

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20200525001

http://www.yykxjz.cn/

苏程程, 单秀娟, 杨涛, 韩青鹏. 黄海秋季鱼类群落关键种的年代际变化. 渔业科学进展, 2021, 42(6): 01–14  
SU C C, SHAN X J, YANG T, HAN Q P. Interdecadal changes in keystone species of fish community during autumn in the Yellow Sea. Progress in Fishery Sciences, 2021, 42(6): 01–14

## 黄海秋季鱼类群落关键种的年代际变化\*

苏程程<sup>1,2</sup> 单秀娟<sup>1,3①</sup> 杨涛<sup>1,3</sup> 韩青鹏<sup>1,4</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. 中国海洋大学水产学院 山东 青岛 266003)

**摘要** 本研究基于 1985、2001、2009 和 2018 年秋季黄海渔业资源调查数据, 构建了黄海鱼类群落食物网拓扑结构, 分析了黄海鱼类群落关键种的年代际变化。结果显示, 1985—2018 年间, 黄海鱼类食物网包含物种 67~103 个, 摄食关系数量为 300~449 个, 食物网拓扑结构密度范围为 0.198~0.227, 种间关联度为 0.044~0.074, 符合自然条件下的群落种间摄食关系。1985—2018 年间, 黄海秋季鱼类群落关键种为鳀(*Engraulis japonicus*)、黄鲛鲷(*Lophius litulon*)和小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)。秋季黄海关键种并未发生变化, 鳀为关键被捕食者, 小黄鱼是控制群落离散变量的物种, 两者的资源均出现衰退; 黄鲛鲷作为关键捕食者, 其相对资源量上升。1985—2018 年间, 秋季黄海优势种变化明显, 由黄鲛鲷和银鲳(*Pampus argenteus*)转变为龙头鱼(*Harpadon nehereus*)、细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)和鳀; 以重量和数量计算的丰富度指数( $R_w$  和  $R_n$ )、多样性指数( $H'_w$  和  $H'_n$ )逐步降低, 2018 年以后显著回升, 均匀度指数( $J'_w$  和  $J'_n$ )波动较小。研究表明, 近 30 年秋季黄海关键种没有变化, 但优势种变化明显, 群落结构有波动, 但仍处于较稳定状态。

**关键词** 黄海; 鱼类群落; 食物网拓扑结构; 网络分析法; 关键种

中图分类号 S931 文献标识码 A 文章编号 2095-9869(2021)06-0001-14

关键种直接或间接调控着群落结构和影响群落中其他物种的分布, 在维持群落稳定性和物种多样性方面起重要作用(孙刚等, 2000)。通过对群落关键种的研究, 可以明确食物网中的物种关系; 通过关键种的变动, 可以了解物质能量在食物网中的流动情况(王凤珍等, 2019)。以节点度为位置重要性指数, 可以建立其余拓扑学指标; 通过食物网拓扑结构, 可以

确定食物网中节点之间的位置关系及联系程度, 以及重要节点的变动对其他节点和整个食物网所造成的影响(Libralato *et al*, 2006; Jordán *et al*, 2006)。社会网络分析法是研究社会网络实体之间的关系结构及属性的理论和方法。目前, 在水域生态系统使用的研究方法包括转移矩阵灵敏度分析法(Miller, 2012)、Ecopath with Ecosim 模型法(Libralato *et al*, 2006)、构

\* 国家自然科学基金项目(31872692)、山东省泰山学者专项基金和中央级公益性科研院所基本科研业务费(2018GH20)共同资助 [This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31872692), Special Funds for Taishan Scholar Project of Shandong Province, and Central Public-Interest Scientific Institution Basal Research Fund, YSFRI, CAFS (2018GH20)]. 苏程程, E-mail: 13335088169@163.com

① 通讯作者: 单秀娟, 研究员, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2020-05-25, 收修改稿日期: 2020-06-15

建食物网拓扑结构并运用网络分析法(Jordán *et al.*, 2006)。将网络分析方法与食物网拓扑结构结合,可进一步探究影响食物网稳定性的关键物种变化,掌握食物网结构和动态,进而监测群落稳定性(朱江峰等, 2016)。目前,我国有关关键种的研究主要针对海湾生态系统,如莱州湾(杨涛等, 2018)、胶州湾(马孟磊等, 2018)、北部湾(孙龙启等, 2016)等,大面积水域的相关研究未见报道。

黄海作为我国重要的渔业水域,是多种渔业生物的产卵场、索饵场和越冬场(邱盛尧等, 2009; 金显仕等, 2005)。近 30 年,由于过度捕捞和环境改变,黄海鱼类群落结构和种类组成发生变化(Jin *et al.*, 1996; 邓景耀等, 1991),低质鱼类增多,传统大型经济鱼类减少,群落结构简单化,平均营养级降低(刘静等, 2011; 单秀娟等, 2014)。黄海捕捞渔获物逐渐从长寿命、高营养级的底层鱼类向短寿命、低营养级的中上层小型鱼类或无脊椎动物转变(杜建国等, 2014)。研究发现,1985—2010 年,黄海主要渔业种类超过半数出现食性转变,游泳动物食性鱼类减少,广食性鱼类增多,黄海鱼类群落食物网发生改变(张波等, 2011)。为探究黄海食物网中关键种的变化对群落结构、功能和多样性的影响,本研究基于 1985、2001、2009 和 2018 年秋季黄海渔业资源调查数据,利用拓扑学原理构建了黄海秋季鱼类群落食物网络,分析了网络中关键种的年代际更替,旨在为后续研究及资源管理提供科学基础。

## 1 材料与方 法

### 1.1 数据来源

数据来源于中国水产科学研究院黄海水产研究所“北斗”号 1985、2001、2009 和 2018 年秋季(10 月)(2001 年为 11 月)在黄海的底拖网渔业资源调查数据。调查海域为黄海(30°00'~39°00'N, 120.5°00'~126°00'E)。网具参数:1985 年底拖网网口周长为 450 目×17 cm,网囊网目为 2.0 cm,网口高度为 5~7 m;2001 年后各年网口周长为 836 目×20 cm,网囊网目 2.4 cm,网具高度 5~7 m。根据实测数据,2001 年所用网具的网口面积是 1985 年的 1.5 倍,数据进行标准化。调查站位延续历史调查站设计方案(极少数站位存在不同),调查水域范围一致(李忠炉等, 2015; 韩青鹏等, 2019),每站拖网时间为 0.5~1 h,平均拖速为 3.0 kn。食性数据参考邓景耀等(1988)、金显仕等(1998)、成庆泰等(1997)、韦晟等(1998)和杨纪明

(2001)。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 群落优势度** 优势度由相对重要性指标(index of relative importance, IRI)来确定(Pinkas *et al.*, 1971):

$$IRI=(N\%+W\%)F \quad (1)$$

式中,  $N$  为某种鱼个体数占捕获鱼类总个体数百分比,  $W$  为某种鱼重量占捕获鱼类总重量百分比,  $F$  为某种鱼在调查中被捕获的站数与总调查站数百分比。IRI>500 为优势种, 50~500 为常见种, 优势种与常见种合称为鱼类群落的重要组成成分(程济生, 2000)。

**1.2.2 生物多样性指数** 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  $J'$ , 并分别采用相对生物量和个体数进行计算。

Shannon-Wiener 多样性指数  $H'$  (Shannon *et al.*, 1949):

$$H' = \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (2)$$

Margalef 种群丰富度指数  $R$  (Margalef, 1958):

$$R = (S - 1) / \ln N \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数  $J'$  (Pielou, 1975):

$$J' = H' / \ln S \quad (4)$$

式中,  $S$  为种类数;  $N$  为渔获总重量或尾数;  $P_i$  为  $i$  种鱼重量(或尾数)占总渔获物重量(或尾数)的比例。

**1.2.3 食物网拓扑结构指数** 点度(degree,  $D$ )包括入度(in-degree,  $D_{in}$ )和出度(out-degree,  $D_{out}$ ) (Dunne *et al.*, 2002)

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i} \quad (5)$$

式中,  $D_i$  为  $i$  物种的捕食者及被捕食者种类总数,  $D_{in,i}$  为  $i$  物种的被捕食者种类数量,  $D_{out,i}$  为  $i$  物种的捕食者种类数量。  $D$  用于描述其存在摄食关系物种的数量,  $D_{in}$  越大, 表示其被捕食者种类数量多;  $D_{out}$  越大, 表示捕食者种类数量越多, 反之亦然。

中介中心性(betweenness centrality, BC) (Freeman, 1978)

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j < k} g_{jk}(i)}{(N-1)(N-2)} \quad (6)$$

式中,  $N$  为调查中出现种类数,  $i \neq k$ 、 $i \neq j$  且  $j < k$ ,  $g_{jk}(i)$  表示  $j$  物种和  $k$  物种之间存在的最短路径数量,  $g_{jk}(i)$  表示  $j$  种和  $k$  种之间存在的经过第 3 个  $i$  种的捷径数目。BC 值越大, 代表该物种对群落内信息交换的

控制能力越强, 在维持群落结构的稳定性上越关键。

紧密中心性(closeness centrality, CC)(Freeman, 1978; Okamoto *et al*, 2008)

$$CC_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}} \quad (7)$$

式中,  $N$  为调查中出现的种类数,  $i \neq k$ 、 $i \neq j$  且  $j < k$ ,  $d_{ij}$  代表  $i$  物种和  $j$  物种之间的捷径距离。CC 值大的物种, 其在群落中信息传递中, 能以最快的速度将信息传递给其他物种。

节点密度(density,  $D_d$ )(Dunne *et al*, 2002)

$$D_d = S / L \quad (8)$$

种间关联度指数(connectance,  $C$ )(Dunne *et al*, 2002):

$$C = L / S^2 \quad (9)$$

式中,  $S$  为鱼类群落中种类数量;  $L$  为群落内各种间存在的摄食关系数量;  $D_d$  为节点密度, 节点密度值越大, 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, 种间关联度越大, 2 个物种之间存在的捕食-被捕食的概率就越大。

拓扑重要性指数(topological importance index, TI)(Jordán *et al*, 2006):

$$TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m_i}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n} \quad (10)$$

式中,  $a_{m,ji}$  为物种  $i$  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。在本研究中,  $n$  取值为 1 和 7。TI 值越大, 代表其信息扩散速度越快。

关键性指数(keystone index,  $K$ ), 包括上行关键指数(bottom-up keystone index,  $K_b$ )和下行关键指数(top-down keystone,  $K_t$ )(Jordán *et al*, 1999):

$$K_b(i) = \frac{1 + K_b(j)}{m(i)(j)} \quad (11)$$

$$K_t(i) = \frac{1 + K_t(j)}{n(i)(j)} \quad (12)$$

$$K(i) = k_b(i) + k_t(i) \quad (13)$$

式中,  $K_b(i)$  为物种  $i$  的上行关键指数,  $K_b(j)$  为物种  $j$  的上行关键指数, 物种  $j$  为物种  $i$  的直接捕食者,  $m(i)(j)$  为物种  $j$  的直接被捕食者数量种类。  $K_t(i)$  为物种  $i$  的下行关键指数,  $K_t(j)$  为物种  $j$  的下行关键指数,  $n(i)(j)$  为物种  $j$  的直接捕食者种类数量。  $K(i)$  为物种  $i$  的关键性指数。

KPP 运算(key player problem), 使用 KPP-1 运算

法则, 离散度(fragmentation,  $F$ )和距离权重离散度(distance-weighted fragmentation,  $^D F$ ) (Breiger *et al*, 2003):

$$\Delta F = 1 - \frac{\sum_i s_i(s_i - 1)}{N(N-1)} \quad (14)$$

$$\Delta^D F = 1 - \frac{2 \sum_{i>j} \frac{1}{d_{ij}}}{N(N-1)} \quad (15)$$

式中,  $\Delta F$  为群落离散变量, 取值为(0,1),  $F$  越接近于 1, 群落离散程度越大;  $s_i$  为物种  $i$  在第  $i$  次离散群体中的种数。  $\Delta^D F$  为群落的距离加权离散度, 取值为(0,1), 取值越接近于 1, 群落的距离加权离散度越大;  $d_{ij}$  为点  $i$  与点  $j$  之间的距离。当  $\Delta F$  和  $\Delta^D F$  越大时, 代表当此物种从群落中被筛选出, 会对群落结构产生越大影响。

群落种间聚类系数计算参照 Watts 等(1998)。

本研究使用统计分析软件 SPSS 20.0、Excel 2016、网络分析软件 Ucinet6 (<http://www.analytictech.com/>)计算  $D$ 、 $D_{out}$ 、 $D_{in}$ 、BC、CC, 使用 CoSBiLaB Graph 1.0(<http://www.cosbi.eu/>)计算  $TI^1$ 、 $TI^7$ 、 $K$ 、 $K_b$  和  $K_t$ , Keypalyer 1.44 (<http://analytictech.com/>)计算  $F$ 、 $^D F$  和  $^D R$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 鱼类群落结构

在 1985—2018 年调查期间, 共捕获鱼类 147 种, 隶属于 9 目 68 科 100 属, 其中, 2018 年种类最多, 共 103 种, 隶属于 13 目 53 科 83 属。1985 年优势种为黄鲛鳊(*Lophius litulon*)、银鲳(*Pampus argenteus*)和细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*); 2001 年和 2009 年以细纹狮子鱼、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)和鳀(*Engraulis japonicus*)为主; 2018 年以龙头鱼(*Harpadon nehereus*)和细纹狮子鱼为主(表 1)。

从图 1 可以看出, 1985—2018 年间, 黄海秋季鱼类多样性变化很大。1985 年物种丰富度指数  $R_w$  和  $R_n$  达到高峰, 随后逐渐降低, 2009 年降至最低, 2018 年有显著回升, 但未超过 1985 年。多样性指数总体呈降低趋势,  $H'_n$  于 2001 年降到最低, 2009 年有所回升, 但并未超过 1985 年水平;  $H'_w$  于 2009 年降到最低, 2018 年有所回升, 与 1985 年持平。均匀度指数  $J'_w$  与  $J'_n$  呈相对稳定波动。

表1 1985—2018年黄海秋季鱼类优势种组成

Tab.1 Dominant species composition in the Yellow Sea in autumn during 1985~2018

年份 Year	种类 Species	重量 百分比 W/%	尾数 百分比 N/%	相对重要 性指标 IRI/%
1985	黄鲛鲷 <i>L. litulon</i>	3.59	15.30	766.35
	银鲳 <i>P. argenteus</i>	14.90	0.04	693.00
	细纹狮子鱼 <i>L. tanakae</i>	11.86	0.03	689.37
2001	细纹狮子鱼 <i>L. tanakae</i>	26.74	7.78	2075.32
	小黄鱼 <i>L. polyactis</i>	16.82	0.54	1543.48
	黄鲛鲷 <i>L. litulon</i>	20.26	0.24	1184.14
	鳀 <i>E. japonicus</i>	8.90	0.98	637.09
2009	细纹狮子鱼 <i>L. tanakae</i>	45.37	4.87	3205.70
	鳀 <i>E. japonicus</i>	8.03	22.89	1710.12
	小黄鱼 <i>L. polyactis</i>	5.18	9.59	1224.77
	带鱼 <i>T. lepturus</i>	7.91	18.67	1074.51
	黄鲛鲷 <i>L. litulon</i>	13.90	2.57	1016.26
2018	龙头鱼 <i>H. nehereus</i>	10.00	45.45	1938.15
	细纹狮子鱼 <i>L. tanakae</i>	6.67	8.76	1369.03
	鳀 <i>E. japonicus</i>	20.62	12.92	1254.92
	小黄鱼 <i>L. polyactis</i>	5.65	5.10	907.84
	带鱼 <i>T. lepturus</i>	11.05	2.24	799.74

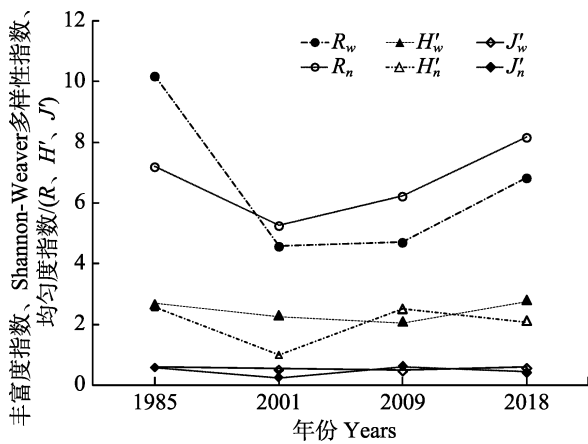


图1 1985—2018年黄海秋季鱼类多样性变化

Fig.1 Fish community biodiversity in the Yellow Sea in autumn during 1985~2018

$R_n$ : 丰富度指数(尾数);  $R_w$ : 丰富度指数(重量);  $H_n'$ : 多样性指数(尾数);  $H_w'$ : 多样性指数(重量);  $J_n'$ : 均匀度指数(尾数);  $J_w'$ : 均匀度指数(重量)

$R_n$ : Margalef richness index (number);  $R_w$ : Margalef richness index (weight);  $H_n'$ : Shannon diversity index(number);  $H_w'$ : Shannon diversity index(weight);  $J_n'$ : Pielou evenness index (number);  $J_w'$ : Pielou evenness index (weight)

## 2.2 食物网拓扑结构

1985—2018年间, 黄海秋季鱼类食物网中物种数量( $S$ )为67~103个, 摄食关系数量( $L$ )平均值为388。

其中, 2018年摄食关系最多, 为449个, 2009年最低, 为300个; 食物网拓扑结构密度( $D_d$ )变化范围为0.198~0.227, 平均密度为0.211, 最高值出现在2018年, 最低值为1985年; 种间关联度( $C$ )为0.044~0.074, 平均值为0.060, 最高值出现在2001年, 最低值出现在2018年; 聚类系数( $CI$ )为0.114~0.152, 最低值与最高值分别出现在2009年和1985年, 平均值为0.138, 加权聚类系数( $W-CI$ )为0.093~0.137, 2001年与2009年出现最高值, 平均值为0.119(图2)。物种数量 $S$ 在调查期间(1985—2018年)呈先降低后增加的趋势, 并于2018年超过1985年;  $L$ 在1985—2009年呈逐步下降趋势, 2009年降到最低, 2018年增加并与1985年摄食关系数量持平;  $D_d$ 于1985—2009年逐步增加, 于2009年到达高峰, 后续有缓慢下降;  $C$ 、 $CI$ 和 $W-CI$ 在1985—2001年均呈增加趋势,  $CI$ 增加幅度相对较大; 2001—2018年, 三者呈缓慢下降趋势,  $C$ 与 $CI$ 于2018年降至最低, 但并未低于1985年水平,  $W-CI$ 下降幅度相对较大, 低于1985年水平。这与丰富度指数 $R_w$ 和 $R_n$ 的变化趋势基本相反, 其中,  $CI$ 与 $W-CI$ 和 $R_n$ 呈极显著负相关( $P<0.01$ )(表2)。

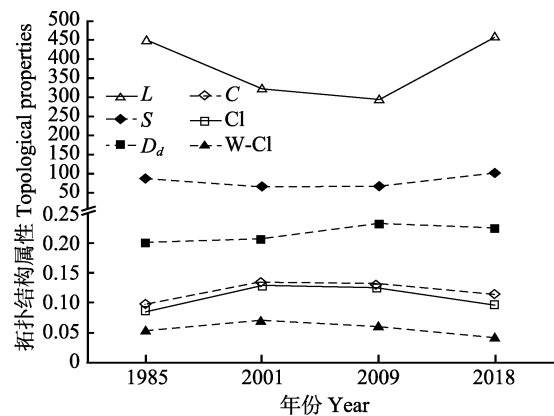


图2 1985—2018年黄海秋季鱼类食物网拓扑结构属性

Fig.2 Topological properties of the fish community in the Yellow Sea in autumn during 1985~2018

$L$ : 摄食关系数量;  $S$ : 鱼类群落中物种数量;  $D_d$ : 鱼类群落食物网拓扑结构的节点密度;  $C$ : 鱼类群落中种间关联度;  $CI$ : 聚类系数;  $W-CI$ : 加权聚类系数

$L$ : Number of predator-prey relations in the food web;  $S$ : Species number of fish community;  $D_d$ : Node density in food web topological structure;  $C$ : Connectance between species in fish community;  $CI$ : Clustering coefficient;  $W-CI$ : Weighted clustering coefficient

## 2.3 鱼类群落关键种

1985年共捕获鱼类89种, 根据鱼类食性参考资料[邓景耀等(1988)、金显仕等(1998)、成庆泰等

表 2 黄海鱼类多样性指数与食物网拓扑学指标的相关性

Tab.2 Correlation between fish biodiversity indices and topological indicators of food web in the Yellow Sea

项目 Items	物种 数量 $S$	节点 密度 $D_d$	种间 关联度 $C$	聚类 系数 $Cl$	加权聚类 系数 $W-Cl$	丰富度指 数(重量) $R_w$	多样性指 数(重量) $H'_w$	均匀度指 数(重量) $J'_w$	丰富度指 数(数量) $R_n$	多样性指 数(数量) $H'_n$	均匀度指 数(数量) $J'_n$
摄食关系数量 $L$	0.951*	-0.373	-0.821	-0.910	-0.937	0.058	0.867	0.806	0.950	0.866	0.851
物种数量 $S$		-0.073	-0.951*	-0.795	-0.869	0.316	0.879	0.801	0.856	0.701	0.679
节点密度 $D_d$			-0.221	0.486	0.357	0.650	-0.246	-0.301	-0.445	-0.628	-0.646
种间关联度 $C$				0.678	0.783	-0.425	-0.735	-0.632	-0.740	-0.543	-0.518
聚类系数 $Cl$					0.988*	0.323	-0.588	-0.507	-0.994**	-0.984	-0.979
加权聚类系数 $W-Cl$						0.190	-0.641	-0.549	-0.995**	-0.945	-0.935
丰富度指数 (重量) $R_w$							0.449	0.454	-0.219	-0.447	-0.472
多样性指数 (重量) $H'_w$								0.989*	0.670	0.537	0.518
均匀度指数 (重量) $J'_w$									0.590	0.474	0.457
丰富度指数 (数量) $R_n$										0.966*	0.958*
多样性指数 (数量) $H'_n$											0.999**

\*: 在  $P < 0.05$  水平(双侧)上相关性显著; \*\*: 在  $P < 0.01$  水平(两侧)相关性显著

\*: Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed); \*\*: Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)

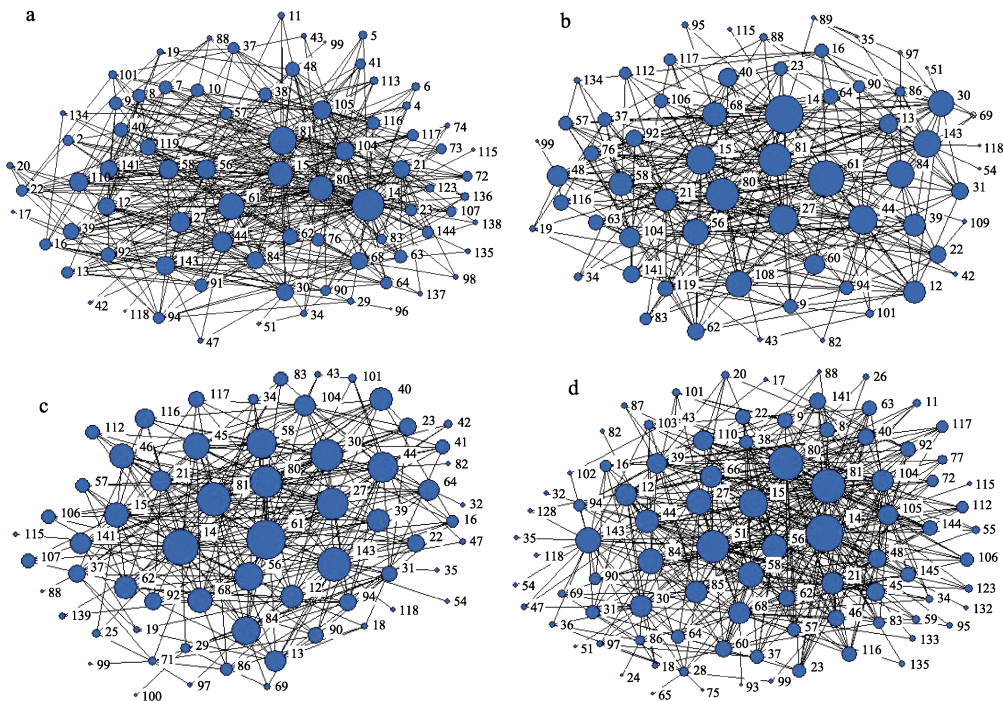


图 3 黄海鱼类群落食物网拓扑结构(1985—2018)

Fig.3 Topological structure of fish community food-web in the Yellow Sea during 1985~2018

a: 1985 年; b: 2001 年; c: 2009 年; d: 2018 年。图中数字代表鱼类种类

a: 1985; b: 2001; c: 2009; d: 2018 年。The number represented different kinds of fish species

(1997)、韦晟等(1998)、杨纪明(2001)], 白斑星鲨(*Mustelus manazo*)、乌鲷(*Parastromateus Parastromateus niger*)、印度无齿鲷(*Ariomma indica*)、短尾大眼鲷(*Priacanthus macracanthus*)、长鲷(*Tanakius kitaharae*)、宽体舌鲷(*Cynoglossus robustus*)、紫斑舌鲷(*Cynoglossus purpureomaculatus*)、中华舌鲷(*Cynoglossus sinicus*)、四指马鲛(*Eleutheronema tetradactylum*)、新鲷(*Neobythites steatiticus*)以上物种与其他鱼类无摄食关系, 因此, 在食物网拓扑学分析中不纳入计算, 构建了除此以外的 79 种鱼类的食物网拓扑学结构(图 3a)。黄海秋季鱼类群落中, 鲷与其他 49 种鱼类发生摄食关系, 即  $D=D_{out}=49$ , 鲷是该生态系统中重要的饵料鱼类。除鲷外, 六丝矛尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)、矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)、黄鲫(*Setipinna taty*)和玉筋鱼(*Ammodytes personatus*)也是相对重要的饵料鱼类。黄鲷作为该群落结构中的顶级捕食者, 可以捕食其他的 21 种鱼类; 细纹狮子鱼和长蛇鲻(*Saurida elongata*)分别可以捕食群落中其他 20 种和 18 种鱼类, 在该群落中属于较高级捕食者。鲷的 BC、CC、 $TI^1$ 、 $TI^7$  在 79 种鱼类中最大, 说明其对群落内信息交换的能力最强、信息传递的速度最快, 对群落信息的控制能力最强; 其次是六丝矛尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼和黄鲫。小黄鱼的离散度  $\Delta F'$ (0.016)和距离权重离散度  $\Delta^D F'$ (0.010)的值最大, 说明小黄鱼对该群落结构的离散度控制最大, 当其被剔除时, 该群落结构  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  增加量最大; 当油鲳(*Sphyraena pinguis*)、细纹狮子鱼和蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)被剔除时, 对群落结构离散变量影响较大; 当鲷和六丝矛尾虾虎鱼被剔除时, 对群落距离权重变量影响较大。黄鲷的  $K$  和  $K_i$  值最大( $K=K_i=13.23$ ), 说明黄鲷对群落结构的影响全部来自于下行控制效应, 其对能量流动和信息传递具有极强的影响力。鲷具有最大的  $K_b$  值( $K_b=12.18$ ), 说明鲷对群落上行控制效应最大, 细条天竺鲷(*Apogon lineatus*)和六丝矛尾虾虎鱼  $K_b$  值仅次于鲷(表 3)。

2001 年共捕获鱼类 67 种, 去除与其他鱼类无摄食关系的 4 种鱼类[赤鲳(*Doederleinia berycoides*)、中华舌鲷、绿鳍马面鲈(*Thamnaconus modestus*)、鲷鱼(*Mugil cephalus*)] [邓景耀等(1988)、金显仕等(1998)、成庆泰等(1997)、韦晟等(1998)、杨纪明(2001)], 构建了其余 63 种鱼类的食物网拓扑学结构(图 3b), 通过拓扑学指标可知, 鲷在生态系统中被 34 种鱼类摄食, 为群落结构中重要的饵料鱼类; 六丝矛尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、黄鲫和细条天竺鲷与其他鱼类的摄食关系

较多, 是相对重要的饵料鱼类。黄鲷的  $D$  值最大, 可以捕食群落中 22 种鱼类, 是生态系统的顶级捕食者; 细纹狮子鱼、长蛇鲻、龙头鱼和花鲈(*Lateolabrax maculatu*)可以捕食群落中 15 种及以下的鱼类, 属于较高级捕食者。鲷的 BC、CC、 $TI^1$ 、 $TI^7$  在 63 种鱼类中最大, 说明鲷对群落中信息交换的控制、扩散能力最强。小黄鱼的  $\Delta F'$ (0.037)和  $\Delta^D F'$ (0.020)值最大, 说明当小黄鱼从此群落中被剔除时, 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。黄鲷的  $K$  和  $K_i$  值最大, 说明黄鲷通过下行控制效应影响种间相互作用, 进而影响整个群落结构, 单指虎鲷(*Minous monodactylus*)和星康吉鲷(*Conger myriaster*)对整个群落的下行控制效应次于黄鲷。鲷的上行控制效应最大( $K_b=8.56$ ), 即鲷通过控制捕食者密度调节种间的相互作用最大, 细条天竺鲷的上行控制作用与鲷相近( $K_b=7.16$ ), 说明细条天竺鲷对群落的上行控制效应较大(表 3)。

2009 年共捕获鱼类 69 种, 狭纹虎鲨(*Heterodontus zebra*)、粗吻海龙(*Trachyrhamphus serratus*)、银鲷、中华栉孔虾虎鱼(*Ctenotrypauchen chinensis*)、长吻红舌鲷(*Cynoglossus lighti*)和绿鳍马面鲈 6 种鱼类与该群落结构中的 63 种鱼类没有摄食关系[邓景耀等(1988)、金显仕等(1998)、成庆泰等(1997)、韦晟等(1998)和杨纪明(2001)], 因此, 计算拓扑学指标时不纳入, 食物网拓扑结构见图 3c。根据表 3 计算结果可知, 鲷与群落中 33 种鱼类发生摄食关系, 六丝矛尾虾虎鱼和矛尾虾虎鱼与群落中 27 种鱼类发生摄食关系, 三者为该群落中重要的饵料鱼类。黄鲷和细纹狮子鱼的  $D_{in}$  值较大, 分别为 24 和 22, 为群落中的顶级捕食者。鲷的 BC、CC、 $TI^1$ 、 $TI^7$  在 63 种鱼类中最大, 说明鲷对群落内信息交换有较强控制能力, 具有将群落信息快速扩散、传递给其他物种的能力, 黄鲷(BC=14.76)和细纹狮子鱼(BC=12.36)对信息控制能力仅次于鲷。小黄鱼的  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  值最大, 表明若小黄鱼从群落中被剔除, 对群落结构的离散度影响最大, 细纹狮子鱼和带鱼(*Trichiurus lepturus*)  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  值仅次于小黄鱼。黄鲷的  $K$  和  $K_i$  值最大( $K=K_i=25.05$ ), 说明黄鲷对群落的信息交流和能量传递的控制最大, 带鱼的  $K_i$  值仅次于黄鲷。鲷的上行控制效应最大( $K_b=8.47$ ), 其次为细条天竺鲷和六丝矛尾虾虎鱼, 说明两者对群落的上行控制效应较大(表 3)。

2018 年共捕获鱼类 103 种, 以下 14 种鱼类与其他鱼类无摄食关系[邓景耀等(1988)、金显仕等(1998)、成庆泰等(1997)、韦晟等(1998)、杨纪明

表 3 1985—2018 年黄海秋季鱼类群落拓扑结构指标  
Tab.3 Topological indicators of food web in the Yellow Sea fish community in autumn 1985~2018

年 Year	点度 $D$	入度 $D_{in}$	出度 $D_{out}$	中介中心性 BC	紧密中心性 CC	群落离散 变量 $\Delta F'$	距离权重离 散变量 $\Delta^D F'$	关键性指数 $K$	下性关键性 指数 $K_i$	上行关键性 指数 $K_b$	拓扑重要性 指数 $\Pi^1(n=1)$	拓扑重要性 指数 $\Pi^7(n=7)$								
1985	14	49	14	49	14	20.88	14	72.22	61	0.016	61	0.010	143	13.23	14	12.18	14	8.89	14	1.74
	81	38	44	20	81	7.67	81	62.90	141	0.012	14	0.009	14	12.18	2	10.13	68	8.87	68	1.26
	80	34	27	18	80	6.92	80	60.47	44	0.012	81	0.008	2	10.13	30	6.66	81	7.37	81	1.05
	15	33	110	15	33	5.89	61	59.09	92	0.012	44	0.007	68	8.87	84	4.82	80	6.03	80	0.85
	105	28	30	14	105	5.41	15	58.21	116	0.010	80	0.007	81	7.37	22	3.67	15	5.70	15	0.81
2001	14	34	143	22	14	16.24	14	68.13	61	0.037	61	0.020	143	13.59	143	13.59	14	8.56	14	1.23
	81	27	44	21	81	11.91	61	62.63	44	0.019	44	0.012	14	8.56	48	6.15	68	7.16	68	1.03
	80	26	27	17	80	7.53	80	61.39	62	0.018	84	0.010	68	7.16	23	5.03	15	4.87	81	0.70
	15	23	30	16	15	7.41	81	61.39	84	0.018	62	0.009	48	6.15	84	4.44	81	4.38	80	0.63
	68	21	66	15	68	6.68	143	60.19	27	0.017	27	0.009	23	5.03	44	4.04	80	4.19	15	0.58
2009	14	33	143	24	14	17.02	14	66.67	61	0.035	61	0.018	143	25.03	143	25.03	14	8.47	14	1.23
	80	27	44	22	80	14.76	61	60.78	44	0.021	44	0.012	84	13.26	84	13.10	68	6.24	68	1.03
	81	27	27	18	81	12.36	81	60.78	84	0.017	84	0.010	14	8.47	71	7.91	81	5.13	80	0.70
	15	20	30	17	15	8.46	143	60.19	62	0.016	143	0.009	71	7.91	22	7.66	80	4.19	81	0.63
	68	19	84	15	68	7.37	80	60.19	116	0.016	81	0.009	22	7.66	27	6.66	15	3.66	15	0.58
2018	14	48	143	28	14	19.63	14	66.67	61	0.020	61	0.011	143	18.13	143	18.13	14	11.83	14	1.69
	81	40	44	22	81	13.93	80	59.86	84	0.019	84	0.009	14	11.83	30	8.23	68	8.82	68	1.12
	80	39	30	20	80	8.72	81	59.86	27	0.010	27	0.006	68	8.82	66	6.79	81	7.35	81	1.05
	15	31	27	18	15	7.96	143	58.28	44	0.010	44	0.006	30	8.38	85	6.33	80	5.56	80	0.79
	68	27	85	17	68	7.57	61	57.90	62	0.010	14	0.006	81	7.35	23	5.63	15	4.60	15	0.65

注: 表中列出排名前五的种类

Notes: There were just the top five species in topological indicators

(2001)], 不纳入食物网拓扑结构分析中: 中华栉孔虾虎鱼、乌鲷、燕尾鲷(*Stromateoides nozawae*)、中国鲷(*Pampus sinensis*)、丝虾虎鱼(*Myersina filifer*)、桂皮斑鲆(*Pseudorhombus cinnamomeus*)、宽体舌鲷、窄体舌鲷(*Cynoglossus gracilis*)、长吻红舌鲷、大鳞舌鲷(*Cynoglossus macrolepidotus*)、绿鳍马面鲀、密斑马面鲀(*Takifugu stictonotus*) 和日本海马(*Hippocampus japonicus*), 其余 89 种鱼类食物拓扑结构见图 3d。鳀的  $D_{out}$  值最大, 为 48, 说明其可以作为其余 48 种鱼类的饵料食物, 六丝矛尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、黄鲫和细条天竺鲷的  $D_{out}$  较大, 可以被群落中超过 25 种鱼类捕食, 是仅次于鳀的重要饵料鱼类。黄鲛鲷的  $D_{in}$  最大, 为 28, 说明黄鲛鲷可以捕食群落中 28 种鱼类, 是群落中的顶级捕食者; 细纹狮子鱼和龙头鱼分别捕食群落中 22 种和 20 种鱼类, 属于较高级捕食者。鳀的 BC、CC、 $TI^1$  和  $TI^7$  在 89 种鱼类中最大, 说明鳀在群落中具有较强的信息控制能力和扩散能力; 六丝矛尾虾虎鱼和矛尾虾虎鱼的 CC、 $TI^1$  和  $TI^7$  值次于鳀, 二者对群落的信息扩散能力较强, 有较快的信息传递速度; 黄鲛鲷的 BC 值也较高, 其对群落的信息控制能力较强。小黄鱼的  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  的值最大, 若群落结构中没有小黄鱼存在, 将对群落的离散变性产生较大影响; 细条天竺鲷的  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  的值较高仅次于鳀。黄鲛鲷的  $K$  和  $K_i$  最大, 即  $K=K_i=18.13$ , 黄鲛鲷对群落的控制效应完全来自于下行控制效应。鳀的  $K_b$  值最大, 即  $K_b=11.83$ , 其对群落的上行控制效应最大(表 3)。

根据 1985—2018 年黄海秋季鱼类群落拓扑结构, 取各指标值最大种类为关键种(Jordán *et al.*, 2006)。通过  $D$ 、 $D_{out}$ 、BC、CC、 $K_b$ 、 $TI^1$  和  $TI^7$  指标, 确定鳀为关键种; 通过  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  指标, 确定小黄鱼为关键种; 通过  $D_{in}$ 、 $K$  和  $K_i$  指标, 确定黄鲛鲷为关键种。

### 3 讨论

#### 3.1 群落结构多样性

近 30 年, 秋季黄海优势种由黄鲛鲷、银鲷向细纹狮子鱼、小黄鱼、鳀演替。2018 年以龙头鱼、细纹狮子鱼为主。研究表明, 20 世纪 50 年代黄海优势种以小黄鱼、带鱼、太平洋鳕(*Gadus macrocephalus*) 和鲽鲆类为主, 到 20 世纪 90 年代末至 21 世纪初期, 优势种由经济价值较高的小黄鱼、带鱼等逐渐转变为黄鲛鲷、细纹狮子鱼等经济价值较低的鱼类为主(刘静等, 2011; 单秀娟等, 2014)。黄海鱼类群落结构处于变

化之中, 低质鱼类增多, 传统大型经济鱼类减少, 群落结构趋于简单化(邓景耀等, 1991)。黄海优势种的交替可以反映出海洋捕捞业发展对群落结构的影响。1984—1996 年, 我国海洋捕捞业进入高速增长阶段, 随着捕捞强度增加, 近海经济种类资源量迅速减少, 甚至部分传统资源衰退严重; 1997 年以后, 我国海洋捕捞量前期保持稳定, 后期有小幅度升高。近年来, 为保护近海渔业资源, 我国出台了一系列控制捕捞政策, 例如伏季休渔制度、渔业资源总量管理制度、限额捕捞试点、渔船“双控”制度、最小可捕标准及幼鱼比例, 以及增殖放流等资源养护措施, 使我国近海渔业资源得到一定程度的养护(史磊等, 2019)。2000 年后, 渔获种类数量和物种多样性增加, 相关政策的实施对黄海渔业资源的养护有一定作用。过度捕捞导致传统经济种类资源衰退, 优势种组成发生变化, 大部分种类的优势长度组范围变小, 个体小型化现象明显(徐宾铎等, 2003); 黄海生态系统高营养层次物种的平均营养水平从 1985—1986 年的 3.7 降至 2000—2001 年的 3.4 (张波等, 2004)。黄海鱼类生物多样性与 1985 年相比有所降低(吕振波等, 2011), 在渤海(邓景耀等, 1991)、东海(程家骅等, 2006)的研究均有类似发现。虽然黄海生物多样性指数下降, 但黄海鱼类群落结构和食物关系的利用方式相对稳定(张波等, 2010)。本研究中,  $R_n$  与 CI、W-CI 呈极显著负相关( $P<0.01$ ),  $R_n$  与  $H'_n$ 、 $J'_n$  呈显著负相关( $P<0.05$ ), 在一定程度上表明, 群落结构多样性指数可以影响食物网结构和功能。1985—2018 年黄海秋季鱼类群落食物网拓扑结构节点密度  $D_d$  值为 0.198~0.227, 年际波动较小, 在 2018 年达到最大值, 食物网摄食关系较多, 食物网结构较复杂; 关联度值  $C$  在 0.044~0.074 之间变动, 较为稳定, 在 0.03~0.30 的合理范围内(Okamoto *et al.*, 2008),  $D_d$  与  $C$  值在 30 年间变化较小, 表明 2018 年黄海鱼类群落结构虽发生变动, 但仍处于稳态之中, 与黄海中南部鱼类食物网结构和主要优势种摄食组成长期变化(Zhang *et al.*, 2007)的研究结果一致。

#### 3.2 关键种的年代际变化

鳀、小黄鱼和黄鲛鲷在 1985—2018 年黄海秋季鱼类群落结构中均是关键种, 其中, 鳀和小黄鱼在 2001、2009 和 2018 年既是关键种, 也是优势种; 除 2018 年外, 黄鲛鲷在其余 3 个时期既是关键种, 也是优势种。鳀作为黄海鱼类群落中的关键被捕食者, 20 世纪 80 年代中期, 超过 60% 以上鱼类摄食鳀, 是重要的饵料生物(唐启升等, 1990)。自 20 世纪 90 年代以来, 随着捕捞强度和生产效率的大规模提高, 鳀资



源量大幅下降,其资源量不足开发前的 1/5(唐明芝等, 2002)。目前, 渔获物中当年生幼鱼所占比例逐年上升(金显仕等, 2001)。鳀营养级降低(由 1985—1986 年的 3.6 降至 2000—2001 年的 3.27), 导致摄食鳀的鱼类食性发生转变, 不得不摄食低营养水平浮游生物和底栖生物, 黄海生态系统整体营养水平下降(张波等, 2004)。小黄鱼对控制群落结构的离散程度决定性最强, 但近 40 年来, 小黄鱼小型化、低龄化、性成熟时间提前、生长速度加快、群体结构趋于简单化(张国政等, 2010)。随着鳀资源衰退, 小黄鱼食物组成发生转变, 鳀在小黄鱼食物中所占比例下降, 在 1985—1986 年所占重量百分比为 45.18%, 而在 2000—2010 年食物中, 鳀仅占 4.67%~10.64%(单秀娟等, 2011), 小黄鱼营养级从 1985—1986 年的 3.7 降至 2000—2001 年的 3.4(张波等, 2004)。目前, 小黄鱼渔获物主要以 1 龄鱼为主, 补充群体是捕捞的主要对象, 小黄鱼处于补充型过度捕捞状态(单秀娟等, 2011)。黄鲛鳀作为黄海鱼类群落的关键捕食者, 通过捕食作用控制群落中其他物种的竞争和捕食关系, 除 1985 年, 其在渔获物中所占比例逐年上升, 稳定在前 3 位。近年来, 黄鲛鳀的相对密度显著升高, 与经济价值较高的种类成鱼存在明显的食物竞争关系, 而且摄食经济鱼类的幼鱼, 从食物结构方面加速黄海鱼类优势种的更替(单秀娟等, 2013)。关键种的更替可以反映群落结构的稳定性, 在 1985—2018 年调查中, 黄海关键种并未发生更替, 鱼类群落相对稳定, 且多样性在近年有所升高, 从侧面体现了我国近年来采取的渔业资源养护和水域环境修复措施的积极作用(单秀娟等, 2014)。

### 3.3 食物网结构变动

除关键种外, 不同拓扑指标排名前 5 位的种类发生变化。根据拓扑指标  $D_{out}$ , 鳀在 4 个调查时期排名首位, 矛尾虾虎鱼、六丝矛尾虾虎鱼和黄鲫均在 4 个时期排名前 5 位, 1985 年存在玉筋鱼, 除 1985 年外, 细条天竺鲷代替玉筋鱼跻身于前 5 位, 成为相对比较重要的饵料鱼类。根据  $D_{in}$  指标, 黄鲛鳀、细纹狮子鱼、长蛇鲻和龙头鱼在 4 个调查时期中均有出现, 在黄海生态系统中属于较高级捕食者。BC 与 CC 值表明, 1985 年, 黄鲫对群落信息交换控制能力较强、传递信息速度较快, 在其余 3 个调查时期, 黄鲛鳀取代玉筋鱼的位置, 跻身前列, 成为调节群落信息传递的重要物种。在  $\Delta F'$  和  $\Delta^D F'$  指标中, 细纹狮子鱼和带鱼在调查中出现频率较高, 对群落离散程度控制能力较强。根据拓扑指数  $K_b$ 、 $TI^1$  和  $TI^7$ , 鳀和细条天竺

鲷稳居前 2 位, 六丝矛尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼和黄鲫在 4 个时期中稳居前 5 位。近 30 年, 黄海大型经济鱼类资源衰退, 使得作为兼捕鱼种的黄鲛鳀、细纹狮子鱼、龙头鱼等减少种间竞争压力, 获得更多食物来源和生存空间, 资源量增加。通过拓扑学指数分析发现, 最大  $D_{in}$  值的鱼种并不是具有较高经济价值的物种, 而是以经济价值较低的鱼类为主(黄鲛鳀、细纹狮子鱼、龙头鱼和长蛇鲻)。随着鳀资源量锐减, 以鳀作为主要饵料的捕食者食性发生转变, 出现向低营养级转变的现象, 导致鱼类营养级下降(张波等, 2004)。作为黄海传统大型经济鱼类, 蓝点马鲛的优势饵料从鳀转为玉筋鱼和细螯虾, 在细纹狮子鱼的饵料中鳀占比逐渐减少, 而脊腹褐虾的占比增加(牟秀霞等, 2018)。随着捕捞压力的增大, 传统大型经济鱼类资源衰退, 兼捕物种及经济价值较低的鱼类资源量增加, 鱼类个体出现小型化, 性成熟提前, 小型鱼类之间可以发生捕食。捕捞压力加强不仅使群落结构发生变化, 鱼类的摄食食性也发生转变, 从而影响食物网能量流动, 进一步影响群落结构和功能。

## 参 考 文 献

- BREIGER R, CARLEY K, PATTISON P, *et al.* Dynamic social network modeling and analysis: Workshop summary and papers. Washington: National Academies Press, 2003, 241–252
- CHENG J H, DING F Y, LI S F, *et al.* Changes of fish community structure in the coastal zone of the Northern Part of East China Sea in summer. *Journal of Natural Resources*, 2006, 21(5): 775–781 [程家骅, 丁峰元, 李圣法, 等. 夏季东海北部近海鱼类群落结构变化. *自然资源学报*, 2006, 21(5): 775–781]
- CHENG J S. The structure and diversity of demersal fish communities in winter in the East China Sea and the Yellow Sea. *Marine Fisheries Research*, 2000, 21(3): 1–8 [程济生. 东、黄海冬季底层鱼类群落结构及其多样性. *海洋水产研究*, 2000, 21(3): 1–8]
- CHENG Q T, ZHOU C W, LIN H Y, *et al.* Fishes of Shandong Province. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1997, 42–497 [成庆泰, 周才武, 林华英, 等. 山东鱼类志. 济南: 山东科学技术出版社, 1997, 42–497]
- DENG J Y, MENG T X, REN S M. Food web of fishes in the Bohai Sea. *Marine Fisheries Research*, 1988, 9(2): 151–172 [邓景耀, 孟田湘, 任胜民. 渤海鱼类的食物关系. *海洋水产研究*, 1988, 9(2): 151–172]
- DENG J Y, ZHAO C Y, TANG Q S, *et al.* *Marine Fisheries Biology*. Beijing: China Agriculture Press, 1991, 20–25 [邓景耀, 赵传纲, 唐启升, 等. 海洋渔业生物学. 北京: 农业出版社, 1991, 20–25]

- DU J G, YE G Q, CHEN B, *et al.* Changes in the marine trophic index of Chinese marine area. *Biodiversity Science*, 2014, 22(4): 532–538 [杜建国, 叶观琼, 陈彬, 等. 中国海域海洋生物的营养级指数变化特征. *生物多样性*, 2014, 22(4): 532–538]
- DUNNE J A, WILLIAMS R J, MARTINEZ N D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(20): 12917–12922
- FREEMAN L C. Centrality in social networks conceptual clarification. *Social Networks*, 1978, 1(3): 215–239
- HAN Q P, SHAN X J, WAN R, *et al.* Spatiotemporal distribution and the estimated abundance indices of *Larimichthys polyactis* in winter in the Yellow Sea based on geostatistical delta-generalized linear mixed models. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(7): 1603–1614 [韩青鹏, 单秀娟, 万荣, 等. 基于地统计二阶广义线性混合模型的黄海冬季小黄鱼时空分布和资源量指数估算. *水产学报*, 2019, 43(7): 1603–1614]
- JIN X S, HAMRE J, ZHAO X Y, *et al.* Study on the quota management of anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Yellow Sea. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2001, 8(3): 27–30 [金显仕, Hamre J, 赵宪勇, 等. 黄海鳀鱼限额捕捞的研究. *中国水产科学*, 2001, 8(3): 27–30]
- JIN X S, TANG Q S. Changes in fish species diversity and dominant species composition in the Yellow Sea. *Fisheries Research*, 1996, 26(3/4): 337–352
- JIN X S, TANG Q S. The structure, distribution and variation of the fishery resources in the Bohai Sea. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1998, 5(3): 18–24 [金显仕, 唐启升. 渤海渔业资源结构、数量分布及其变化. *中国水产科学*, 1998, 5(3): 18–24]
- JIN X S, ZHAO X Y, MENG T X, *et al.* Biological resources and habitats of the Yellow Sea and the Bohai Sea. Beijing: Science Press, 2005, 262–351 [金显仕, 赵宪勇, 孟田湘, 等. 黄、渤海生物资源与栖息环境. 北京: 科学出版社, 2005, 262–351]
- JORDÁN F, LIU W, DAVIS A J. Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 2006, 112(3): 535–546
- JORDÁN F, TAKACS-SANTA A, MOLNAR I. A liability theoretical quest for key stones. *Oikos*, 1999, 86(3): 453–462
- 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. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(12): 4007–4015 [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. *生态学报*, 2015, 35(12): 4007–4015]
- LIBRALATO S, CHRISTENSEN V, PAULY D. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 2006, 195(3/4): 153–171
- LIU J, NING P. Species composition and faunal characteristics of fishes in the Yellow Sea. *Biodiversity Science*, 2011, 19(6): 158–163 [刘静, 宁平. 黄海鱼类组成、区系特征及历史变迁. *生物多样性*, 2011, 19(6): 158–163]
- LÜ Z B, LI F, WANG B, *et al.* Community structure of fish resources in spring and autumn in the Yellow Sea off Shandong. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(5): 692–699 [吕振波, 李凡, 王波, 等. 黄海山东海域春、秋季鱼类群落结构. *水产学报*, 2011, 35(5): 692–699]
- MA M L, XU S N, XU Y W, *et al.* Comparative study of Jiaozhou Bay ecosystem based on an Ecopath model. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(2): 413–422 [马孟磊, 徐姗楠, 许友伟, 等. 基于 Ecopath 模型的胶州湾生态系统比较研究. *中国水产科学*, 2018, 25(2): 413–422]
- MARGALEF R. Information theory in ecology. *General System*, 1958, 3: 36–71
- MILLER D A W. General methods for sensitivity analysis of equilibrium dynamics in patch occupancy models. *Ecology*, 2012, 93(5): 1204–1213
- MOU X X, ZHANG C, ZHANG C L, *et al.* The fisheries biology of the spawning stock of *Scomberomorus niphonius* in the Bohai and Yellow Sea. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(6): 161–169 [牟秀霞, 张弛, 张崇良, 等. 黄渤海蓝点马鲛繁殖群体渔业生物学特征研究. *中国水产科学*, 2018, 25(6): 161–169]
- ODUM E P. *Fundamental of ecological*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1953, 135–147
- OKAMOTO K, CHEN W, LI X Y. Ranking of closeness centrality for large-scale social networks. *International workshop on frontiers in algorithmics*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2008, 186–195
- PIELOU E C. *Ecological Diversity*. New York: Wiley, 1975, 4–50
- PINKAS L, OLIPHANT M S, IVERSON I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *California Department of Fish and Game Fish Bulletin*, 1971, 152: 1–105
- QIU S Y, LÜ Z B, JIAO J J, *et al.* Study on the suitable season for exploitation and utilization of fishery resources in the Yellow Sea and the Bohai Sea. *Shandong Fisheries*, 2009, 26(3): 18–20 [邱盛尧, 吕振波, 焦金菊, 等. 黄渤海渔业资源适宜开发利用季节的研究. *齐鲁渔业*, 2009, 26(3): 18–20]
- SHAN X J, CHEN Y L, DAI F Q, *et al.* Variations in fish community structure and diversity in the sections of the central and southern Yellow Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(2): 377–389 [单秀娟, 陈云龙, 戴芳群, 等. 黄海中南部不同断面鱼类群落结构及其多样性. *生态学报*, 2014, 34(2): 377–389]
- SHAN X J, LI Z L, DAI F Q, *et al.* Seasonal and annual variation in biological characteristics of small yellow

- croaker *Larimichthys polyactis* in the central and southern Yellow Sea. *Progress in Fishery Sciences*, 2011, 32(6): 7–16 [单秀娟, 李忠炉, 戴芳群, 等. 黄海中南部小黄鱼种群生物学特征的季节变化和年际变化. *渔业科学进展*, 2011, 32(6): 7–16]
- SHAN X J, SUN P F, JIN X S, *et al.* Seasonal variations of fishery resource structure in the sections of the southern Yellow Sea. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(3): 425–435 [单秀娟, 孙鹏飞, 金显仕, 等. 黄海典型断面渔业资源结构的季节变化. *水产学报*, 2013, 37(3): 425–435]
- SHANNON C E, WEAVER W. *The mathematical theory of communication*. Urbana IL: University of Illinois Press, 1949
- SHI L, LI T M, LIU L T. Review on China's capture fisheries policy over 70 years of PRC's founding and its prospect. *Agricultural Outlook*, 2019, 1(12): 16–23, 31 [史磊, 李泰民, 刘龙腾. 新中国成立 70 年以来中国捕捞渔业政策回顾与展望. *农业展望*, 2019, 1(12): 16–23, 31]
- SUN G, SHENG L X. Theory of keystone species in ecosystems: New idea, new mechanism, new approach. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science)*, 2000, 32(3): 73–78 [孙刚, 盛连喜. 生态系统关键种理论: 新思想、新机制、新途径. *东北师大学报(自然科学版)*, 2000, 32(3): 73–78]
- 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. *Journal of Tropical Oceanography*, 2016, 35(4): 51–62 [孙龙启, 林元烧, 陈俐晓, 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. *热带海洋学报*, 2016, 35(4): 51–62]
- TANG M Z, LIAN D J, Lu Y, *et al.* Fisheries administration and changes of anchovy resources in the East and Yellow Sea. *Fisheries Science*, 2002, 21(2): 44–45 [唐明芝, 连大军, 卢岩, 等. 东黄海区鳀鱼资源变动及渔业管理. *水产科学*, 2002, 21(2): 44–45]
- TANG Q S, YE M Z. *Exploitation and protection of fishery resources in Shandong offshore*. Beijing: Agriculture Press, 1990, 22–26 [唐启升, 叶懋中. *山东近海渔业资源开发与保护*. 北京: 农业出版社, 1990, 22–26]
- WANG F Z, TANG Y. Determination of key species in the food web and their impact on the robustness. *Biodiversity Science*, 2019, 27(10): 1132–1137 [王凤珍, 唐毅. 食物网关键种的判定及其对稳健性的影响. *生物多样性*, 2019, 27(10): 1132–1137]
- WATTS D J, STROGATZ S H. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 1998, 393(6684): 440–442
- WEI S, JIANG W M. Study on food web of fishes in the Yellow Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1992, 23(2): 182–192 [韦晟, 姜卫民. 黄海鱼类食物网的研究. *海洋与湖沼*, 1992, 23(2): 182–192]
- XU B D, JIN X S, LIANG Z L. Changes of demersal fish community structure in the Yellow Sea during the autumn. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2003, 10(2): 148–154 [徐宾铎, 金显仕, 梁振林. 秋季黄海底层鱼类群落结构的变化. *中国水产科学*, 2003, 10(2): 148–154]
- YANG J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea fish. *Fishery Information and Strategy*, 2001, 16(10): 10–19 [杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级研究. *渔业信息与战略*, 2001, 16(10): 10–19]
- YANG T, SHAN X J, JIN X S, *et al.* Long-term changes in keystone species in fish community in spring in Laizhou Bay. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(1): 1–11 [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. *渔业科学进展*, 2018, 39(1): 1–11]
- ZHANG B, JIN X S. Seasonal variations of the functional groups of fish community and their consumption of zooplankton in the Yellow Sea. *Journal of Fisheries of China*, 2010, 34(4): 548–558 [张波, 金显仕. 黄海鱼类功能群及其对浮游动物捕食的季节变化. *水产学报*, 2010, 34(4): 548–558]
- ZHANG B, TANG Q S, JIN X S. Decadal-scale variations of trophic levels at high trophic levels in the Yellow Sea and the Bohai Sea ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 2007, 67(3/4): 304–311.
- ZHANG B, TANG Q S. Study on trophic level of important resources species at high trophic levels in the Bohai Sea, Yellow Sea and East China Sea. *Advances in Marine Science*, 2004, 22(4): 393–404 [张波, 唐启升. 渤、黄、东海高营养层次重要生物资源种类的营养级研究. *海洋科学进展*, 2004, 22(4): 393–404]
- ZHANG B, WU Q, NIU M X, *et al.* Variation in feeding ecology within the fish community in the north Yellow Sea. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(6): 1343–1350 [张波, 吴强, 牛明香, 等. 黄海北部鱼类群落的摄食生态及其变化. *中国水产科学*, 2011, 18(6): 1343–1350]
- ZHANG G Z, LI X S, JIN X S, *et al.* Changes of biological characteristics of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in the central and southern Yellow Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(24): 174–181 [张国政, 李显森, 金显仕, 等. 黄海中南部小黄鱼生物学特征的变化. *生态学报*, 2010, 30(24): 174–181]
- ZHU J F, DAI X J, WANG X F, *et al.* A review of methodology in marine food-web topology. *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. *渔业科学进展*, 2016, 37(2): 153–159]

(编辑 冯小花)

## Interdecadal Changes in Keystone Species of Fish Community during Autumn in the Yellow Sea

SU Chengcheng<sup>1,2</sup>, SHAN Xiujuan<sup>1,3①</sup>, YANG Tao<sup>1,3</sup>, HAN Qingpeng<sup>1,4</sup>

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Ecological Environment, Qingdao, Shandong 266071, China;

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

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

4. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266003, China)

**Abstract** Keystone species play an important role in structural stability of a community and changes in diversity. Using Yellow Sea autumn survey data for 1985, 2001, 2009, and 2018, we constructed the topological structure of the food-web network of the Yellow Sea fish community and analyzed the interdecadal changes of keystone species in the Yellow Sea fish community. The food webs included 67~103 different fish species and 300~449 prey-predator relationships. The structural density of these food webs ranged from 0.198 to 0.227, and interspecies connectivity ranged between 0.044 and 0.074, consistent with fish communities under natural conditions. The keystone species of the autumn fish community in the Yellow Sea from 1985 to 2018 were *Engraulis japonicus*, *Lophius litulon*, and *Larimichthys polyactis*, remaining unchanged for nearly 30 years. *E. japonicus* is the keystone prey in the fish community, while *L. polyactis* as a species that controls the fragmentation of community, both resources decline. As the keystone predator, *L. litulon* resources have gradually increased. From 1985 to 2018, the dominant species in the Yellow Sea changed significantly in autumn, gradually shifting from *L. polyactis* and *Pampus argenteus* to *Harpadon nehereus*, *Liparis tanakae*, and *E. japonicus*. The Margalef richness index ( $R_w$ ,  $R_n$ ) and Shannon diversity index ( $H'_w$ ,  $H'_n$ ) calculated by weight and quantity have gradually decreased and have rebounded significantly in 2018, while Pielou evenness index ( $J'_w$ ,  $J'_n$ ) fluctuated slightly. The keystone species in the Yellow Sea did not change in autumn; however, the dominant species changed significantly, while the community structure fluctuated slightly but still remained in a relatively stable state.

**Key words** Yellow Sea; Fish community; Food-web topological structure; Network analysis; Keystone species

① Corresponding author: SHAN Xiujuan, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

附表 I 物种编号  
Appendix I Species number

编号 Number	种类 Species	编号 Number	种类 Species	编号 Number	种类 Species	编号 Number	种类 Species
1	白斑星鲨 <i>Mustelus manazo</i>	20	斑鱧 <i>Konosirus punctatus</i>	39	鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	58	皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belengerii</i>
2	尖头斜齿鲨 <i>Scoliodon sorrakowah</i>	21	青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	40	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	59	丁氏鲷 <i>Wak tingi</i>
3	狭纹虎鲨 <i>Heterodontus zebra</i>	22	海鳗 <i>Muraenesox cinereus</i>	41	褐菖鲈 <i>Sebastes marmoratus</i>	60	大黄鱼 <i>Larimichthys crocea</i>
4	赤鲷 <i>Dasyatis akajei</i>	23	星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i>	42	小杜父鱼 <i>Cottiusculus gonez</i>	61	小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>
5	奈氏鲷 <i>Dasyatis navarrae</i>	24	食蟹豆齿鳗 <i>Pisoodonophis cancrivorous</i>	43	绒杜父鱼 <i>Hemitripterus villosus</i>	62	鲷 <i>Miichthys miiuy</i>
6	中国鲷 <i>Dasyatis sinensis</i>	25	尖吻蛇鳗 <i>Ophichthys apicalis</i>	44	细纹狮子鱼 <i>Liparis tanakae</i>	63	黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i>
7	华鲷 <i>Raja chinensis</i>	26	大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>	45	许氏平鲈 <i>Sebastes schlegelii</i>	64	白姑鱼 <i>Pennahia argentata</i>
8	美鲷 <i>Raja pulchra</i>	27	长蛇鲷 <i>Saurida elongata</i>	46	汤氏平鲈 <i>Sebastes thompsoni</i>	65	条尾绯鲤 <i>Upeneus bensasi</i>
9	孔鲷 <i>Raja porosa</i>	28	多齿蛇鲷 <i>Saurida tumbil</i>	47	虹鲷 <i>Erisphex pottii</i>	66	花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>
10	中国团扇鲷 <i>Platyrrhina sinensis</i>	29	花斑蛇鲷 <i>Saurida undosquamis</i>	48	单指虎鲷 <i>Minous monodactylus</i>	67	短尾大眼鲷 <i>Priacanthus macracanthus</i>
11	鳓 <i>Ilisha elongata</i>	30	龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i>	49	乌鲳 <i>Parastromateus niger</i>	68	细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>
12	凤鲆 <i>Coilia mystus</i>	31	七星底灯鱼 <i>Benthoosema pterotum</i>	50	燕尾鲳 <i>Stromateoides nozawae</i>	69	发光鲷 <i>Acropoma japonicum</i>
13	刀鲆 <i>Coilia nasus</i>	32	尖海龙 <i>Syngnathus acus</i>	51	银鲳 <i>Pampus argenteus</i>	70	赤鲳 <i>Doederleinia berycoides</i>
14	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	33	粗吻海龙 <i>Trachyrhamphus serratus</i>	52	中国鲳 <i>Pampus sinensis</i>	71	黄鲳 <i>Taius tumifrons</i>
15	黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	34	大头鲳 <i>Gadus macrocephalus</i>	53	印度无齿鲳 <i>Ariomma indica</i>	72	横带髭鲷 <i>Hapalogenys mucronatus</i>
16	赤鼻棱鳀 <i>Thrissa kammalensis</i>	35	多棘腔吻鲳 <i>Coelorhynchus multispinulosus</i>	54	刺鲳 <i>Psenopsis anomala</i>	73	斜带髭鲷 <i>Hapalogenys nitens</i>
17	中颌棱鳀 <i>Thrissa mystax</i>	36	麦氏犀鲳 <i>Brcgmaceros macclellandii</i>	55	黑姑鱼 <i>Atrubucca nibe</i>	74	花尾胡椒鲷 <i>Plectorhinchus cinctus</i>
18	康氏小公鱼 <i>Stolephorus commersonii</i>	37	绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys kumu</i>	56	黑鳃梅童鱼 <i>Collichthys niveatus</i>	75	二长棘鲷 <i>Parargyrops edita</i>
19	太平洋鲱 <i>Clupea pallasii</i>	38	短鳍红娘鱼 <i>Lepidotrigla microptera</i>	57	棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	76	真鲷 <i>Pagrus major</i>

续表

编号 Number	种类 Species	编号 Number	种类 Species	编号 Number	种类 Species
77	黑鲷 <i>Sparus macrocephalus</i>	95	鲚鳅 <i>Coryphaena hippurus</i>	113	圆斑星鲈 <i>Verasper variegatus</i>
78	中华栉孔虾虎鱼 <i>Ctenotrypauchen chinensis</i>	96	沟鲈 <i>Atropus atropus</i>	114	长鲈 <i>Tanakius kitaharae</i>
79	丝虾虎鱼 <i>Myersina filifer</i>	97	蓝圆鲈 <i>Decapterus maruadsi</i>	115	虫鲈 <i>Eopsetta grigorjewi</i>
80	矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	98	黑纹条鲈 <i>Zonichthys nigrofasciata</i>	116	高眼鲈 <i>Cleisthenes herzensteini</i>
81	六丝矛尾虾虎鱼 <i>A. hexanma</i>	99	竹筴鱼 <i>Trachurus japonicus</i>	117	黄盖鲈 <i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>
82	红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus rubicundus</i>	100	鹿斑鲈 <i>Leiognathus ruconius</i>	118	角木叶鲈 <i>Pleuronichthys cornutus</i>
83	小带鱼 <i>Eupleurogrammus muticus</i>	101	长绵鲈 <i>Zoarces elongatus</i>	119	焦氏舌鲈 <i>Cynoglossus joyneri</i>
84	带鱼 <i>Trichiurus lepturus</i>	102	繸鲈 <i>Azuma emmion</i>	120	宽体舌鲈 <i>Cynoglossus robustus</i>
85	沙带鱼 <i>Trichiurus savala</i>	103	云鲈 <i>Enedrias nebulosus</i>	121	窄体舌鲈 <i>Cynoglossus gracilis</i>
86	鰐齿鱼 <i>Champsodon capensis</i>	104	方氏云鲈 <i>Enedrias fangi</i>	122	紫斑舌鲈 <i>Cynoglossus purpureomaculatus</i>
87	短鳍鲈 <i>Callionymus kitaharae</i>	105	玉筋鱼 <i>Ammodytes personatus</i>	123	半滑舌鲈 <i>Cynoglossus semilaevis</i>
88	绯鲈 <i>Callionymus beniteguri</i>	106	青鲈 <i>Gnathagnus elongatus</i>	124	长吻红舌鲈 <i>Cynoglossus lighti</i>
89	扁舵鲈 <i>Auxis thazard</i>	107	日本鲈 <i>Uranoscopus japonicus</i>	125	长吻红舌鲈 <i>Cynoglossus lighti</i>
90	鲈 <i>Scomber japonicus</i>	108	赤鲈 <i>Perca fluviatilis</i>	126	中华舌鲈 <i>Cynoglossus sinicus</i>
91	朝鲜马鲛 <i>Scomberomorus koreanus</i>	109	条石鲈 <i>Oplegnathus fasciatus</i>	127	大鳞舌鲈 <i>Cynoglossus macrolepidotus</i>
92	蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	110	褐牙鲈 <i>Paralichthys olivaceus</i>	128	日本须鲈 <i>Paraplagusia japonica</i>
93	少鳞鲈 <i>Sillago japonica</i>	111	桂皮斑鲈 <i>Pseudorhombus cinnamoneus</i>	129	带纹条鲈 <i>Zebrias zebrinus</i>
94	多鳞鲈 <i>Sillago sihama</i>	112	石鲈 <i>Kareius bicoloratus</i>	130	绿鳍马面鲈 <i>Thamnaconus modestus</i>
				131	密斑马面鲈 <i>Takifugu stictonotus</i>
				132	棕腹刺鲈 <i>Gastrophysus spadiceus</i>
				133	月腹刺鲈 <i>Gastrophysus lunaris</i>
				134	虫纹东方鲈 <i>Takifugu vermicularis</i>
				135	黄鳍东方鲈 <i>Takifugu xanthopterus</i>
				136	假睛东方鲈 <i>Takifugu pseudommus</i>
				137	菊黄东方鲈 <i>Takifugu flavidus</i>
				138	铅点东方鲈 <i>Takifugu alboplimbeus</i>
				139	日本鳚 <i>Hyporhamphus sajori</i>
				140	四指马鲛 <i>Eleutheronema tetradactylum</i>
				141	油魮 <i>Sphyræna pinguis</i>
				142	新鲈 <i>Neobythites steatiticus</i>
				143	黄鲛鲈 <i>Lophius litulon</i>
				144	棘茄鱼 <i>Halieuaea stellata</i>
				145	三齿躄鱼 <i>Antennarius pinniceps</i>
				146	日本海马 <i>Hippocampus japonicus</i>
				147	鲻鱼 <i>Mugil cephalus</i>

注：每一编号对应一种鱼类，该编号与文中出现的种类编号一致

Note: Every fish has its own number, which is the number in paper