

doi: 10.7541/2023.2022.0020

海州湾5种关键饵料生物的主要捕食者及其捕食压力

高铭伟^{1,2} 刘淑德³ 徐从军^{1,2} 徐宾铎^{1,2} 张崇良^{1,2} 纪毓鹏^{1,2}
任一平^{1,2,4} 薛莹^{1,2}

(1. 中国海洋大学水产学院, 青岛 266003; 2. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 青岛 266003;
3. 山东省渔业发展和资源养护总站, 烟台 264003; 4. 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, 青岛 266237)

摘要: 为了解海州湾关键饵料生物在食物网中的被捕食压力及自然死亡率波动情况, 研究基于2011和2013—2020年在海州湾及其邻近海域进行的渔业资源底拖网调查资料和胃含物分析数据, 以物种间的营养联系为基础, 选择细螯虾(*Leptochela gracilis*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)、枪乌贼(*Loligo* sp.)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)和口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*) 5种关键饵料生物为研究对象, 通过计算捕食压力指数(Predation pressure index, PPI), 分析它们在海州湾食物网中的主要捕食者及其捕食压力, 并计算了纳入捕食压力指数的自然死亡系数。结果表明, 细螯虾的捕食者对其年平均捕食压力指数最高, 小黄鱼的捕食者对其年平均捕食压力指数最低。小眼绿鳍鱼(*Chelidonichthys kumu*)对细螯虾和枪乌贼的年平均捕食压力指数最高, 分别为168.89和75.77; 鲈(*Miichthys miiuy*)对日本鼓虾和口虾蛄的年平均捕食压力指数最高, 分别为39.41和9.85; 海鳗(*Muraenesox cinereus*)对小黄鱼的年平均捕食压力指数最高, 为5.50。方差分析表明, 捕食压力指数的年间差异不显著($P>0.05$), 但是在捕食者间存在显著差异($P<0.05$)。自然死亡系数随着捕食压力指数的波动, 而产生相应的变化。研究表明, 海州湾5种关键饵料生物的捕食者存在种间营养生态位的分化, 有利于减少种间食物竞争, 增加生物群落和生态系统的稳定性。此外, 这些关键饵料生物是海州湾多种高营养级鱼类的食物来源, 在维持食物网能量流动和物质循环方面发挥着重要作用。

关键词: 海州湾; 关键饵料生物; 捕食压力指数; 食物网

中图分类号: Q148

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2023)05-0851-08



海州湾是多种重要经济鱼类的产卵场、育幼场和索饵场, 但近年来受到过度捕捞等多种因素的影响, 海州湾渔业资源严重衰退^[1, 2], 近海渔业的可持续发展受到严重威胁。解析种群的动态变化对我国近海渔业资源的可持续利用具有重要意义, 其中物种之间的营养相互作用关系是影响种群动态的主要因素之一。随着顶级捕食者资源的逐步衰退, 关键饵料生物对生态系统表现出更强的生态效应^[3-5], 它们在食物网能量流动和物质循环过程中发挥着至关重要的作用。因此, 开展关键饵料生物的相关研究, 对于渔业资源养护和生态系统修复具

有重要的理论和现实意义。

捕食压力指数(Predation pressure index, PPI)是由Richard等^[6]于2016年提出, 该指数能够反映捕食者对饵料生物所产生的捕食压力, 可以用于探究饵料生物在食物网中的作用, 揭示其主要的捕食者及其影响。该指数基于饵料生物的出现频率百分比(Percent frequency of occurrence, PFO)进行计算, 相对于重量百分比和个数百分比, PFO指数更容易获得, 而且较为稳定, 能够有效避免胃含物分析过程中由于饵料生物消化程度不同所产生的误差, 便于在实际中进行应用。近年来, 该指数被越来越多的

收稿日期: 2022-01-14; 修订日期: 2022-04-16

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900904和2018YFD0900906); 国家自然科学基金(31772852)资助 [Supported by the National Key R & D Program of China (2018YFD0900904 and 2018YFD0900906); the National Natural Science Foundation of China (31772852)]

作者简介: 高铭伟(1998—), 男, 硕士研究生; 主要从事鱼类摄食生态研究。E-mail: gmw@stu.ouc.edu.cn

通信作者: 薛莹, 教授; 主要从事渔业资源生态学。E-mail: xueying@ouc.edu.cn

学者应用于渔业资源领域的研究^[7]。

关键饵料生物在食物网能量流动和物质循环过程中发挥着至关重要的作用,开展关键饵料生物的相关研究可为渔业资源养护和生态系统修复提供科学依据。本研究基于2011和2013—2020年在海州湾及其邻近海域进行的渔业资源底拖网调查及胃含物分析数据,根据Wu等^[8]和徐从军等^[9]的研究结果,选择细螯虾(*Leptochela gracilis*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)、枪乌贼(*Loligo sp.*)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)和口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)这5种关键饵料生物作为研究对象,通过计算捕食压力指数,分析这些关键饵料生物在海州湾食物网中的主要捕食者及其捕食压力,并计算了纳入捕食压力指数的自然死亡系数,旨在为该海域渔业资源的科学养护和合理利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集

样品采自2011和2013—2020年春季(4—5月)和秋季(9—10月)在海州湾及其邻近海区进行的底拖网调查。调查站位设计采用分层随机取样的方法^[10],根据调查海域的水深和纬度等因素的差异,将调查海域分为A—E五个区域(图1),每个航次在各区域内随机选取一定数量的站位调查,其中2011年调查站位数为24个,2013年以后优化为18个^[11,12]。调查船为单拖渔船,功率220 kW,拖速2—3 kn,每站拖网1h左右。调查网具网口宽度25 m,网口高度约6 m,囊网网目尺寸17 mm。渔获样品带回实验室进行生物学测定,并进行拖网时间(1h)及拖速(2 kn)的标准化处理。样品的采集和分析均按照最新的《海洋调查规范》^[13]进行。

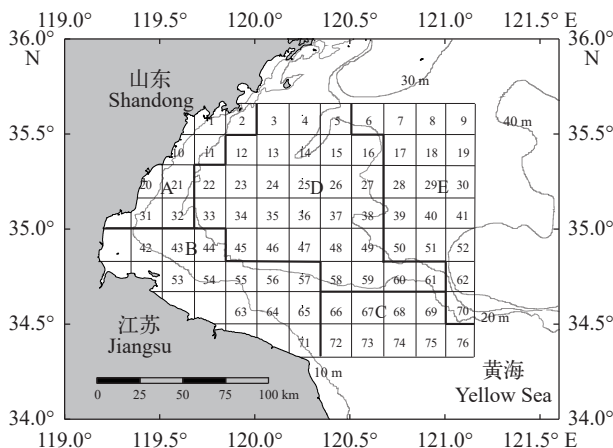


图1 海州湾调查区域

Fig. 1 Sampling areas in Haizhou Bay

1.2 胃含物分析

鱼类样品经生物学测定后,取出胃含物进行分析,共分析7340个鱼类胃含物样品。采用目测等级法将摄食强度分为五级(0级:空胃;1级:食物未达胃腔的1/2;2级:食物超过胃腔1/2;3级:食物充满胃腔但未膨胀;4级:食物充满胃腔且膨胀)^[14],然后通过解剖镜观察胃内残留饵料生物的形态特征来鉴定饵料生物的种类并计数,尽可能鉴定到最低分类阶元^[15],并用吸水纸吸干饵料生物表面的水分,使用精密分析天平测定饵料生物的质量。最后根据各种饵料生物在捕食者胃中出现的次数,计算其出现频率百分比(PFO)^[6],计算公式如下:

$$PFO_{ij} = \frac{S_{ij}}{T_{ij}} \times 100 \quad (1)$$

式中, i 表示饵料生物的种类, j 表示捕食者的种类, PFO_{ij} 表示饵料生物*i*在其捕食者*j*食物中的出现频率百分比, S_{ij} 表示捕食者*j*食物中出现饵料生物*i*的样品数, T_{ij} 表示捕食者*j*的总样品数。

1.3 捕食压力指数计算

捕食压力指数(PPI)^[6]的计算公式如下:

$$PPI_{ij} = B_{ij} \times PFO_{ij} \quad (2)$$

式中, PPI_{ij} 表示捕食者*j*对饵料生物*i*的捕食压力指数, B_{ij} 表示捕食者*j*的生物量指数(kg/h), PFO_{ij} 表示饵料生物*i*在其捕食者*j*食物中的出现频率。如果某种饵料生物在捕食者食物中的出现频率百分比大于或等于1%,那么该捕食者就被包括在后续的分析中。使用方差分析^[16]和*t*检验分析捕食压力指数在不同年间和不同捕食者之间是否存在显著差异。

1.4 自然死亡系数估算

自然死亡被定义为包括捕食、竞争、疾病和由于外界环境变化而引起的死亡^[17]。对饵料生物而言,捕食死亡通常在自然死亡中占有较大的比例,然而在以往的研究中常常忽视被捕食所导致的死亡。因此,本研究通过纳入捕食压力指数,估算饵料生物的自然死亡系数^[6],计算公式如下:

$$M_{ki} = \frac{M_b \times PPI_{ki}}{\overline{PPI}} \quad (3)$$

式中, M_{ki} 表示饵料生物*i*随时间变化的第*k*年自然死亡系数, M_b 表示假定恒定不变的饵料生物*i*的自然死亡系数($M=0.5$ ^[18]), PPI_{ki} 表示饵料生物*i*的第*k*年的平均捕食压力指数, $\overline{PPI}$ 表示所有年份的平均捕食压力指数。

根据Wu等^[8]和徐从军等^[9]对海州湾关键种的甄选结果,选择细螯虾、日本鼓虾、枪乌贼、小黄鱼和口虾蛄这5种关键饵料生物作为研究对象。计

算这5种关键饵料生物在每一年的捕食压力指数, 其平均值作为该饵料生物的年平均捕食压力指数。

2 结果

2.1 海州湾5种饵料生物在捕食者食物中的出现频率

胃含物分析的结果表明, 海州湾5种关键饵料生物的主要捕食者共有27种, 其中细螯虾在赤鼻棱鲷(*Thryssa chefuensis*)和虹鲷(*Erisphex potti*)胃含物中的出现频率百分比最高, 都为46.15%, 在长蛇鲻(*Saurida elongata*)胃中的出现频率百分比为42.01%; 日本鼓虾在黄姑鱼(*Nibea albiflora*)、矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)和鲩(*Miichthys miiuy*)胃含物中的出现频率百分比最高, 分别为40.00%、36.57%和27.03%; 枪乌贼在带鱼(*Trichiurus lepturus*)、油鲆(*Sphyraena pinguis*)和长蛇鲻胃含物中的出现频率百分比最高, 分别为47.62%、28.57%和22.27%; 小黄鱼在褐菖鲈(*Sebastiscus marmoratus*)、许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)和海鳗(*Muraenesox cinereus*)胃含物中的出现频率百分比最高, 分别为12.86%、12.63%和10.00%; 口虾蛄在海鳗、鲩和鲮(*Platycephalus indicus*)胃含物中的出现频率百分比最高, 分别为10.00%、6.76%和5.88%(图2)。

2.2 主要捕食者及其捕食压力指数

研究发现, 海州湾细螯虾的主要捕食者有22种, 细螯虾在其食物中的出现频率为2%(矛尾虾虎鱼)——46.15%(虹鲷和赤鼻棱鲷)。对细螯虾的年平均捕食压力指数最高的捕食者是小眼绿鳍鱼(*Chelidonichthys kumu*), 为168.89, 其次是长蛇鲻和棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*), 分别为54.82和31.05, 捕食压力指数最低的是凤鲚(*Coilia mystus*), 为0.23。各种捕食者对细螯虾的总捕食压力指数在2011—2017年呈现小幅度波动状态, 2018年达到峰值(1011.38), 2019年降至最低值(110.09), 2020年有所恢复(图3)。

海州湾日本鼓虾的主要捕食者有17种, 日本鼓虾在其食物中的出现频率为1.8%(皮氏叫姑鱼 *Johnius belangeri*)——40%(黄姑鱼)。对日本鼓虾的年平均捕食压力指数最高的捕食者是鲩, 为39.41, 其次是矛尾虾虎鱼和孔鲷(*Raja porosa*), 分别为16.04和14.42, 捕食压力指数最低的是褐菖鲈, 为0.27。各种捕食者对日本鼓虾的总捕食压力指数在2011—2014、2014—2016和2016—2019年间都呈现出先上升后下降的趋势, 2015年达到峰值(295.52), 2020年降至最低值(25.27; 图4)。

海州湾枪乌贼的主要捕食者有14种, 枪乌贼在其食物中的出现频率为1.61%(细纹狮子鱼 *Liparis*

tanakae)——47.62%(带鱼)。对枪乌贼的年平均捕食压力指数最高的捕食者是小眼绿鳍鱼, 为75.77, 其次是带鱼和长蛇鲻, 分别为31.12和29.06, 捕食压力指数最低的是蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*), 为0.92。各种捕食者对枪乌贼的总捕食压力指数在2014—2017年间呈现小幅波动, 2018年达到峰值(553.94), 2019年降至最低值(66.15), 随后又有所回升(图5)。

海州湾小黄鱼的主要捕食者有6种, 小黄鱼在其食物中的出现频率为0.37%(黄鲛鲷 *Lophius litulon*)——12.86%(褐菖鲈)。对小黄鱼的年平均捕食压力指数最高的捕食者是海鳗, 为5.50, 其次是带鱼和许氏平鲈, 分别为3.11和2.16, 捕食压力指数最低的是褐菖鲈, 为0.66。各种捕食者对小黄鱼的总捕食压力指数在2013—2015、2016—2018和2019—2020年间都呈现出上升的趋势, 2015年达到峰值

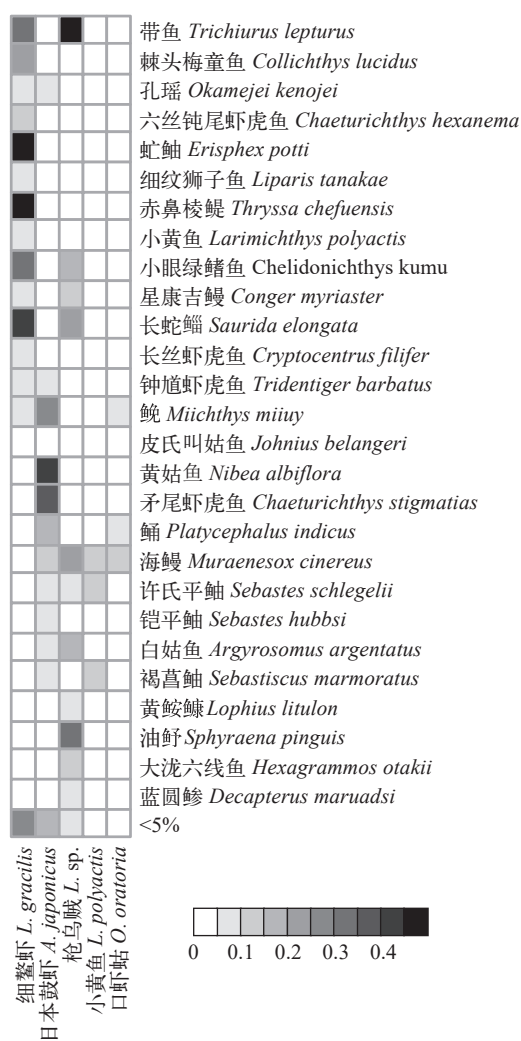


图2 海州湾5种关键饵料生物在捕食者胃含物中的出现频率
Fig. 2 Frequency of occurrence of 5 keystone prey species in the stomach of their predators in Haizhou Bay

(30.30), 2016年降至最低值(5.28), 2017年又明显回升(图6)。

海州湾口虾蛄的主要捕食者有7种, 口虾蛄在其食物中的出现频率为1.14%(矛尾虾虎鱼)—10%(海鳗)。对口虾蛄的年平均捕食压力指数最高的捕食者是鳗, 为9.85, 其次是海鳗和鲷, 分别为5.50和3.59, 捕食压力指数最低的是长丝虾虎鱼(*Cryptocentrus filifer*), 为0.12。各种捕食者对口虾蛄的总捕食压力指数在2015年达到峰值(78.71), 在2019—2020年降至最低值(3.86; 图7)。

由方差分析和 t 检验可知, 捕食压力指数的年间差异不显著($P>0.05$), 但是在捕食者之间存在显

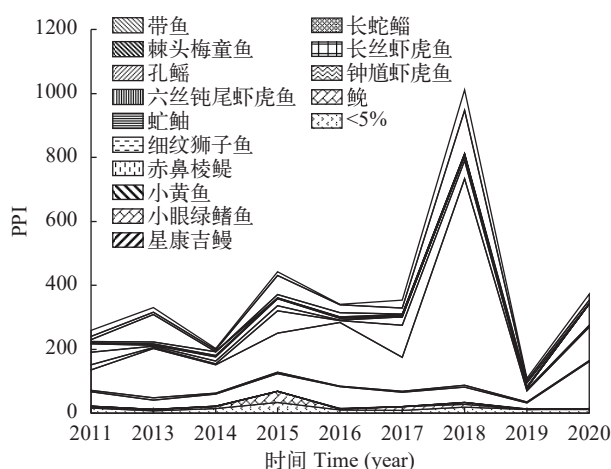


图3 海州湾细螯虾的主要捕食者及其捕食压力指数的年间变化
Fig. 3 Major predators of *L. gracilis* and their predation pressure index (PPI) in Haizhou Bay

将出现频率百分比小于5%的捕食者合并; 下同

Predators with percent frequency of occurrence less than 5% are combined. The same applies below

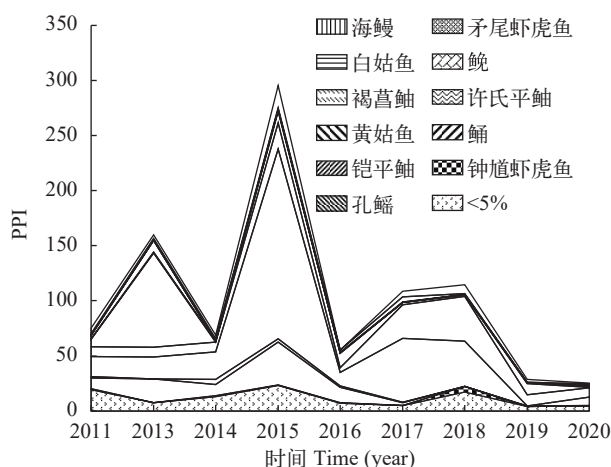


图4 海州湾日本鼓虾的主要捕食者及其捕食压力指数的年间变化

Fig. 4 Major predators of *A. japonicus* and their predation pressure index (PPI) in Haizhou Bay

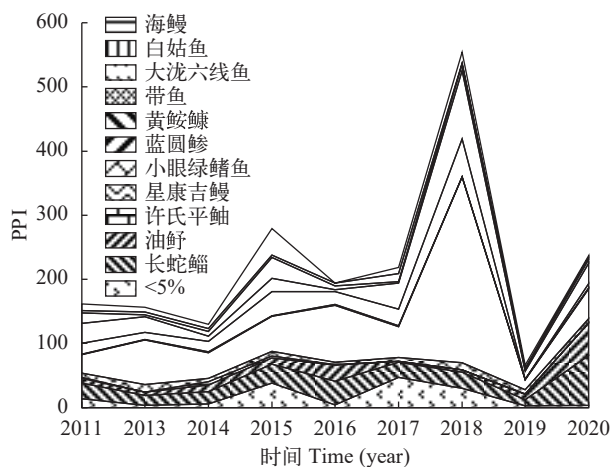


图5 海州湾枪乌贼的主要捕食者及其捕食压力指数的年间变化
Fig. 5 Major predators of *Loligo* sp. and their predation pressure index (PPI) in Haizhou Bay

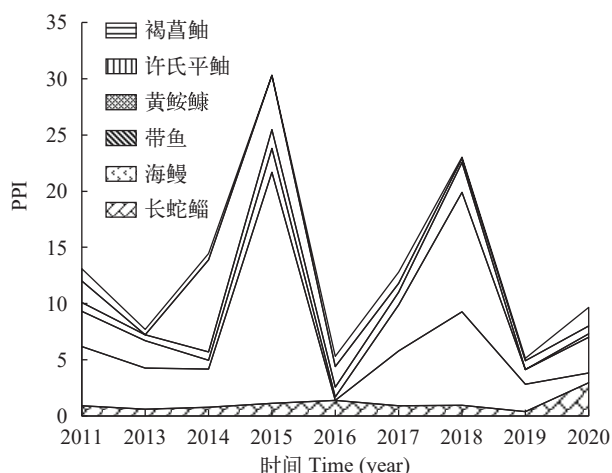


图6 海州湾小黄鱼的主要捕食者及其捕食压力指数的年间变化
Fig. 6 Major predators of *L. polyactis* and their predation pressure index (PPI) in Haizhou Bay

著差异($P<0.05$)。其中, 小眼绿鳍鱼对细螯虾和枪乌贼的捕食压力指数显著大于其他捕食者($P<0.05$), 鳗对日本鼓虾和口虾蛄的捕食压力指数显著大于其他捕食者($P<0.05$), 而海鳗对小黄鱼的捕食压力指数显著大于其他捕食者($P<0.05$)。

2.3 年平均捕食压力指数

分别计算海州湾5种关键饵料生物的年平均捕食压力指数, 其中细螯虾承受的年平均捕食压力指数最高, 为326.43, 小黄鱼最低, 为13.48。分别计算不同捕食者对5种关键饵料生物的捕食压力指数, 经排序后发现, 小眼绿鳍鱼对细螯虾和枪乌贼的年平均捕食压力指数最高, 分别为168.89和75.77; 鳗对日本鼓虾和口虾蛄的年平均捕食压力指数最高, 分别为39.41和9.85; 海鳗对小黄鱼的年平均捕食压力指数最高, 为5.50(图8)。

2.4 自然死亡系数估算

通过计算海州湾5种关键饵料生物的自然死亡系数可以发现, 随着捕食压力指数的波动, 每种饵料生物的自然死亡系数也会随之而发生相应的年间变化(图9)。在2011年和2013—2014年, 海州湾5种关键饵料生物的平均自然死亡系数分别为0.35(细螯虾)、0.49(日本鼓虾)、0.34(枪乌贼)、0.44(小黄鱼)和0.37(口虾蛄); 在2015—2020年, 海州湾5种关键饵料生物的平均自然死亡系数分别为: 0.58(细螯虾)、0.51(日本鼓虾)、0.58(枪乌贼)、0.53(小黄鱼)和0.56(口虾蛄)。

3 讨论

3.1 关键饵料生物的生态效应

在海洋生态系统中, 饵料生物可以通过直接或

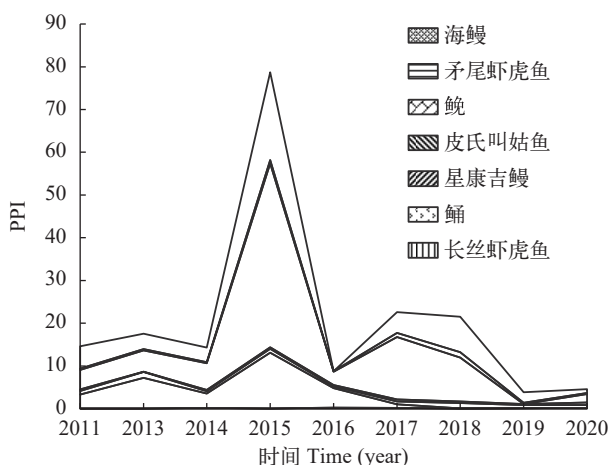


图7 海州湾口虾蛄的主要捕食者及其捕食压力指数的年间变化
Fig. 7 Major predators of *O. oratoria* and their predation pressure index (PPI) in Haizhou Bay

间接的营养联系改变食物网的能量流动和物质循环^[19], 通过上行控制作用(Bottom-up control)为高营养级生物提供能量, 并在一定程度上影响高营养级生物的数量波动^[20, 21]。本研究发现, 海州湾这5种关键饵料生物的主要捕食者各不相同, 但又存在一定的相似之处。例如: 小眼绿鳍鱼和棘头梅童鱼是细螯虾的主要捕食者; 鲈和矛尾虾虎鱼是日本鼓虾的主要捕食者; 小眼绿鳍鱼、带鱼和长蛇鲻是枪乌贼的主要捕食者。此外, 海鳗和带鱼对小黄鱼的捕食压力较大; 鲈和海鳗对口虾蛄的捕食压力较大。吴筱彤等^[22]研究表明, 长蛇鲻、带鱼、小眼绿鳍鱼、黄鲛鳗、鲈、海鳗和孔鳐等都在海州湾生态系统中都处于较高的营养级, 若其关键饵料生物出现较大的数量波动, 则会对高营养级捕食者产生较大影响, 进而在一定程度上对食物网的稳定性及物质和能量向高营养级的传递产生影响。

在海州湾生态系统中, 这5种关键饵料生物的捕食者共有27种, 有15种捕食者同时捕食两种或两种以上的饵料生物, 表明海州湾的捕食者之间存在较高程度的营养生态位重叠^[23], 这有助于增加捕食者对饵料生物波动的适应能力。当其中某一种饵料生物的数量出现锐减时, 该捕食者可以通过调整其摄食比例, 增加对其他饵料生物的摄食, 从而保证其种群的食物供给, 维持整个食物网乃至生态系统的稳定。

方差分析表明, 捕食压力指数的年间差异不显著($P>0.05$), 但在捕食者之间却存在显著差异($P<0.05$)。捕食压力指数呈现出较大的种间差异, 主要是由于不同捕食者的摄食习性和生物量不同所致。例如: 本研究表明小眼绿鳍鱼对细螯虾和枪

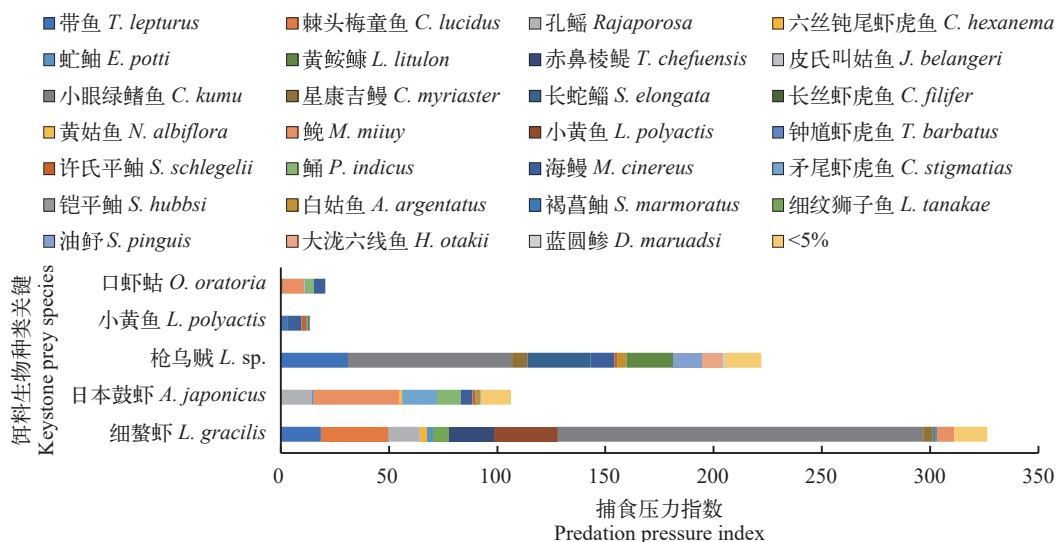


图8 各个捕食者对海州湾5种关键饵料生物的平均捕食压力指数
Fig. 8 Interannual average predation pressure index of predators for five key prey species in Haizhou Bay

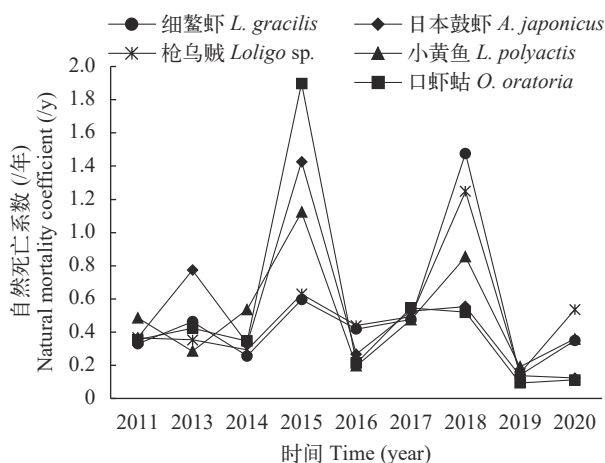


图9 海州湾5种关键饵料生物自然死亡系数的年间变动

Fig. 9 Interannual variation of natural mortality coefficient of five key prey species in Haizhou Bay

乌贼的捕食压力指数显著大于其他捕食者($P < 0.05$), 因为小眼绿鳍鱼是这两种饵料生物的主要捕食者, 同时它还是海州湾资源密度较高的鱼种之一^[24], 因此其捕食压力指数也较高。随着主要捕食者资源量的增加, 其下行控制作用(Top-down control)也在增强, 进而会对饵料生物产生一定的负面影响, 同时也会对其他竞争者的资源量和整个食物网的能量流动和物质循环产生间接影响^[25, 26]。

3.2 自然死亡系数

通过计算年平均捕食压力指数发现, 在海州湾这5种关键饵料生物中, 承受捕食压力最高的饵料生物是细螯虾, 其次为枪乌贼和日本鼓虾, 捕食死亡可能是导致其自然死亡的主要因素之一。因此, 在计算其自然死亡率时, 有必要考虑被捕食所导致的死亡。通过计算纳入捕食压力指数的自然死亡系数发现, 海州湾5种关键饵料生物在2011—2014年的自然死亡系数低于估计值M, 而在2015—2020年的自然死亡系数则高于该值, 这是因为在2015年之后, 由于主要捕食者(小眼绿鳍鱼等)生物量的增加, 捕食压力也随之增大, 进而导致自然死亡率的上升。因此, 今后在计算自然死亡系数时, 需要考虑由于被捕食所导致的死亡, 否则有可能低估自然死亡系数, 进而影响种群数量评估的准确性^[27]。

4 展望

物种间的相互作用关系, 对维持生态系统的稳定性具有重要作用, 尤其是关键饵料生物的数量变动能够直接影响食物网的稳定性^[28], 关键饵料生物资源的崩溃影响生态系统的结构和功能, 它们在维持食物网稳定方面发挥着不可忽视的重要作用。相较于陆地生态系统, 有关饵料生物在海洋生

态系统中的功能和作用研究较少, 尚未形成系统有效的研究体系^[29]。近年来, 为降低食物网研究的复杂性, 许多研究将食物网进行简化, 通过合并功能地位相似的物种^[30, 31], 为食物网研究带来便利。然而, 简化食物网结构的同时也会导致食物网的同质化, 容易忽略物种间的相互作用, 尤其是关键饵料生物的地位和作用^[32, 33]。因此, 今后在对食物网的研究中, 要根据研究目的选择合适的功能群划分方法, 加强关键饵料生物的相关研究, 探讨物种间的相互关系, 深入解析关键饵料生物的生态功能和调控机制, 这对于维持生态系统的稳定和物种多样性以及实施基于生态系统的渔业管理等都具有重要意义。

参考文献:

- [1] Song X F, Gao Q L, Wan R. Studies on adjusting the structure of marine catching of Shandong Province [J]. *Transaction of Oceanology and Limnology*, 2003(1): 66-71. [宋协法, 高清廉, 万荣. 山东省海洋捕捞业结构调整研究 [J]. *海洋湖沼通报*, 2003(1): 66-71.]
- [2] Sui H Z, Xue Y, Ren Y P, et al. Studies on the ecological groups of fish communities in Haizhou Bay, China [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2017, 47(12): 59-71. [隋昊志, 薛莹, 任一平, 等. 海州湾鱼类生态类群的研究 [J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2017, 47(12): 59-71.]
- [3] Casini M, Hjelm J, Molinero J C, et al. Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(1): 197-202.
- [4] Luczak C, Beaugrand G, Jaffré M, et al. Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade [J]. *Biology Letters*, 2011, 7(5): 702-705.
- [5] Plagányi É E, Essington T E. When the SURFs up, forage fish are key [J]. *Fisheries Research*, 2014(159): 68-74.
- [6] Richards R A, Jacobson L D. A simple predation pressure index for modeling changes in natural mortality: application to Gulf of Maine northern shrimp stock assessment [J]. *Fisheries Research*, 2016(179): 224-236.
- [7] Oken K L, Essington T E, Fu C. Variability and stability in predation landscapes: a cross-ecosystem comparison on the potential for predator control in temperate marine ecosystems [J]. *Fish and Fisheries*, 2018, 19(3): 489-501.
- [8] Wu J, Liu Y, Sui H, et al. Using network analysis to identify keystone species in the food web of Haizhou Bay, China [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2020, 71(4): 469-481.
- [9] Xu C J, Xu B D, Zhang C L, et al. Identification of key-

- stone prey species in Haizhou Bay food web based on SURF index [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(24): 9373-9378. [徐从军, 徐宾铎, 张崇良, 等. 基于SURF指数识别海州湾食物网的关键饵料生物 [J]. 生态学报, 2019, **39**(24): 9373-9378.]
- [10] Jordaan A, Chen Y, Townsend D W, *et al.* Identification of ecological structure and species relationships along an oceanographic gradient in the Gulf of Maine using multivariate analysis with bootstrapping [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2010, **67**(4): 701-719.
- [11] Zhang X Z, Wang J, Xu B D, *et al.* Spatio-temporal variations of functional diversity of fish communities in Haizhou Bay [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(9): 3233-3244. [张晓妆, 王晶, 徐宾铎, 等. 海州湾鱼类群落功能多样性的时空变化 [J]. 应用生态学报, 2019, **30**(9): 3233-3244.]
- [12] Xu B, Zhang C, Xue Y, *et al.* Optimization of sampling effort for a fishery-independent survey with multiple goals [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, **187**(5): 252.
- [13] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of China. GB/T 12763.6-2007 Specifications for Oceanographic Survey-Part 6: Marine Biological Survey [S]. Beijing: China Standards Press, 2008: 6-17. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6-2007 海洋调查规范第6部分: 海洋生物调查 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2008: 6-17.]
- [14] Hyslop E J. Stomach contents analysis-a review of methods and their application [J]. *Journal of Fish Biology*, 1980, **17**(4): 411-429.
- [15] Dou S Z. Fish-stomach content analysis: methods and application [J]. *Marine Science Bulletin*, 1992, **11**(2): 28-31. [窦硕增. 鱼类胃含物分析的方法及其应用 [J]. 海洋通报, 1992, **11**(2): 28-31.]
- [16] Li Z L. Interannual changes in biological characteristics of small yellow croaker *Larimichthys polyactis*, Pacific cod *Gadus macrocephalus* and anglerfish *Lophius litulon* in the Bohai Sea and Yellow Sea [D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2011. [李忠炉. 黄渤海小黄鱼、大头鳕和黄鲛种群生物学特征的年际变化 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2011.]
- [17] Cook R, Dr C H. Quantitative fish dynamics [J]. *Fish and Fisheries*, 2001, **2**(3): 286-287.
- [18] NEFSC (Northeast Fisheries Science Center). 58th Northeast Regional Stock Assessment Workshop (58th SAW) Assessment Summary Report. US Dept. Comm., Northeast Fisheries Science Center Ref, 2014, Doc. 14-03, 44.
- [19] Solé R V, Montoya M. Complexity and fragility in ecological networks [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2001, **268**(1480): 2039-2045.
- [20] Yang D J, Sun S C. Marine Invertebrate [M]. Qingdao: China Ocean University Press, 1999: 294-308. [杨德渐, 孙世春. 海洋无脊椎动物学 [M]. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1999: 294-308.]
- [21] Chen J Y, Wang K, Guo Y L, *et al.* Food web structure of the Bao'an Lake by analysis of stable carbon and nitrogen isotopes [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(5): 699-706. [陈俊伊, 王康, 郭钰伦, 等. 基于稳定同位素技术的保安湖食物网结构特征研究 [J]. 水生生物学报, 2022, **46**(5): 699-706.]
- [22] Wu X T, Ding X X, Jiang X, *et al.* Variations in the mean trophic level and large fish index of fish community in Haizhou Bay, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 2829-2836. [吴筱桐, 丁翔翔, 江旭, 等. 海州湾鱼类群落平均营养级和大型鱼类指数的变化特征 [J]. 应用生态学报, 2019, **30**(8): 2829-2836.]
- [23] Xu C J, Liu Y, Cheng Y, *et al.* Structure and complexity of Haizhou Bay food web based on topological network analysis [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2020, **42**(4): 47-54. [徐从军, 刘阳, 程远, 等. 基于拓扑网络研究海州湾食物网结构与复杂性 [J]. 海洋学报, 2020, **42**(4): 47-54.]
- [24] Wang R F, Liu S D, Ren Y P, *et al.* Study on spatial heterogeneity in feeding habits of *Chelidonichthys spinosus* in Haizhou Bay during autumn [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(17): 6433-6442. [王荣夫, 刘淑德, 任一平, 等. 海州湾秋季小眼绿鳍鱼摄食习性的空间异质性 [J]. 生态学报, 2019, **39**(17): 6433-6442.]
- [25] Xu Y, Zhu K H, Guo Y L, *et al.* The role of upper trophic level predators in maintaining the pelagic and littoral habitat energy coupling in shallow lakes [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(3): 1-7. [徐瑛, 祝孔豪, 郭钰伦, 等. 高营养级捕食者在浅水湖泊沿岸带与敞水区能量耦合的维持作用 [J]. 水生生物学报, 2022, **46**(3): 1-7.]
- [26] Zhang B C, Li F M, Huang G B. Effects of biodiversity on functions and stability of ecosystem [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, **14**(4): 12-15. [张步狮, 李凤民, 黄高宝. 生物多样性对生态系统功能及其稳定性的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2006, **14**(4): 12-15.]
- [27] Wang Y B. Estimation of fish natural mortality coefficient using virtual population analysis [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007: 1-137. [王迎宾. 应用实际种群分析(VPA)求解鱼类自然死亡系数的研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007: 1-137.]
- [28] Deroba J J. Sources of variation in stomach contents of predators of Atlantic herring in the Northwest Atlantic during 1973-2014 [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2018, **75**(4): 1439-1450.
- [29] Wang S P. Food web structure and functioning: theoretical advances and outlook [J]. *Biodiversity Science*, 2020, **28**(11): 1391-1404. [王少鹏. 食物网结构与功能: 理论

- 进展与展望 [J]. *生物多样性*, 2020, **28**(11): 1391-1404.]
- [30] Bodini A, Bellingeri M, Allesina S, *et al.* Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2009, **364**(1524): 1725-1731.
- [31] Jordán F, Osváth G. The sensitivity of food web topology to temporal data aggregation [J]. *Ecological Modelling*, 2009, **220**(22): 3141-3146.
- [32] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size [J]. *PNAS*, 2002, **99**(20): 12917-12922.
- [33] Dambacher J M, Young J W, Olson R J, *et al.* Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: a graph-theoretic approach [J]. *Progress in Oceanography*, 2010, **86**(1-2): 152-165.

MAJOR PREDATORS AND PREDATION PRESSURE OF FIVE KEYSTONE PREY SPECIES IN HAIZHOU BAY

GAO Ming-Wei^{1,2}, LIU Shu-De³, XU Cong-Jun^{1,2}, XU Bin-Duo^{1,2}, ZHANG Chong-Liang^{1,2},
JI Yu-Peng^{1,2}, REN Yi-Ping^{1,2,4} and XUE Ying^{1,2}

(1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China; 3. Shandong Fishery Development and Resource Conservation Station, Yantai 264003, China; 4. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China)

Abstract: This study aims to understand the fluctuation of predation pressure and natural mortality of keystone prey species in the food web of Haizhou Bay. Keystone prey species play a crucial role in the energy flow and material transference in the marine food webs. Researches on the importance of keystone prey species in the food web can provide a scientific basis for the restoration of ecosystem and conservation of fishery resources. Based on the bottom trawl survey data in Haizhou Bay and stomach contents analysis, the predation pressure index (PPI) of five keystone prey species (including *Leptochela gracilis*, *Alpheus japonicus*, *Loligo* sp., *Larimichthys polyactis* and *Oratosquilla oratoria*) were used to analyze the major predators of these prey species and their predation pressure. Results showed that the PPI of *Chelidonichthys kumu* to *L. gracilis* and *Loligo* sp. was the highest, being 168.89 and 75.77, respectively. The PPI of *Miichthys miiuy* to *A. japonicus* and *O. oratoria* was the highest, being 39.41 and 9.85, respectively. The PPI of *Muraenesox cinereus* to *L. polyactis* was the highest (5.50). Anova showed that there was no significant difference in PPI in different years ($P>0.05$), and there were significant differences among predators ($P<0.05$). The natural mortality coefficient varied with the fluctuation of predation pressure index. There were differences in the feeding habits of these predators, which will help to reduce the food competition among them and benefit the ecosystem stability. Trophic interactions between species are instrumental in maintaining the stability of ecosystems. These keystone prey species play a vital part in the food web and can directly affect the structure and function of ecosystems, providing energy for the high trophic level predators and contributing to the energy flow and material circulation in the food web. Based on the findings of the present study, it is suggested to strengthen the research in the field of keystone prey species, explore the relationship between species, and analyze in-depth the ecological function and regulation mechanism of keystone prey species. This is pivotal in maintaining ecosystem stability and species diversity and developing ecosystem-based fishery management strategies.

Key words: Haizhou Bay; Keystone prey species; Predation pressure index; Food web