



## 山东半岛南部海域渔业资源结构及关键种的年际变化

苏程程<sup>1,2</sup>, 单秀娟<sup>1,3,4\*</sup>, 杨涛<sup>1,3,4</sup>

- (1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室, 山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 山东 青岛 266071;  
2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;  
3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237;  
4. 山东长岛近海渔业资源国家野外科学观测研究站, 山东 烟台 265800)

**摘要:** 为掌握大规模增殖放流背景下山东半岛海域渔业资源结构特征及其变动趋势, 基于2016—2018年山东半岛南部海域渔业资源调查与渔业种类食性文献数据, 以渔业资源群落关键种作为切入点, 通过食物网拓扑结构与社会网络分析法, 解析了山东半岛南部海域渔业资源结构及关键种的年际变化。结果显示, 2016—2018年山东半岛南部海域食物网包含物种20~22个, 摄食关系数量59~65个, 年际差异不大; 基于优势度分析发现, 伏季休渔延长后, 2018年小黄鱼、带鱼、蓝点马鲛优势度明显增加; 食物网拓扑结构密度范围为0.3048~0.3684, 种间关联度为0.1451~0.1634; 群落关键种均为鳀和黄鲷。鳀作为关键被捕食者, 黄鲷作为关键捕食者, 两者在2016—2018年均均为优势种, 但鳀优势度逐年下降, 细纹狮子鱼从2017年开始成为优势种。山东半岛南部海域食物网结构较稳定, 关键种稳定, 但群落中能量流动和信息传递逐渐由高营养级种类演替到低营养级种类。

**关键词:** 群落结构; 关键种; 食物网拓扑结构; 网络分析法; 山东半岛南部海域

**中图分类号:** S 931

**文献标志码:** A

山东半岛南部海域是众多渔业生物的索饵场、产卵场和洄游通道<sup>[1-2]</sup>, 初级生产力高<sup>[3]</sup>, 渔业资源丰富, 是我国重要的渔业作业海域。自20世纪80年代以来, 山东近海捕捞量持续增长、水环境持续恶化, 导致渔业资源衰退, 生物多样性不断下降<sup>[4-5]</sup>, 渔获物以小型低值鱼类、无脊椎动物和经济种类幼鱼为主<sup>[6]</sup>。为养护山东近海渔业资源, 山东省开展了褐牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*)、三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 和中国明对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) 等增殖放

流, 但研究发现, 这些种类在群落结构中的地位并未恢复, 并且对群落结构调节作用有限<sup>[7-8]</sup>。大规模增殖放流背景下, 本实验选取在食物网的能量流动和物质转换发挥重要作用<sup>[9-10]</sup>、决定了群落结构和生态系统的稳定性<sup>[11]</sup>的群落关键种作为切入点, 基于2016—2018年山东半岛南部海域渔业资源调查与渔业种类食性文献数据<sup>[12-16]</sup>, 通过建构食物网拓扑结构, 并与社会网络分析法相结合, 解析了山东半岛南部海域渔业资源结构及关键种的年际变化, 旨在为山东近海渔

收稿日期: 2020-08-26 修回日期: 2021-01-06

资助项目: 山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0501-1); 山东省泰山学者青年专家计划; 中国水产科学研究院基本科研业务费资助(2020TD01); 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费资助(20603022020017)

第一作者: 苏程程(照片), 从事渔业资源生态学研究, E-mail: 13335088169@163.com

通信作者: 单秀娟, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn



业资源可持续利用和适应性管理提供科学基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源

数据来源于李春芝等<sup>[12]</sup>2016—2018年山东半岛海阳、文登、乳山三地渔船的捕捞日志，具体见表1。食性数据参考杨纪明<sup>[13]</sup>、邓景耀等<sup>[14]</sup>、贺舟挺等<sup>[15]</sup>和张波<sup>[16]</sup>。

### 1.2 研究方法

**群落优势种** 优势种由物种相对丰度  $R_A$  (relative abundance,  $R_A$ ) 确定<sup>[17]</sup>:

$$R_A = w_i/W \times 100\%$$

式中,  $w_i$  为  $i$  种渔获物的单位捕捞努力量渔获量,  $W$  为总单位捕捞努力量渔获量。当  $R_A$  值大于 5% 时定为优势种。

**生物多样性** 采用 Margalef 种群丰富度指数  $R$ 、Shannon-Wiener 多样性指数  $H'$  和 Pielou 均匀度指数  $J'$  进行计算。

Shannon-Wiener 多样性指数  $H'$ <sup>[18]</sup>:

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

Margalef 物种丰富度指数  $R$ <sup>[19]</sup>:

$$R = (S - 1) / \ln W$$

Pielou 均匀度指数  $J'$ <sup>[20]</sup>:

$$J' = H' / \ln S$$

式中,  $S$  代表种类数;  $W$  代表总单位捕捞努力量渔获量;  $P_i$  代表  $i$  鱼种重量占总单位捕捞努力量渔获量的比例。

**食物网拓扑结构指数** 节点密度计算 (Density,  $D_d$ )<sup>[21]</sup>:

$$D_d = S/L$$

种间关联度指数计算 (Connectance,  $C$ )<sup>[21]</sup>:

$$C = L/S^2$$

式中,  $S$  为鱼类群落中种类数量;  $L$  为群落内种间存在的摄食关系数量;  $D_d$  值越大, 群落内物种的摄食关系的平均值就会越大;  $C$  为种间关联度,  $C$  值越大个物种之间存在的捕食-被捕食的概率就越大。

**网络分析法** 研究所使用的网络中心法指数点度 (degree,  $D$ )、入度 (in-degree,  $D_{in}$ )、出度 (out-degree,  $D_{out}$ )、中间中心性 (betweenness centrality,  $BC$ )、紧密中心性 (closeness centrality,  $CC$ )、信息中心性 (information centrality,  $IC$ )、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,  $K_b$ )、下行关键指数 (top-down keystone,  $K_t$ )、群落离散度 (fragmentation,  $F$ )、距离权重离散度 (distance-weighted fragmentation,  ${}^D F$ ) 参考杨涛等<sup>[22]</sup>。群落种间聚类系数计算参照 Watts 等<sup>[23]</sup>。

### 1.3 统计分析

Ucinet6 软件计算  $D$ 、 $D_{out}$ 、 $D_{in}$ 、 $BC$ 、 $CC$  和  $IC$ ，CoSbiLaB Graph 1.0 软件计算  $TI^I$ 、 $TI^T$ 、 $K$ 、 $K_b$  和  $K_t$ ，Keypalyer 1.44 软件计算  $F$  和  ${}^D F$ ，统计分析通过 SPSS 20.0 和 Excel 2016。

## 2 结果

### 2.1 鱼类种类组成及优势种

2016 年鱼类种数有 22 种, 2017 年 20 种, 2018 年 21 种 (表 2)。根据物种相对丰度  $R_A$ (%) 分析, 2016 年优势种为鳀 (*Engraulis japonicus*)、黄鲛鲷 (*Lophius litulon*)、蓝点马鲛 (*Scomberomorus niphonius*); 2017 年优势种是鳀、黄鲛鲷和细纹狮子鱼 (*Liparis tanakae*); 2018 年优势种为黄鲛鲷、细纹狮子鱼、蓝点马鲛、鳀、带鱼 (*Trichiurus japonicus*)、小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) (表 3)。

表 1 2016—2018 年山东半岛南部海域信息船只数据

Tab. 1 The information of vessel data in the waters off southern Shandong Peninsula during 2016—2018

年份 year	刺网渔船 gillnet hauls	单拖网渔船 single trawlers	双拖网渔船 pair trawlers	定置网渔船 set net fishing vessels	功率/kW power/kw	平均功率/kW average power/kw
2016	5	5	6	2	8.80~122.00	75.01±78.94
2017	8	9	7	2	8.80~300.00	84.36±46.95
2018	11	10	6		8.80~300.00	102.30±71.73

表 2 2016—2018 年山东半岛南部海域鱼类种类组成

Tab. 2 Fish species composition in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

编号 number	种类 species	编号 number	种类 species
1	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	15	黄鲫 <i>Setipinna taty</i>
2	蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	16	孔鳐 <i>Okamejei kenojei</i>
3	鲈 <i>Scomber japonicus</i>	17	绿鳍马面鲀 <i>Thamnaconus septentrionalis</i>
4	青鳞沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	18	鲮 <i>Miichthys miuy</i>
5	白姑鱼 <i>Argyrosomus argentatus</i>	19	褐牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>
6	半滑舌鳎 <i>Cynoglossus semilaevis</i>	20	石斑鱼 <i>Epinephelus</i> sp.
7	大黄鱼 <i>Larimichthys crocea</i>	21	石鲈 <i>Kareius bicoloratus</i>
8	大头狗母鱼 <i>Trachinocephalus myops</i>	22	鲛 <i>Liza haematocheila</i>
9	大头鳕 <i>Gadus macrocephalus</i>	23	网纹狮子鱼 <i>Liparis chefuensis</i>
10	带鱼 <i>Trichiurus lepturus</i>	24	细纹狮子鱼 <i>Liparis tanakae</i>
11	短鳍红娘鱼 <i>Lepidotrigla microptera</i>	25	小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>
12	二长棘鲷 <i>Paerargyrops edita</i>	26	大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>
13	凤鲚 <i>Coilia mystus</i>	27	星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i>
14	黄鲛鲷 <i>Lophius litulon</i>	28	银鲳 <i>Pampus argenteus</i>

表 3 2016—2018 年山东半岛南部海域鱼类优势种

Tab. 3 Dominant fish species in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

年份 year	种类 species	物种相对丰度/% $R_i$
2016	鳀 <i>E. japonicus</i>	42.12
	黄鲛鲷 <i>L. litulon</i>	15.53
	蓝点马鲛 <i>S. niphoniuse</i>	6.46
2017	鳀 <i>E. japonicus</i>	31.63
	黄鲛鲷 <i>L. litulon</i>	13.39
	细纹狮子鱼 <i>L. tanakae</i>	10.56
2018	黄鲛鲷 <i>L. litulon</i>	22.16
	细纹狮子鱼 <i>L. tanakae</i>	14.24
	蓝点马鲛 <i>S. niphoniuse</i>	9.99
	鳀 <i>E. japonicus</i>	8.34
	带鱼 <i>T. japonicus</i>	6.41
	小黄鱼 <i>L. polyactis</i>	5.86

2.2 鱼类多样性变化

山东半岛南部海域鱼类多样性变化总体呈现 2016 年下降, 于 2017 年降到最低, 2018 年回升并持平或超过 2016 年水平, 其中鱼类多样性

指数为 0.70~2.22, 2017 年为 0.35~1.68, 2018 年为 0.49~2.21。均匀度在 2016—2018 年无显著变化。丰富度指数变化较大, 2018 年丰富度较高, 其次是 2016 年。

选取 3 月 (春季) 和 9 月 (秋季) 分析了鱼类多样性的季节变化 (图 1)。H'、J'、R 在 9 月均高于 3 月, 多样性指数 2018 年回升但是未超过 2016 年; 丰富度指数在 2017 年小幅度下降, 2018 年大幅度回升; 均匀度指数在 2016—2018 年之间变化较小。双变量相关分析表明, 9 月份的 H' 和 J' 的 Pearson 相关系数为 0.999 ( $P=0.021<0.05$ ), 呈

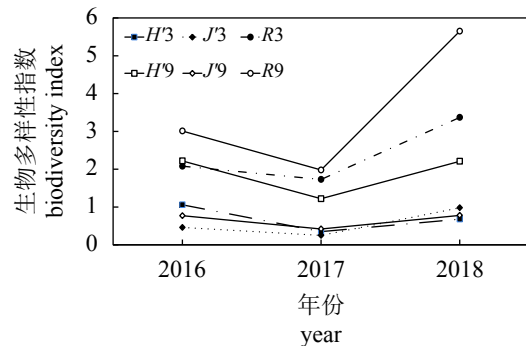


图 1 2016—2018 年山东半岛南部生物多样性变化  
Fig. 1 Biodiversity in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

显著性正相关。

### 2.3 食物网拓扑结构

2016—2018年, 山东半岛南部海域鱼类食物网中包含物种数量( $S$ )19~21个; 摄食关系数量( $L$ )平均值为63, 年之间差异较小。食物网拓扑结构密度( $D_d$ )为0.3048~0.3684, 平均密度为0.3355; 种间关联度( $C$ )为0.1451~0.1634, 平均值为0.152; 聚类系数( $CI$ )为0.407~0.561, 平均值为0.4847, 加权聚类系数( $W-CI$ )为0.324~0.0355, 平均值为0.3637。物种数量在3年期间变化不显著;  $L$ 从2016年至2017年呈逐步下降趋势, 2018年降到最低;  $C$ 与 $W-CI$ 变化趋势相同, 呈现缓慢上升的趋势,  $W-CI$ 在2017—2018年上升较明显,  $C$ 值变动不大;  $D_d$ 值与 $CI$ 呈现完全相反的变化,  $D_d$ 于2017年到达峰值, 2018年下降并稍高于2016年,  $CI$ 变化幅度相对较大; 2016—2017年呈现快速下降, 2017年到2018年出现大幅度上升, 并且2018年到达峰值, 超过2016年数值(图2)。

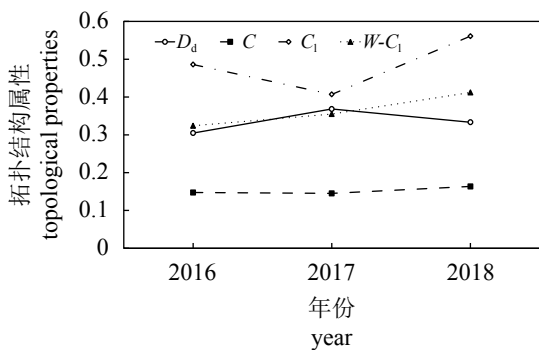


图2 2016—2018年山东半岛南部海域鱼类食物网拓扑结构属性

$D_d$  (Density). 鱼类群落食物网拓扑结构的节点密度,  $C$  (connectance). 鱼类群落中种间关联度,  $CI$  (clustering coefficient). 聚类系数,  $W-CI$  (weighted clustering coefficient). 加权聚类系数

Fig. 2 Topological properties of the fish community food web in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

$D_d$  (Density). node density in food web topological structure;  $C$  (connectance). connectance between species in fish community;  $CI$ . clustering coefficient;  $W-CI$ . weighted clustering coefficient

### 2.4 鱼类群落关键种

2016年资料中共记录鱼类22种, 绿鳍马面鲀与其他鱼类没有摄食关系, 不纳入到食物网拓扑结构分析中, 构建除此以外的21种鱼类的

食物网拓扑结构(图3-a)。鳀为山东半岛南部海域重要饵料鱼类, 与其他15种鱼类均存在摄食关系, 即 $D=D_{out}=15$ ; 青鳞小沙丁鱼属于基础饵料鱼类; 小黄鱼除被9种鱼类捕食外, 还可以捕食鳀与黄鲫,  $D_{in}=2$ ; 黄鲛鲷作为该群落结构中的顶级捕食者,  $D_{in}$ 值最大, 其可以捕食群落中

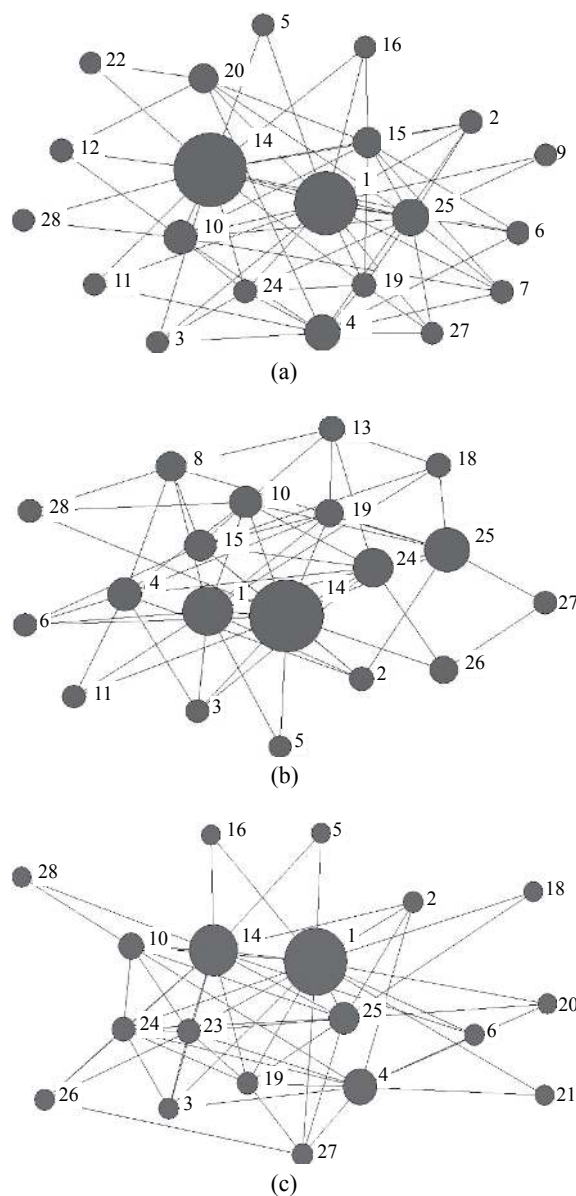


图3 山东半岛南部海域鱼类群落食物网拓扑结构(2016—2018)

(a) 2016年; (b) 2017年; (c) 2009年。图中数字代表鱼类种类

Fig. 3 Topological structure of fish community food-web in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

(a) year of 2016; (b) year of 2017; (c) year of 2018; The number represents different fish species



15 种鱼类; 带鱼、细纹狮子鱼、石斑鱼、大黄鱼和褐牙鲷属于较高级捕食者。鳀的  $CC$ 、 $TI'$ 、 $TI''$  在 21 种鱼类中最大, 说明鳀对群落信息传递能力最强, 对群落中物种间的信息扩散能力最强。黄鲛鳀的离散度  $\Delta F'$  和距离权重离散度  $\Delta^D F'$  值最大, 当黄鲛鳀从该群落中被剔除时, 该群落结构  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  增加量最大, 即黄鲛鳀对该群落结构的离散度控制最大; 鳀和带鱼对该群落离散度的控制位于第 2 和第 3 位; 黄鲛鳀

的  $BC$ 、 $CC$ 、 $IC$  值最大, 其在群落结构中信息传递速度最快且信息传递捕捉能力和信息交换能力最强, 同时, 黄鲛鳀  $K$  和  $K_t$  值最大 ( $K=K_t=12.40$ ), 其对整个群落结构的影响全部来自于下行控制效应, 即通过捕食对群落结构起调节作用, 且对能量流动和信息传递具有极强的影响力。鳀的  $K_b$  值最大, 说明鳀对群落上行控制效应最大, 通过自我调节控制种间关系, 进一步对整个群落结构产生影响 (表 4)。

表 4 2016-2018 年山东半岛南部海域鱼类群落拓扑结构指标

Tab. 4 Topological indicators of food web in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

年份 year	$D$	$D_{out}$	$D_{in}$	$BC$	$CC$	$IC$	$\Delta F'$	$\Delta^D F'$	$K$	$K_t$	$K_b$	$TI'$	$TI''$	
2016	1(14)	15 1	15 14	15 14	27.18 1(14)	80.00 14	3.244 14	0.040 14	0.037 14	12.40 14	12.40 1	6.99 1	5.40 1	1.00
	25	11 4	10 20(24,10)	6 1	21.60 25	68.97 1	3.238 1	0.038 1	0.036 1	6.99 24	1.63 15	3.78 4	2.82 4	0.54
	4	10 25	9 7(19)	5 25	7.30 15	64.52 25	2.971 10	0.033 10	0.026 15	3.78 10(20)	1.24 4	3.2 15	2.43 15	0.46
2017	14	14 1	13 14	14 14	23.19 14	81.82 14	3.804 14	0.047 14	0.041 14	13.00 14	13.00 1	3.89 1	3.6 1	0.56
	1	13 4(15)	9 24	9 1	16.32 1	78.26 1	3.722 1	0.035 1	0.032 1	3.89 24	2.61 4	2.29 4	2.24 4	0.36
	24	11 25	8 19(8,10)	6 4	6.61 25	69.23 24	3.403 24	0.032 24	0.028 24	2.68 10	1.00 25	1.81 15	1.74 25	0.26
2018	1	15 1	15 14	13 1	29.75 1	85.71 1	3.157 1	0.047 1	0.044 14	12.40 14	12.40 1	10.16 1	6.8 1	1.45
	14	13 4	10 23(24)	8 14	20.11 14	78.26 14	3.031 14	0.044 14	0.039 1	10.16 23	1.95 4	3.8 4	3.26 4	0.54
	24	11 25	9 27	5 4	9.70 25	69.23 25	2.814 4	0.035 4	0.031 4	3.80 24	1.52 25	2.63 25	2.34 25	0.38

注: 表中列出排名前三的种类

Notes: There are just the top three species in topological indicators

2017 年记录鱼类 20 种, 绿鳍马面鲀与其他鱼类不存在摄食关系, 构建其余 19 种鱼类食物网拓扑结构 (图 3-b)。通过拓扑学指标, 鳀是群落结构中重要的饵料鱼类, 被 13 种鱼类摄食; 青鳞小沙丁鱼、黄鲫和小黄鱼是相对重要的饵料鱼类; 黄鲛鳀的  $D_{in}$  值最大, 捕食群落中 14 种鱼类, 是该生态系统中顶级捕食者; 细纹狮子鱼、牙鲷、大头狗母鱼和带鱼的  $D_{in}$  值位于前三, 在此群落中捕食能力较强。黄鲛鳀占据  $BC$ 、 $CC$ 、 $IC$  的最大值, 表明黄鲛鳀在群落结构中对信息的控制能力、传递速度有极强的控制能力, 对其他鱼类之间的信息交流产生影响。鳀的  $TI'$  和  $TI''$  在 19 种鱼类中最大, 说明鳀对整个群落中信息扩散能力最强; 青鳞小沙丁鱼、黄鲫和小黄鱼的信息扩散能力较强。黄鲛鳀的  $\Delta F'$  (0.047) 和  $\Delta^D F'$  (0.041) 的值最大, 当黄鲛鳀从此群落中删除时, 对群落结构的距离权重离散变量和群落离散程度增加且增加量最大; 鳀与细纹狮子

鱼对群落的离散度仅次于黄鲛鳀。黄鲛鳀的关键性指数  $K$  最大, 且全部来自于下行控制效应 ( $K=K_t=13.00$ ); 细纹狮子鱼和带鱼的下行控制效应仅次于黄鲛鳀。鳀的上行控制效应最大 ( $K_b=3.89$ ), 即通过控制自身密度进一步调节种间关系 (表 4)。

2018 年记录鱼类 21 种, 鳀和绿鳍马面鲀与其他鱼类没有摄食关系, 不纳入拓扑学指标计算 (图 3-c)。鳀的  $D$  值最大,  $D=D_{out}=15$ , 与该群落中 15 种鱼类发生摄食关系, 可以被 78% 的鱼类捕食, 是该群落中重要的饵料鱼类。黄鲛鳀  $D_{in}=13$ , 可以摄食群落中 68% 的鱼类, 作为群落中的顶级捕食者, 细纹狮子鱼、网纹狮子鱼和星康吉鳀属较高级捕食者。鳀的  $BC$ 、 $CC$ 、 $IC$ 、 $TI'$ 、 $TI''$  在 19 种鱼类中最大, 说明鳀对群落内信息交换有较强控制能力, 信息传递和扩散能力最强, 黄鲛鳀、青鳞小沙丁鱼和黄鲫对群落内信息交换和控制能力仅次于鳀。鳀的  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  的值最大, 表明若鳀从群落中剔除时, 对该群

落结构的离散度影响最大,黄鲮和青鳞小沙丁鱼对群落离散度的控制仅次于鳀。黄鲮的  $K$  和  $K_i$  最大,黄鲮对群落的信息交流和能量传递的控制最大。鳀的上行控制效应最大 ( $K_b=10.146$ ),其作为饵料鱼类调节种间关系;其次为青鳞小沙丁鱼和黄鲫,两者对该群落的上行控制效应较大(表4)。

取各指标中取值最大种类为关键种<sup>[24]</sup>,确定鳀和黄鲮为山东半岛南部海域鱼类群落的关键种。

### 3 讨论

#### 3.1 渔业资源结构变化

与20世纪80、90年代<sup>[9]</sup>和21世纪初期<sup>[5]</sup>结果相比,2016—2018年生物多样性指数呈现不同程度增加,均匀度指数在波动范围较小,说明山东半岛南部海域种类在水平与垂直结构均匀度较好,但丰富度指数明显增加,可能与群落结构发生演替有关,体型较大的优势种优势度和重要性下降,空余更多的生态位空间,其他相似生态位的种类进行补充,导致该水域渔业种类数量增加。另外,秋季多样性指数明显高于春季,这与春季水温较低,鱼类并未到达近岸,以及伏季休渔后秋冬季节高强度捕捞引起的资源量减少有关<sup>[25]</sup>;秋季因伏季休渔结束,大量补充群体加入,一定程度上引起资源量和种类数量增加。同时,20世纪80年代末90年代山东近海渔业投入生产力直线上升<sup>[14]</sup>,过量投入导致山东半岛南部海域单位捕捞努力量渔获量(CPUE)总体呈下降趋势,且年间变动幅度较大,资源呈现过度捕捞状态<sup>[12]</sup>,如2018年CPUE仅为2012年的18.5%,优势种转变为以小型低值鱼类、无脊椎动物和甲壳类为主<sup>[5]</sup>,特别是2017年以后优势种出现甲壳类,并且多样化,更替明显<sup>[9,12]</sup>,这在胶州湾<sup>[26]</sup>、青岛近海<sup>[27]</sup>也有类似发现。目前,山东半岛南部海域生命周期长、经济价值高的渔业资源已严重衰退<sup>[25]</sup>,渔获物正在向低值化、小型化和性早熟演化<sup>[28]</sup>。为缓解捕捞压力,养护渔业资源,山东省从20世纪80年代开始增殖放流,对山东近海渔业资源补充和资源量增加起到明显的作用,如中国对虾、三疣梭子蟹、海蜇等捕捞产量主要来自增殖放流<sup>[26,29]</sup>,但是一些经济鱼类,如褐牙鲆、真鲷 (*Pagrosomus major*)、许氏平鲈 (*Sebastes schlegelii*) 等<sup>[29]</sup>,其优势度较低或并未捕获。从山东半岛南部海域群落结构来看,依旧是小型、低值鱼类和无脊椎动物占据主导地位<sup>[7,26,29]</sup>。另外,自2017年起,伏季休渔调整为从5月1日开始,休渔时间延长1个月,延长了渔业种类的繁衍育幼期,保护生殖群体,增加补充群体数量<sup>[30]</sup>,基于2016—2018年优势度分析,2018年小黄鱼、带鱼、蓝点马鲛优势度明显增加。

#### 3.2 关键种及食物网结构的变化

鳀和黄鲮在2016—2018年山东半岛南部海域鱼类群落结构中既是优势种也是关键种,两者在食物网能量流动和转换、群落结构稳定性上发挥了重要作用。鳀作为山东半岛南部海域鱼类群落中重要的饵料鱼类和关键被捕食者,被超过60%的鱼类捕食,其通过调节自身生物量的变化对种间关系进行调节,进而影响整个食物网的稳定性;鳀在2016—2017年在群落中信息传递能力与速度、信息捕捉能力以及对群落的离散程度控制仅次于黄鲮,2018年则在10项指标中稳居第一位。黄鲮作为山东半岛南部海域中关键捕食者,可以捕食超过65%的鱼类,2016—2017年有10项指标居于首位,可见其通过摄食效应对食物网的能量流动和转换起关键性作用。随着传统底层经济渔业资源衰退,黄鲮数量在东海北部和黄海东南部渔获物中呈现增加趋势<sup>[31]</sup>,相对资源密度升高,且群体分布向黄海北部扩展<sup>[32-33]</sup>。与20世纪80年代相比,2000年以后黄鲮种群结构简单、低龄化趋势明显,底拖网可能是造成此结果的重要原因<sup>[33]</sup>。鲮类资源对捕捞压力的耐受范围极其有限,例如巴西海域的长鳍鲮 (*Lophius gastrophysus*) 经过5年的开发,资源衰竭<sup>[19]</sup>,因此,实现从生态角度对山东半岛南部海域渔业资源利用和保护,要特别关注黄鲮资源。

近年来,对于食物网稳定性的新认识是,种类多、结构复杂、但种间捕食关系较弱的食物网更容易稳定,捕食关系较强的食物网更容易有物种灭绝<sup>[34]</sup>。研究指出,捕食者与被捕食者的平均个体大小比例越小,食物网可能越稳定<sup>[35]</sup>,并且物种的杂食性对食物网动态和稳定性也至关重要,一般认为,中等强度的复杂性有利于食物网的稳定<sup>[36]</sup>。根据食物网拓扑结构属性,山

东半岛南部海域食物网结构较稳定, 年间差异较小, 原因可能与时间序列较短有关。同时, 食物网拓扑学指标分析也显示, 除黄鲛鳔和鲢鱼外, 2016 年对群落离散变量 ( $\Delta F'$ ,  $\Delta^D F'$ ) 控制较强的是带鱼, 2017 年是细纹狮子鱼, 2018 年为青鳞小沙丁鱼, 对群落信息扩散能力 ( $TI'$ ,  $TI''$ ) 较强的是黄鲫, 虽然关键种没有变化, 但是对群落中能量流动和信息传递逐渐由高营养级种类演替到低营养级种类。研究发现, 以口虾蛄为代表的无脊椎动物在山东半岛南部海域的优势度逐渐增加<sup>[13]</sup>, 大型底栖生物对生态环境变化的耐受能力要高于大多数高营养级的肉食性鱼类, 更有利于维持生态系统的结构与功能<sup>[37-38]</sup>, 但是生态系统的变化是一个复杂而漫长的过程, 关键种的变化只是从一方面反映了生态系统的物质和能量的变化, 要解析生态系统的演替过程, 还需要更多机制机理和方法创新方面的研究。

#### 参考文献 (References):

- [1] 陈大刚. 黄渤海渔业生态学 [M]. 北京: 海洋出版社, 1991: 130-146.  
Chen D G. Fishery ecology of Bohai Sea and the Yellow Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1991: 130-146 (in Chinese).
- [2] 吕振波. 山东近海经济生物资源调查与评价 [M]. 北京: 海洋出版社, 2010: 1-50.  
Lv Z B. Investigation and evaluation of economic resources in Shandong offshore[M]. Beijing: China Ocean Press, 2010: 1-50 (in Chinese).
- [3] 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: 210-276.  
Cheng J S. The ecological environment and biological community in the coastal waters of Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Qingdao: Ocean University of China Press, 2004: 210-276 (in Chinese).
- [4] 邹琰, 刘童, 王英俊, 等. 山东省近海主要海洋捕捞经济鱼类资源变动分析[J]. 广西科学院学报, 2019, 35(4): 301-307.  
Zou Y, Liu T, Wang Y J, et al. Analysis on changes of major marine fishing economic fish resources offshore in Shandong Province[J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2019, 35(4): 301-307(in Chinese).
- [5] 徐炳庆, 吕振波, 李凡, 等. 山东半岛南部近岸海域夏季游泳动物的组成特征[J]. 海洋渔业, 2011, 33(1): 59-65.  
Xu B Q, Lv Z B, Li F, et al. On nekton composition in southern coastal waters off Shandong Peninsula in summer[J]. Marine Fisheries, 2011, 33(1): 59-65(in Chinese).
- [6] 曾晓起, 朴成华, 姜伟, 等. 胶州湾及其邻近水域渔业生物多样性的调查研究[J]. 中国海洋大学学报, 2004, 34(6): 977-982.  
Zeng X Q, Piao C H, Jiang W, et al. Biodiversity investigation in Jiaozhou Bay and neighbouring waters[J]. Periodical of Ocean University of China, 2004, 34(6): 977-982(in Chinese).
- [7] 单秀娟, 金显仕, 李忠义, 等. 渤海鱼类群落结构及其主要增殖放流鱼类的资源量变化[J]. 渔业科学进展, 2012, 33(6): 1-9.  
Shan X J, Jin X S, Li Z Y, et al. Fish community structure and stock dynamics of main releasing fish species in the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2012, 33(6): 1-9(in Chinese).
- [8] 李增, 邱盛尧, 张金浩, 等. 山东半岛南部三疣梭子蟹放流前后渔业生物群落结构初步分析[J]. 烟台大学学报(自然科学与工程版), 2014, 27(3): 184-190.  
Li Z, Qiu S Y, Zhang J H, et al. Preliminary analysis of fishery community structure in southern Shandong Peninsula before and after *Portunus trituberctatus* releasing[J]. Journal of Yantai University (Natural Science and Engineering Edition), 2014, 27(3): 184-190(in Chinese).
- [9] Mills L S, Soulé M E, Doak D F. The keystone-species concept in ecology and conservation: management and policy must explicitly consider the complexity of interactions in natural systems[J]. Biological Science, 1993, 43(4): 219-224.
- [10] 卢晓明, 卢彭真. 关键种在生态系统中的现状分析及保护对策[J]. 科学技术与工程, 2004, 4(12): 1060-1064.  
Lu X M, Lu P Z. The analysis and protects the countermeasure key species in the ecosystem[J]. Science Technology and Engineering, 2004, 4(12): 1060-1064(in Chinese).
- [11] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 等. 莱州湾春季鱼类群落关键种的长期变化[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(1): 1-11.  
Yang T, Shan X J, Jin X S, et al. Long-term changes in keystone species in fish community in spring in Laizhou

- Bay[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(1): 1-11(in Chinese).
- [12] 李春芝. 2016—2018 年山东半岛东南部海阳、文登、乳山海域渔获物组成分析 [D]. 烟台: 烟台大学, 2019.
- Li C Z. Analysis of catches composition in Haiyang, Wendeng and Rushan Seas in the southeast of Shandong Peninsula from 2016 to 2018[D]. Yantai: Yantai University, 2019 (in Chinese).
- [13] 杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级研究[J]. *现代渔业信息*, 2001, 16(10): 10-19.
- Yang J M. A study on food and trophic levels of Baohai Sea fish[J]. *Modern Fisheries Information*, 2001, 16(10): 10-19(in Chinese).
- [14] 邓景耀, 姜卫民, 杨纪明, 等. 渤海主要生物种间关系及食物网的研究[J]. *中国水产科学*, 1997, 4(4): 1-7.
- Deng J Y, Jiang W M, Yang J M, *et al.* Species interaction and food web of major predatory species in the Bohai Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1997, 4(4): 1-7(in Chinese).
- [15] 贺舟挺, 张亚洲, 徐开达, 等. 东、黄海鲆鲷摄食习性及其随发育的变化[J]. *渔业科学进展*, 2012, 33(2): 9-18.
- He Z T, Zhang Y Z, Xu K D, *et al.* Feeding habits and ontogenetic variation of *Lophius litulon* in East China Sea and Yellow Sea[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2012, 33(2): 9-18(in Chinese).
- [16] 张波. 渤海鱼类的食物关系[J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(3): 11-22.
- Zhang B. Feeding ecology of fishes in the Bohai Sea[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(3): 11-22(in Chinese).
- [17] Marking L L, Meyer F P. Are better anesthetics needed in fisheries?[J]. *Fisheries*, 1985, 10(6): 2-5.
- [18] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication[M]. Urbana, IL: University of Illinois Press, 1949: 82-100.
- [19] Margalef R. Information theory in ecology[J]. *General System*, 1958, 3: 36-71.
- [20] Pielou E C. Ecological diversity[M]. New York: Wiley, 1975: 4-50.
- [21] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(20): 12917-12922.
- [22] 杨涛. 莱州湾鱼类群落关键种及其年际变化 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2016: 6-30.
- Yang T. Interannual variation in the keystone species of fish community in the Laizhou Bay[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016: 6-30 (in Chinese).
- [23] Watts D J, Strogatz S H. Collective dynamics of 'small-world' networks[J]. *Nature*, 1998, 393(6684): 440-442.
- [24] Jordán F, Liu W C, Davis A J. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs[J]. *Oikos*, 2006, 112(3): 535-546.
- [25] 李涛, 张秀梅, 张沛东, 等. 山东半岛南部近岸海域渔业资源群落结构的季节变化[J]. *中国海洋大学学报*, 2011, 41(1): 41-50.
- Li T, Zhang X M, Zhang P D, *et al.* Seasonal variation on community structure of fishery resources in the coastal waters of southern Shandong Peninsula[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2011, 41(1): 41-50(in Chinese).
- [26] 陈颖. 山东省渔业资源增殖放流现状及前景分析 [D]. 烟台: 烟台大学, 2017.
- Chen Y. Analysis of the present situation and prospects of the fishery resources enhancement in Shandong Province[D]. Yantai: Yantai University, 2017 (in Chinese).
- [27] 任一平, 徐宾铎, 叶振江, 等. 青岛近海春、秋季渔业资源群落结构特征的初步研究[J]. *中国海洋大学学报*, 2005, 35(5): 792-798.
- Ren Y P, Xu B D, Ye Z J, *et al.* Preliminary study on community structure of fishery resources during spring and autumn in the coastal waters of Qingdao[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2005, 35(5): 792-798(in Chinese).
- [28] 张玉钦. 2015—2016 年山东近海主要渔业资源现状分析 [D]. 烟台: 烟台大学, 2018.
- Zhang Y Q. The analysis on the current situation of the main fishery resources in the coastal waters of Shandong during 2015-2016[D]. Yantai: Yantai University, 2018 (in Chinese).
- [29] 李科震, 王承国, 梁海永, 等. 增殖放流对山东半岛南部中国对虾资源贡献率的研究[J]. *烟台大学学报(自然科学与工程版)*, 2019, 32(2): 165-170.



- Li K Z, Wang C G, Liang H Y, *et al.* Research on contribution rate of resources on proliferation and releasing of *Penaeus chinensis* in southern Shandong Peninsula[J]. Journal of Yantai University (Natural Science and Engineering Edition), 2019, 32(2): 165-170(in Chinese).
- [30] 严利平, 刘尊雷, 金艳, 等. 东海区延长伏季休渔期渔业资源增殖效果分析[J]. 海洋渔业, 2019, 41(5): 513-519.
- Yan L P, Liu Z L, Jin Y, *et al.* Effects of prolonging summer fishing moratorium in the East China Sea on the increment of fishery resources[J]. Marine Fisheries, 2019, 41(5): 513-519(in Chinese).
- [31] 程家骅, 张学健. 属鱼类的渔业生物学与渔业的研究概况[J]. 中国水产科学, 2010, 17(1): 161-167.
- Cheng J H, Zhang X J. Review of biology and fishery of major anglerfish[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(1): 161-167(in Chinese).
- [32] 张学健, 沈伟, 李建生, 等. 黄海南部和东海中北部黄鮟鱇数量分布及其与环境的关系[J]. 海洋渔业, 2010, 32(1): 59-65.
- Zhang X J, Shen W, Li J S, *et al.* Distribution pattern of *Lophius litulon* and its' relationship with environmental factors in the south Yellow Sea and north East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(1): 59-65(in Chinese).
- [33] 李忠炉, 单秀娟, 金显仕, 等. 黄海中南部黄鮟鱇生物学特征及其资源密度的年际变化[J]. 生态学报, 2015, 35(12): 4007-4015.
- Li Z L, Shan X J, Jin X S, *et al.* Interannual variations in the biological characteristics, distribution and stock density of anglerfish *Lophius litulon* in the central and southern Yellow Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(12): 4007-4015(in Chinese).
- [34] Jennings S, Warr K J. Smaller predator-prey body size ratios in longer food chains[J]. [Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences](#), 2003, 270(1522): 1413-1417.
- [35] McCann K S. The diversity-stability debate[J]. [Nature](#), 2000, 405(6783): 228-233.
- [36] Booth A J, Quinn II T J. Maximum likelihood and Bayesian approaches to stock assessment when data are questionable[J]. [Fisheries Research](#), 2006, 80(2-3): 169-181.
- [37] Wichert G A, Rapport D J. Fish community structure as a measure of degradation and rehabilitation of riparian systems in an agricultural drainage basin[J]. [Environmental Management](#), 1998, 22(3): 425-443.
- [38] Karr J R, Dudley D R. Ecological perspective on water quality goals[J]. [Environmental Management](#), 1981, 5(1): 55-68.

## Interannual changes of fish community structure and keystone species in the waters off southern Shandong Peninsula from 2016 to 2018

SU Chengcheng<sup>1,2</sup>, SHAN Xiujuan<sup>1,3,4\*</sup>, YANG Tao<sup>1,3,4</sup>

(1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Ecological Environment, Yellow Sea Fisheries Research Institute,

Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Function Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China;

4. National Field Observation and Research Center for Fisheries in Changdao Waters, Yantai 265800, China)

**Abstract:** In the context of large-scale enhancement and releasing, in order to study the stability of fishery ecosystem and the change of community structures in the waters off southern Shandong Peninsula, based on the waters off Southern Shandong Peninsula fisheries resources investigation and fishery species feeding literature data from 2016 to 2018, through the food web topology structure and social network analysis, we studied the southern Shandong Peninsula sea fishery resources structure and interannual variability of keystone species. The results showed that, a total of 20-22 fish species were involved in the food web of the waters off southern Shandong Peninsula, which covered 59-65 prey-predator relationships, and these are no obvious interannual changes. Based on the dominance analysis, the dominance of *Larimichthys polyactis*, *Trichiurus lepturus*, *Scomberomorus niphonius* increased significantly in 2018 after the adjustment of summer fishing moratorium. The topological structure density of these food webs ranged from 0.3048 to 0.3684, and interspecies connectivity was 0.1451 to 0.1634. From 2016 to 2018, the keystone species in the fish community in the waters off Southern Shandong Peninsula were *Engraulis japonicus* and *Lophius litulon*. *E. japonicus* as the key prey and *L. litulon* as the key predator, they were both the dominant species 2016-2018, however, the dominance of *E. japonicus* decreased with each passing year, and *Liparis tanakae* has been the dominance species since 2017. The results showed that the food web structure in the waters off southern Shandong Peninsula was relatively stable, with little inter-year differences, and the keystone species did not change, but the energy flow and information transfer in the community gradually evolved from high trophic species to low trophic species.

**Key words:** community structure; keystone species; food-web topological structure; network analysis; the waters off southern Shandong Peninsula

**Corresponding author:** SHAN Xiujuan. E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

**Funding projects:** Major Science and Technology Projects of Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao) Supported by Shandong Province (2018SDKJ0501-1); Taishan Scholar and Young Expert Project of Shandong Province; The Innovation Team of Fishery Resources and Ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea(2020TD01); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, YSFRI, CAFS(20603022020017)