



南海北部陆坡海域生态系统营养结构和能量流动分析

马孟磊^{1,2}, 陈作志^{1,3*}, 徐姗楠¹, 张俊^{1,3}, 于文明¹

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部外海渔业开发重点实验室, 广东 广州 510300;

2. 上海海洋大学继续教育学院, 上海 201306;

3. 南方海洋科学与工程广东省实验室, 广东 广州 511458)

摘要: 陆坡是陆架到深海的过渡区域, 具有独特的地理生态环境特征, 能量和物质交换活跃。为了解南海北部陆坡海域生态系统状况, 实验根据 2015—2016 年南海北部陆坡海域渔业资源和海洋生态调查数据, 利用 Ecopath with Ecosim 6.5(EwE6.5) 软件构建了由 22 个功能组组成的南海北部陆坡海域生态通道模型, 分析了该海域生态系统营养结构、能量流动及生态系统总特征。结果显示, 南海北部陆坡生态系统各功能组营养级范围为 1.00~4.47, 海豚占据了最高的生态位。关键度指数(KSI)分析表明, 中型浮游动物、鸢乌贼为南海陆坡生态系统的键种。生态系统中能量流动主要以碎屑食物链为主, 能量来源于碎屑的比例为 52%。生态网络分析表明, 系统能量主要分布在 6 个整合营养级, 来源于初级生产者和碎屑的转化效率分别为 21.26% 和 22.39%, 系统平均转化效率 21.94%。研究表明, 南海陆坡海域生态系统具有较高的生态转化效率。

关键词: 营养结构; 能量流动; Ecopath 模型; 南海北部陆坡

中图分类号: S 931

文献标志码: A

南海是中国大陆最大、最深的陆架边缘海, 海域面积约 350 万 km², 渔业资源丰富, 一直以来都是我国重要的海洋捕捞场所^[1]。随着 20 世纪 80 年代以来捕捞强度的迅速增长, 加上海域污染等多重因素, 目前南海北部陆架区优质鱼类数量减少, 渔业资源衰退明显^[2]。

陆坡介于大陆架和大洋底之间, 是大陆架到深海的过渡区域, 具有独特的生态环境特征^[3]。南海北部陆坡海域渔业资源种类多样、数量众多, 其中以头足类、灯笼鱼和金枪鱼等资源量最为丰富。已有研究表明, 南海北部陆坡灯笼鱼是该区域的优势类群, 其资源非常丰富^[4], 显示出良好的开发潜力。灯笼鱼作为大洋性鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*) 和金枪鱼等经济鱼

类的饵料, 同时又摄食浮游生物, 在连接海表与深海间的食物网以及海洋生态系统的能量流动与物质循环中起重要的作用^[5-6], 同时鸢乌贼也是南海渔业资源中重要的经济种类。因此, 深刻理解陆坡海域生态系统的结构、功能及能量流动特征, 是可持续开发利用鸢乌贼和灯笼鱼资源的基础。

本实验根据 2015—2016 年南海陆坡区渔业资源和生态环境调查数据, 利用 Ecopath with Ecosim 6.5 (EwE 6.5) 软件构建了南海北部陆坡 Ecopath 模型, 分析了南海陆坡海域生态系统结构和能量流动过程, 并对其系统特征进行评价, 旨在为该海域灯笼鱼等渔业资源开发提供科学依据。

收稿日期: 2019-08-27 修回日期: 2020-02-04

资助项目: 国家重点基础研究发展计划(2014CB441502); 广东省基础与应用基础研究重大项目(2019B030302004); 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0605); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(2020TD05)。

通信作者: 陈作志, E-mail: zzchen2000@163.com

1 材料与方法

1.1 数据来源

于2015年7月、10月和2016年3月,利用中国水产科学研究院南海水产研究所在南海北部陆坡水域进行了3个航次的渔业资源和生态环境综合调查,研究区域为南海北部陆坡海域,19°~21°N, 114°~117°E。调查内容包括浮游植物、浮游动物、底栖生物和游泳生物以及环境要素采集,采样及调查分析按《海洋监测规范》(GB 17378—2007)和《海洋调查规范》(GB 12763.6—2007)中规定的方法进行。其中,游泳动物主要来自底拖网采集,其网具规格为128.00 m×92.26 m (48.90 m),网衣全长92.26 m,网口周长128.00 m,浮网长48.90 m,沉网长59.40 m,网囊目大50 mm。

1.2 研究方法

Ecopath模型在1984年提出,是根据热力学原理分析生态系统能量流动、评价系统发育状况的分析方法。Ecopath模型定义生态系统是由一系列生态关联的功能组组成,包括碎屑、浮游生物和一组生态特性相同的鱼种,所有功能组成成分必须基本覆盖生态系统能量流动全过程,各功能组的相互联系充分体现整个系统的能量循环过程^[7-8]。Ecopath模型中每一个功能组*i*的能量输出和输入保持平衡:生产量等于捕食死亡、其他自然死亡和产出量之和;模型用一组联立线性方程定义一个生态系统,其中每一个线性方程代表系统中的一个功能组^[9]:

$$B_i \times (P/B)_i \times EE_i = \sum_{j=1}^k B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ij} + EX_i$$

式中, B_i 为生物量, $(P/B)_i$ 为第*i*组的生产量与生物量比值, EE_i 表示生态营养转换效率, $(Q/B)_j$ 为消费量与生物量的比值, DC_{ij} 为被捕食组*i*占捕食组*j*的总捕食量的比例, EX_i 为第*i*组的产出(包括捕捞量和迁移量)。建立Ecopath模型需要输入的基本参数有生物量 B_i 、生产量与生物量比值 $(P/B)_i$ 、消费量与生物量比值 $(Q/B)_j$ 、生态营养转换效率 EE_i 、食物组成矩阵 DC_{ij} 和产出量 EX_i 。前4个参数可以有任意一个是未知的,由模型通过其他参数计算出来,而食物组成矩阵 DC_{ij} 和产出 EX_i 要求必须输入。

1.3 功能组划分

根据南海北部陆坡海域生态系统生物种类、

生物学特征和食性特点,将该模型划分为22个功能组,基本覆盖了南海北部陆坡海域生态系统的结构和能量流动过程。22个功能组包括:海洋哺乳动物、鲨鱼、魟和鳐、大型金枪鱼、小型金枪鱼、其他底层鱼类、带鱼、其他中上层鱼类、日本乌鲂(*Brama japonica*)、圆鲹属、甲壳类、其他头足类、鳶乌贼(*Symplectoteuthis oualaniensis*)、灯笼鱼类、刺虾类、水母类、大型浮游动物、中型浮游动物、纤毛虫、细菌、浮游植物、碎屑等(表1)。

1.4 功能组参数来源

在Ecopath模型中,能量在系统中的流动可以用能量形式[生物湿重/(t/km²)]来表示,时间限定为1年^[10]。该模型中功能组生物量*B*为2015—2016年现场资源调查通过扫海面积法估算得到。鱼类的*P/B*值等于瞬时总死亡率值*Z*,一般可利用Gulland^[11]提出的总渔获量曲线法来估算*Z*,其中的自然死亡系数*M*则采用Pauly^[12]的经验公式估算。鱼类的*Q/B*值根据Palomares等^[13]提出的尾鳍外形比的多元回归模型来计算。由于功能组中包含不同的鱼类种类,很难确定其*P/B*和*Q/B*的值,本实验主要参考了与南海北部陆坡纬度和生态特征相似的模型^[10,14-16]以及渔业数据库网站,并根据实际情况予以调整。功能组食物组成矩阵(DC)主要来自胃含物分析、渔业数据库网站及已有食性研究结果^[17-23]。生态营养转化效率(EE)指功能组生产量的转化效率,取值范围0~1,是一个较难获得的参数,该模型将其设为未知参数,通过调试模型由其他参数推算得出。

在Ecopath模型中,系统特征用众多系统参数来表示。其中系统总特征用系统规模、成熟度和稳定度来刻画,系统总流量表示系统规模大小;系统成熟度的关键指标为总初级生产量与总呼吸量的比值,该值越接近于1说明系统越成熟稳定;系统连接指数、系统杂食指数和Finn's循环指数、平均路径长度表示系统食物网联系的复杂程度和系统稳定度,值越大说明系统更稳定。在混合营养关系图中,白色圆点表示该功能组生物量的增加对其他功能组生物量的增加有积极效应,起促进作用,黑色圆点表示功能组生物量的增加对其他功能组起抑制作用,圆点的大小表示影响的大小。

表 1 南海北部陆坡 Ecopath 模型的功能组及主要种类组成

Tab. 1 Functional groups and main species composition based on Ecopath model in continental slope of the northern South China Sea

编号 No.	功能组 functional group	组成 composition
1	海洋哺乳动物 marine mammals	花斑原海豚 <i>Stenella frontalis</i> 、真海豚 <i>Delphinus</i> 等
2	鲨鱼 sharks	日本角鲨 <i>Squalus japonicus</i> 、巴西达摩鲨 <i>Isistius brasiliensi</i> 等
3	魟和鳐 rays	黑魟 <i>Dasyatis atratus</i> 、紫魟 <i>Pteroplatytrygon violacea</i>
4	大型金枪鱼 large tuna	长鳍金枪鱼 <i>Thunnus alalunga</i> 、黄鳍金枪鱼 <i>Thunnus albacores</i> 、大目金枪鱼 <i>Thunnus obesus</i> 、鲣鱼 <i>Coryphaena hippurus</i> 、剑鱼 <i>Xiphias gladius</i>
5	小型金枪鱼 small tuna	扁舵鲔 <i>Auxis thazard</i> 、圆舵鲔 <i>Auxis tapeionosoma</i> Bleeker、鲔 <i>Katsuwonus pelamis</i> 、双鳍舵鲔 <i>Scombridae</i> 、鲐 <i>Euthynnus yaito</i> 等
6	其他底层鱼类 other demersal fishes	单角革鲀 <i>Aluterus monoceros</i> 、卵圆疣鳞鲀 <i>Canthidermis maculatus</i> 、黑斑副绯鲤 <i>Parupeneus pleurostigma</i> 等
7	带鱼 hairtail	带鱼 <i>Trichiurus lepturus</i> 、短带鱼 <i>Trichiurus brevis</i> 、南海带鱼 <i>Trichiurus nanhaiensis</i> 、异鳞蛇鲭 <i>Lepidocybium flavobrunneum</i> 等
8	其他中上层鱼类 benthic- pelagic fishes	斑条燕鲙 <i>Cypselurus suttoni</i> 、花鳍燕鲙 <i>Cypselurus poecilopterus</i> 、鳞首方头鲳 <i>cubiceps squamiceps</i> 、怀氏方头鲳 <i>Cubiceps whiteleggii</i> 、竹荚鱼 <i>Trachurus japonicus</i> 等
9	日本乌鲂 <i>Brama japonica</i>	日本乌鲂 <i>Brama japonica</i>
10	圆鲹属 <i>Decapterus</i>	颌圆鲹 <i>Decapterus lajang</i> 、长体圆鲹 <i>Decapterus macrosoma</i> 、红鳍圆鲹 <i>Decapterus russelli</i> 、脂眼凹肩鲹 <i>Selar crumenophthalmus</i> 等
11	甲壳类 Crustacean	巨额须糠虾 <i>Gnathophausia ingens</i> 、宽突赤虾 <i>Metapenaeopsis palmensis</i> 、细额玻璃虾 <i>Pasiphaea sivado</i> 、异齿拟长额虾 <i>Pandalopsis</i> 等
12	其他头足类 other squids	菱鳍乌贼 <i>Thysanoteuthis rhombus</i> 、剑尖枪乌贼 <i>Uroteuthis edulis</i> 、多钩钩腕乌贼 <i>Abralia multiamata</i> 、武装乌贼 <i>Enoploteuthis chunii</i> 、卵蛸 <i>Octopus ovulum</i> 等
13	鳶乌贼 <i>Symplectoteuthis oualaniensis</i>	鳶乌贼 <i>Symplectoteuthis oualaniensis</i>
14	灯笼鱼类 Lanternfishes	金鼻眶灯鱼 <i>Diaphus chrysorhynchus</i> 、条带眶灯鱼 <i>Diaphus brachycephalus</i> 、尾明角灯鱼 <i>Ceratoscopelus warmingii</i> 、菲氏眶灯鱼 <i>Diaphus philipis</i> 等
15	刺虾类 Pelagic shrimps	典型刺虾 <i>Oplphorus typus</i> 、大樱虾 <i>Seggia licens</i> Hansen等
16	水母类 Jellies	水螅纲 Hydrozoa、钵水母纲 Scyphozoa
17	大型浮游动物 Macrozooplankton	浮游甲壳类 Crustacea、端足类 Amphipoda、磷虾 Euphausia等
18	中型浮游动物 Mesozooplankton	桡足类 Copepods、枝角类 Cladocera、毛颚类 Chaetognatha、介形类 Ostracoda等
19	纤毛虫 Ciliates	砂壳纤毛虫 Tintinnida、无壳纤毛虫 Aloricate ciliates等
20	细菌 Bacteria	芽孢杆菌 Bacillus等各类细菌属
21	浮游植物 Phytoplankton	硅藻 Bacillariophyta、蓝藻 Cyanobacteria等
22	碎屑 detritus	颗粒有机碳和溶解有机碳

2 结果

2.1 南海北部陆坡生态系统营养结构和能流分布

文章构建的南海北部陆坡生态系统 Ecopath 模型各功能组的输入参数及模型调试结果。结果发现, 南海北部陆坡生态系统的营养级范围为 1.00~4.47, 鲨鱼和海洋哺乳动物的营养级最高, 重要经济种类鳶乌贼、金枪鱼等营养级分

别为 3.88 和 4.31 (表 2)。

营养级聚合以简化复杂的系统食物网为目的, 将不同功能组的营养流合并为数个整营养级 (以整数 I, II, III表示); 南海北部陆坡生态系统可以合并为 6 个整合营养级, 表 3 为各营养级能量流分布表。从表中可以看出, 南海北部陆坡生态系统各营养级能量流呈金字塔状分布, 总流量分布上, 营养级 I 和 II 的能量流每年分别为 7 747 t/km² 和 6 135 t/km², 分别占

表 2 南海北部陆坡生态系统 Ecopath 模型功能组估算参数 (斜体为模型计算的参数)

Tab. 2 Input and output (in italic) parameters of Ecopath model in continental slope of the northern South China Sea

编号 No.	功能组 functional group	营养级 trophic level	生物量 biomass	生产量/生物量 production/ biomass	消费量/生物量 consumption/ biomass	转化效率 ecotrophic efficiency
1	海洋哺乳动物 marine mammals	4.47	0.006	0.045	14.77	0.370
2	鲨鱼 sharks	4.32	0.004	0.20	1.90	0.375
3	魟和鳐 rays	4.15	0.009	0.43	2.70	0.775
4	大型金枪鱼 large tuna	4.31	0.031	0.22	11.60	0.733
5	小型金枪鱼 small tuna	3.78	0.450	2.00	32.57	0.565
6	其他底层鱼类 other demersal fishes	3.59	1.124	3.00	12.00	0.872
7	带鱼 hairtail	4.24	0.120	1.44	4.80	0.582
8	其他中上层鱼类 benthic- pelagic fishes	3.71	1.676	3.00	9.00	0.496
9	日本乌鲂 <i>Brama japonica</i>	4.04	0.617	0.48	5.80	0.355
10	圆鲹属 <i>Decapterus</i>	3.12	1.419	2.10	9.87	0.919
11	甲壳类 Crustacean	3.08	1.120	3.00	8.59	0.401
12	其他头足类 other squids	3.14	7.800	10.00	25.30	0.362
13	鳶乌贼 <i>Symplectoteuthis oualaniensis</i>	3.88	10.850	3.80	22.00	0.925
14	灯笼鱼类 Lanternfishes	3.11	17.250	3.20	10.00	0.977
15	刺虾类 Pelagic shrimps	2.81	4.946	3.00	16.00	0.880
16	水母类 Jellies	3.17	4.900	6.50	20.00	0.914
17	大型浮游动物 Macrozooplankton	2.50	15.850	10.00	33.00	0.952
18	中型浮游动物 Mesozooplankton	2.47	28.700	20.00	57.00	0.912
19	纤毛虫 Ciliates	2.10	6.800	88.00	303.00	0.658
20	细菌 Bacteria	2.00	7.500	87.40	383.33	0.888
21	浮游植物 Phytoplankton	1.00	18.000	231.00		0.616
22	碎屑 detritus	1.00	200.000			0.996

表 3 南海陆坡生态系统能量流的分布
Tab. 3 Distribution of energy flows at aggregated trophic levels in continental slope of the northern South China Sea ecosystem

营养级 trophic level	生物量 biomass	输出量 output	被摄食量 consumption by predators	流向碎屑量 flow to detritus	总流量 throughput
VI	0.488	0.145	0.464	2.029	7.513
V	3.951	0.803	7.513	16.860	62.070
IV	17.890	2.166	62.070	92.890	346.000
III	38.000	2.527	346.000	344.500	1 355.000
II	50.810	0.979	1 355.000	1 534.000	6 135.000
I	218.000	13.810	6 135.000	1 598.000	7 747.000
合计 total	329.170	20.450	7 906.000	3 589.000	15 652.000

比 49.5% 和 39.2%，高营养级Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ共占总流量的 11.3%，即高营养级能量流占比较小，低

营养级占比较大。流向碎屑量为 3 589 t/km²，其中Ⅰ、Ⅱ营养级占比分别为 44.3% 和 42.7%，低

营养级流向碎屑量较多占系统总流量的 22.9%, 系统的能量利用相对充分。

2.2 南海北部陆坡生态系统各营养级转化效率

图 1 为南海北部陆坡生态系统能量流动示意图, 图中每个圆代表一个功能组, 其间的连线代表能量传递过程, 圆面积的大小代表相对生物量的多少。从图中可以看出在南海陆坡生态系统中能量来源主要为碎屑和浮游植物, 相

应的食物链即为碎屑食物链和牧食食物链。在南海北部陆坡生态系统中, 能量来源于碎屑的比例为 52%, 说明南海北部陆坡生态系统以碎屑食物链为主。就转化效率来说, 不同能量来源的转化效率相差不大, 初级生产者和碎屑的转化效率分别为 21.26% 和 22.39%, 系统平均转化效率 21.94%。从系统各营养级转化效率来看, 低营养级转化效率较高, 高营养级转化效率低, 其中第Ⅲ营养级转化效率最高, 平均为 25.72%(表 4)。

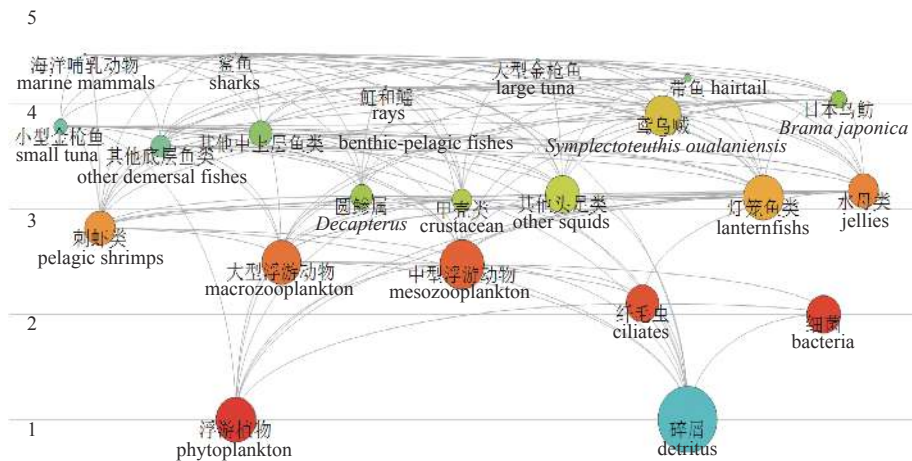


图 1 南海北部陆坡生态系统能量流动示意图

Fig. 1 Energy flow diagram in continental slope of the northern South China Sea ecosystem

表 4 南海北部陆坡生态系统各营养级的转化效率

Tab. 4 Transfer efficiency of discrete trophic levels in continental slope of the northern South China Sea ecosystem

来源 source	营养级 trophic level						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
生产者 primary producer		23.40	25.13	16.33	11.39	6.12	6.91
碎屑 detritus		21.18	26.18	20.25	14.59	8.99	6.34
总能流 total flows		22.11	25.72	18.57	13.40	8.12	6.45

2.3 南海北部陆坡生态系统总体特征

南海北部陆坡生态系统总流量为 15 698.050 t/km², 其中总消费量占比 50.65%, 26.36% 为总呼吸量, 流向碎屑总量占比 22.86%, 总输出量仅占 0.13%; 系统总净初级生产量为 4 158 t/km², 总捕捞量为 6.633 t/km², 系统渔获物平均营养级为 3.543 (表 5)。南海北部陆坡生态系统中总初级生产量与总呼吸量的比值该值为 1.005, 说明系统发育较成熟稳定。

2.4 功能组间的相互关系与关键种

在生态系统中, 各物种之间直接或间接存

在捕食或竞争关系, 在 Ecopath 模型中各功能组的相互关系用混合营养关系来表示。捕捞对金枪鱼、带鱼等高营养级生物有消极作用, 鸢乌贼以灯笼鱼为饵料, 同时组内存在饵料竞争关系, 故鸢乌贼对其有消极作用 (图 2)。

在 Ecopath 模型中, 用关键度指数和相对总影响来定义关键种, 浮游动物以浮游植物和碎屑为饵料, 同时又作为更高营养级的饵料, 在系统中至关重要, 因此在模型中相对总影响和关键度指数较高, 关键效应明显, 常作为关键种 (图 3)。在南海北部陆坡生态系统中, 中型浮游动物和鸢乌贼的关键度指数和相对总影响较高,

表 5 南海北部陆坡生态系统总特征参数表

Tab. 5 Summary statistics for continental slope of the northern South China Sea ecosystem Ecopath model

系统参数	system statistics	数值	value
系统总流量/(t/km ²)	total system throughput	15 698.050	
总消费量/(t/km ²)	sum of all consumption	7 951.491	
总呼吸量/(t/km ²)	sum of all respiratory flows	4 137.554	
流向碎屑总量/(t/km ²)	sum of all flows into detritus	3 588.561	
系统总生产量/(t/km ²)	sum of all production	6 381.639	
总净初级生产量/(t/km ²)	calculated total net primary production	4 158.000	
系统净生产量/(t/km ²)	net system production	20.446	
渔获平均营养级	mean trophic level of the catch	3.543	
总生物量(不含碎屑)/(t/km ²)	total biomass (excluding detritus)	129.172	
总初级生产量/总呼吸量	total primary production/total respiration	1.005	
总初级生产量/总生物量	total primary production/total biomass	32.190	
总生物量/总流量	total biomass/total throughput	0.008	
系统连接指数	connectance index	0.313	
系统杂食指数	system omnivory index	0.325	
Finn's循环指数	Finn cycling index	13.680	
Finn's平均路径长度	Finn's mean path length	3.775	

在系统中处于关键种地位。

3 讨论

从南海北部陆坡生态系统总特征来看，其生态系统结构呈金字塔状，生态系统规模较大，系统生产量和生物量较高；从各营养级转化效率来看，营养级Ⅱ~Ⅴ转化效率均高于林德曼转化效率(10%)，系统总平均转化效率为21.94%，高于南海北部近海(11.5%)^[10]，造成其系统转化效率较高的原因可能与南海陆坡海域的地形与生境特征相关。陆坡作为陆架到深海的过渡区域，不同水体之间的物质和能量交换相对频繁，陈钟为等^[24]研究表明，在南海陆坡海域由于受气旋涡和反气旋涡的影响，存在跨陆坡的海水输送，使得该区域营养物质相当丰富。此外，受珠江冲淡水 and 黑潮入侵的影响，使得此海域水团涡旋结构更加复杂，水体交换频繁，使海区初级生产力水平较高。南海北部陆坡海域生态系统平均转化效率较高的另一原因可能与浮游动植物转化效率较高有关，从表4可以明显看出，第Ⅱ、Ⅲ营养级的转化效率均达到20%以上；

另外，本课题另一研究结果也证实，该区域在较高、较稳定的生产力水平下，浮游植物到浮游动物的季节平均转化效率可达到20%^[25]。以上种种皆证实了本实验结果的可信度和该生态系统营养转化效率较高的原因。

关键种作为维护生态系统中生物多样性和稳定性的重要物种。本实验研究表明，中型浮游动物和鳶乌贼为南海北部陆坡海域生态系统的^{关键种}。浮游动物既以浮游植物和碎屑为食，又被鱼类及其他水生动物所捕食，对生态系统的正常运行至关重要，在绝大多数生态系统中浮游动物均为系统关键种。在南海陆坡海域生态系统中，中型浮游动物作为生物量最大的动物类群，其对南海陆坡生态系统的影响意义深远。粒径谱分析表明，不同粒径浮游动物的垂直分布和迁移与灯笼鱼等中层鱼之间具有较高的时空匹配度，说明浮游动物作为饵料影响到南海陆坡海域灯笼鱼的活动与迁移，而灯笼鱼作为其他肉食性鱼类的饵料对整个生态系统的营养传递起到至关重要的作用^[26]。鳶乌贼目前作为南海海区重要的大宗类经济鱼种，由于其生物量较大，对维持南海北部陆坡海域生态系统

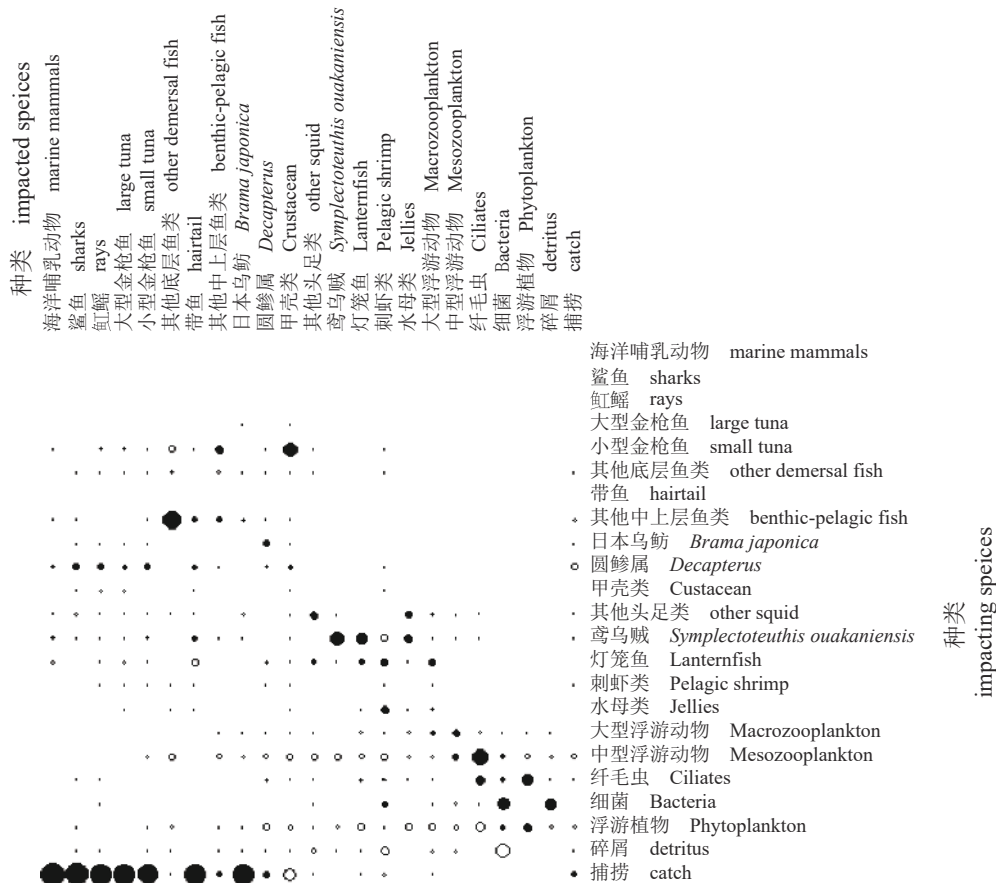


图 2 南海北部陆坡生态系统混合营养关系图

Fig. 2 Mixed trophic impact in continental slope of the northern South China Sea

平衡具有重要作用。鸢乌贼主要以头足类和灯笼鱼等为食，同时其也是金枪鱼等高营养级鱼

类的饵料，其生物量的波动直接影响到与之相关的鱼类的数量，这也正解释了其关键度指数较高的原因。

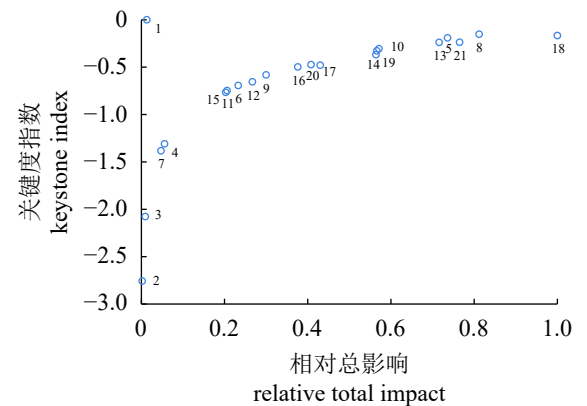


图 3 南海北部陆坡生态系统关键度指数分布

图中数字对应功能组编号

Fig. 3 Keystoneness index and relative overall effect of the function groups in continental slope of the northern South China Sea ecosystem

Numbers in the figure represent the number of functional groups in the model

Ecopath 模型可以从多个指标量化海洋生态系统的发育状态及演变。从南海北部陆坡生态系统的参数来看，其总初级生产量与总呼吸量的比值 1.005 显著小于同地区北部湾^[9]以及南海北部沿海^[10]海域，系统发育处于成熟阶段。与我国沿海海域各生态系统普遍处于退化状态相比，南海北部陆坡生态系统整体处于较为成熟、稳定的状态，可能主要得益于该海域现阶段受人类捕捞等活动影响相对较小。对于南海陆坡海域中的中层鱼和鸢乌贼等资源还有待进一步开发，灯笼鱼等中层鱼广泛分布于南海，资源量巨大，随着近年来重要经济种等渔业资源衰退，对于灯笼鱼资源的开发利用日渐受到人们的重视。鸢乌贼作为南海重要大宗经济鱼类，由于其生长期短，资源恢复快，捕捞潜力相当可观。江森等^[27]指出南海鸢乌贼年可捕捞量可达 130~200 万 t，而目前南海鸢乌贼总捕捞量尚

不足 5 万 t, 还有很大的开发空间。下一步应当着重研究不同捕捞管理策略对其渔业资源的影响, 摸清其生态系统发展规律, 吸取近海捕捞过度的历史经验和教训, 加强渔业资源规划管理, 开发与保护并举, 促进南海海域的生态平衡与可持续发展。

参考文献 (References):

- [1] 马彩华. 南海地理学与鱼类生物多样性及渔业区划关系的研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2004.
Ma C H. The study on the relationship of the geography, biodiversity of fish and the distribution of fishery in the South China Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2004 (in Chinese).
- [2] 刘维达, 林昭进, 江艳娥, 等. 南海北部陆架区底层渔业资源的空间分布特征[J]. 热带海洋学报, 2011, 30(5): 95-103.
Liu W D, Lin Z J, Jiang Y E, *et al.* Spatial distribution of demersal fishery resources in the continental shelf of the northern South China Sea[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2011, 30(5): 95-103(in Chinese).
- [3] 龚玉艳, 杨玉滔, 范江涛, 等. 南海北部陆架斜坡海域夏季浮游动物群落的空间分布[J]. 南方水产科学, 2017, 13(5): 8-15.
Gong Y Y, Yang Y T, Fan J T, *et al.* Spatial distribution of zooplankton in continental slope of northern South China Sea in summer[J]. *South China Fisheries Science*, 2017, 13(5): 8-15(in Chinese).
- [4] 张俊, 江艳娥, 陈作志, 等. 南海中南部中层鱼资源声学积分值及时空分布初探[J]. 中国水产科学, 2017, 24(1): 120-135.
Zhang J, Jiang Y E, Chen Z Z, *et al.* Preliminary study on the nautical area scattering coefficient and distribution of mesopelagic fish species in the central-southern part of the South China Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(1): 120-135(in Chinese).
- [5] Davison P C, Checkley Jr D M, Koslow J A, *et al.* Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the North-east Pacific Ocean[J]. *Progress in Oceanography*, 2013, 116: 14-30.
- [6] Christensen V, Pauly D. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans[J]. *Naga, the ICLARM Quarterly*, 1995, 18(3): 34-40.
- [7] Christensen V. Ecosystem maturity-towards quantification[J]. *Ecological Modelling*, 1995, 77(1): 3-32.
- [8] Christensen V, Pauly D. ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics[J]. *Ecological Modelling*, 1992, 61(3-4): 169-185.
- [9] 陈作志, 邱永松, 贾晓平, 等. 基于Ecopath模型的北部湾生态系统结构和功能[J]. 中国水产科学, 2008, 15(3): 460-468.
Chen Z Z, Qiu Y S, Jia X P, *et al.* Structure and function of Beibu Gulf ecosystem based on Ecopath model[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2008, 15(3): 460-468(in Chinese).
- [10] 陈作志, 邱永松. 南海北部生态系统食物网结构、能量流动及系统特征[J]. 生态学报, 2010, 30(18): 4855-4865.
Chen Z Z, Qiu Y S. Assessment of the food-web structure, energy flows, and system attribute of northern South China Sea ecosystem[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(18): 4855-4865(in Chinese).
- [11] Gulland J A. The Fish Resources of the Ocean[M]. West Byfleet: Fishing News, 1971: 425.
- [12] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 1980, 39(2): 175-192.
- [13] Palomares M L D, Pauly D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity[J]. *Marine and Freshwater Research*, 1998, 49(5): 447-453.
- [14] Bradford-Grieve J M, Keith Probert P, Nodder S D, *et al.* Pilot trophic model for subantarctic water over the Southern Plateau, New Zealand: a low biomass, high transfer efficiency system[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, 289(2): 223-262.
- [15] Neira S, Arancibia H. Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33-39°S)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, 312(2): 349-366.
- [16] 欧阳力剑, 郭学武. 东、黄海主要鱼类Q/B值与种群摄食量研究[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(2): 23-29.
Ouyang L J, Guo X W. Studies on the Q/B values and food consumption of major fishes in the East China Sea and the Yellow Sea[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2010, 31(2): 23-29(in Chinese).

- [17] Bernal A, Pilar Olivar M, Maynou F, *et al.* Diet and feeding strategies of mesopelagic fishes in the western Mediterranean[J]. [Progress in Oceanography](#), 2015, 135: 1-17.
- [18] 龚玉艳, 陈作志, 张俊, 等. 南海北部陆坡海域秋季金鼻眶灯鱼的摄食习性[J]. [南方水产科学](#), 2015, 11(5): 90-99.
- Gong Y Y, Chen Z Z, Zhang J, *et al.* Feeding habits of *Diaphus chrysorhynchus* from continental slope region in northern South China Sea in autumn[J]. [South China Fisheries Science](#), 2015, 11(5): 90-99(in Chinese).
- [19] 朱国平, 许柳雄, 周应祺, 等. 印度洋中西部水域黄鳍金枪鱼的食性及其季节性变化[J]. [水产学报](#), 2008, 32(5): 725-732.
- Zhu G P, Xu L X, Zhou Y Q, *et al.* Feeding habits and its seasonal variations of *Thunnus albacares* in the west-central Indian Ocean[J]. [Journal of Fisheries of China](#), 2008, 32(5): 725-732(in Chinese).
- [20] 许柳雄, 朱国平, 宋利明. 印度洋中西部水域大眼金枪鱼的食性[J]. [水产学报](#), 2008, 32(3): 387-394.
- Xu L X, Zhu G P, Song L M. Feeding behavior of *Thunnus obesus* in the west-central Indian Ocean[J]. [Journal of Fisheries of China](#), 2008, 32(3): 387-394(in Chinese).
- [21] 陶雅晋, 莫檬, 何雄波, 等. 南海黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacores*)摄食习性及其随生长发育的变化[J]. [渔业科学进展](#), 2017, 38(4): 1-10.
- Tao Y J, Mo M, He X B, *et al.* Feeding habits and ontogenetic diet shifts of Yellowfin Tuna (*Thunnus albacores*) in the South China Sea[J]. [Progress in Fishery Sciences](#), 2017, 38(4): 1-10(in Chinese).
- [22] Majewski A R, Atchison S, MacPhee S, *et al.* Marine fish community structure and habitat associations on the Canadian Beaufort shelf and slope[J]. [Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers](#), 2017, 121: 169-182.
- [23] Whitehouse G A, Buckley T W, Danielson S L. Diet compositions and trophic guild structure of the eastern Chukchi Sea demersal fish community[J]. [Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography](#), 2017, 135: 95-110.
- [24] 陈钟为, 杨成浩, 许东峰, 等. 2015年6月南海北部陆坡气旋-反气旋涡对陆坡水文和环流影响的观测[J]. [海洋学研究](#), 2016, 34(4): 10-19.
- Chen Z W, Yang C H, Xu D F, *et al.* Observed hydrographical features and circulation with influences of cyclonic-anticyclonic eddy-pair in the northern slope of the South China Sea during June 2015[J]. [Journal of Marine Sciences](#), 2016, 34(4): 10-19(in Chinese).
- [25] Zhang W J, Sun X X, Zheng S *et al.* Plankton abundance, biovolume, and normalized biovolume size spectra in the northern slope of the South China Sea in autumn 2014 and summer 2015[J]. [Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography](#), 2019, 167: 79-92.
- [26] 张文静. 南海北部陆坡夏秋季浮游生物标准化粒径谱研究 [D]. 青岛: 中国科学院大学 (中国科学院海洋研究所), 2016.
- Zhang W J. Normalized biomass size spectra of plankton community of South China Sea Northern Slope in autumn and summer[J]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2016 (in Chinese).
- [27] 江淼, 马胜伟, 吴洽儿. 南海鳶乌贼资源探捕与开发[J]. [中国渔业经济](#), 2018, 36(2): 65-70.
- Jiang M, Ma S W, Wu Q E. Resource exploration and development of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea[J]. [Chinese Fisheries Economics](#), 2018, 36(2): 65-70(in Chinese).

Trophic structure and energy flow of continental slope of the northern South China Sea ecosystem

MA Menglei^{1,2}, CHEN Zuozhi^{1,3*}, XU Shannan¹, ZHANG Jun^{1,3}, YU Wenming¹

(1. Key Laboratory of Open-Sea Fishery Development, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;

2. School of Continuing Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory, Guangzhou 511458, China)

Abstract: The continental slope is the transition area from the continental shelf to the deep sea. It has unique geographic ecological environment and active exchange of energy and matter fluxes. This study presents a mass-balanced trophic model for the continental slope of the northern South China Sea to explore the trophic structure, energy flow and system attributes of this ecosystem. The model consists of 22 functional groups, and biological and ecological data gathered from the surveys of fishery resources and marine ecological environment in this area during 2015–2016 using Ecopath with Ecosim 6.5 software. The fractional trophic levels of these ecological groups ranged from 1 to 4.47, with the highest TLs reached by dolphins in the food-web system. The Keystone Index (KSI) analysis indicated that the mesozooplankton and *Sthenoteuthis oualaniensis* are considered as key species in the system. The energy flow of this ecosystem was mainly dominated by detritus food chain, which accounts for 52% of the energy source. Using network analysis, the system network was mapped into a linear food chain and 6 integrated trophic levels were found with a mean transfer efficiency of 21.94%, of which 21.26% came from primary producer and 22.39% from detritus within the ecosystem. The results suggest that the continental slope of the northern South China Sea ecosystem has a high ecological conversion efficiency.

Key words: trophic structure; energy flow; Ecopath modeling; continental slope of the northern South China Sea

Corresponding author: CHEN Zuozhi. E-mail: zzchen2000@163.com

Funding projects: National Key Basic Research Program from the Ministry of Science and Technology (2014CB441502); Major Projects of Basic and Applied Basic Research Programs in Guangdong Province (2019B030302004); Key Special Project for Introduced Talents Team of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou) (GML2019ZD0605); Special Fund for Basic Scientific Research Operating Expenses of Public Welfare Research Institutes at the Central Level (2020TD05)