

DOI: 10.12264/JFSC2021-0140

基于生态网络结构的浙江南部近海鱼类群落关键种识别

王士聪¹, 杨蕊¹, 高春霞^{1, 2, 3, 4}, 韩东燕^{1, 2, 3}, 叶深⁵

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 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;
4. 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306;
5. 浙江省海洋水产养殖研究所, 浙江 温州 325005

摘要: 对 2016—2019 年浙江南部近海底拖网采集的主要鱼类进行食性分析, 并结合前期摄食习性资料, 以种间营养关系为基础构建浙江南部近海鱼类群落的食物网拓扑, 以拓扑网络指标结合 KPP 运算确定该海域的鱼类群落关键种。结果表明: (1)对浙江南部近海的 34 种主要鱼类开展胃含物分析, 共形成营养连接数 276 对。(2)拓扑食物网中带鱼(*Trichiurus lepturus*)的点度(degree, D)、入度(in-degree, D_{in})、中间中心性(betweenness centrality, BC)、接近中心性(closeness centrality, CC)和信息中心性(information centrality, IC)最大, 表明与其产生摄食联系的物种数目最多, 其信息交换的控制能力最强, 对维持群落结构的稳定性起关键作用; 而七星底灯鱼(*Benthosema pterotum*)的出度(out-degree, D_{out})、拓扑重要性指数(topological importance index, TI)最大, 表明捕食该物种的鱼种类数最多, 揭示其物种信息扩散能力最强。(3)带鱼的关键性指数(keystone indices, K)、下行关键性指数(top-down keystone index, K_t)最高, 表明对群落中的能量流动和信息传递的影响最大, 且下行控制效应最大; 七星底灯鱼的上行关键性指数(bottom-up keystone index, K_b)和值最大, 表明对群落的上行控制效应最大;(4)通过 KPP 运算验证带鱼对浙江南部近海鱼类群落结构的稳定性和种间信息的传递起决定作用。本研究通过计算 11 种拓扑关键性参数结合 KPP 运算筛选群落结构关键种, 发现带鱼和七星底灯鱼在群落结构的稳定性中起关键作用, 其中带鱼为关键捕食者, 七星底灯鱼为关键被捕食者。

关键词: 浙江南部近海; 关键种; 营养连接; 生态网络分析法; 拓扑网络指标

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005–8737–(2022)01–0118–12

近年来, 我国乃至全球范围内渔业资源出现普遍衰退现象, 生物多样性下降, 水生生态系统呈显著脆弱性和敏感性^[1], 寻求有效的措施保护渔业资源多样性、维持生态系统稳定性已成为当下生态学家及渔业管理者亟需解决的问题。在这种背景下, 对生态系统结构和功能起决定作用的关键物种引起了众多学者的关注^[2]。这类物种通过种间的强关联作用维持生态系统稳态, 它的消

失可能会引起其他物种资源的衰退, 甚至导致整个生态系统崩溃^[3], 因此对关键种开展优先、重点保护对于整个生态系统结构和功能维持稳态具有重要意义。目前国内外对筛选关键种已开展了广泛研究, 包括控制模拟实验法^[4]、群落重要性指数法^[5]、功能重要性指数法^[6]、等同优势种法^[7]、关键性指数法^[8]、生态网络分析法^[9]和 Ecopath 模型法^[10]等, 其中生态网络分析法主要通过物种(节

收稿日期: 2021-04-09; **修订日期:** 2021-05-29.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31902372, 41906074); 浙江省温台渔业资源专项调查项目(158053); 上海海洋大学青年教师科研启动基金项目(210021).

作者简介: 王士聪(1998–), 男, 硕士研究生, 研究方向为生物多样性保护. E-mail: wsc_0212@163.com

通信作者: 高春霞, 工程师, 研究方向为海洋生态学、生物多样性和生态修复等. E-mail: cxgao@shou.edu.cn

点)和种间相互关系(线)来定量评估网络的结构特性,通过复杂的种间关系视角解析生态系统中物质循环和能量流动特征,是识别关键种的有效方法^[8-9]。目前在我国黄渤海^[11]、莱州湾^[12]、黄河干流^[13]、北部湾^[14]等海域均已开展关键种的筛选研究。

浙江南部近海位于东海中部核心海域,受浙江沿岸流和台湾暖流等多水团影响^[15-17],水域内温度适宜,饵料生物丰富,是东海海域重要的经济鱼种主产区之一^[18-20]。然而,受人类捕捞活动、环境污染等影响,渔业资源不可避免地出现衰退现象,渔业群落结构呈现小型化和低龄化趋势,进一步可能会造成关键种的衰退或灭绝,从而对生态系统稳态产生巨大影响。因此,本研究基于2016—2019年浙江南部近海主要鱼类渔获物的胃含物分析结果并结合前期的摄食习性资料,以鱼

种间的营养连接为基础构建鱼类群落拓扑食物网,运用生态网络分析法计算食物网拓扑结构指标,以筛选群落结构关键种,并利用 KPP 运算定量物种移除对群落结构的影响来验证群落关键种,旨在为我国近海重要水生物种保护及维护渔业生态系统结构稳定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

2016—2019 年在浙江南部近海 (27°00'N~29°00'N, 120°30'E~123°00'E)开展底拖网调查(图 1),调查船为“浙洞渔 10109”,总吨位 305 t,主机马力 540 hp,全网长 95 m,底纲和浮子纲长度 80 m,网囊网目 2 cm。调查期间平均船速为(3.18±0.27) kt,平均拖时(0.89±0.46) h。调查渔获冷冻保存带回至实验室。

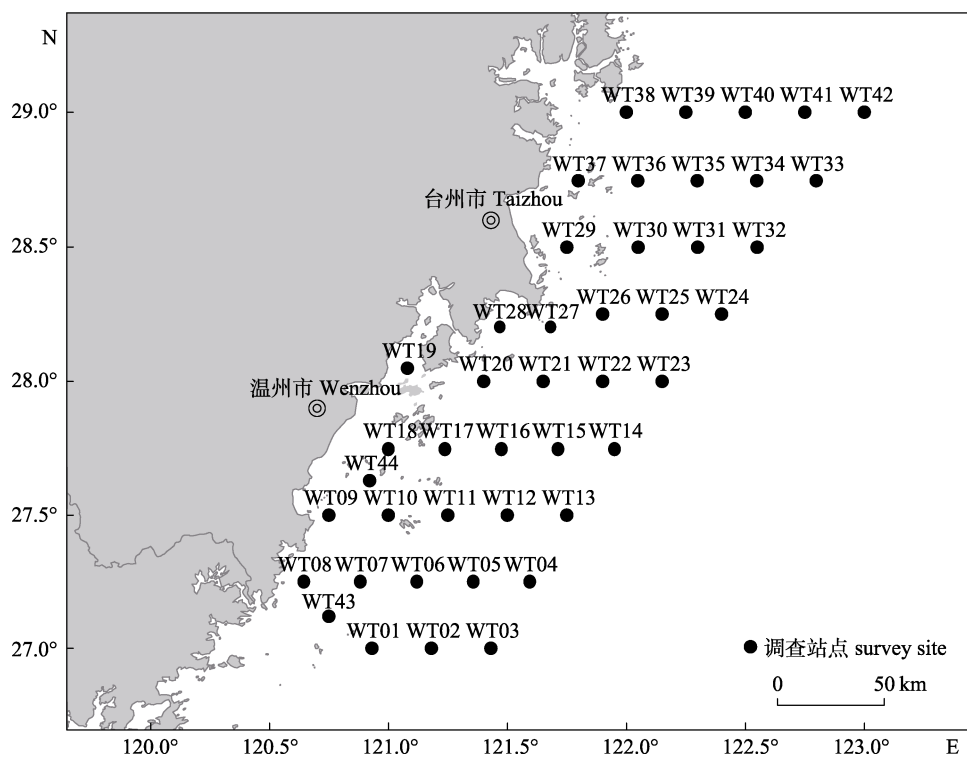


图 1 浙江南部近海调查站点

Fig. 1 Sampling stations in offshore waters of southern Zhejiang

1.2 数据来源

实验人员将鱼类样品解剖获取胃含物样品和肌肉样品,根据胃含物的体积将胃含物等级划分为 5 级(0 级:空胃;1 级:食物体积不到胃总体积

的一半;2 级:食物体积超过胃总体积的一半;3 级:食物充满胃但并不膨胀;4 级:食物充满胃且膨胀),通过目测确定摄食等级。在双筒解剖镜下根据形态特征鉴定胃内饵料种类,尽可能鉴定到最低分

类阶元, 记录个数; 用精密分析天平称量饵料重量, 在称量前吸尽其表面水分, 分析每种饵料生物出现频率及所占质量比, 制作成矩阵格式。

1.3 拓扑网络参数分析

通过实验室内分析所得及参考前期食性文献^[21-34]分析出 34 种浙江南部近海主要鱼类的食性关系, 在食物关系矩阵中用 1 和 0 代表两个物种之间的摄食关系, 1 代表存在摄食关系, 0 代表不存在摄食关系。通过 Pajek 软件画出鱼类种间拓扑网络关系图, 应用网络分析软件 Ucinet 6 计算点度(degree, D)、入度(in-degree, D_{in})、出度(out-degree, D_{out})、中间中心性(betweenness centrality, BC)、接近中心性(closeness centrality, CC)和信息中心性(information centrality, IC), CoSBiLab Graph 1.0 计算拓扑重要性指数(topological importance index, TI)、关键性指数(keystone indices, K)、上行关键指数(bottom-up keystone index, K_b)和下行关键指数(top-down keystone index, K_t), 应用 Keypalyer 1.44 计算离散度(fragmentation, F)、距离权重离散度(distance-weighted fragmentation, $^D F$)和距离权重可达度(distance-weighted reach, $^D R$)。运用这 11 种拓扑网络指数和 3 种 KPP 运算指标来描述食物网网络结构特征和筛选群落关键种。拓扑网络指数计算公式如下。

1.3.1 点度 点度(D)代表与该物种存在摄食关系的种类数, 包括入度(D_{in})和出度(D_{out}), 分别代表被捕食者和捕食者的数量^[35],

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i}$$

式中, D_i 为点 i 的点度, 代表物种 i 的捕食者及被捕食者的总数; 为点入度, 代表物种 i 的捕食者种类数量; 为点出度, 代表物种 i 的捕食者种类数量。

1.3.2 中心性 中心性包括中间中心性(BC)、接近中心性(CC)和信息中心性(IC), 其中 BC 用于定量分析物种对群落内信息交换的控制能力, BC 越大表明物种对群落内信息交换的控制能力越强, 对维持群落结构的稳定就越关键^[35]; 接近中心性(CC)用于定量测量物种传递信息的优势程度, CC 越大表示物种在群落的信息传递中越具有优势, 能够将群落信息以最快速度传到其他物种^[36]; 信

息中心性(IC)用于定量测量物种对任意两个相连物种之间的信息传递能力, IC 越大表示物种对任意两个相连物种之间信息传递的捕捉能力越强, 越容易对群落中其他物种间的信息交流产生影响^[37-38]。3 种指标参数的计算公式如下:

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j < k} g_{jk(i)}}{(N-1)(N-2)}$$

$$CC_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

$$IC_i = \left[\frac{1}{N} \sum_j \frac{1}{I_{ij}} \right]^{-1}$$

式中, N 为调查中出现的种类数, $i \neq k$, $i \neq j$ 且 $j < k$, g_{jk} 表示种 j 和种 k 之间存在的最短路径的数量, $g_{jk(i)}$ 表示种 j 和种 k 之间存在的经过第三个种 i 的捷径数目, d_{ij} 为点 i 和 j 之间的捷径距离, $I_{ij} = 1/d_{ij}$ 。

1.3.3 拓扑重要性指数 拓扑重要性指数(TI)用于定量描述物种信息的扩散能力, TI 越大物种信息扩散能力越大^[2], 公式如下:

$$TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m,j}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n}$$

式中, $a_{m,ji}$ 为物种 i 能经过 m 步到达物种 j 时, 物种 i 对物种 j 的影响; Ti_i^n 为物种 i 经过 n 步时对鱼类群落拓扑结构影响的重要性指数。

1.3.4 关键性指数 关键性指数(K)用于定量描述物种在食物网中的重要性, 包括上行关键指数(K_b)和下行关键性指数(K_t), 即上行控制效应和下行控制效应, 计算公式如下:

$$K_b(i) = \frac{1 + K_b(j)}{m(i)(j)}$$

$$K_t(i) = \frac{1 + K_t(j)}{n(i)(j)}$$

$$K(i) = K_b(i) + K_t(i)$$

式中, $K_b(i)$ 为物种 i 的上行关键性指数; $K_b(j)$ 为物种 j 的上行关键性指数; 物种 j 为物种 i 的直接捕食者; $m(i)(j)$ 为物种 j 的直接被捕食者种类数量; $K_t(i)$ 为物种 i 的下行关键性指数; $K_t(j)$ 为物种 j 的

下行关键性指数; $n(i)(j)$ 为物种 j 的直接捕食者种类数量。 $K(i)$ 为种 i 的关键性指数。

1.3.5 KPP 指数 KPP 运算定量测量物种对群落结构的影响, 包含两种运算^[39]:

(1) KPP-1: 用于优先选择一项或者多项的种类后能够使群落结构的离散程度最大, 主要包含离散度(F)和距离权重离散度(${}^D F$), 其中 F 和 ${}^D F$ 越大表明, 当筛选出来的种类从群落结构中消失时, 群落结构的离散程度越大, 群落结构受影响的程度越大, 公式如下:

$$F = 1 - \frac{\sum_i s_i(s_i - 1)}{N(N-1)}$$

$${}^D F = 1 - \frac{2 \sum_{i>j} \frac{1}{d_{ij}}}{N(N-1)}$$

式中, F 为群落离散度, 取值(0, 1), F 越接近于 1, 离散度就越大; s_i 为种 i 在第 i 次离散群体中的种数; ${}^D F$ 为群落的距离加权离散度, 取值(0, 1), ${}^D F$ 越接近于 1, 群落的距离加权离散度就越大; d_{ij} 为点 i 与点 j 之间的距离。

(2) KPP-2: 用于优先选择一项或多项种类使得将群落结构中的某些信息最大范围传递到其他种类。主要用距离权重可达度(${}^D R$), 当 ${}^D R$ 越大, 说明被筛选出的种类能够最大范围地将信息传递到群落结构中的其他种类, 计算公式如下:

$${}^D R = \frac{\sum_j \frac{1}{d_{Mj}}}{N}$$

式中, ${}^D R$ 为距离加权可达度, 取值(0, 1), ${}^D R$ 越接近于 1, 传递信息到其他物种的速度就越快; 群落 d_{Mj} 为一系列点 M 到任何一个点 j 的距离。

2 结果与分析

2.1 种类组成及连接数

基于生物量排序, 选择占总生物量 85% 的鱼类作为主要鱼类, 并去除与其他鱼类没有摄食关系的鱼类, 本研究分析了浙江南部近海鱼类群落中的 34 种主要鱼类, 其中鲈形目数量最多, 为 18 种, 其次为鲱形目和鲉形目, 分别为 4 种和 3 种。

根据种间营养关系绘制出浙江南部近海主要鱼类的食物网拓扑结构(图 2), 连接总数为 276, 不同节点的大小代表该物种的连接数, 其中连接数超过 10 的物种有 12 种, 占总物种数的 35%。在浙江南部近海主要鱼类拓扑食物网中连接数最高的鱼类为带鱼(*Trichiurus lepturus*)(28 条), 其次为龙头鱼(*Harpadon nehereus*)(21 条), 连接数最低的为栉鳞鲷(*Aseraggodes kobensis*)、拉氏狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus rubicundus*)、六指马鲛(*Polynemus sextarius*)、刺鲳(*Psenopsis anomala*)、银鲳(*Pampus argenteus*)和虹鲆(*Erispher potti*)(仅 1 条)。

2.2 摄食关系分析

研究发现, 对于捕食者而言, 带鱼可捕食的种类为 22 种, 占总种类数的 56%, 在群落中捕食鱼类种类最多; 其次为黄鲛鰈(*Lophius litulon*)、龙头鱼、竹筴鱼(*Trachurus japonicus*)和小黄鱼(*Larimichthys polyactis*), 可以捕食 10 种以上鱼类。对于被捕食者而言, 七星底灯鱼被 14 种鱼类所捕食, 占总种类的 36%; 其次为麦氏犀鲈(*Bregmaceros macclellandii*)和矛尾虾虎鱼(*Chaemrichthys stigmatias*), 可被 10 种鱼类所捕食。绿鳍鱼(*Chelidonichthys kumu*)与尖头斜齿鲨(*Scoliodon laticaudus*)在浙江南部近海鱼类食物网中为顶级捕食者, 不被其他鱼类捕食; 康氏小公鱼(*Stolephorus commersonii*)、七星底灯鱼、麦氏犀鲈等鱼类在食物网中作为关键饵料物种被其他鱼类所捕食; 其余物种为中间物种, 占总物种数的 53%, 这些物种在浙江南部近海鱼类群落中既属于捕食者, 又属于饵料生物。

2.3 中心性指数和重要性指数

根据计算的鱼类群落结构拓扑网络指数(表 1), 带鱼的 D 、 D_{in} 、 CC 、 BC 、 IC 最大, 说明在群落中与其存在摄食关系的物种数最多, 其信息交换的控制能力最强, 对维持群落结构的稳定性最为关键, 同时在群落中的信息传递中具有优势, 能够将群落信息以最快速度传到其他物种, 也易对群落中其他物种间的信息交流产生影响。通过参数比对发现, 七星底灯鱼的 D_{out} 、 TI^1 、 TI^9 最大, 说明捕食该物种的种类最多, 其物种信息扩散能力最强。

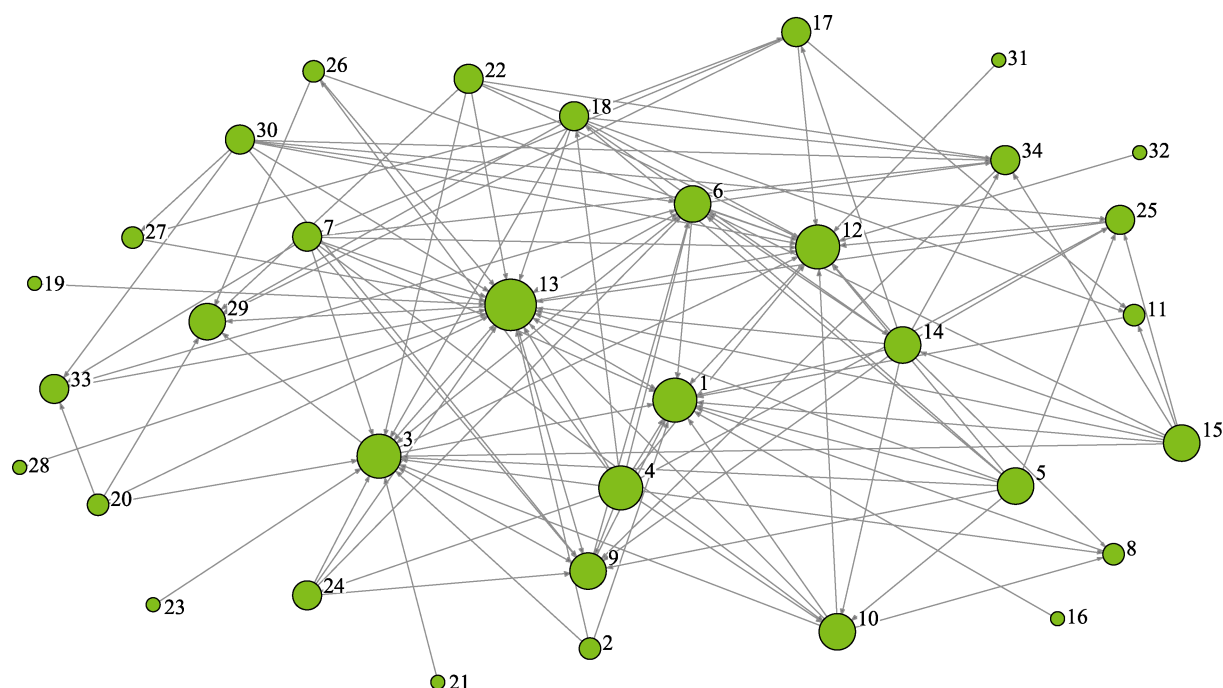


图 2 浙江南部近海主要鱼类的食物网拓扑结构

1. 竹筴鱼; 2. 康氏小公鱼; 3. 龙头鱼; 4. 七星底灯鱼; 5. 麦氏犀鲷; 6. 小黄鱼; 7. 细条天竺鲷; 8. 短尾大眼鲷; 9. 蓝圆鲹; 10. 短鰮齿鱼; 11. 绿鳍鱼; 12. 黄鲛鲷; 13. 带鱼; 14. 矛尾虾虎鱼; 15. 六丝钝尾虾虎鱼; 16. 栉鳞鲷; 17. 棘头梅童鱼; 18. 黄鲫; 19. 翼红娘鱼; 20. 赤鼻棱鲷; 21. 拉氏狼牙虾虎鱼; 22. 皮氏叫姑鱼; 23. 六指马鲛; 24. 发光鲷; 25. 日本鲭; 26. 银姑鱼; 27. 蓝点马鲛; 28. 刺鲷; 29. 尖头斜齿鲨; 30. 日本鲷; 31. 银鲷; 32. 蛇鲻; 33. 褐菖鲷; 34. 多齿蛇鲻。

Fig. 2 Topological structure of food network of main fishes in offshore waters of southern Zhejiang

1. *Trachurus japonicus*; 2. *Stolephorus commersonnii*; 3. *Harpadon nehereus*; 4. *Benthosema pterotum*; 5. *Bregmaceros macclellandii*; 6. *Larimichthys polyactis*; 7. *Jaydia lineata*; 8. *Priacanthus macracanthus*; 9. *Decapterus maruadsi*; 10. *Champsodon snyderi*; 11. *Chelidonichthys kumu*; 12. *Lophius litulon*; 13. *Trichiurus lepturus*; 14. *Chaemrichthys stigmatias*; 15. *Amblychaeturichthys hexanema*; 16. *Aseraggodes kobensis*; 17. *Collichthys lucidus*; 18. *Setipinna tenuifilis*; 19. *Lepidotrigla alata*; 20. *Thryssa kammalensis*; 21. *Odontamblyopus rubicundus*; 22. *Johnius belangerii*; 23. *Polynemus sextarius*; 24. *Acropoma japonicum*; 25. *Scomber japonicus*; 26. *Pennahia argentata*; 27. *Scomberomorus niphonius*; 28. *Psenopsis anomala*; 29. *Scoliodon laticaudus*; 30. *Engraulis japonicus*; 31. *Pampus argenteus*; 32. *Erispher potti*; 33. *Sebastes marmoratus*; 34. *Saurida tumbil*.

2.4 关键性指数

研究发现, 34 种主要鱼类中以带鱼的 K 与 K_i 最高, 分别为 27.16 和 27.02, 可知 K 绝大多数来自于 K_i , 所以带鱼对群落中的能量流动和信息传递的影响最大, 且下行控制效应最大, 即带鱼通过摄食其他鱼类所造成的种间关系作用影响最大。七星底灯鱼的 K_b 值最大, 为 8.78, 表明七星底灯鱼对群落的上行控制效应最大, 即七星底灯鱼通过被其他捕食者捕食对种间相互作用的影响最大。

2.5 KPP 运算

本研究通过 KPP 运算验证群落结构关键种, 在 KPP-1 运算中, 当 k 值为 1, 即只筛选一种鱼类使得群落结构的离散度最大, 此时依据群落离散

度和距离加权离散度筛选出来的种类均为序号 13, 即带鱼, 此时群落离散度 $F=0.171$, 距离加权离散度 $^DF=0.497$, 说明当带鱼从群落中消失时, 群落结构受影响程度最大。在 KPP-2 运算中, 当 k 值为 1, 依据距离权重可达度筛选出的种类也为序号 13 (带鱼), 此时距离权重可达度 $^DR=0.868$, 表示带鱼能将信息最大范围传递到其他种类。因此, 可以确定带鱼对浙江南部近海鱼类群落结构的稳定性和种间信息的传递起决定作用。

3 讨论

关键种对群落结构和功能起关键作用, 关键种识别是渔业生态学领域及生物多样性方面的研究热点之一。在海洋生态系统中, 准确识别

表 1 浙江南部近海鱼类群落结构重要性网络指数
Tab. 1 Importance network index of fish community structure offshore waters of southern Zhejiang

种类 species	D	D _{in}	D _{out}	CC	BC	IC	TI ¹	TI ⁹	K _b	K _t	K
竹筴鱼 <i>Trachurus japonicus</i>	16	14	2	64.71	11.28	2.45	0.10	0.02	17.19	0.06	17.25
康氏小公鱼 <i>Stolephorus commersonnii</i>	3	0	3	49.25	0.00	1.50	0.18	0.03	0.00	0.24	0.24
龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i>	21	15	6	68.75	17.70	2.54	0.53	0.08	6.79	0.35	7.14
七星底灯鱼 <i>Benthosema pterotum</i>	14	0	14	61.11	3.31	2.36	3.49	0.82	0.00	8.78	8.78
麦氏犀鲂 <i>Bregmaceros macclellandii</i>	10	0	10	57.90	0.59	2.22	1.62	0.41	0.00	2.98	2.98
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	15	10	5	62.26	3.13	2.40	0.37	0.05	1.59	0.40	1.99
细条天竺鲷 <i>Jaydia lineata</i>	12	3	9	57.90	2.16	2.22	1.26	0.27	0.07	1.95	2.02
短尾大眼鲷 <i>Priacanthus macracanthus</i>	5	4	1	44.60	0.02	1.67	0.07	0.01	0.94	0.07	1.01
蓝圆鲹 <i>Decapterus maruadsi</i>	14	9	5	57.90	1.57	2.32	0.41	0.06	3.42	0.17	3.59
短鰐齿鱼 <i>Champsodon snyderi</i>	10	4	6	57.90	1.12	2.21	0.83	0.19	0.34	0.57	0.91
绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys kumu</i>	3	3	0	44.60	0.42	1.65	0.00	0.00	0.62	0.00	0.62
黄鮫鰾 <i>Lophius litulon</i>	18	17	1	67.35	16.36	2.51	0.07	0.01	7.25	0.08	7.33
带鱼 <i>Trichiurus lepturus</i>	28	22	6	78.57	28.16	2.64	0.55	0.08	27.02	0.14	27.16
矛尾虾虎鱼 <i>Chaemrichthys stigmatias</i>	12	2	10	58.93	3.29	2.36	1.63	0.40	0.34	1.69	2.03
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	8	0	8	55.00	1.75	2.14	1.58	0.40	0.00	2.71	2.71
栉鳞鲷 <i>Aseraggodes kobensis</i>	1	0	1	39.76	0.00	0.74	0.07	0.01	0.00	0.07	0.07
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	9	5	4	49.25	1.09	1.95	0.87	0.25	0.32	1.68	2.00
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	11	3	8	57.90	2.83	2.27	1.64	0.45	0.50	2.42	2.92
翼红娘鱼 <i>Lepidotrigla alata</i>	2	0	2	44.60	0.00	0.76	0.30	0.04	0.00	0.34	0.34
赤鼻棱鲷 <i>Thryssa kammalensis</i>	4	0	4	48.53	0.24	1.67	0.59	0.08	0.00	0.73	0.73
拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus rubicundus</i>	1	0	1	41.25	0.00	0.75	0.07	0.01	0.00	0.1	0.10
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	6	0	6	53.23	1.58	1.96	0.77	0.1	0.00	0.87	0.87
六指马鲛 <i>Polynemus sextarius</i>	1	0	1	41.25	0.00	0.75	0.07	0.01	0.00	0.1	0.10
发光鲷 <i>Acropoma japonicum</i>	5	1	4	50.00	0.00	1.85	0.32	0.06	0.07	0.53	0.60
日本鲭 <i>Scomber japonicus</i>	5	3	2	53.23	0.43	2.07	0.10	0.02	0.28	0.13	0.42
银姑鱼 <i>Pennahia argentata</i>	6	3	3	49.25	0.16	1.69	0.25	0.03	0.36	0.28	0.64
蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	3	2	1	47.14	0.05	1.47	0.05	0.01	0.33	0.07	0.39
刺鲷 <i>Psenopsis anomala</i>	1	0	1	44.60	0.00	0.76	0.05	0.01	0.00	0.07	0.07
尖头斜齿鲨 <i>Scoliodon laticaudus</i>	7	7	0	52.38	1.30	2.04	0.00	0.00	6.64	0.00	6.64
日本鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	9	0	9	52.38	1.42	2.12	1.81	0.29	0.00	2.90	0.90
银鲷 <i>Pampus argenteus</i>	1	0	1	40.74	0.00	0.75	0.06	0.01	0.00	0.07	0.07
虹鲷 <i>Erispher potti</i>	1	0	1	40.74	0.00	0.75	0.06	0.01	0.00	0.07	0.07
褐菖鲉 <i>Sebastiscus marmoratus</i>	5	3	2	48.53	0.32	1.82	0.15	0.03	0.50	0.27	0.76
多齿蛇鲻 <i>Saurida tumbil</i>	9	8	1	48.53	0.87	2.13	0.11	0.02	1.57	0.17	1.73

注: D 为点度; D_{in} 为入度; D_{out} 为出度; CC 为接近中心性; BC 为中间中心性; IC 为信息中心性; TI 为拓扑重要性指数; K 为关键性指数; K_b 为上行关键指数; K_t 为下行关键指数。
Note: D is degree; D_{in} is in-degree; D_{out} is out-degree; CC is closeness centrality; BC is betweenness centrality; IC is information centrality; TI is topological importance index; K is keystone indices; K_b is bottom-up keystone index; K_t is top-down keystone index.

群落潜在关键种不仅有助于确定物种保护优先级,更有助于评价物种对群落结构和功能稳定性的影响,为今后生态系统的重构恢复及渔业资源养护和管理提供科学依据。

3.1 关键种筛选方法的选择

海洋生态系统中的关键种筛选是一项长期且艰难的工作,早期的关键种识别方法为控制模拟实验法^[4]和竞争优势阻碍法^[40],20 世纪 70—80 年

代研究者多是利用模拟移除物种方法结合比较研究识别出海獭、狭鳕等海洋生态系统关键种^[41],但是这些方法存在调查手段的可操作性不佳或研究方法局限性等问题,普适性较差。为了克服这些弊端,近年来的一些关键种筛选方法包括生态网络分析^[8-9]、群落可行性分析^[42-44]、食物网模型^[10,45]及生态能量通道模型^[10](Ecopath with eco-sim)、Audzijonyte 等^[46]在鉴别关键种上应用广泛,且功能定量化指标越来越多样化。其中食物网模型、Ecopath 模型和 Atlantis 模型是基于生态系统模型开发,要求的调查数据量大且质量高从而降低了应用范围,而生态网络分析随着拓扑学理论在生态学中的深入发展,已成为海洋食物网研究中的一个强有力工具,其原理为食物网的某些拓扑网络结构特征是量化食物网中各生物间相互作用的良好指标^[47-48]。生态网络分析是从拓扑结构入手,基于一系列网络指标包括点度(degree)、中心性指标(centrality indices)、关键性指标(keystone indices)以及拓扑重要性指标(topological importance of species)等^[49]定量描述群落中物种间的紧密程度及对整个食物网的作用,可筛选出维持食物网稳定的群落关键种^[50]。目前食物网拓扑指标较多,这些指标操作性较强,朱江峰等^[50]认为对于特定的海洋食物网,指标的选择取决于可利用的基础数据资料和研究目标,而非指标的多样化。基于此,本研究从网络结构的度分布、节点重要性、连通性和平均距离等特征方面筛选出点度、中心性和重要性指数等多项指标来深度挖掘浙江南部近海食物网结构特征,其中的点度、中心性指标和重要性指标可描绘出节点(物种)的直接影响力和信息扩散能力,关键性指标用于揭示节点在营养网络中垂直方向的直接和间接相互作用(上下行效应),KPP 指标可反映出某一节点移除后的群落结构离散程度,这些指标能够全面准确地反映出食物网中对群落结构生态影响最大的物种,杨涛等^[12]也运用这些指标筛选莱州湾鱼类群落关键种。当前生态网络分析在食物网中的应用较为广泛,如 Borgatti^[51]为关键种的筛选提出了可行性的生态网络分析方法, Vasas 等^[49]、Dambacher 等^[52]

和 Ortiz 等^[53]利用该方法判定切萨皮克湾、太平洋和智利中北部海岸等食物网关键种, Jacob 等^[54]探究了物种移除对食物网稳定性的影响等,该技术为食物网结构稳定性、简化食物网和生物多样性保护等研究提供了新的视角,未来的应用前景广泛。

3.2 群落关键种识别

早期研究多认为关键种是顶级捕食者,现在普遍认为关键种可在其他营养级中出现^[5,55],类型包括关键捕食者、关键被捕食者、关键改造者、关键草食动物及关键寄生物等。本研究结果与这一观点一致,研究筛选出浙江南部近海的关键捕食种为带鱼,其并非顶级捕食者,营养级位于浙江南部近海食物网的中间位置^[56]。Livi 等^[47]认为位于食物网中部的物种多具有强烈的相互作用,带鱼属于广食性种类,摄食种类包括七星底灯鱼、小黄鱼、细条天竺鲷(*Jaydia lineata*)和龙头鱼等,营养连接数达到 28,与其具有营养相互作用的种类较多;通过稳定同位素分析也发现带鱼的营养生态位宽幅大,占有资源和利用资源的能力较强,竞争能力较强,且其时空上存在显著的摄食差异^[20],具有较强的摄食可塑性和就地摄食特点,与周边被捕食者存在良好的营养连接;另外,通过渔业调查发现带鱼是浙江南部近海的优势种,资源数量丰富,这也间接保证了带鱼的捕食者如黄鲛鰵、竹筴鱼(*Trachurus japonicus*)和龙头鱼等摄食活动^[32-34]。中心性指数揭示了带鱼在群落结构信息传递中控制力最强,容易对其他鱼类产生影响,这种影响包括捕食和被捕食, Gasalla 等^[57]认为关键种多是以上行或下行控制影响生态系统结构和功能;杨涛等^[12]认为关键鱼类是通过控制群落中其他竞争者和捕食者的密度来影响食物网结构;本研究中通过拓扑指标分析发现带鱼通过种间的强相互作用和信息传递能力影响着生态系统的物种密度和能量流动。关于食物网调控是饵料资源的上行控制还是捕食者的下行控制一直是生态学中最基本的研究问题之一^[58]。外界高捕捞强度会通过自上而下的效应造成种群衰退或群落结构失衡等^[59],本研究水域的鱼类群落长期受到人为活动严重干扰^[60-61],表现出大型捕食者缺失,

中小型鱼类占据主导。李云凯等^[62]利用 Ecopath 模型分析太湖的生态系统结构和功能中发现高强度的渔业捕捞活动会造成系统内的顶级捕食者下行效应显著下降, 因此本研究中未筛选出顶级高营养层次鱼类作为关键种, 而是筛选出拥有竞争优势、宽生态位和广泛食性的中高营养级物种带鱼为关键种, 其关键性指数达到 27.16。这表明在当前的鱼类群落结构中, 具有强大营养连通性的物种替代顶级捕食者, 通过营养级联效应降低外部驱动因素如捕捞等对群落结构的不利影响, 保障群落结构稳态。本研究还发现七星底灯鱼是本海域的关键被捕食者, 其 D_{out} 最高, 表明捕食七星底灯鱼的种类最多。七星底灯鱼在浙江南部近海属于优势鱼种^[63], 主要以海洋中的桡足类、磷虾等浮游生物为食, 是绝大多数高营养层次鱼类的主要饵料生物, 并依此来控制浮游饵料的种群密度, 在群落结构中的地位不可替代。Lynam 等^[58]通过广义加性模型 GAM 和阈值建模模拟也证实食浮游鱼类在北海食物链中的关键作用, 其紧密连接上行和下行过程, 在捕捞和气候变化下能通过引发不同营养水平鱼类间的复杂级联效应而有效避免群落结构和功能的剧烈变动。

目前国内外不同水生生态系统的多个物种被

研究者识别为关键种, 如南非 Olifants 河的尼罗鳄(*Crocodylus niloticus*)、普氏枪乌贼(*Loligo plei*)和杰氏鳗虾虎鱼(*Taenioides jacksoni*)^[64]。关键种在国内的研究较晚, 早期因其概念宽泛及定量识别方法的限制, 在渔业生态学领域研究较少, 唐启升^[65]最先在渔业领域引入该概念, 葛宝明等^[66]对关键种研究做了综述, 后续应用仅见蒋晓辉等^[13]和张豫等^[67]对黄河干流生态系统和东江干流(惠州段)生态系统关键种的识别及优先保护顺序。随着定义的不断完善及关键种定量方法的发展, 近年来我国水域不断有关键种被识别出来(表 2), 杨涛等^[12]通过拓扑指标识别细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)为关键捕食者, 六丝钝尾虾虎鱼为关键被捕食者, 关键种的调控方式与本研究基本相似; 孙龙启等^[14]基于 Ecopath 模型在北部湾北部海域发现二长棘鲷(*Paerargyrops edita*)在生态系统中担当低营养级向高营养级传输物质和能量的一个重要通道; 李忠义等^[11]通过群落结构组间差异性和组内相似性识别渤海首要关键种为鳀, 认为其为关键饵料生物, 这与本研究中七星底灯鱼的功能相似。这些关键鱼种在水域生态系统中承担着物质和能量传输通道的重要功能, 保证了群落结构稳定性和生物多样性。

表 2 我国不同水域的关键种研究
Tab. 2 Keystone species in different water areas of China

海域 area	年份 year	鱼类关键种 keystone species	参考文献 reference
黄河干流 the main Yellow River	2005	北方铜鱼(<i>Coreius septentrionalis</i>)、黄河鲤(<i>Cyprinus carpio</i>)及花斑裸鲤(<i>Gymnocypris eckloni</i>)	[13]
东江干流 the Dongjiang main river	2013	鲤(<i>Cyprinus carpio</i>)	[45]
莱州湾 the Laizhou Bay	2016	细纹狮子鱼(<i>Liparis tanakae</i>)和六丝钝尾虾虎鱼(<i>Amblychae-turichthys hexanema</i>)	[12]
北部湾北部 the northern Beibu Gulf	2016	二长棘鲷(<i>Paerargyrops edita</i>)、肥胖箭虫(<i>Sagitta enflata</i>)	[14]
渤海 the Bohai Sea	2018	鳀(<i>Engraulis japonicus</i>)、黄鲫(<i>Setipinna tenuifilis</i>)	[11]
浙江南部近海 the offshore waters of southern Zhejiang	本研究 this study	带鱼(<i>Trichiurus lepturus</i>)、七星底灯鱼(<i>Benthosema pterotum</i>)	本研究 this study

本研究基于种间的营养关系构建出食物网网络并运用网络指标筛选群落关键种, 在关键种的定义中, Power 等^[5]提出关键种是影响力与其丰度不成比例的物种, 而本研究的关键种——带鱼资

源量丰富, 与其概念存在差异。在实际中, 鱼类群落承受着高强度的捕捞以及外部剧烈的环境变化, 关键物种密度是处于高度变化的, 如果将关键种定义为影响力大、丰度低的物种必然将其局限在

少数的物种上,这样极可能会导致识别偏见,在关键种筛选中更应注意其在食物网结构中的网络连通性,本研究后续将通过定量的能量通道模型验证关键种并探究其关键能量过程。另外,考虑食物网结构的复杂性,后续还将继续扩大胃含物分析,增加分析种类,尤其基础饵料种类,同时添加摄食权重信息,深入细化食物网拓扑结构,挖掘出更多的特征信息,为我国近海食物网稳定性、物质循环和能量流动研究以及生态修复等提供科学的、有价值的参考。

参考文献:

- [1] Liu Y, Cheng J H. A preliminary analysis of variation characteristics of structure and average trophic level of the main fishery species caught by paired bottom trawl in the East China Sea and the Yellow Sea during the fall season[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(5): 691-702. [刘勇,程家骅. 东海、黄海秋季渔业生物群落结构及其平均营养级变化特征初步分析[J]. *水产学报*, 2015, 39(5): 691-702.]
- [2] Mills L S, Doak D F. The keystone-species concept in ecology and conservation[J]. *BioScience*, 1993, 43(4): 219-224.
- [3] Sun G, Sheng L X. Developments of the studies on the theory of keystone species in ecosystems[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2000, 35(4): 53-57. [孙刚,盛连喜. 生态系统关键种理论的研究进展[J]. *动物学杂志*, 2000, 35(4): 53-57.]
- [4] Paine R T. A note on trophic complexity and community stability[J]. *The American Naturalist*, 1969, 103(929): 91-93.
- [5] Power M E, Tilman D, Estes J A, et al. Challenges in the Quest for Keystones: Identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems[J]. *BioScience*, 1996, 46(8): 609-620.
- [6] Hurlbert S H. Functional importance vs keystone: Reformulating some questions in theoretical biocenology[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1997, 22(4): 369-382.
- [7] Davic R D. Ecological dominants vs. keystone species: A call for reason[J]. *Conservation Ecology*, 2000, 4(1): r2.
- [8] Jordán F, Takacs-Santa A, Molnar I. A reliability theoretical quest for keystones[J]. *Oikos*, 1999, 86(3): 453-462.
- [9] Jordán F, Liu W C, Mike Á. Trophic field overlap: A new approach to quantify keystone species[J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220(21): 2899-2907.
- [10] 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.
- [11] Li Z Y, Wu Q, Shan X J, et al. Keystone species of fish community structure in the Bohai Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(2): 229-236. [李忠义, 吴强, 单秀娟, 等. 渤海鱼类群落结构关键种[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(2): 229-236.]
- [12] 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.]
- [13] Jiang X H, Liu X Y, Zhang S G, et al. Distinguishing key species of aquatic ecosystem of the main Yellow River[J]. *Yellow River*, 2005, 27(10): 1-3, 78. [蒋晓辉, 刘晓燕, 张曙光, 等. 黄河干流水生态系统关键物种的识别[J]. *人民黄河*, 2005, 27(10): 1-3, 78.]
- [14] Sun L Q, Lin Y S, Chen L X, et al. Analysis of ecosystem structure and function in the northern Beibu Gulf VII: Nutrition structure and keystone species selection based on Ecopath with Ecosim[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2016, 35(4): 51-62. [孙龙启, 林元烧, 陈俐骁, 等. 北部湾北部生态系统结构与功能研究 VII: 基于 Ecopath 模型的营养结构构建和关键种筛选[J]. *热带海洋学报*, 2016, 35(4): 51-62.]
- [15] Zeng D Y, Ni X B, Huang D J. Temporal and spatial variations of Zhejiang Fujian coastal current and Taiwan warm current in southern Zhejiang in winter[J]. *Scientia Sinica (Terrae)*, 2012, 42(7): 1123-1134. [曾定勇, 倪晓波, 黄大吉. 冬季浙闽沿岸流与台湾暖流在浙南海域的时空变化[J]. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42(7): 1123-1134.]
- [16] Li P, Wang S J, Li Y G, et al. Current conditions in summer in the Zhejiang offshore[J]. *Journal of Marine Sciences*, 2014, 32(3): 16-25. [李鹏, 王思荐, 李延刚, 等. 浙江近海夏季流场特征分析[J]. *海洋学研究*, 2014, 32(3): 16-25.]
- [17] Hu F T, Tao Y. Coastal current and its response to wind and spring—Neap cycles in the middle Zhejiang coastal area[J]. *Marine Sciences*, 2019, 43(12): 50-58. [胡锋涛, 陶宇. 浙中沿岸流及其对风和潮汐的响应[J]. *海洋科学*, 2019, 43(12): 50-58.]
- [18] Xu Z L, Chen J J. Migratory routes of *Trichiurus lepturus* in the East China Sea, Yellow Sea and Bohai Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(6): 824-835. [徐兆礼, 陈佳杰. 东、黄渤海带鱼的洄游路线[J]. *水产学报*, 2015, 39(6): 824-835.]
- [19] Xu K D, Liu Z F. The current stock of large yellow croaker *Pseudosciaena crocea* in the East China sea with respects of its stock decline[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2007, 22(5): 392-396. [徐开达, 刘子藩. 东海区大黄鱼渔业资源及资源衰退原因分析[J]. *大连水产学院学报*, 2007,

- 22(5): 392-396.]
- [20] Chen Y Q, Zhu Q Q. A study on the feeding habit of hairtail fish and the relationship between its food basis and fishing grounds in the Dong Hai (East China Sea)[J]. Journal of Fisheries of China, 1984, 8(2): 135-145. [陈亚瞿, 朱启琴. 东海带鱼摄食习性、饵料基础及与渔场的关系[J]. 水产学报, 1984, 8(2): 135-145.]
- [21] Chen Y H. Preliminary study on the feeding habit of dominant fish species in beibu gulf[D]. Xiamen: Xiamen University, 2013. [陈颖涵. 北部湾主要鱼类食性的初步研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2013.]
- [22] Han D Y. Study on feeding ecology of dominate gobiid fishes in Jiaozhou Bay[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013. [韩东燕. 胶州湾主要虾虎鱼类摄食生态的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.]
- [23] Li C W. Choices of feeding habitat by *Sebastes marmoratus* in the protected Ma'an Archipelago area[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018. [李朝文. 马鞍列岛海洋特别保护区褐菖鲉摄食生境选择[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.]
- [24] Wang J F. The preliminary study of food composition and feeding habit of *collichthys lucidus* in the Yangtze River Estuary[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015. [王建锋. 长江口棘头梅童鱼食物组成与摄食习性初步研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.]
- [25] Zhang Y M, Dai C T, Yan Y R, et al. Feeding habits and trophic level of crimson sea bream, (*Parargyrops edita* Tanaka) in the Beibu Gulf[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(2): 265-273. [张宇美, 代春桃, 颜云榕, 等. 北部湾二长棘犁齿鲷摄食习性和营养级[J]. 水产学报, 2014, 38(2): 265-273.]
- [26] Jiang R J, Xu H X, Jin H W, et al. Feeding habits of blue mackerel scad *Decapterus maruadsi* Temminck et Schlegel in the East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(2): 216-227. [蒋日进, 徐汉祥, 金海卫, 等. 东海蓝圆鲹的摄食习性[J]. 水产学报, 2012, 36(2): 216-227.]
- [27] Guo A, Zhou Y D, Jin H W, et al. Seasonal changes on food composition and feeding habitat of *Colilia mystus* (Linnaeus) in the East China Sea[J]. Modern Fisheries Information, 2010, 25(8): 10-13, 27. [郭爱, 周永东, 金海卫, 等. 东海黄鲫的食物组成和食性的季节变化[J]. 现代渔业信息, 2010, 25(8): 10-13, 27.]
- [28] Xu K D, Jin H W, Lu Z H, et al. Preliminary study on feeding ecology of *Champsodon snyderi* in East China Sea region[J]. Marine Sciences, 2012, 36(7): 79-88. [徐开达, 金海卫, 卢占晖, 等. 东海区短颌齿鱼摄食生态的初步研究[J]. 海洋科学, 2012, 36(7): 79-88.]
- [29] Lu Z H, Zhu Z J, Lin X P. Food habits of *Priacanthus macracanthus* in East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(2): 199-203. [卢占晖, 朱增军, 林显鹏. 东海区短尾大眼鲷的食性分析[J]. 海洋渔业, 2010, 32(2): 199-203.]
- [30] Lin L S. Study on feeding habit and trophic level of redlip croaker in Changjiang estuary[J]. Marine Fisheries, 2007, 29(1): 44-48. [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.]
- [31] Lin L S, Zhang H Y, Li H Y, et al. Study on seasonal variation of feeding habit of hairtail (*Trichiurus japonicus*) in the East China Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(6): 932-936. [林龙山, 张寒野, 李惠玉, 等. 东海带鱼食性的季节变化[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2006, 36(6): 932-936.]
- [32] 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.]
- [33] Lin X P, Zhu Z J, Li P F. Feeding habits of *Harpadon nehereus* in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(3): 290-296. [林显鹏, 朱增军, 李鹏飞. 东海区龙头鱼摄食习性的研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(3): 290-296.]
- [34] Jiang R J, Jin H W, Zhou Y D, et al. Feeding habits of *Trachurus japonicus* in the East China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(7): 2015-2024. [蒋日进, 金海卫, 周永东, 等. 东海竹筴鱼的食性[J]. 应用生态学报, 2013, 24(7): 2015-2024.]
- [35] Freeman L C. Centrality in social networks conceptual clarification[J]. Social Networks, 1978, 1(3): 215-239.
- [36] Okamoto K, Chen W, Li X Y. Ranking of closeness centrality for large-scale social networks[C]//Proceedings of the International Workshop on Frontiers in Algorithmics. Heidelberg: Springer, 2008: 186-195.
- [37] Stephenson K, Zelen M. Rethinking centrality: Methods and examples[J]. Social Networks, 1989, 11(1): 1-37.
- [38] Estrada E, Fox M, Higham D J, et al. Network Science: Complexity in Nature and Technology[M]. London: Springer, 2010.
- [39] National Research Council. Dynamic Social Network Modeling and Analysis: Workshop Summary and Papers[M]. Washington, DC: The National Academies Press, 2003.
- [40] Bond W J. The tortoise and the hare: Ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 1989, 36(3): 227-249.
- [41] Estes J A, Palmisano J F. Sea otters: Their role in structuring nearshore communities[J]. Science, 1974, 185(4156): 1058-

- 1060.
- [42] Ebenman B, Jonsson T. Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(10): 568-575.
- [43] Berg S, Christianou M, Jonsson T, et al. Using sensitivity analysis to identify keystone species and keystone links in size-based food webs[J]. Oikos, 2011, 120(4): 510-519.
- [44] Stouffer D B, Sales-Pardo M, Sirer M I, et al. Evolutionary conservation of species' roles in food webs[J]. Science, 2012, 335(6075): 1489-1492.
- [45] Eddy T D, Pitcher T J, MacDiarmid A B, et al. Lobsters as keystone: Only in unfished ecosystems?[J]. Ecological Modelling, 2014, 275: 48-72.
- [46] Audzijonyte A, Pethybridge H, Porobic J, et al. Atlantis: A spatially explicit end-to-end marine ecosystem model with dynamically integrated physics, ecology and socio-economic modules[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2019, 10(10): 1814-1819.
- [47] Livi C M, Jordán F, Lecca P, et al. Identifying key species in ecosystems with stochastic sensitivity analysis[J]. Ecological Modelling, 2011, 222(14): 2542-2551.
- [48] Ellison A M. Ecological networks: Linking structure and dynamics in food webs[J]. Ecology, 2007, 88(1): 265-266.
- [49] Vasas V, Jordán F. Topological keystone species in ecological interaction networks: Considering link quality and non-trophic effects[J]. Ecological Modelling, 2006, 196(3-4): 365-378.
- [50] Zhu J F, Dai X J, Wang X F, et al. A review of methodology in Marie food-web topology[J]. Progress in Fishery Sciences, 2016, 37(2): 153-159. [朱江峰, 戴小杰, 王学昉, 等. 海洋食物网拓扑学方法研究进展[J]. 渔业科学进展, 2016, 37(2): 153-159.]
- [51] Borgatti S P. Identifying sets of key players in a social network[J]. Computational & Mathematical Organization Theory, 2006, 12(1): 21-34.
- [52] Dambacher J M, Young J W, Olson R J, et al. Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach[J]. Progress in Oceanography, 2010, 86(1-2): 152-165.
- [53] Ortiz M, Levins R, Campos L, et al. Identifying keystone trophic groups in benthic ecosystems: Implications for fisheries management[J]. Ecological Indicators, 2013, 25: 133-140.
- [54] Jacob U, Thierry A, Brose U, et al. The role of body size in complex food webs[M]//Advances in Ecological Research. Amsterdam: Elsevier, 2011: 181-223.
- [55] Hunter M D, Price P W. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities[J]. Ecology, 1992, 73(3): 724-732.
- [56] Gao C X, Dai X J, Tian S Q, et al. Trophic structure of major fishery organisms in the offshore waters of southern Zhejiang: Insights from stable isotope analysis[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(4): 438-453. [高春霞, 戴小杰, 田思泉, 等. 基于稳定同位素技术的浙江南部近海主要渔业生物营养级[J]. 中国水产科学, 2020, 27(4): 438-453.]
- [57] Gasalla M A, Rodrigues A R, Postuma F A. The trophic role of the squid *Loligo plei* as a keystone species in the South Brazil Bight ecosystem[J]. ICES Journal of Marine Science, 2010, 67(7): 1413-1424.
- [58] Lynam C P, Llope M, Möllmann C, et al. Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(8): 1952-1957.
- [59] Brose U, Dunne J A. Modelling the dynamics of complex food webs[M]//Community Ecology. Oxford: Oxford University Press, 2009: 37-44.
- [60] Gao C X, Dai X J, Tian S Q, et al. Trophic structure of major fishery organisms in the offshore waters of southern Zhejiang: insights from stable isotope analysis[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(4): 438-453. [高春霞, 戴小杰, 田思泉, 等. 基于稳定同位素技术的浙江南部近海主要渔业生物营养级[J]. 中国水产科学, 2020, 27(4): 438-453.]
- [61] Chen W F, Peng X, Wang Z H, et al. Community structure characteristics of fishes in the coastal area of south Zhejiang during autumn and winter[J]. Ocean Development and Management, 2017, 34(11): 111-119. [陈伟峰, 彭欣, 汪振华, 等. 浙南近海秋冬季鱼类群落结构研究[J]. 海洋开发与管理, 2017, 34(11): 111-119.]
- [62] Li Y K, Liu E S, Wang H, et al. Analysis on the ecosystem structure and function of Lake Taihu based on Ecopath model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(7): 2033-2040. [李云凯, 刘恩生, 王辉, 等. 基于 Ecopath 模型的太湖生态系统结构与功能分析[J]. 应用生态学报, 2014, 25(7): 2033-2040.]
- [63] Li J S, Hu F, Li S F, et al. Quantity distribution of *Benthosema pterotum* and in relationship with surface layer water temperature and salinity in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2006, 28(2): 105-110. [李建生, 胡芬, 李圣法, 等. 东海区七星底灯鱼数量分布以及与温盐度的关系[J]. 海洋渔业, 2006, 28(2): 105-110.]
- [64] Ashton P J. The demise of the Nile crocodile (*Crocodylus*

- niloticus*) as a keystone species for aquatic ecosystem conservation in South Africa: The case of the Olifants River[J]. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 2010, 20(5): 489-493.
- [65] 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. [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.]
- [66] Ge B M, Bao Y X, Zheng X. A review on key species study in ecology[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(6): 102-106. [葛宝明, 鲍毅新, 郑祥. 生态学中关键种的研究综述[J]. 生态学杂志, 2004, 23(6): 102-106.]
- [67] Zhang Y, Guo F Q, Hu S J, et al. Priority of conservation of keystone species of aquatic ecosystem in Huizhou reach of the Dongjiang main river[J]. Journal of Anhui University (Natural Science Edition), 2013, 37(5): 100-108. [张豫, 郭凤清, 胡顺军, 等. 东江干流(惠州段)水生生态系统关键物种的优先保护顺序[J]. 安徽大学学报(自然科学版), 2013, 37(5): 100-108.]

Keystone species of fish community in the offshore waters of southern Zhejiang: Insight from ecological network

WANG Shicong¹, YANG Rui¹, GAO Chunxia^{1,2,3,4}, HAN Dongyan^{1,2,3}, YE Shen⁵

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;
3. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai 201306, China;
4. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;
5. Zhejiang Mariculture Research Institute, Wenzhou 325005, China

Abstract: In this study, we analyzed the stomach contents of main fishes collected using a bottom trawling net in the offshore waters of southern Zhejiang, China from 2016 to 2019. By combining with the data of early feeding habits, we constructed the food web topology of the fish community based on interspecific trophic relationships. The keystone species of the fish community was determined using the topological network index and KPP calculation. The results showed that there were 276 pairs of trophic links in the food web based on the feeding analysis. *Trichiurus lepturus* with the highest D , D_{in} , CC, BC, and IC and *Benthoema pterotum* with the highest D_{out} , TI^1 , and TI^9 had the highest rank among the 34 species, indicating that they were closely related to other species in the fish community and could control the stability of community structure and information diffusion. The key index of *T. lepturus* (K and K_i) and *B. pterotum* (K_b) had the highest value, indicating that they played a decisive role in the energy flow and information transfer of community structure. It was verified using KPP calculation that *T. lepturus* played a decisive role in the stability of fish community structure and the transmission of interspecific information in the offshore waters of southern Zhejiang. In this study, the keystone species of the fish community were identified using 11 topological parameters combined with KPP calculation. It was found that *T. lepturus* (D , D_{in} , CC, BC, IC, K , and K_i) and *B. pterotum* (D_{out} , TI^1 , TI^9 , and K_b) played a key role in the stability of community structure, in which *T. lepturus* was the keystone predator and *B. pterotum* was the keystone prey.

Key words: offshore waters of southern Zhejiang; keystone species; trophic connection; ecological network analysis; topological index

Corresponding author: GAO Chunxia. E-mail: cxgao@shou.edu.cn