该海域生态系统的修复和渔业资源的可持续利用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 数据来源

1.1.1 调查数据 调查数据来自 2023 年春季(4 月)和秋季(9 月)在吕泗渔场海域进行的渔业生物资源调查,包括游泳生物、浮游植物、浮游动物和底栖生物。调查范围在 31°00'N—34°00'N、122°30'E 以西的海域,两个航次共有站位设置如图 1。调查船只为“苏赣渔 03698”的单拖网作业渔船,船长 32.60 m,船宽 6.30 m,功率 110 kW。调

查网具:网口周长×网身全长(125.32 m× 59.10 m),网口宽度 12.00 m,囊网网目 20.00 mm,全长 59.00 m。各调查站位拖速 2.50 n mile/h 左右,持续拖网约 1 h。调查方法遵守海洋监测规范第 7 部分(GB 17378.7—2007)和海洋调查规范第 6 部分(GB/T 12763.6—2007)。

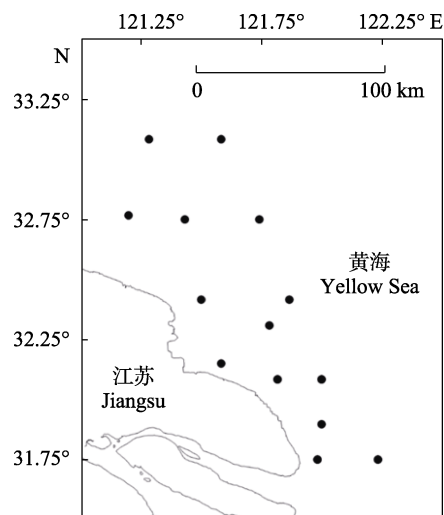


图 1 吕泗渔场海域采样站位分布图

Fig. 1 Sampling stations in the Lvsu fishing ground

1.1.2 模型输入参数 模型输入参数包括各功能群的生物量(biomass, B)、生产量/生物量(production/biomass, P/B)、消耗量/生物量(consumption/biomass, Q/B)、未同化量/生物量(unassimilated/biomass, U/B)和呼吸量/生物量(respiration/biomass, R/B)。其中,游泳动物各功能群的生物量采用扫海面积法估算,单位为 $\text{kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 。底栖生物采用 0.20 m^2 的静立式采泥器,各站位重复 3 次有效采样。此外,浮游动物和浮游植物生物量分别采用浅水 I 和 III 型网进行垂直拖网调查,网目分别为 $507 \mu\text{m}$ 和 $169 \mu\text{m}$ 。需要注意的是,本研究纳入碎屑的能量流动,生物量采用 Pauly 等^[17]提出的经验公式进行估算,公式如下:

$\log_{10}(D) = -2.41 + 0.954 * \log_{10}(PP) + 0.863 * \log_{10}(E)$
式中, D 为碎屑的现存量 $\text{g} \cdot \text{C}/\text{m}^2$, PP 为初级生产 $\text{g} \cdot \text{C}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, E 为真光层深度^[18]。此外,浮游植物初级生产力 $[\text{g} \cdot \text{C}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})]$ 转化为湿重浮游植物 $[\text{g}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})]$,含碳比为 10 : 1^[18]。

其他生物学属性参数, 如 P/B 、 Q/B 、 U/B 和 R/B 来源较为广泛, 主要参考相关海域已发表的历史文献^[13,19-27]。

1.2 胃含物分析

胃含物分析作为一种传统的分析方法, 常用于研究难以直接观察的捕食者-饵料关系, 特别是在水生生态系统^[28]。该方法采用体式显微镜(OLYMPUS SZ61)将饵料生物鉴定至最小分类阶元, 并采用精度为 0.0001 g 的精密分析天平(MS105DU)称重, 探究海洋生物的能量来源, 包括食物组成及其摄食比例^[29]。食物网各物种的摄食比例根据摄食每一种饵料的重量占样品胃含物中所有饵料总重量的比例决定。其中, 鱼类的食物组成及其摄食比例通过分析该海域调查获得的胃含物样品获得, 其他种类的食性数据来自 FishBase 数据库(www.fishbase.org)和相关海域摄食研究的历史文献^[30-35]。

1.3 功能群划分及其摄食矩阵

该海域生物群落的功能群划分是基于物种的优势度, 并结合其摄食习性、栖息环境的相似性以及分类学和生物学特征等多方面因素综合考虑的。基于该海域生物群落的功能群划分, 构建食物网的摄食矩阵, 基本覆盖生态系统能量流动的全过程。其中, 采用相对重要性指数(index of relative importance, IRI)来衡量群落中各物种的优势度^[36], 并基于此判断该海域各物种在群落中的相对重要性^[37]。IRI 的计算公式具体如下:

$$\text{质量百分比}(W\%) = \frac{\text{某鱼类生物量}}{\text{所有鱼类总生物量}} \times 100\%$$

$$\text{个数百分比}(N\%) = \frac{\text{某鱼类尾数}}{\text{所有鱼类总尾数}} \times 100\%$$

$$\text{出现频率}(F\%) = \frac{\text{某鱼类出现次数}}{\text{调查站位总数}} \times 100\%$$

$$\text{IRI} = F\% \times (N\% + W\%)$$

最终, 将各物种的食性分析数据按功能群的划分结果进行合并, 以构建该海域食物网的摄食矩阵。

1.4 LIM-MCMC

1.4.1 模型原理及构建 本研究中, LIM-MCMC 的原理及构建同张虎等^[38]在江苏近海北部海域

的研究。需要注意的是, 约束能量流动值的限制主要依据文献中^[13,19-27]各功能群 P/B 、 Q/B 、 U/B 和 R/B 的最大值和最小值范围, 并结合生物量对具体的食物网能量流动加以限制。例如生产量(production, P)是根据 B 和 P/B 来计算。具体来说, 若功能群 i 的 P/B 范围为 $a \leq P/B \leq b$, 则对应 P 的范围为 $a \cdot B \leq P \leq b \cdot B$ 。在本研究中, 能量传递以生物湿重表示, 单位为 $\text{kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 。

1.4.2 模型调试 在模型调试的过程中, 参数“iter”和“jmp”的设置是至关重要的, 分别定义了返回的迭代次数和跳跃大小^[39-40]。本研究中, 通过评估食物网能量流动的变异系数(coefficient of variation, CoV)以确认模型解集的质量^[41], 将参数“iter”和“jmp”分别设置为 3000 和 5^[8]。CoV 的具体公式如下:

$$\text{CoV} = \frac{\text{SD}}{\text{Mean}} \times 100\%$$

式中, CoV 是变异系数, SD 是标准偏差, Mean 是平均值。

1.5 生态网络分析

ENA 作为一种有效工具, 以系统生态学为导向广泛应用于评估生态系统状态^[42]。ENA 不仅可以揭示生态系统内部隐藏的关系, 而且能够进行营养结构分析、关键物种分析、能量流动分析、系统发展和增长分析以及网络不确定性分析等方面^[43-45]。这些指标包括多个方面且被证明对描述生态系统是非常有效的^[46], 如基本特征指数、路径分析指数、网络不确定性指数、系统发展和增长指数以及环境分析指数(表 1)。上述 ENA 指标均通过 NetMatCalc 软件计算^[47], 具体如表 1 所示。

2 结果与分析

2.1 吕泗渔场海域优势种和重要种

根据吕泗渔场海域物种的 IRI 计算结果(表 2): 该海域的优势种有 3 种, 分别为斑鰈(*Konosirus punctatus*)、三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)和凤鲚(*Coilia mystus*); 该海域的重要种有 13 种, 包括黑鳃梅童鱼(*Collichthys niveatus*)、鲢(*Miichthys miiuy*)、龙头鱼(*Harpadon nehereus*)等。

表 1 生态网络分析指标

Tab. 1 Ecological network analysis indicators

生态网络分析 ecological network analysis	指数名称 index name	简称 code
基本特征指数 general indices	生态系统总流量 total system throughput	TST
	总呼吸 total respiratory flows	TR
	流向碎屑的能量 total flows into detritus	TDET
	总初级生产量 total primary production	TPP
	总初级生产量/总呼吸 total primary production/total respiration	TPP/TR
	总初级生产力/总生物量 total primary production/total biomass	TPP/TB
	连接数 number of links	L
	系统连接指数 connectance	C
	区室化 compartmentalization	C'
	平均链接权重 average link weight	TST/ L
路径分析指数 pathway analysis indices	平均隔间流量 average compartment throughflow	TST/ n
	系统循环总流量 total system cycled throughflow	TSTc
	系统非循环总流量 total system non-cycled throughflow	TSTs
	芬恩循环指数 finn's cycling index	FCI
	平均路径长度 average path length	APL
网络不确定性指数 network uncertainty indices	平均相互信息 average mutual information	AMI
	统计不确定性 statistical uncertainty	H_R
	条件的不确定性 conditional uncertainty	D_R
	实现的不确定性 realized uncertainty	RU_R
	网络约束 network constraint	H_C
	约束效率 constraint efficiency	CE
系统发展和增长指数 system development and growth indices	优势 ascendancy	A
	开发能力 development capacity	DC
	开销 overhead	Φ
	发展程度 extent of development	AC
环境分析指数 environmental analysis indices	同质化 homogenization	H_P
	协同效应指数 synergism index	b/c
	主导地位的间接效应 dominance indirect effects	i/d

表 2 吕泗渔场海域的优势种和重要种

Tab. 2 Dominant species and important species in the Lvsì fishing ground

类型 type	物种名称 species name	相对重要性指数 index of relative importance
优势种 dominant species	斑鲆(<i>Konosirus punctatus</i>)	2413.37
	三疣梭子蟹(<i>Portunus trituberculatus</i>)	2344.67
	凤鲆(<i>Coilia mystus</i>)	1112.20
重要种 important species	黑鳃梅童鱼(<i>Collichthys niveatus</i>)	907.51
	鲢(<i>Miichthys miiuy</i>)	741.05
	龙头鱼(<i>Harpadon nehereus</i>)	474.02
	黄鲫(<i>Setipinna tenuifilis</i>)	446.52
	棘头梅童鱼(<i>Collichthys lucidus</i>)	378.50
	刀鲚(<i>Coilia ectenes</i>)	280.56
	葛氏长臂虾(<i>Palaemon gravieri</i>)	255.45
	口虾蛄(<i>Oratosquilla oratoria</i>)	242.37
	鲛(<i>Liza haematocheila</i>)	221.50
	哈氏仿对虾(<i>Parapenaeopsis hardwickii</i>)	212.28
	日本鳀(<i>Charybdis japonica</i>)	207.03
	北鲳(<i>Pampus punctatissimus</i>)	136.43
	红线黎明蟹(<i>Matuta planipes</i>)	101.19

2.2 功能群划分和摄食矩阵

基于该海域优势种并结合物种的摄食习性、栖息环境相似性以及分类学和生物学特征等多方面综合因素,将该海域的生物群落划分为 22 个功能群,基本覆盖了该海域生态系统的食物网能量流动全过程。功能群划分及其物种组成既包括该海域的优势种和重要种,如斑鲹、三疣梭子蟹、凤鲚和口虾蛄(G1—G3 和 G7),也包括分类地位、摄食习性和生态习性相似的物种,如石首鱼科、鳀科、长

臂虾科、对虾科、头足类、舌鳎科、虾虎鱼科、带鱼科、其他蟹类、其他虾类、其他底层鱼类和其他中上层鱼类等功能群(G4—G6、G8—G16),以及棘皮动物、其他软体动物、其他底栖生物、浮游动物、浮游植物和有机碎屑(G17—G22)。基于此,结合参考文献确定该海域 LIM-MCMC 各功能群的输入参数(表 3)。最终,基于功能群划分结果结合胃含物分析的食物组成及其摄食比例,共同构建该海域食物网物种间相互作用的摄食矩阵。

表 3 吕泗渔场海域 LIM-MCMC 的输入参数
Tab. 3 Input parameters of LIM-MCMC in Lvsì fishing ground

编号 No.	生物量 kg/km ²	生产量/生物量 <i>P/B</i>	消耗量/生物量 <i>Q/B</i>	排泄量/生物量 <i>U/B</i>	呼吸量/生物量 <i>R/B</i>
G1	678.85	2.37	5.98	0.10–0.50	0.52–0.55
G2	134.27	3.50	11.00	0.10–0.50	0.55–0.75
G3	44.77	4.60	6.06	0.10–0.50	0.50–0.75
G4	149.32	1.15–4.60	5.90–9.10	0.10–0.50	0.52–0.55
G5	74.55	2.37–2.70	5.98	0.10–0.50	0.52–0.55
G6	3.93	7.69	25.00	0.10–0.50	0.55–0.75
G7	13.98	1.34–8.00	7.43–30.00	0.10–0.50	0.52–0.55
G8	4.08	1.84–5.65	13.00–26.90	0.10–0.50	0.52–0.75
G9	2.98	2.00–4.59	7.00–17.55	0.10–0.50	0.52–0.55
G10	9.16	0.74–1.46	5.60–16.10	0.10–0.50	0.52–0.55
G11	1.15	1.59	4.70	0.10–0.50	0.52–0.55
G12	7.42	0.80	4.50	0.10–0.50	0.50–0.75
G13	73.27	3.50	12.00	0.10–0.50	0.55–0.75
G14	19.84	3.75–8.80	24.90–30.00	0.10–0.50	0.55–0.75
G15	295.36	0.63–4.60	1.40–9.90	0.10–0.50	0.50–0.75
G16	10.31	0.46–2.37	3.10–18.70	0.10–0.50	0.52–0.55
G17	112.51	1.20–4.50	3.58–16.70	0.10–0.50	0.55–0.75
G18	1245.50	6.00	27.00	0.10–0.50	0.55–0.75
G19	210.84	1.57–5.00	8.60–20.00	0.10–0.50	0.55–0.75
G20	5002.07	25.00–40.00	122.10–180.03	0.10–0.50	0.70–0.93
G21	16900.04	106.52	/	0.05–0.50	0.05–0.30
G22	46131.12	/	/	/	/

注: G1—G22 分别表示 22 个功能群。
Note: G1–G22 respectively represent 22 functional groups.

2.3 食物网及其能量流动路径

基于吕泗渔场海域的摄食矩阵,通过 LIM-MCMC 构建该海域的食物网能量流动关系,各功能群之间的总连接数为 224,即该海域食物网共包含 224 条能量流动路径(图 2)。

依据能量流动值,由小到大将其划分为 4 组,

包括 a、b、c 和 d,划分依据分别为[0.00, 1.00) kg/(km²·year)、[1.00, 10.00) kg/(km²·year)、[10.00, 100.00) kg/(km²·year)和[100.00, +∞) kg/(km²·year)。a 区间包括 210 条能量流动路径,占总路径数的 86.07%,主要发生在中、高营养级功能群之间(图 3a)。b 区间共包含 9 条能量流动路径,占总路径数的

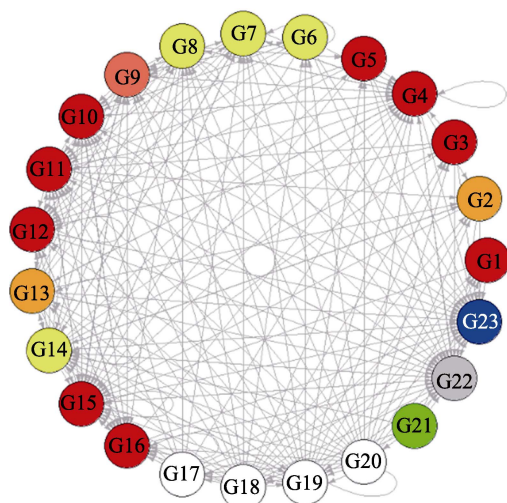


图 2 吕泗渔场海域食物网能量流动图

G1—G22 表示 22 个功能群。G23 (蓝色)表示呼吸消耗。

灰色表示碎屑; 绿色表示浮游植物; 白色表示其他, 包括浮游动物、其他底栖生物、其他软体动物和棘皮动物;

黄色表示虾类; 橙色表示蟹类; 橙红色表示头足类;

红色表示鱼类。→表示能量流入方向。

Fig. 2 Energy flow of food webs in the Lvsu fishing ground. G1—G22 respectively represent 22 functional groups. G23 (blue) represents respiration. Gray indicates detritus; green is phytoplankton; white indicates others, including zooplankton, other benthos, other mollusks, and echinoderms; yellow indicates shrimps; orange represents crabs; orange-red indicates cephalopods; red is for fish. → indicates the direction of energy flow.

3.69%。其中, 其他底栖生物→呼吸消耗(x189)、其他软体动物→斑鲽(x152)、斑鲽→呼吸消耗(x3)、其他软体动物→其他底栖生物(x167)、有机碎屑→其他软体动物(x223)和斑鲽→其他底层鱼类(x1)等路径具有较高的能量流动, 分别为 $3.82 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 、 $3.01 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 、 $2.35 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 、 $1.99 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 、 $1.92 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 和 $1.61 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 。不难看出, 其他底栖生物、其他软体动物和斑鲽等功能群作为能量向上传递的桥梁(图 3b)。c 区间共包含 2 条能量流动路径, 占总路径数的 0.82%。具体能量流动路径包括浮游植物→其他软体动物(x213)和其他软体动物→呼吸消耗(x169), 其能流值分别为 $33.58 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 和 $26.02 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 。其中, 能量从浮游植物流向其他软体动物是用于维持整个生态系统能量供应的重要路径(图 3c)。从 d 区间可以看出, 能量流

动值超过 $100.00 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$ 的路径有 3 条, 占总路径的 1.23%。浮游植物通过光合作用固定的能量为 $1801.99 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 主要流向浮游动物, 即浮游植物→浮游动物(x215)。其中, 绝大部分能量通过浮游动物的呼吸消耗损失, 为 $1764.70 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 未能有效地向更高营养级进行传递(图 3d)。

各功能群具体的能量流入和流出路径数如表 4 所示, 石首鱼科、头足类、虾虎鱼科、其他虾类、其他底层鱼类、其他底栖生物和有机碎屑功能群的能量流动路径相对较为复杂, 能量流动路径数(流入和流出)占食物网总路径数的比例分别为 12.89%、10.67%、12.00%、12.44%、13.33%、12.00%和 12.00%。需要注意的是, 尽管个别功能群的能量流动路径数占总路径数比例较高, 但可能出现流入或流出路径数极少, 如浮游动物和其他软体动物仅包含 1 条或 2 条能量流入路径, 而斑鲽、三疣梭子蟹和舌鳎科的能量流出路径较少(表 4)。

2.4 生态网络分析

吕泗渔场海域生态系统的 ENA 结果如表 5 所示。该海域生态系统总流量(total system throughput, TST)为 $5421.34 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 其中总呼吸(total respiratory flows, TR)为 $1801.99 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 流向碎屑的能量(total flows into detritus, TDET)为 $1.93 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 分别占总流量的 33.24%和 0.04%。生态系统的总初级生产量(total primary production, TPP)为 $1803.92 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 总初级生产量/总生物量(total primary production/total biomass, TPP/TB)为 25.36, 总初级生产量/总呼吸(total primary production/total respiration, TPP/TR)为 1.00。此外, 该生态系统中的系统循环总流量(total system cycled throughflow, TSTc)为 $1765.95 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, 系统非循环总流量(total system non-cycled throughflow, TSTs)为 $5487.87 \text{ kg}/(\text{km}^2 \cdot \text{year})$, TSTc 占比 24.35%, 即芬恩循环指数(Finn's cycling index, FCI)为 0.24。其他 ENA 指标的具体结果见表 5。

2.5 与其他海域的比较

如表 6 所示, 吕泗渔场海域生态系统的 TST 高于莱州朱旺、海州湾和黄河口, 但明显低于枸

杞岛海藻场和江苏近海北部海域。该海域生态系统的 TPP/TR 低于其他海域。此外, 吕泗渔场海域生态系统的系统连接指数(connectance, C)为 0.41,

相较于上述其他海域生态系统处于较高水平, 表明该海域生态系统食物网物种间相互作用的复杂性较高, 食物网的结构也相对较为复杂。

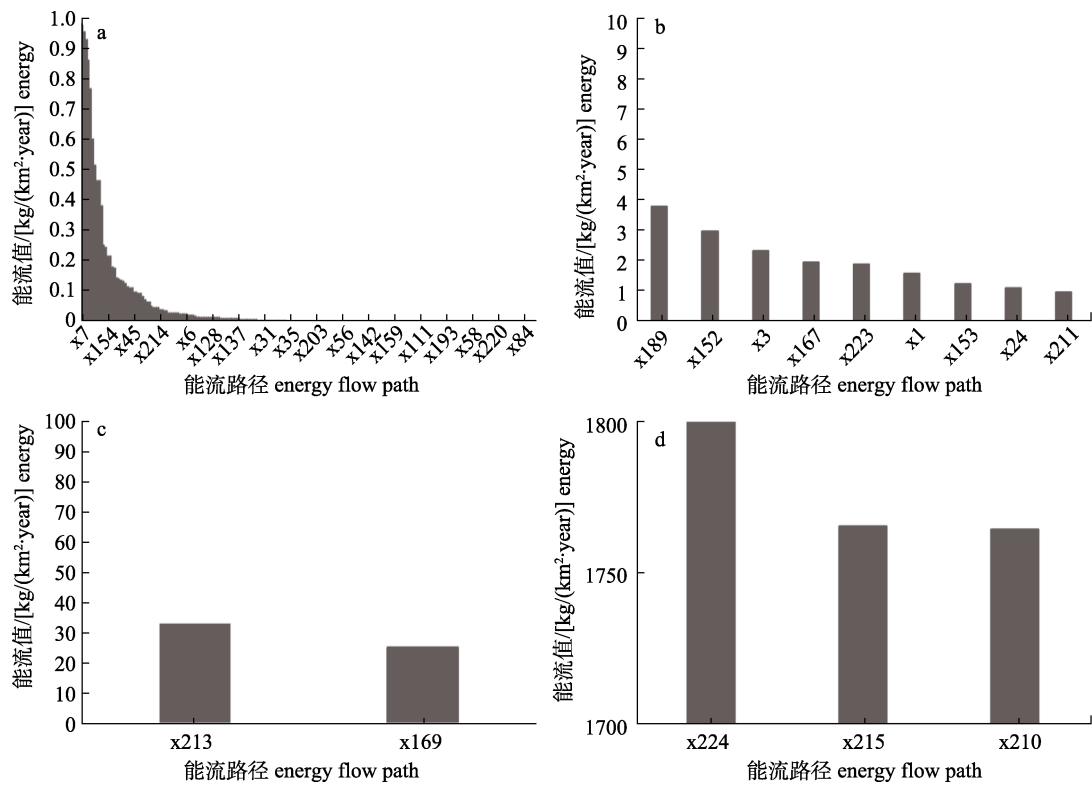


图 3 吕泗渔场海域 4 组食物网能流路径图
Fig. 3 Energy flows in the food webs of Lvsi fishing ground

表 4 吕泗渔场海域食物网各功能群能量流入和流出路径数

Tab. 4 The ratio of energy flow paths of each functional group in the food web in the Lvsi fishing ground							
编号 No.	能量流入路径数 number of energy inflow paths	能量流出路径数 number of energy outflow paths	占总路径数比例/% percentage of total paths/%	编号 No.	能量流入路径数 number of energy inflow paths	能量流出路径数 number of energy outflow paths	占总路径数比例/% percentage of total paths/%
G1	4	3	3.11	G12	14	4	8.00
G2	7	4	4.89	G13	7	14	9.33
G3	4	6	4.44	G14	11	17	12.44
G4	18	11	12.89	G15	20	10	13.33
G5	4	6	4.44	G16	13	9	9.78
G6	4	8	5.33	G17	4	11	6.67
G7	11	10	9.33	G18	2	18	8.89
G8	8	9	7.56	G19	7	20	12.00
G9	11	13	10.67	G20	1	21	9.78
G10	15	5	8.89	G21	1	7	3.56
G11	16	11	12.00	G22	21	6	12.00

注: G1—G22 分别表示 22 个功能群。加粗表示能流路径占总路径的比例大于 10.00%; 斜体表示能流路径占总路径的比例较大, 但流入或流出数量较少。
Note: G1—G22 respectively represent 22 functional groups. Bold indicates that the proportion of energy flow path in total path is greater than 10.00%. Italics indicate that the energy flow path accounts for a larger proportion of the total path, but the inflow or outflow number is small.

表 5 吕泗渔场海域生态网络分析
Tab. 5 Ecological network analysis in the
Lvsi fishing ground

生态网络分析 ecological network analysis	简称 code	值 value
基本特征指数 general indices	TST	5421.34
	TR	1801.99
	TDET	1.93
	TPP	1803.92
	TPP/TR	1.00
	TPP/TB	25.36
	L	223
	C	0.41
	C'	0.62
	TST/ L	24.31
路径分析指数 pathway analysis indices	TST/ n	329.72
	TSTc	1765.95
	TSTs	5487.87
	FCI	0.24
	APL	1.99
	AMI	1.60
网络不确定性指数 network uncertainty indices	H_R	1.67
	D_R	6.46
	RU_R	0.96
	H_C	75.97
	CE	0.75
	A	8689120.60
系统发展和增长指数 system development and growth indices	DC	9389629.22
	Φ	700508.62
	AC	0.93
	H_P	0.40
环境分析指数 environmental analysis indices	b/c	1.32
	i/d	5.46

在此基础上,本研究选择 5 个 ENA 指标以比较不同海域生态系统的不确定性和发展差异(表 7),包括发展程度(extent of development, AC)、约束效率(constraint efficiency, CE)、FCI、协同效应指数(synergism index, b/c)和主导地位的间接效应(dominance indirect effects, i/d)。其中,吕泗渔场海域生态系统较其他海域生态系统的 AC 最高,为 0.93。该海域生态系统的 CE 和 FCI 分别为 0.75 和 0.24,相比于其他海域生态系统处于较高水平。此外, i/d 为 5.46。在比较的几个生态系统中,吕泗渔场海域生态系统的 i/d 指数较高,表明较其他海域生态系统而言该生态系统的可持续性较高。而 b/c 相较于其他生态系统处于较低水平,为 1.32。

表 6 吕泗渔场海域与其他海域总体特征参数的比较
Tab. 6 Comparison of characteristic parameters between
the Lvsi fishing ground and other marine ecosystems

研究海域 study area	TST	TPP	TPP/TR	C
吕泗渔场海域(本研究) Lvsi fishing ground (this study)	5421.34	1803.92	1.00	0.41
莱州朱旺人工渔礁区 ^[48] Zhuwang, Laizhou Artificial reef ecosystem	3390.13	1026.94	1.04	0.44
枸杞岛海藻场 ^[49] Gouqi kelp bed zone	28019.00	11604.00	1.25	0.22
江苏近海北部海域 ^[38] northern waters of Jiangsu Province	6345.21	1695.90	1.05	0.40
海州湾 ^[23] Haizhou Bay	4790.69	2202.04	7.09	0.43
黄河口 ^[19] Yellow River Estuary	3126.35	1353.65	3.45	0.38

表 7 吕泗渔场海域与其他海域生态系统稳定性
和发展参数的比较
Tab. 7 Comparison of ecosystem stability and development
parameters between the Lvsi fishing ground and other
marine ecosystems

研究海域 study area	AC	CE	FCI	b/c	i/d
吕泗渔场海域(本研究) Lvsi fishing ground (this study)	0.93	0.75	0.24	1.32	5.46
江苏近海北部海域 ^[38] northern waters of Jiangsu Province	0.65	0.71	0.06	1.12	6.09
Gulf of Riga ^[50]	0.59	0.65	0.05	3.29	1.19
Takapoto ^[51]	0.45	0.52	0.27	3.76	3.28

3 讨论

本研究通过构建吕泗渔场海域的 LIM-MCMC 结合 ENA,研究了该海域食物网能量流动特征及其生态系统状态。研究发现,该海域生态系统的整体能量流动分布由低营养级向高营养级逐渐减少,呈典型的金字塔能量流动^[52]。在食物网能量流动中,其他软体动物和斑鲷作为能量向上传递的桥梁,维持着高营养级功能群的生长、发育和繁殖等生命活动。这些功能群在能量由低向高营养级的流动过程中发挥着至关重要的作用,其能量流入或流出发生变化会通过上行控制(bottom-up control)或下行控制(top-down control)直接对整个食物网能量传递产生影响^[13]。

食物网作为一个有机的统一整体,各营养级生物共同维持着海域生态系统的稳定。然而,各营养级生物所包含的能量流动路径数量存在较大差异。除顶级捕食者外,中、高营养级生物的能量流入和流出路径数量相对较高,但多数能量流动值较低,表现为弱相互作用,而具有更高的缓冲能力^[53]。在外界环境因素受到扰动时,该海域生态系统的食物网能够通过调整不同能量流动路径的能量流动分配比例,以维持各功能群的能量收支平衡,对维持生态系统的稳定性具有重要调节作用^[54]。此外,低营养级功能群,如浮游植物和浮游动物是众多物种的聚合,它们作为食物网底层能量供应者,在生态系统中也发挥着重要作用。特别是,当前气候变化对海洋生物和生态系统的影响是无可争议的,且处于持续的动态变化过程中^[55]。已有研究表明^[56],部分海域低营养级生物的数量,在气候变化下可能会发生强烈改变。因此,针对低营养级生物的保护,将有利于缓解气候变化对该海域生态系统的影响。

通过与其他海域生态系统比较发现,吕泗渔场海域生态系统的 TPP/TR 为 1.00, TDET 较少,表明该海域的生态系统处于相对成熟状态,较少能量通过有机碎屑进入生态系统再循环过程。此外,该海域的 C 处于较高水平,表明食物网种间的相互作用较为紧密,食物网结构的复杂性较高,能够在较大程度上抵御外界扰动的影响^[54-55]。在生态系统不确定性和发展参数方面,CE、AC、b/c 和 i/d 表明,该海域生态系统具有较高的系统发展程度、再生潜力和系统发展空间以及较高自我可持续性,即生态系统能量循环较快,系统较发达^[43-44,47]。需要注意的是,浮游植物→浮游动物(x215)的能量绝大部分通过浮游动物的呼吸消耗损失,未能有效地向更高营养级进行传递。其主要原因可能在于食物网中缺乏摄食浮游动物的功能群,或摄食浮游动物的功能种群规模较小所致。然而,在该海域生态系统的食物网中,浮游动物包括 21 条能量流出路径,且不乏对其摄食强度较高的功能群,如凤鲚(G3)、鳀科(G5)、其他中上层鱼类(G16)和棘皮动物(G17)。因此,今后可通过适当增加浮游动物食性鱼类的增殖放流,有效提

高该海域生态系统对低营养级能量的利用,从而提升对该海域生态系统能量的利用效率。

尽管本研究在模型构建的过程中,综合多方面因素进行功能群的划分,但仍不可避免地造成数据信息的掩盖或丢失^[57]。由于功能群是多个物种或同一物种不同生活史阶段的组合,其势必增加了该功能群能量流动路径数量的可能性^[58],从而降低我们对功能群内具体物种或年龄阶段如何影响种群动态能力的全面理解^[59]。因此,今后在 LIM-MCMC 的构建过程中,除了选择合理的物种聚合方法和功能群数目,应尽可能提高数据精度,包括提升海洋生物的鉴别能力和鱼类生活史的划分,减少模型构建过程中的信息丢失,以更真实、准确地反映生态系统中食物网能量流动的特征和变化情况。

参考文献:

- [1] Chen X J. Fishery Resources and Fishery Science[M]. Beijing: Ocean Press, 2004. [陈新军. 渔业资源与渔场学[M]. 北京: 海洋出版社, 2004.]
- [2] Xu J. Ecological group and resources of the nekton in the coastal water of lvsu fishing ground[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014. [徐捷. 吕泗渔场沿岸海域游泳生物群落结构及资源分布特征[D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.]
- [3] Hu W B, Zhang S, Shu R L, et al. Characteristics of microplastics pollution for economic fish in Lüsü fishing ground[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2024, 39(3): 490-497. [胡文博, 张硕, 舒瑞霖, 等. 吕泗渔场经济鱼类的微塑料污染特征[J]. 大连海洋大学学报, 2024, 39(3): 490-497.]
- [4] Vassilides J M, Jensen O P. Quantitative vs. semiquantitative ecosystem models: Comparing alternate representations of an estuarine ecosystem[J]. Journal of Coastal Research, 2017, 78: 287-296.
- [5] Cao L, Chen Y, Dong S L, et al. Opportunity for marine fisheries reform in China[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(3): 435-442.
- [6] Berlow E L, Neutel A M, Cohen J E, et al. Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities[J]. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(3): 585-598.
- [7] Niquil N, Saint-Béat B, Johnson G A, et al. Inverse

- Modeling in Modern Ecology and Application to Coastal Ecosystems[M]//Treatise on Estuarine and Coastal Science. Amsterdam: Elsevier, 2011: 115-133.
- [8] Van den Meersche K, Soetaert K, Oevelen D V. Xsample(): An R Function for sampling linear inverse problems[J]. Journal of Statistical Software, 2009, 30(1): 1-15.
- [9] Kones J K, Soetaert K, van Oevelen D, et al. Gaining insight into food webs reconstructed by the inverse method[J]. Journal of Marine Systems, 2006, 60(1-2): 153-166.
- [10] Johnson R W, McElhaney J. Postherpetic neuralgia in the elderly[J]. International Journal of Clinical Practice, 2009, 63(9): 1386-1391.
- [11] Gerber G, Brooker B, Scharler U M. Automated workflow for incorporation and evaluation of data uncertainty in ecological networks with autoLIMR[J]. Ecological Informatics, 2023, 78: 102375.
- [12] Chaalali A, Saint-Béat B, Lassalle G, et al. A new modeling approach to define marine ecosystems food-web status with uncertainty assessment[J]. Progress in Oceanography, 2015, 135: 37-47.
- [13] Xu C J, Sui H Z, Xu B D, et al. Energy flows in the Haizhou Bay food web based on the LIM-MCMC model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(1): 66-78. [徐从军, 隋昊志, 徐宾铎, 等. 基于 LIM-MCMC 模型研究海州湾食物网能量流动特征[J]. 中国水产科学, 2021, 28(1): 66-78.]
- [14] Meddeb M, Grami B, Chaalali A, et al. Plankton food-web functioning in anthropogenically impacted coastal waters (SW Mediterranean Sea): An ecological network analysis[J]. Progress in Oceanography, 2018, 162: 66-82.
- [15] Daniels R M, Richardson T L, Ducklow H W. Food web structure and biogeochemical processes during oceanic phytoplankton blooms: An inverse model analysis[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2006, 53(5-7): 532-554.
- [16] Savenkoff C, Castonguay M, Chabot D, et al. Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: Evidence of a fishery-induced regime shift?[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 73(3-4): 711-724.
- [17] Pauly D, Bartz M L S, Palomares M L D. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models[C]. Philippines: ICLARM Conference Proceedings, 1993.
- [18] Tong L, Tang Q, Pauly D. A preliminary approach on mass-balance ecopath model of the Bohai Sea[J]. The Journal of Applied Ecology, 2000, 11(3): 435-440.
- [19] Lin Q, Wang J, Li Z Y, et al. Ecological carrying capacity of shellfish in the Yellow River estuary and its adjacent waters[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(9): 3131-3138. [林群, 王俊, 李忠义, 等. 黄河口邻近水域贝类生态容量[J]. 应用生态学报, 2018, 29(9): 3131-3138.]
- [20] Wang R F, Zhang C L, Xu B D, et al. Feeding strategy and prey selectivity of *Chelidonichthys spinosus* during autumn in Haizhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(5): 1059-1070. [王荣夫, 张崇良, 徐宾铎, 等. 海州湾秋季小眼绿鳍鱼的摄食策略及食物选择性[J]. 中国水产科学, 2018, 25(5): 1059-1070.]
- [21] Liu H Y, Yang C J, Zhang P D, et al. An Ecopath evaluation of system structure and function for the Laoshan Bay artificial reef zone ecosystem[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 3926-3936. [刘鸿雁, 杨超杰, 张沛东, 等. 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[J]. 生态学报, 2019, 39(11): 3926-3936.]
- [22] Xu X, Tang W Y, Wang Y B. Releasing capacity of *Portunus trituberculatus* enhancement in Zhoushan fishing ground and Yangtze River estuary fishing ground and their adjacent waters[J]. South China Fisheries Science, 2019, 15(3): 126-132. [徐雪, 唐伟尧, 王迎宾. 舟山渔场及长江口渔场临近海域三疣梭子蟹增殖容量估算[J]. 南方水产科学, 2019, 15(3): 126-132.]
- [23] Ren X M, Liu Y, Xu B D, et al. Ecosystem structure in the Haizhou Bay and adjacent waters based on Ecopath model[J]. Haiyang Xuebao, 2020, 42(6): 101-109. [任晓明, 刘阳, 徐宾铎, 等. 基于 Ecopath 模型的海州湾及邻近海域生态系统结构研究[J]. 海洋学报, 2020, 42(6): 101-109.]
- [24] Lin Q, Jin X S, Zhang B, et al. Comparative study on the changes of the Bohai Sea ecosystem structure based on Ecopath model between ten years[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3613-3620. [林群, 金显仕, 张波, 等. 基于营养通道模型的渤海生态系统结构十年变化比较[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3613-3620.]
- [25] Li R, Han Z, Cheng H Q, et al. A preliminary study on biological resources energy flows based on the ECOPATH model in the East China Sea[J]. Resources Science, 2010, 32(4): 600-605. [李睿, 韩震, 程和琴, 等. 基于 ECOPATH 模型的东海区生物资源能量流动规律的初步研究[J]. 资源科学, 2010, 32(4): 600-605.]
- [26] Wang Y C, Liang C, Xian W W, et al. Ecopath based dynamic analyses of energy flows of Yangtze estuary and its

- adjacent waters[J]. Marine Sciences, 2018, 42(5): 54-67. [王远超, 梁翠, 线薇薇, 等. 基于生态通道模型的长江口及邻近海域生态系统能流动态分析[J]. 海洋科学, 2018, 42(5): 54-67.]
- [27] Feng J F, Zhu L, Wang H L. Study on characters of coastal ecosystem in Bohai Bay with EwE[J]. Marine Environmental Science, 2010, 29(6): 781-784, 803. [冯剑丰, 朱琳, 王洪礼. 基于 EwE 的渤海湾近岸海洋生态系统特性研究[J]. 海洋环境科学, 2010, 29(6): 781-784, 803.]
- [28] 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. [高小迪, 陈新军, 李云凯. 水生食物网研究方法的发展和应用[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1347-1360.]
- [29] Brodeur R D, Smith B E, McBride R S, et al. New perspectives on the feeding ecology and trophic dynamics of fishes[J]. Environmental Biology of Fishes, 2017, 100(4): 293-297.
- [30] Zhang X J, Cheng J H, Shen W, et al. Feeding ecology of *Lophius litulon* in the south of Yellow Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(12): 3117-3125. [张学健, 程家骅, 沈伟, 等. 黄海南部黄鮟鱇摄食生态[J]. 生态学报, 2010, 30(12): 3117-3125.]
- [31] Han D Y, Xue Y, Ji Y P, et al. Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(1): 148-156. [韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等. 胶州湾 5 种虾虎鱼类的营养和空间生态位[J]. 中国水产科学, 2013, 20(1): 148-156.]
- [32] Zhao H Q. Studies on the feeding habits of *Trichiurus lepturus* in East China Sea[D]. Zhejiang: Zhejiang Ocean University, 2014. [赵洪强. 东海带鱼摄食习性的研究[D]. 浙江: 浙江海洋学院, 2014.]
- [33] Xu L L, Xue Y, Xu B D, et al. Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(3): 608-620. [许莉莉, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾大泷六线鱼摄食生态研究[J]. 中国水产科学, 2018, 25(3): 608-620.]
- [34] Song Y H, Xue Y, Xu B D, et al. Composition of food and niche overlap of three Sciaenidae species in Haizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(12): 2017-2027. [宋业晖, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾 3 种石首鱼的食物组成和生态位重叠[J]. 水产学报, 2020, 44(12): 2017-2027.]
- [35] Liu Z H, Han D Y, Gao C X, et al. Feeding habits of Bombay ducks(*Harpadon nehereus*) in the offshore waters of southern Zhejiang, based on predator CPUE weighting[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(4): 482-492. [刘志豪, 韩东燕, 高春霞, 等. 基于捕食者 CPUE 权重的浙江南部近海龙头鱼摄食习性分析[J]. 中国水产科学, 2021, 28(4): 482-492.]
- [36] Pinkas L, Oliphant M S, Iverson I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. California Department of Fish and Game Fish Bulletin, 1971, 152: 1-105.
- [37] Cheng J S. Ecological Environment and Biological Community in Coastal Waters of the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Qingdao, China: China Ocean University Press, 2004. [程济生. 黄渤海近岸水域生态环境与生物群落[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2004.]
- [38] Zhang H, Li P C, Hu H S, et al. Energy flow characteristics of the food web in the northern waters of Jiangsu Province based on LIM-MCMC model[J]. Haiyang Xuebao, 2023, 45(9): 105-118. [张虎, 李鹏程, 胡海生, 等. 基于 LIM-MCMC 模型研究江苏近海北部海域食物网能量流动特征[J]. 海洋学报, 2023, 45(9): 105-118.]
- [39] Horn S, de la Vega C, Asmus R, et al. Interaction between birds and macrofauna within food webs of six intertidal habitats of the Wadden Sea[J]. PLoS One, 2017, 12(5): e0176381.
- [40] Kelly T B, Davison P C, Goericke R, et al. The importance of mesozooplankton diel vertical migration for sustaining a mesopelagic food web[J]. Frontiers in Marine Science, 2019, 6: 508.
- [41] Bell J B, Woulds C, van Oevelen D. Hydrothermal activity, functional diversity and chemoautotrophy are major drivers of seafloor carbon cycling[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 12025.
- [42] Dubois M, Gascuel D, Coll M, et al. Recovery debts can be revealed by ecosystem network-based approaches[J]. Ecosystems, 2019, 22(3): 658-676.
- [43] Finn J T. Flow analysis of models of the Hubbard brook ecosystem[J]. Ecology, 1980, 61(3): 562-571.
- [44] Ulanowicz R E. Quantitative methods for ecological network analysis[J]. Computational Biology and Chemistry, 2004, 28(5-6): 321-339.
- [45] Safi G, Giebels D, Arroyo N L, et al. Vitamine ENA: A framework for the development of ecosystem-based indicators for decision makers[J]. Ocean & Coastal Management, 2019, 174: 116-130.
- [46] Heymans J J, Guénette S, Christensen V. Evaluating network analysis indicators of ecosystem status in the gulf of

- Alaska[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(3): 488-502.
- [47] Latham L G. Network flow analysis algorithms[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 192(3-4): 586-600.
- [48] Yang C J, Wu Z X, Liu H Y, et al. The fishing strategy of *Charybdis japonica* and *Rapana venosa* and the carrying capacity of *Apostichopus japonicus* in Zhuwang, Laizhou artificial reef ecosystem based on ecopath model[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2016, 46(11): 168-177. [杨超杰, 吴忠鑫, 刘鸿雁, 等. 基于 Ecopath 模型估算莱州湾朱旺人工鱼礁区日本蟳、脉红螺捕捞策略和刺参增殖生态容量[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2016, 46(11): 168-177.]
- [49] Zhao J, Zhang S Y, Xu M. The primary research of the energy flow in Gouqi kelp bed ecosystem[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2010, 19(1): 98-104. [赵静, 章守宇, 许敏. 枸杞海藻场生态系统能量流动模型初探[J]. *上海海洋大学学报*, 2010, 19(1): 98-104.]
- [50] Donali E, Olli K, Heiskanen A S, et al. Carbon flow patterns in the planktonic food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: A reconstruction by the inverse method[J]. *Journal of Marine Systems*, 1999, 23(1-3): 251-268.
- [51] Niquil N, Jackson G A, Legendre L, et al. Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French *Polynesia*)[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 165: 17-29.
- [52] 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. [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.]
- [53] Wootton K L, Stouffer D B. Many weak interactions and few strong; food-web feasibility depends on the combination of the strength of species' interactions and their correct arrangement[J]. *Theoretical Ecology*, 2016, 9(2): 185-195.
- [54] Navia A F, Maciel-Zapata S R, González-Acosta A F, et al. Importance of weak trophic interactions in the structure of the food web in La Paz Bay, southern Gulf of California: A topological approach[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2019, 95(2): 199-215.
- [55] Beaugrand G, Edwards M, Raybaud V, et al. Future vulnerability of marine biodiversity compared with contemporary and past changes[J]. *Nature Climate Change*, 2015, 5(7): 695-701.
- [56] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 637-669.
- [57] Patonai K, Jordán F. Aggregation of incomplete food web data may help to suggest sampling strategies[J]. *Ecological Modelling*, 2017, 352: 77-89.
- [58] Wang Y, Kindong R, Gao C X, et al. Identification of keystone species in ecological communities in the East China Sea[J]. *Fishes*, 2023, 8(5): 224.
- [59] Hargreaves D, Buckland A, Sheaves M. Trophic guild concept: Factors affecting within-guild consistency for tropical estuarine fish[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, 564: 175-186.

Energy flow characteristics of food web in Lvsi fishing ground based on LIM-MCMC

ZHANG Hu¹, ZHANG Zhuodi¹, LI Pengcheng², BEN Chengkai¹, XUE Ying^{2*}, ZHU Chaowen¹, XIAO Yueyue¹, ZU Kaiwei¹, YUAN Jianmei¹, HU Haisheng¹, ZHANG Rui¹

1. Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, Nantong 226007, China;

2. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: The energy flow in food web is of great significance for maintaining the structure, function, and stability of marine ecosystem, and helps to gain a deeper understanding of the trophic dynamics and importance of the food web in marine ecosystems. This study constructed a linear inverse model with markov chain monte marlo (LIM-MCMC) based on seasonal biological resource survey data conducted in the Lvsi fishing ground in 2023, and combined it with ecological network analysis (ENA) to explore the energy flow characteristics and ecosystem status of the food web in the area. The results indicated that marine organisms in this area could be divided into 22 functional groups, forming a total of 224 energy flow pathways. The energy assimilated by planktonic animals was transmitted upwards through functional groups such as *Konosirus punctatus*, other benthic organisms, and other mollusks, to maintain the growth, development, and reproduction of high trophic level organisms. Although planktonic animals have 21 energy outflow pathways, the vast majority of their ingested energy was lost through respiration at 1764.70 kg/(km²·year), rather than transferring to high trophic levels. In addition, the total system throughput (TST), total primary production (TPP), total primary production/total respiration (TPP/TR), and connectance (C) were 5421.34 kg/(km²·year), 1803.92 kg/(km²·year), 1.00, and 0.41, respectively. Additionally, the five ecological network analysis (ENA) indicators, including extent of development (AC), constraint efficiency (CE), Finn's cycling index (FCI), synergism index (b/c), and dominant indirect effects (i/d), of the ecosystem in this study area were 0.93, 0.75, 0.24, 1.32, 5.46, respectively. Compared with other marine ecosystems, this marine ecosystem was larger in scale and more mature, with a relatively complex food web structure that could resist external disturbances to a greater extent. In addition, the development space of the ecosystem in this sea area was relatively large, with low network constraints, low energy utilization efficiency, and high sustainability. This study will contribute to the in-depth study of the nutritional dynamics of the food web in the Lvsi fishing ground and provide scientific basis for the scientific management of fishery resources in the area.

Key words: Lvsi fishing ground; LIM-MCMC; ecological network analysis; energy flow in food web; ecosystem state

Corresponding author: XUE Ying. E-mail: xueying@ouc.edu.cn