

张虎, 李鹏程, 胡海生, 等. 基于 LIM-MCMC 模型研究江苏近海北部海域食物网能量流动特征[J]. 海洋学报, 2023, 45(9): 105–118, doi:10.12284/hyxb2023120

Zhang Hu, Li Pengcheng, Hu Haisheng, et al. Energy flow characteristics of the food web in the northern waters of Jiangsu Province based on LIM-MCMC model[J]. Haiyang Xuebao, 2023, 45(9): 105–118, doi:10.12284/hyxb2023120

基于 LIM-MCMC 模型研究江苏近海北部海域食物网能量流动特征

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

(1. 江苏省海洋水产研究所, 江苏南通 226007; 2. 中国海洋大学 水产学院, 山东青岛 266003)

摘要: 食物网结构特征和能量流动的研究, 对于维持海洋生态系统结构和功能的稳定具有重要意义, 有助于深入理解海洋生态系统的复杂过程。本研究基于 2019–2021 年在江苏近海北部海域开展的季节性渔业资源底拖网调查数据, 通过构建基于蒙特卡罗马尔科夫链算法的逆线性模型 (Linear Inverse Models using a Monte Carlo Method Coupled with Markov Chain, LIM-MCMC), 结合生态网络分析 (Ecological Network Analysis, ENA) 的方法, 分析了该海域生态系统状态和食物网能量流动特征, 旨在为江苏近海北部海域食物网营养动力学研究提供参考依据。结果表明, 该海域生态系统共包含 299 条能量流动路径, 能量流动分布整体呈典型的金字塔结构, 各功能群呼吸消耗和流入有机碎屑的能量保持同步性。通过与其他海域比较发现, 江苏近海北部海域生态系统的连接指数 (Connectance, C) 和系统杂食指数 (System Omnivory Index, SOI) 分别为 0.40 和 0.22, 处于较高水平, 表明该生态系统不同营养级间的营养联系较为紧密, 食物网结构相对复杂, 能够在较大程度上抵御外界扰动。总初级生产力/总呼吸 (Total Primary Production/Total Respiration, TPP/TR) 和 Finn's 循环指数 (Finn's Cycling Index, FCI) 分别为 1.05 和 5.76%, 表明该生态系统对能量利用效率较高。此外, 约束效率 (Constraint Efficiency, CE)、发展程度 (Extent of Development, AC)、协同效应指数 (Synergism Index, b/c) 和主导间接效应 (Dominance Indirect Effects, i/d) 也表明该生态系统具有较高的系统发展程度、再生潜力和系统发展空间。本研究将有助于为江苏近海北部海域生态系统的修复和渔业资源的可持续利用提供理论基础, 为实施基于生态系统的渔业管理提供科学依据。

关键词: LIM-MCMC 模型; 生态网络分析; 能量流动; 生态系统特征; 食物网

中图分类号: P714+.5; S931.1

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2023)09-0105-14

1 引言

江苏近海北部海域位于海州湾与苏北浅滩交接地带, 是南黄海西部典型的开放式海域。由于陆源径

流输入大量有机质和营养盐, 该海域饵料生物资源丰富, 生态环境独特, 适宜鱼、虾、蟹、贝、藻的繁衍和栖息, 是多种渔业生物重要的产卵场、索饵场和栖息地^[1-2]。近年来, 由于过度捕捞、气候变化等多重压力

收稿日期: 2023-03-17; 修订日期: 2023-04-23。

基金项目: 2022 年度江苏省农业生态保护与资源利用专项——渔业生态与资源监测 (2022-SJ-061-01); 2021 年度江苏省农业生态保护与资源利用专项——渔业生态与资源监测 (2021-SJ-110-02)。

作者简介: 张虎 (1980—), 男, 江苏省新沂市人, 正高级工程师, 从事海洋生态与渔业资源研究。E-mail: ahu80@163.com

* 通信作者: 薛莹, 男, 教授, 主要从事渔业资源生物学、渔业生态学等领域的研究。E-mail: xueying@ouc.edu.cn

的影响^[3],造成海洋生态环境恶化、渔业资源日益衰退及群落结构变化等生态问题^[4-5]。因此,加强对江苏近海北部海域生态系统的保护和修复,将有助于实现海洋生态系统的健康可持续发展。

食物网结构和功能的研究,对于量化物种间相互作用及维持海洋生态系统的稳定性具有重要意义,有助于理解海洋生态系统的复杂过程^[6]。营养动力学模型的不断发展,为海洋食物网结构和功能的研究提供了有效方法。其中,逆线性模型(Linear Inverse Model, LIM)是基于营养动力学原理构建的生态系统能量流动模型^[7],其最早出现在地球物理科学领域,直到20世纪80年代末被应用于食物网的能量流动研究中^[8]。另外,结合蒙特卡罗马尔可夫链(Markov Chain Monte Carlo, MCMC)方法,通过提供生态系统中能量流动的概率分布,可以有效避免低估食物网规模和复杂性等问题^[9-10],并在很大程度上考虑了数据及模型的不确定性。目前,基于蒙特卡罗马尔可夫链算法的逆线性模型(Linear Inverse Models using a Monte Carlo Method Coupled with Markov Chain, LIM-MCMC)已成功应用于全球多个水域的食物网研究中^[11-12]。该模型优点在于其包含能量平衡和不平衡方程,通过参数限制计算能量流动值,并将采样误差等不确定性因素考虑在内^[13],为食物网的营养动力学研究提供一种有效方法。

本研究基于2019–2021年在江苏近海北部海域开展的季节性渔业资源底拖网调查数据,通过构建LIM-MCMC模型,结合生态网络分析(Ecological Network Analysis, ENA)的方法,分析了该海域的生态系统状态和食物网能量流动特征,旨在为江苏近海北部海域食物网营养动力学的深入研究提供参考依据,为实施基于生态系统的渔业管理提供理论支撑。

2 材料与方法

2.1 样品采集

样品采自2019–2021年在江苏近海北部海域开展的季节性渔业资源与栖息环境综合调查,主要调查内容包括游泳生物、底栖生物、浮游动物和浮游植物。调查范围在34.00°~35.50°N, 119.00°~121.00°E之间的海域,站位设计采用定点设站的方法,且各航次调查站位保持一致(图1)。调查船为长32.6 m,宽6.3 m,主机功率184 kW的单拖渔船,拖速为2.5 kn左右,每站平均拖网时间约为1 h。调查网具采用网型125.32 m × 59.1 m(36.0 m)网口周长×网身全长(浮子纲长),网口宽度12 m,囊网网目20 mm,全长59 m的有翼单囊拖网及浅水I、III型网等组成。

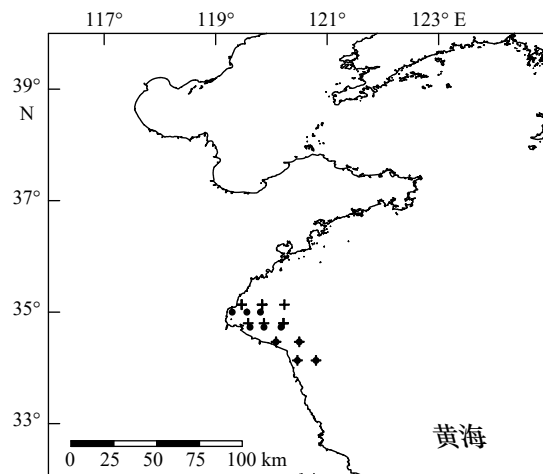


图1 江苏近海北部海域采样站位分布

Fig. 1 Distribution of sampling stations in northern areas of Jiangsu Province

•为底栖生物调查站位;+为游泳生物、浮游动物和浮游植物调查站位

• Benthic survey stations; + nekton, zooplankton and phytoplankton survey stations

2.2 LIM-MCMC 模型

2.2.1 模型原理及构建

LIM-MCMC模型是在物种间质量平衡关系的基础上,遵循营养动力学原理^[7],并结合蒙特卡罗马尔可夫(MCMC)算法构建的生态系统能量流动模型。该模型通过一系列生态关联的功能群,定义生态系统各组分,所有功能群基本覆盖该生态系统能量流动全过程。模型基于生态系统内部处于稳定状态的假设,没有迁移等因素带来生物量的变化,各功能群能量输入与输出保持平衡^[14],即能量平衡遵循:生产量(Q)=产出(P)+排泄(U)+呼吸(R)。模型根据各功能群相关生物学和捕捞数据,建立质量平衡方程和约束能量流动值的不平衡方程,通过参数限制计算实验无法获取的能量输入与输出值^[9],从而对生态系统的营养结构和能量流动进行评价。

LIM-MCMC模型由质量平衡方程和不平衡方程组成^[15]:

平衡方程:

$$\mathbf{E}_{(m \times n)} \cdot \mathbf{x} = \mathbf{F}, \quad (1)$$

不平衡方程:

$$\mathbf{G}_{(c \times n)} \cdot \mathbf{x} \geq \mathbf{h}, \quad (2)$$

式中, $\mathbf{E}_{(m \times n)}$ 、 $\mathbf{G}_{(c \times n)}$ 表示能量流动路径系数矩阵; m 代表各功能群的质量平衡以及通过实验测得的已知能量流动路径数据; c 表示加入模型的不等式数; n 为能量流动路径数量(x_1, x_2, \dots, x_n); \mathbf{F} 表示等式值的矩阵($m \times 1$); \mathbf{h} 表示不等式的值($c \times 1$)。

2.2.2 功能群划分及模型参数确定

本研究基于优势种并综合考虑摄食习性、栖息环境等功能属性的相似性,将该海域生物群落定义为26个功能群,既包括优势种和主要渔业种类,也包括摄食和生态习性相似的物种,以及有机碎屑、浮游植物、浮游动物、底栖动物、棘皮动物和软体动物等各营养级生物。

除有机碎屑外,各功能群包含生产量/生物量(P/B)、摄食量/生物量(Q/B)、排泄量/生物量(U/B)和呼吸量/生物量(R/B)4个生物属性参数,分别表示单位生物量的生产量、摄食量、排泄量和呼吸量。有关能量流动的限制参数主要参考邻近海域的历史文献^[4, 16-25],并通过各功能群的 P/B 、 Q/B 、 U/B 和 R/B 等参数的最大值和最小值范围,对能量流动值加以限制。此外,对2019-2021年调查数据按照拖速(2 kn)和作业时间(1 h)进行标准化处理,根据扫海面积法估算生物量,并按照摄食矩阵对功能群进行划分。其中摄食矩阵主要依据调查海域鱼类样品的胃含物分析,并结合相关参考文献进行构建^[20, 26-28]。生物量和能量流动均以湿重形式表示,单位均为 $t/(km^2 \cdot a)$ 。

2.2.3 模型调试

模型调试通过R(3.5.2版)中的“Lim”和“Lim-Solve”^[29-30]包实现。模型中存在多条能量流动路径难以被量化($m < n$),且数据输入存在固有的不确定性。因此,可能出现限制条件相互矛盾造成模型未找到特定的解决方案。通过检查各功能群的限制条件,并逐一添加进行调试,直至模型成功运行。此时,至少存在一组解,满足质量平衡和不平衡方程^[31],即食物网能量流动达到平衡。为降低模型误差,重复运行100次,通过结合MCMC算法对所有可能的结果进行取样求解并计算平均值,其平均值即为每条路径的能量流动值。

2.3 生态网络分析

生态网络分析(ENA)方法是分析生态系统相互作用关系、辨识系统内在和整体属性的一种有效分析方法^[32],已被证明在描述生态系统功能等方面是非常有效的^[33]。主要包括:基本指数、路径分析、网络不确定性、系统发展和增长、环境分析以及营养和杂食性水平几个方面(表1)。上述各指数均通过Net-MatCalc软件计算^[34]。

2.3.1 生态系统特征参数

本研究选择ENA中的基本指数反映生态系统总体特征。在这一类别中考虑一些基本生态系统属性,分别从能量流出和流入角度考虑各功能群的流通

表1 生态网络分析指数

Table 1 Ecological network analysis (ENA) indices

生态网络分析指数类型	指数名称	简称
基本指数	生态系统总流量	TST
	总呼吸量	TR
	流向碎屑的能量	TDET
	系统杂食指数	SOI
	总初级生产量	TPP
	总初级生产力/总呼吸	TPP/TR
	总初级生产力/总生物量	TPP/TB
	连接数	L
	连接指数	C
	平均连接权重	TST/L
路径分析	平均隔间流通量	TST/n
	总系统循环流量	TSTc
	系统非循环总流量	TSTs
	Finn's循环指数	FCI
	平均路径长度	APL
网络不确定性	平均相互信息	AMI
	统计不确定性	H _R
	条件的不确定性	D _R
	实现的不确定性	RU _R
	网络约束	H _C
	约束效率	CE
系统发展和增长	优势度	A
	开发能力	DC
	发展程度	AC
环境分析	同质化	HP
	协同效应指数	b/c
	主导间接效应	i/d
营养和杂食性水平	营养级	TL
	杂食指数	OI

量。其中,生态系统总流量(Total System Throughput, TST)是生态系统中所有能流量的总和,用来衡量生态系统的规模和增长状况;总初级生产力/总呼吸(Total Primary Production/Total Respiration, TPP/TR)是表征生态系统成熟度的一个重要指标^[35], TPP/TR越接近于1.00,表明生态系统越成熟;连接指数(Connectance, C)和系统杂食指数(System Omnivory Index, SOI)均是衡量生态系统内部联系的复杂程度^[36]。此外,还包括总初级生产量(Total Primary Production,

TPP)、总呼吸量 (Total Respiratory Flows, TR)、流向碎屑的能量 (Total Flows into Detritus, TDET)、连接数 (Number of Links, L)、平均连接权重 (Average Link Weight, TST/L) 和平均隔间流量 (Average Compartment Throughflow, TST/n) 等指标。

2.3.2 生态系统稳定性和发展参数

从路径分析、网络不确定性、系统发展和增长以及环境分析选择 5 个指标反映食物网的不确定性和发展差异, 包括: Finn's 循环指数 (Finn's Cycling Index, FCI)、约束效率 (Constraint Efficiency, CE)、发展程度 (Extent of Development, AC)、协同效应指数 (Synergism Index, b/c) 和主导间接效应 (Dominance Indirect Effects, i/d)。其中, FCI 是衡量生态系统中能量再循环利用的比例^[37]; CE 是内在网络约束对最大网络不确定性的贡献程度^[38]; AC 衡量了生态系统的发展^[34]和再生潜力^[39], 以及 b/c 和 i/d 等指标^[40]。

3 结果与分析

3.1 食物网能量流动特征

基于 LIM-MCMC 模型构建的江苏近海北部海域生态系统的食物网能量流动特征如图 2 所示。由模

型结果 (表 2) 可知, 浮游植物和有机碎屑处于第 I 营养级, 其生物量分别为 20.673 t/(km²·a) 和 51.912 t/(km²·a), 占食物网总生物量的 65.46%; 浮游动物为第 II 营养级, 尖海龙 (*Syngnathus acus*)、底栖动物、软体动物、棘皮动物、细螯虾 (*Leptochela gracilis*)、鹰爪虾 (*Trachypenaeus curvirostris*)、长臂虾科, 其他虾类和蟹类位于第 II 和 III 营养级之间; 戴氏赤虾 (*Metapenaeopsis dalei*)、口虾蛄 (*Oratosquilla oratoria*)、近底层鱼类、其他中上层鱼类、其他底层鱼类、鳀科、石首鱼科、鲆鲽类和虾虎鱼科位于第 III 和 IV 营养级之间; 顶级捕食者, 如长蛇鲻 (*Saurida elongata*)、星康吉鳗 (*Conger myriaster*) 和黄鲛鳕 (*Lophius litulon*), 位于第 IV 营养级以上。杂食指数高于 0.35 的功能群有石首鱼科、其他底层鱼类、其他中上层鱼类、近底层鱼类、蟹类、口虾蛄和大型头足类, 多为 III 和 IV 的中高营养级, 而低营养级和顶级捕食者的杂食指数相对较小 (表 2)。

该海域生态系统共包含 299 条能量流动路径, 能量流动分布整体呈典型的金字塔结构。依据能量流动值的大小, 将其划分为 4 组 (图 3) 包括: a. 0.00~1.00 t/(km²·a); b. 1.00~10.00 t/(km²·a); c. 10.00~

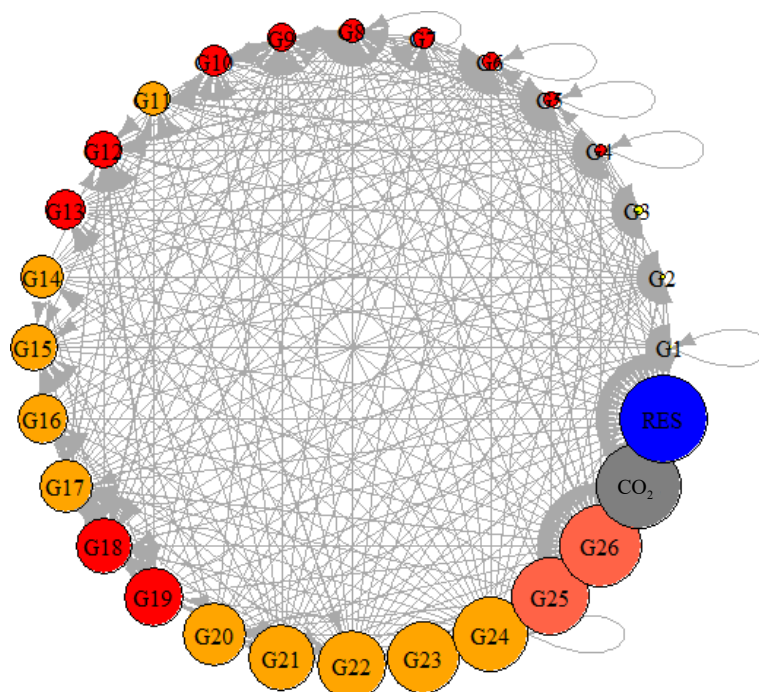


图 2 江苏近海北部海域食物网能量流动特征

Fig. 2 Energy flow characteristics of food webs in northern sea areas of Jiangsu Province

G1-G26 表示 26 个功能群; 蓝色表示呼吸, 灰色表示 CO₂, 番茄色表示第 I 营养级, 橘黄色表示第 II-III 营养级, 红色表示第 III-IV 营养级, 黄色表示第 IV-V 营养级; 圆圈大小表示能量流动值; → 表示能量流入方向

G1-G26 represents 26 functional groups; blue for respiration, gray for CO₂, tomato colour for I trophic level, orange colour for II-III trophic level, red trophic level for III-IV trophic level, yellow for IV-V trophic level; the magnitude of circle represents the energy flow value; → indicates the direction of energy flow

表 2 江苏近海北部海域功能群划分及 LIM-MCMC 模型的基本参数

Table 2 Functional groups division and basic parameters of LIM-MCMC model in northern sea areas of Jiangsu Province

功能群	生物量/(t·km ⁻² ·a ⁻¹)	生产量/生物量(P/B)	消耗量/生物量(Q/B)	排泄量/生物量(U/B)	呼吸量/生物量(R/B)	营养级	杂食指数
G1 长蛇鲭	0.002	1.52	6.00	0.10~0.50	0.50~0.52	4.19	0.242
G2 星康吉鳗	0.002	4.60	7.60	0.10~0.50	0.50~0.52	4.08	0.259
G3 黄鲛鲷	0.001	1.16~1.26	1.40~3.80	0.10~0.50	0.50~0.52	4.31	0.136
G4 虾虎鱼科	0.099	1.59	4.70	0.10~0.50	0.52~0.55	3.39	0.156
G5 鲆鲽类	0.015	0.74~1.46	5.60~16.10	0.10~0.50	0.52~0.55	3.46	0.219
G6 石首鱼科	0.172	1.15~4.60	5.90~9.10	0.10~0.50	0.52~0.55	3.64	0.371
G7 鳀科	0.096	2.37~2.70	5.98	0.10~0.50	0.52~0.55	3.08	0.190
G8 其他底层鱼类	0.079	1.45~2.90	4.23~9.90	0.10~0.50	0.52~0.55	3.36	0.378
G9 其他中上层鱼类	0.023	0.46~2.37	3.10~18.70	0.10~0.50	0.52~0.55	3.25	0.376
G10 近底层鱼类	0.041	0.63~3.26	4.80~9.00	0.10~0.50	0.52~0.55	3.29	0.400
G11 蟹类	0.664	3.50	12.00	0.10~0.50	0.55~0.75	2.90	0.460
G12 口虾蛄	0.726	1.34~8.00	7.43~30.00	0.10~0.50	0.52~0.55	3.20	0.386
G13 戴氏赤虾	0.006	3.90~5.65	15.00~26.90	0.10~0.50	0.52~0.55	3.02	0.301
G14 细螯虾	0.071	3.75	24.90	0.10~0.50	0.55~0.75	2.66	0.245
G15 鹰爪虾	0.061	1.84	13.00	0.10~0.50	0.55~0.75	2.99	0.154
G16 长臂虾科	0.372	7.69	25.00	0.10~0.50	0.55~0.75	2.88	0.161
G17 其他虾类	0.381	8.00~8.80	28.00~30.00	0.10~0.50	0.55~0.75	2.82	0.112
G18 头足类	0.024	2.00~4.50	7.00~17.00	0.10~0.50	0.52~0.55	3.61	0.466
G19 其他头足类	0.003	4.59	17.55	0.10~0.50	0.52~0.55	3.45	0.198
G20 棘皮动物	0.365	1.20~4.50	3.58~16.70	0.10~0.50	0.55~0.75	2.52	0.301
G21 软体动物	29.869	6.00	27.00	0.10~0.50	0.55~0.75	2.03	0.025
G22 底栖动物	2.944	1.57~5.00	8.60~20.00	0.10~0.50	0.55~0.75	2.03	0.151
G23 尖海龙	0.005	2.30	5.98	0.10~0.50	0.55~0.75	2.85	0.014
G24 浮游动物	2.271	25.00~40.00	122.10~180.03	0.10~0.50	0.70~0.93	2.00	0.014
G25 浮游植物	20.673	106.52	—	0.05~0.50	0.05~0.30	1.00	0.000
G26 有机碎屑	51.912	—	—	—	—	1.00	0.000

注:“—”代表无数据。

100.00 t/(km²·a); d. >100.00 t/(km²·a)。a 组包括 227 条能量流动路径, 占总路径的 75.92%。其能量流动主要发生在低营养级功能群, 在生态系统中具有重要地位(图 3a)。b 组主要由初级消费者向高营养级传递, 有 35 条能量流动路径, 占 11.71%。其中口虾蛄→口虾蛄、头足类→呼吸消耗(RES)、底栖动物→近底层鱼类、近底层鱼类→呼吸消耗(RES)、浮游动物→软体动物、口虾蛄→有机碎屑和其他虾类→口虾蛄具有较高的能量流动, 分别为 7.74 t/(km²·a)、

7.07 t/(km²·a)、6.44 t/(km²·a)、6.41 t/(km²·a)、6.40 t/(km²·a)、6.32 t/(km²·a) 和 6.26 t/(km²·a)(图 3b)。c 组能量流动共 14 条能量流动路径, 占总路径的 4.68%, 在能量的传递过程中能量多数通过呼吸消耗或流入有机碎屑。主要能量流动路径包括: 浮游植物→鲆鲽类、其他中上层鱼类→呼吸消耗(RES)、其他虾类→有机碎屑、浮游植物→有机碎屑、其他中上层鱼类→有机碎屑和浮游植物→呼吸消耗(RES), 分别为 98.68 t/(km²·a)、98.25 t/(km²·a)、86.10 t/(km²·a)、82.58 t/(km²·a)、82.50 t/

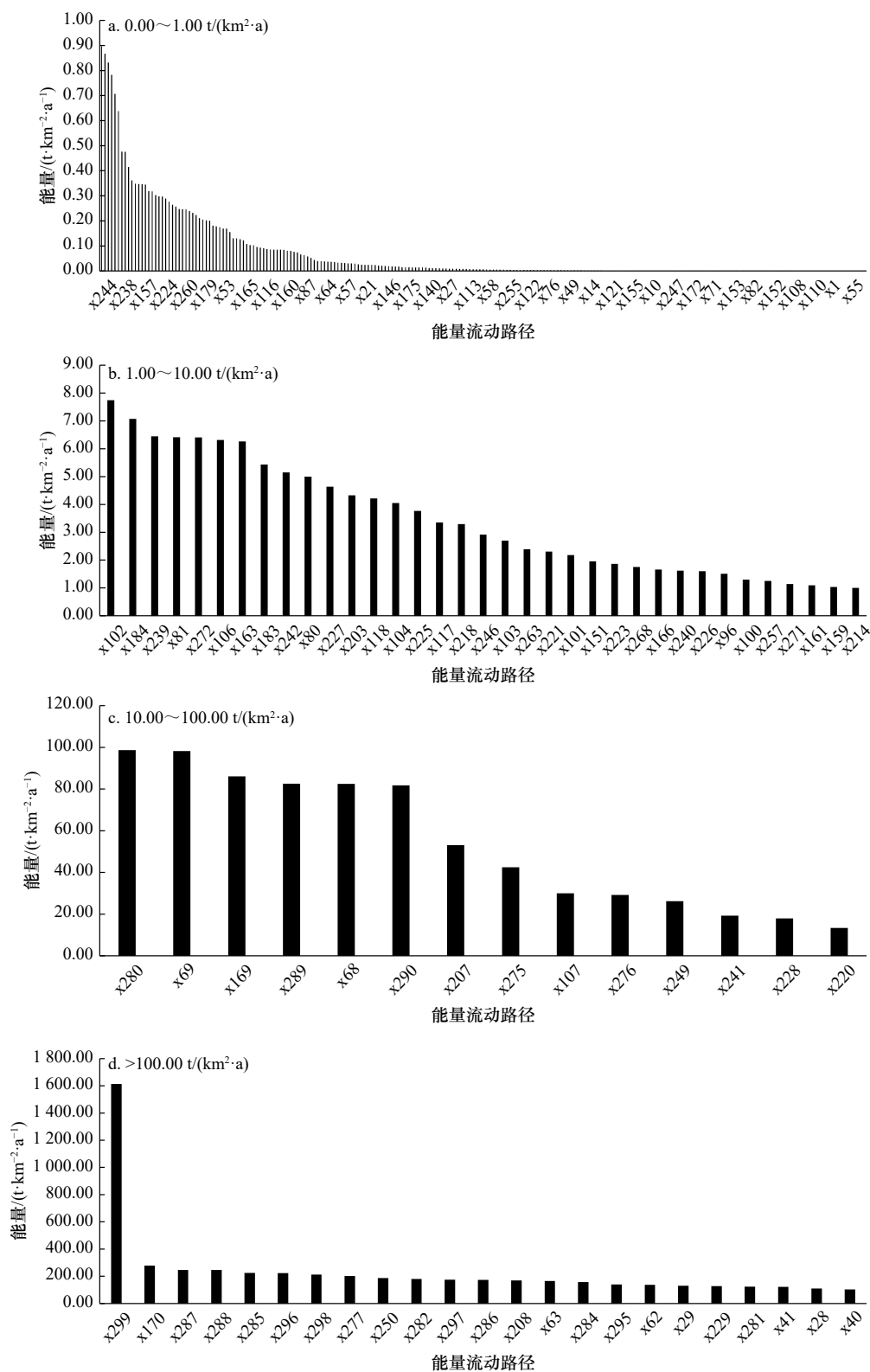


图3 江苏近海北部海域食物网能量流动路径分析(能量流动编号见表A1)

Fig. 3 Energy flow of food webs in northern areas of Jiangsu Province (The number of energy flows see Fig. A1)

(km²·a) 和 81.75 t/(km²·a) (图 3c)。该生态系统中能量流动值超过 100.00 t/(km²·a) 的能流路径有 23 条, 占 7.69%。其中各功能群之间在其他虾类→呼吸消耗 (RES) 能量最高, 为 278.32 t/(km²·a), 其次为浮游植物→

底栖动物、浮游植物→浮游动物和浮游植物→棘皮动物的能量, 分别为 246.39 t/(km²·a)、245.45 t/(km²·a) 和 224.51 t/(km²·a), 在生态系统能量传递中具有重要作用 (图 3d)。

江苏近海北部海域食物网各功能群能量流入和流出路径数如表3所示,其中石首鱼科、其他底层鱼类、其他虾类和有机碎屑功能群的能流路径相对较为复杂,占食物网总能流路径数的比例分别为10.70%、11.04%、10.03%和10.70%。而浮游动物、软体动物、星康吉鳗和黄鲛鳗等功能群,其能量流入或流出的路径数目较少(表3)。

表3 江苏近海北部海域食物网各功能群能量流入、流出路径数及比例

Table 3 The number and ratio of energy flow paths of each functional group in the food web in northern sea areas of Jiangsu Province

功能群	能量流入 路径数	能量流出 路径数	占总能流路径 数比例/%
G1 长蛇鲻	16	6	7.36
G2 星康吉鳗	19	2	7.02
G3 黄鲛鳗	15	2	5.69
G4 虾虎鱼科	16	12	9.36
G5 鲆鲽类	21	7	9.36
G6 石首鱼科	20	12	10.70
G7 鳀科	7	12	6.35
G8 其他底层鱼类	23	10	11.04
G9 其他中上层鱼类	16	6	7.36
G10 近底层鱼类	11	12	7.69
G11 蟹类	7	15	7.36
G12 口虾蛄	13	11	8.03
G13 戴氏赤虾	4	11	5.02
G14 细螯虾	2	16	6.02
G15 鹰爪虾	9	9	6.02
G16 长臂虾科	4	8	4.01
G17 其他虾类	11	19	10.03
G18 头足类	13	13	8.70
G19 其他头足类	6	11	5.69
G20 棘皮动物	5	13	6.02
G21 软体动物	2	21	7.69
G22 底栖动物	5	21	8.70
G23 尖海龙	1	2	1.00
G24 浮游动物	2	25	9.03
G25 浮游植物	1	13	4.68
G26 有机碎屑	25	7	10.70

3.2 呼吸消耗和流入碎屑能量流动

在食物网能量流动中,共有25个功能群具有呼吸能量消耗,合计为1 613.32 t/(km²·a)(图4a)。其中,其他虾类、浮游动物和底栖动物等低营养级功能群中具有较高的呼吸能量消耗,分别为278.32 t/(km²·a)、201.53 t/(km²·a)和186.54 t/(km²·a)。对高营养级功能群而言,通过呼吸消耗排出生态系统的能量均较少,如长蛇鲻、星康吉鳗、黄鲛鳗和虾虎鱼科等功能群,呼吸消耗的能量仅为0.001 t/(km²·a)、0.005 t/(km²·a)、0.001 t/(km²·a)和0.009 t/(km²·a),在生态系统呼吸消耗的能量中占极小比例。在25个流入有机碎屑功能群的能量流动中(图4b),其他底层鱼类流入有机碎屑功能群的能量最高,为137.09 t/(km²·a)。其次为鲆鲽类和石首鱼科,分别为110.42 t/(km²·a)和103.65 t/(km²·a)。其他营养级较低的功能群,如浮游植物、棘皮动物和浮游动物等也具有较高的能量流入有机碎屑。

3.3 生态网络分析

江苏近海北部海域生态系统的生态网络分析(ENA)如表4所示。结果表明,该海域生态系统的总流量(TST)为6 345.21 t/(km²·a),其中总呼吸量(TR)为1 613.32 t/(km²·a),流向碎屑的能量(TDET)为749.55 t/(km²·a),分别占总流量的25.43%和11.81%。生态系统的总初级生产量(TPP)为1 695.90 t/(km²·a),总初级生产量与总生物量比(TPP/TB)为27.30,总初级生产量与总呼吸的比(TPP/TR)为1.05。路径分析指数表明,该生态系统中的系统总循环流量(TSTc)为365.48 t/(km²·a),非循环总流量(TSTs)为5 979.72 t/(km²·a),系统总循环流量占比为5.76%,即Finn's循环指数(FCI)为5.76。此外,还包括约束效率(CE)、发展程度(AC)、协同效应指数(b/c)和主导间接效应(i/d)等其他生态网络分析(ENA)结果,具体见表4。

3.4 与其他海域生态系统特征参数的比较

如表5所示,与其他海域相比,江苏近海北部海域生态系统的系统总流量(TST)为6 345.21 t/(km²·a),显著高于嵊泗人工鱼礁区、渤海、海州湾和黄河口,但明显低于枸杞岛海藻场。该海域总初级生产量/总呼吸(TPP/TR)低于其他多数海域。此外,江苏近海北部海域生态系统的连接指数(C)和系统杂食指数(SOI)分别为0.40和0.22,连接指数(C)相比上述其他海域生态系统处于较高水平,而系统杂食指数(SOI)处于中等水平(表5)。

4 讨论

本研究通过构建LIM-MCMC模型,结合生态网

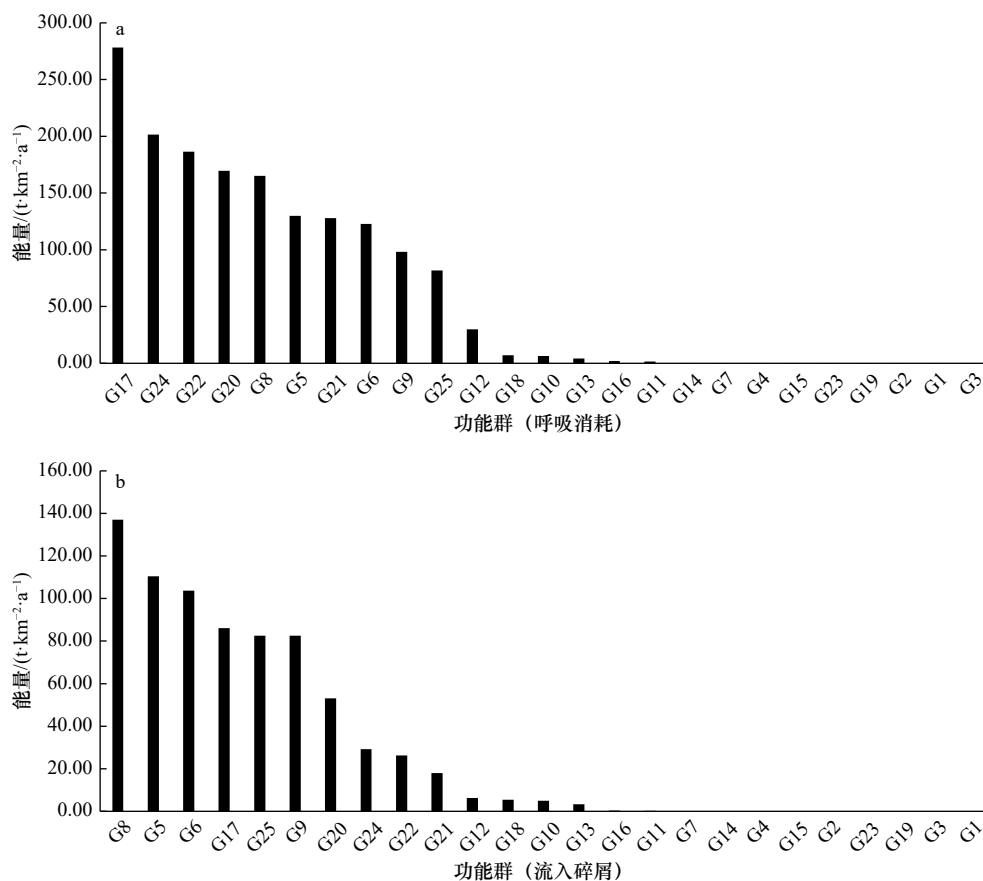


图4 江苏近海北部海域食物网各功能群呼吸消耗和流入碎屑的能量值

Fig. 4 Respiratory consumption and energy flow to detritus by functional groups of the food web in northern sea areas of Jiangsu Province

络分析(ENA),研究了江苏近海北部海域食物网的能量流动特征和生态系统状态。研究发现,该生态系统整体能流分布由低营养级向高营养级逐渐减少,呈典型的能量金字塔结构^[5]。能量流动较高的功能群属于浮游植物、有机碎屑、浮游动物、尖海龙、底栖生物、软体动物和棘皮动物等低营养级生物。该生态系统的能量供应主要来源于浮游植物和有机碎屑,其中68.28%来源于浮游植物,31.72%来源于有机碎屑。浮游植物作为主要初级生产者,为生态系统提供主要的能量供应,而有机碎屑作为另一个主要的能量来源,在生态系统中形成碎屑食物链。

同时,本研究结果与前人研究一致^[12,14],均表明碎屑功能群作为重要的能量来源为其他物种提供能量,且浮游动物在功能群之间的能量流动中起到重要传递作用。而浮游动物、尖海龙、底栖生物、软体动物和棘皮动物作为消费者,在能量由低营养级到高营养级流动的过程中发挥关键作用,其能量流入发生变化会通过上行控制作用直接影响整个食物网的能量传递,从而决定高营养级生物的规模^[5]。此外,星康吉鳗和黄鲛鲷作为食物网中的顶级捕食者,其能量流出路数较少,仅包括流入有机碎屑和呼吸消耗两条路

径,且能流值极低,其生物量和数量的变化可能通过下行控制作用对低营养级生物产生营养级联效应,以维持食物网的相对稳定。

食物网作为一个有机的统一整体,各营养级生物在其中发挥着重要作用,共同维持海域生态系统的稳定,特别是对低营养级和顶级捕食者而言,其能量流动会通过营养级联效应对整个食物网的结构和功能产生影响。本研究发现,江苏近海北部海域中高营养级生物的能量流入和流出路径数均相对较高,且能量流动值较低,表现为弱相互作用^[5]。在受到外界环境或人为因素的扰动时,生态系统能够通过调整其能量流动路径的流入和流出值,维持能量的收支平衡,对于维持生态系统的稳定性具有重要调节作用^[44]。同时,通过与其他生态系统比较发现,江苏近海北部海域生态系统的初级生产量/总呼吸(TPP/TR)接近1.00,表明该生态系统处于相对成熟状态^[19],只有较少能量进入生态系统再循环过程^[35],与Finn's循环指数(FCI)^[37]表现一致。此外,江苏近海北部海域生态系统的连接指数(C)和系统杂食指数(SOI)处于较高水平,表明不同营养级生物之间的营养联系较为紧密,食物网结构复杂度较高^[36],能够在较大程度上抵御外

表 4 江苏近海北部海域生态网络分析指数

Table 4 Ecological network analysis indices in northern sea areas of Jiangsu Province

生态网络分析指数类型	指数名称	值	
基本指数	生态系统总流量(TST)	6 345.21	
	总呼吸量(TR)	1 613.32	
	流向碎屑的能量(TDET)	749.55	
	系统杂食性指数(SOI)	0.22	
	总初级生产量(TPP)	1 695.90	
	总初级生产量/总呼吸(TPP/TR)	1.05	
	总初级生产量/总生物量(TPP/TB)	27.30	
	连接数(L)	299	
	连接指数(C)	0.40	
	平均连接权重(TST/L)	21.22	
	平均隔间流量(TST/n)	326.22	
	路径分析	总系统循环流量(TSTc)	365.48
		系统非循环总流量(TSTs)	5 979.72
Finn's循环指数%(FCI)		5.76	
平均路径长度(APL)		2.26	
网络不确定性	平均相互信息(AMI)	1.64	
	统计不确定性(H _R)	3.14	
	条件的不确定性(D _R)	1.50	
	实现的不确定性(RU _R)	0.52	
	网络约束(H _C)	88.16	
系统发展和增长	约束效率(CE)	0.71	
	优势度(A)	19 009.65	
	开发能力(DC)	29 428.58	
环境分析	发展程度(AC)	0.65	
	同质化(HP)	1.80	
	协同效应指数(b/c)	1.12	
	主导间接效应(i/d)	6.09	

表 5 江苏近海北部海域与其他海域生态系统特征参数的比较

Table 5 Comparison of characteristic parameters between northern sea areas of Jiangsu Province and other marine ecosystems

研究区域	TST	TPP	TPP/TR	C	SOI
崂山人工鱼礁区 ^[41]	5 160	1 730	1.39	—	—
枸杞岛海藻场 ^[42]	28 019	11 604	1.25	0.22	0.33
渤海 ^[43]	3 316	1 566	8.40	—	0.34
海州湾 ^[4]	4 790	2 202	7.09	0.43	0.20
黄河口 ^[17]	3 126	1 354	3.45	0.38	0.12
江苏近海北部海域(本研究)	6 345.21	1 696	1.05	0.40	0.22

注:“—”代表相关研究没有计算该指数。

界扰动的影响。而在生态系统的不确定性和发展差异方面,约束效率(CE)、发展程度(AC)、协同效应指数(b/c)和主导间接效应(i/d)表明,该生态系统具有较高的系统发展程度、再生潜力和发展空间^[34, 37-40]。

综上所述,该海域未来应进一步加强对低营养级消费者的保护,从而保障初级生产者的能量能够有效的向高营养级传递。特别是在未来气候变化情景下,部分地区低营养级的生物量有可能会发生强烈改变^[45]。因此,开展低营养级消费者的保护,将有利于缓解气候变化对该海域生态系统的影响。此外,对于顶级捕食者,应评估其维持食物网稳定性的最小生物量或数量,并将其纳入控制可捕量的因素之中,这是权衡其

经济价值和生态功能价值的有效方法。

LIM-MCMC 模型作为量化食物网能流特征的有效方法,虽然考虑了数据及模型的不确定性^[13],但是影响模型输出的因素还有很多,例如:功能群划分的方法以及功能群的数目等^[146-147],这将对 LIM-MCMC 模型的输出结果以及后续的生态网络分析(ENA)产生较大影响。因此,今后在 LIM-MCMC 模型构建过程中,应考虑选择合适的功能群划分方法以及功能群数目,将有助于提高模型输出结果的可靠性,以便更加准确地反映该海域生态系统状态和食物网能量流动特征,为实施基于生态系统的渔业管理和渔业资源的可持续利用提供数据支撑。

参考文献:

- [1] 刘尊雷,程家骅,李圣法,等. 江苏近岸海域鱼类群落结构的变化[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(2): 274-281.
Liu Zunlei, Cheng Jiahua, Li Shengfa, et al. Changes of fish community structure in Jiangsu, China offshore areas[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2009, 16(2): 274-281.
- [2] 田丰歌,徐兆礼. 春夏季苏北浅滩大丰水域浮游动物生态特征[J]. *海洋环境科学*, 2011, 30(3): 316-320.
Tian Fengge, Xu Zhaoli. Ecological characters of zooplankton in middle area of Subei Shoal in spring and summer[J]. *Marine Environmental Science*, 2011, 30(3): 316-320.
- [3] Vassilides J M, Jensen O P. Quantitative vs. Semiquantitative ecosystem models: comparing alternate representations of an estuarine ecosystem[J]. *Journal of Coastal Research*, 2017, 78(10078): 287-296.
- [4] 任晓明,刘阳,徐宾铎,等. 基于Ecopath模型的海州湾及邻近海域生态系统结构研究[J]. *海洋学报*, 2020, 42(6): 101-109.
Ren Xiaoming, Liu Yang, Xu Binduo, et al. Ecosystem structure in the Haizhou Bay and adjacent waters based on Ecopath model[J]. *Haiyang Xuebao*, 2020, 42(6): 101-109.
- [5] 徐从军,隋昊志,徐宾铎,等. 基于LIM-MCMC模型研究海州湾食物网能量流动特征[J]. *中国水产科学*, 2021, 28(1): 66-78.
Xu Congjun, Sui Haozhi, Xu Binduo, et al. Energy flows in the Haizhou Bay food web based on the LIM-MCMC model[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, 28(1): 66-78.
- [6] Malaterre C, Dussault A C, Rousseau-Mermans S, et al. Functional diversity: an epistemic roadmap[J]. *BioScience*, 2019, 69(10): 800-811.
- [7] Vézina A F, Platt T. Food web dynamics in the ocean. I. Best-estimates of flow networks using inverse methods[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, 42(3): 269-287.
- [8] Niquil N, Saint-Béat B, Johnson G A, et al. Inverse modeling in modern ecology and application to coastal ecosystems[J]. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 2011, 9: 115-133.
- [9] Kones J K, Soetaert K, Van Oevelen D, et al. Gaining insight into food webs reconstructed by the inverse method[J]. *Journal of Marine Systems*, 2006, 60(1/2): 153-166.
- [10] Johnson R W, McElhaney J. Postherpetic neuralgia in the elderly[J]. *The International Journal of Clinical Practice*, 2009, 63(9): 1386-1391.
- [11] Savenkoff C, Castonguay M, Chabot D, et al. Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: evidence of a fishery-induced regime shift?[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, 73(3/4): 711-724.
- [12] Chaalali A, Saint-Béat B, Lassalle G, et al. A new modeling approach to define marine ecosystems food-web status with uncertainty assessment[J]. *Progress in Oceanography*, 2015, 135: 37-47.
- [13] Nogues Q, Raoux A, Azaïs E, et al. Cumulative effects of marine renewable energy and climate change on ecosystem properties: sensitivity of ecological network analysis[J]. *Ecological Indicators*, 2021, 121: 107128.
- [14] Tecchio S, Chaalali A, Raoux A, et al. Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: the case of the Seine Estuary[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 61: 833-845.
- [15] Van Oevelen D, Van den Meersche K, Meysman F J R, et al. Quantifying food web flows using linear inverse models[J]. *Ecosystems*, 2010, 13(1): 32-45.
- [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 Lijian, Guo Xuewu. 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.

- [17] 林群, 王俊, 李忠义, 等. 黄河口邻近水域贝类生态容量[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(9): 3131–3138.
Lin Qun, Wang Jun, Li Zhongyi, et al. Ecological carrying capacity of shellfish in the Yellow River Estuary and its adjacent waters[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(9): 3131–3138.
- [18] 张硕, 王腾, 符小明, 等. 连云港海州湾渔业生态修复水域生态系统能量流动模型初探[J]. *海洋环境科学*, 2015, 34(1): 42–47.
Zhang Shuo, Wang Teng, Fu Xiaoming, et al. A primary study on the energy flow in the ecosystem of fishery ecological restoration area in Haizhou Bay, Lianyungang[J]. *Marine Environmental Science*, 2015, 34(1): 42–47.
- [19] 王腾, 张贺, 张虎, 等. 基于营养通道模型的海州湾中国明对虾生态容纳量[J]. *中国水产科学*, 2016, 23(4): 965–975.
Wang Teng, Zhang He, Zhang Hu, et al. Ecological carrying capacity of Chinese shrimp stock enhancement in Haizhou Bay of East China based on Ecopath model[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, 23(4): 965–975.
- [20] 徐超, 王思凯, 赵峰, 等. 基于Ecopath模型的长江口生态系统营养结构和能量流动研究[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(3): 309–318.
Xu Chao, Wang Sikai, Zhao Feng, et al. Trophic structure and energy flow of the Yangtze Estuary ecosystem based on the analysis with Ecopath model[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(3): 309–318.
- [21] 王远超, 梁翠, 钱薇薇, 等. 基于生态通道模型的长江口及邻近海域生态系统能流动态分析[J]. *海洋科学*, 2018, 42(5): 54–67.
Wang Yuanchao, Liang Cui, Xian Weiwei, et al. Ecopath based dynamic analyses of energy flows of Yangtze Estuary and its adjacent waters[J]. *Marine Sciences*, 2018, 42(5): 54–67.
- [22] 王玮, 王俊杰, 左平, 等. 基于Ecopath模型的西南黄海生态系统结构和能量流动分析[J]. *应用海洋学学报*, 2019, 38(4): 528–539.
Wang Wei, Wang Junjie, Zuo Ping, et al. Analysis of structure and energy flow in southwestern Yellow Sea ecosystem based on Ecopath model[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2019, 38(4): 528–539.
- [23] Han Dongyan, Xue Ying, Zhang Chongliang, et al. A mass balanced model of trophic structure and energy flows of a semi-closed marine ecosystem[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2017, 36(10): 60–69.
- [24] Hoshiba Y, Hirata T, Shigemitsu M, et al. Biological data assimilation for parameter estimation of a phytoplankton functional type model for the western North Pacific[J]. *Ocean Science*, 2018, 14(3): 371–386.
- [25] 林群, 金显仕, 张波, 等. 基于营养通道模型的渤海生态系统结构十年变化比较[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3613–3620.
Lin Qun, Jin Xianshi, Zhang Bo, et al. Comparative study on the changes of the Bohai Sea ecosystem structure based on Ecopath model between ten years[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3613–3620.
- [26] 程济生, 朱金声. 黄海主要经济无脊椎动物摄食特征及其营养层次的研究[J]. *海洋学报*, 1997, 19(6): 102–108.
Cheng Jisheng, Zhu Jinsheng. The study on feeding characteristics and trophic levels of main economic invertebrates in the Yellow Sea[J]. *Haiyang Xuebao*, 1997, 19(6): 102–108.
- [27] 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 Jiming. A study on food and trophic levels of Baohai Sea fish[J]. *Modern Fisheries Information*, 2001, 16(10): 10–19.
- [28] Froese R, Pauly D. FishBase. World Wide Web electronic publication[EB/OL]. [2023–02–17]. <http://www.fishbase.org>.
- [29] Soetaert K, Van Oevelen D. LIM: linear inverse model examples and solution methods[EB/OL]. [2022–05–11]. <https://cran.r-project.org/web/packages/LIM/index.html>.
- [30] Soetaert K, Van den Meersche K, Van Oevelen D, et al. limSolve: solving linear inverse models[EB/OL]. [2022–10–13]. <https://cran.r-project.org/web/packages/limSolve/limSolve.pdf>.
- [31] Saint-Béat B, Vézina A F, Asmus R, et al. The mean function provides robustness to linear inverse modelling flow estimation in food webs: a comparison of functions derived from statistics and ecological theories[J]. *Ecological Modelling*, 2013, 258: 53–64.
- [32] Proulx S R, Promislow D E L, Phillips P C. Network thinking in ecology and evolution[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(6): 345–353.
- [33] Heymans J J, Guénette S, Christensen V. Evaluating network analysis indicators of ecosystem status in the gulf of Alaska[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(3): 488–502.
- [34] Latham II L G. Network flow analysis algorithms[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 192(3/4): 586–600.
- [35] Odum E P. The strategy of ecosystem development: an understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature[J]. *Science*, 1969, 164(3877): 262–270.
- [36] 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 Zuozhi, Qiu Yongsong. 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.
- [37] Finn J T. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem[J]. *Ecology*, 1980, 61(3): 562–571.
- [38] Latham II L G, Scully E P. Quantifying constraint to assess development in ecological networks[J]. *Ecological Modelling*, 2002, 154(1/2): 25–44.
- [39] Ulanowicz R E. Ascendency: a measure of ecosystem performance[M]//Jørgensen S E, Müller F. *Handbook of Ecosystem Theories and Management*. Boca Raton: Lewis Publishers, 2000: 303–315.
- [40] Fath B D. Distributed control in ecological networks[J]. *Ecological Modelling*, 2004, 179(2): 235–245.
- [41] 李永刚, 汪振华, 章守宇. 嵊泗人工鱼礁海区生态系统能量流动模型初探[J]. *海洋渔业*, 2007, 29(3): 226–234.
Li Yonggang, Wang Zhenhua, Zhang Shouyu. A preliminary approach on the ecosystem model of the artificial reef in Shengsi[J]. *Mar-*

- ine Fisheries, 2007, 29(3): 226–234.
- [42] 赵静, 章守宇, 许敏. 枸杞海藻场生态系统能量流动模型初探[J]. 上海海洋大学学报, 2010, 19(1): 98–104.
Zhao Jing, Zhang Shouyu, Xu Min. The primary research of the energy flow in Gouqi kelp bed ecosystem[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2010, 19(1): 98–104.
- [43] Tong Ling, Tang Qisheng, Pauly D. A preliminary approach on mass-balance ecopath model of the Bohai Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(3): 435–440.
- [44] Navia A F, Maciel-Zapata S R, González-Acosta A F, et al. Importance of weak trophic interactions in the structure of the food web in La Paz Bay, southern Gulf of California: a topological approach[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2019, 95(2): 199–215.
- [45] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change[J]. *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 637–669.
- [46] Planque B, Primicerio R, Michalsen K, et al. Who eats whom in the Barents Sea: a food web topology from plankton to whales[J]. *Ecology*, 2014, 95(5): 1430.
- [47] Benoit D M, Jackson D A, Chu C. Partitioning fish communities into guilds for ecological analyses: an overview of current approaches and future directions[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2021, 78(7): 984–993.

附录

表 A1 江苏近海北部海域食物网能量流动路径及其符号含义
Table A1 Energy flow paths of food webs and their symbolic meanings in northern sea areas of Jiangsu Province and other marine ecosystems

序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径
x1	G1→G1	x61	G8→G10	x121	G14→G4	x181	G18→G17	x241	G22→G12
x2	G1→G2	x62	G8→G26	x122	G14→G5	x182	G18→G18	x242	G22→G13
x3	G1→G8	x63	G8→RES	x123	G14→G6	x183	G18→G26	x243	G22→G15
x4	G1→G9	x64	G9→G5	x124	G14→G7	x184	G18→RES	x244	G22→G16
x5	G1→G26	x65	G9→G8	x125	G14→G8	x185	G19→G2	x245	G22→G17
x6	G1→RES	x66	G9→G10	x126	G14→G9	x186	G19→G4	x246	G22→G18
x7	G2→G26	x67	G9→G18	x127	G14→G10	x187	G19→G6	x247	G22→G19
x8	G2→RES	x68	G9→G26	x128	G14→G12	x188	G19→G8	x248	G22→G20
x9	G3→G26	x69	G9→RES	x129	G14→G15	x189	G19→G9	x249	G22→G26
x10	G3→RES	x70	G10→G1	x130	G14→G17	x190	G19→G12	x250	G22→RES
x11	G4→G1	x71	G10→G2	x131	G14→G18	x191	G19→G15	x251	G23→G26
x12	G4→G2	x72	G10→G4	x132	G14→G19	x192	G19→G16	x252	G23→RES
x13	G4→G3	x73	G10→G5	x133	G14→G26	x193	G19→G18	x253	G24→G1
x14	G4→G4	x74	G10→G6	x134	G14→RES	x194	G19→G26	x254	G24→G3
x15	G4→G5	x75	G10→G8	x135	G15→G1	x195	G19→RES	x255	G24→G4
x16	G4→G6	x76	G10→G9	x136	G15→G2	x196	G20→G1	x256	G24→G5
x17	G4→G8	x77	G10→G10	x137	G15→G3	x197	G20→G2	x257	G24→G6
x18	G4→G9	x78	G10→G12	x138	G15→G5	x198	G20→G4	x258	G24→G7
x19	G4→G11	x79	G10→G18	x139	G15→G6	x199	G20→G5	x259	G24→G8
x20	G4→G12	x80	G10→G26	x140	G15→G7	x200	G20→G6	x260	G24→G9
x21	G4→G26	x81	G10→RES	x141	G15→G8	x201	G20→G8	x261	G24→G10

续表 A1

序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径
x22	G4→RES	x82	G11→G2	x142	G15→G26	x202	G20→G9	x262	G24→G11
x23	G5→G3	x83	G11→G3	x143	G15→RES	x203	G20→G12	x263	G24→G12
x24	G5→G5	x84	G11→G4	x144	G16→G2	x204	G20→G13	x264	G24→G13
x25	G5→G6	x85	G11→G5	x145	G16→G4	x205	G20→G17	x265	G24→G14
x26	G5→G8	x86	G11→G6	x146	G16→G5	x206	G20→G20	x266	G24→G15
x27	G5→G9	x87	G11→G8	x147	G16→G6	x207	G20→G26	x267	G24→G16
x28	G5→G26	x88	G11→G9	x148	G16→G8	x208	G20→RES	x268	G24→G17
x29	G5→RES	x89	G11→G11	x149	G16→G18	x209	G21→G1	x269	G24→G18
x30	G6→G1	x90	G11→G12	x150	G16→G26	x210	G21→G2	x270	G24→G19
x31	G6→G2	x91	G11→G15	x151	G16→RES	x211	G21→G3	x271	G24→G20
x32	G6→G3	x92	G11→G17	x152	G17→G1	x212	G21→G4	x272	G24→G21
x33	G6→G5	x93	G11→G19	x153	G17→G2	x213	G21→G5	x273	G24→G22
x34	G6→G6	x94	G11→G22	x154	G17→G3	x214	G21→G6	x274	G24→G23
x35	G6→G8	x95	G11→G26	x155	G17→G4	x215	G21→G7	x275	G24→G24
x36	G6→G11	x96	G11→RES	x156	G17→G5	x216	G21→G8	x276	G24→G26
x37	G6→G12	x97	G12→G2	x157	G17→G6	x217	G21→G9	x277	G24→RES
x38	G6→G15	x98	G12→G4	x158	G17→G7	x218	G21→G10	x278	G25→G3
x39	G6→G18	x99	G12→G5	x159	G17→G8	x219	G21→G11	x279	G25→G4
x40	G6→G26	x100	G12→G6	x160	G17→G9	x220	G21→G12	x280	G25→G5
x41	G6→RES	x101	G12→G8	x161	G17→G10	x221	G21→G13	x281	G25→G8
x42	G7→G1	x102	G12→G12	x162	G17→G11	x222	G21→G15	x282	G25→G9
x43	G7→G2	x103	G12→G17	x163	G17→G12	x223	G21→G16	x283	G25→G14
x44	G7→G3	x104	G12→G18	x164	G17→G15	x224	G21→G17	x284	G25→G17
x45	G7→G4	x105	G12→G19	x165	G17→G17	x225	G21→G18	x285	G25→G20
x46	G7→G5	x106	G12→G26	x166	G17→G18	x226	G21→G20	x286	G25→G21
x47	G7→G6	x107	G12→RES	x167	G17→G19	x227	G21→G22	x287	G25→G22
x48	G7→G8	x108	G13→G1	x168	G17→G22	x228	G21→G26	x288	G25→G24
x49	G7→G9	x109	G13→G2	x169	G17→G26	x229	G21→RES	x289	G25→G26
x50	G7→G10	x110	G13→G3	x170	G17→RES	x230	G22→G1	x290	G25→RES
x51	G7→G18	x111	G13→G4	x171	G18→G1	x231	G22→G2	x291	G26→G1
x52	G7→G26	x112	G13→G5	x172	G18→G2	x232	G22→G3	x292	G26→G2
x53	G7→RES	x113	G13→G6	x173	G18→G3	x233	G22→G4	x293	G26→G3
x54	G8→G1	x114	G13→G7	x174	G18→G5	x234	G22→G5	x294	G26→G4
x55	G8→G2	x115	G13→G8	x175	G18→G6	x235	G22→G6	x295	G26→G5
x56	G8→G3	x116	G13→G10	x176	G18→G8	x236	G22→G7	x296	G26→G5
x57	G8→G5	x117	G13→G26	x177	G18→G9	x237	G22→G8	x297	G26→G8

续表 A1

序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径	序号	能量流动路径
x58	G8→G6	x118	G13→RES	x178	G18→G10	x238	G22→G9	x298	G26→G17
x59	G8→G8	x119	G14→G1	x179	G18→G12	x239	G22→G10	x299	CO2→G25
x60	G8→G9	x120	G14→G2	x180	G18→G15	x240	G22→G11		

注: G1. 长蛇鲭; G2. 星康吉鳗; G3. 黄鲛鳗; G4. 虾虎鱼科; G5. 鲆鲽类; G6. 石首鱼科; G7. 鳀科; G8. 其他底层鱼类; G9. 其他中上层鱼类; G10. 近底层鱼类; G11. 蟹类; G12. 口虾蛄; G13. 戴氏赤虾; G14. 细螯虾; G15. 鹰爪虾; G16. 长臂虾科; G17. 其他虾类; G18. 头足类; G19. 其他头足类; G20. 棘皮动物; G21. 软体动物; G22. 底栖动物; G23. 尖海龙; G24. 浮游动物; G25. 浮游植物; G26. 有机碎屑; RES. 呼吸。

Energy flow characteristics of the food web in the northern waters of Jiangsu Province based on LIM-MCMC model

Zhang Hu¹, Li Pengcheng², Hu Haisheng¹, Xue Ying², Yuan Jianmei¹, Ben Chengkai¹,
Zhu Chaowen¹, Xiao Yueyue¹, Zu Kaiwei¹

(1. Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, Nantong 226007, China; 2. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: Study on the structure and energy flow of food webs is important for maintaining the stability of structure and function of marine ecosystems, which will contribute to the in-depth understanding of the complex processes of marine ecosystems. Based on the seasonal bottom trawl survey data in the northern waters of Jiangsu Province from 2019–2021, a linear inverse models using a Monte Carlo method coupled with Markov chain model combined with ecological network analysis (ENA) were used to explore the status of the ecosystem and energy flow characteristics of the food web in this area. The results showed that there were 299 energy flow paths in the ecosystem, which showed a typical pyramid structure. In addition, the energy consumed by respiration and the energy flowing into the detritus of each functional group remains synchronized. Compared with other sea areas, connectance (C) and system omnivory index (SOI) were 0.40 and 0.22, respectively, which were at relatively high levels, indicating that organisms from different trophic levels in this ecosystem were closely connected. It has a relatively complex food web structure, which can resist external disturbance. Total primary production/total respiration (TPP/TR) and Finn's cycling index (FCI) were 1.05 and 5.76%, respectively, indicating that the ecosystem was relatively mature and used energy efficiently. In addition, constraint efficiency (CE), extent of development (AC), synergism index (b/c) and dominance indirect effects (i/d) also indicated high potential for development and regeneration. This study will provide a theoretical basis for the restoration and sustainable utilization of fishery resources in the northern waters of Jiangsu Province, and provide a scientific basis for the implementation of Ecosystem-based fishery management in this area.

Key words: linear inverse models using a Monte Carlo method coupled with Markov chain; ecological network analysis; energy flows; ecosystem characteristics; food web