

基于 Ecopath 模型的长山列岛邻近海域褐牙鲆 增殖生态容量研究*

徐晓卉¹, 尹洁¹, 刘淑德², 纪毓鹏^{1,3}, 薛莹^{1,3,4}, 任一平^{1,3,4}, 徐宾铎^{1,3,4**}

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

摘要: 为确定长山列岛邻近海域褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)增殖放流的合理容量,本文基于2016—2017年长山列岛邻近海域渔业资源与生态环境季度调查数据,构建了包括29个功能组的长山列岛邻近海域生态系统Ecopath模型,分析了该海域生态系统的能量流动特征,评估了放流种褐牙鲆的生态容量。研究表明:长山列岛邻近海域生态系统的营养级范围为1~4.57,总能量转换效率为6.23%,总初级生产量/总呼吸(TPP/TR)为1.47,总初级生产量/总生物量(TPP/TB)为26.87,循环指数(FCI)为6.91%,连接指数(CI)为0.24。长山列岛邻近海域褐牙鲆增殖生态容量为0.014 3 t·km⁻²,约为该海域褐牙鲆当前生物量的1.55倍。褐牙鲆生物量达到生态容量时,长山列岛邻近海域生态系统的能量转换效率略有增加,总消耗量、总输出量等其他参数基本不受影响。

关键词: 褐牙鲆; 长山列岛; Ecopath模型; 生态容量; 能量流动

中图法分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1672-5174(2024)02-063-10

DOI: 10.16441/j.cnki.hdxh.20220458

引用格式: 徐晓卉, 尹洁, 刘淑德, 等. 基于 Ecopath 模型的长山列岛邻近海域褐牙鲆增殖生态容量研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2024, 54(2): 63-72.

Xu Xiaohui, Yin Jie, Liu Shude, et al. Ecological carrying capacity of *Paralichthys olivaceus* of the adjacent waters of Changshan Islands estimated with Ecopath model[J]. Periodical of Ocean University of China, 2024, 54(2): 63-72.

长山列岛邻近海域地处黄渤海交汇处,同时受到黄海、渤海的影响,具有特殊的水文特征、地貌特征以及生态群落。由于高强度捕捞以及海洋污染等多种因素的影响,导致邻近海域许多重要经济种类资源量下降、个体变小^[1]。褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)隶属于鲽形目(Pleuronectiformes)牙鲆科(Paralichthyidae)牙鲆属(*Paralichthys*)^[2],是我国重要的底栖海洋经济鱼类之一,也是长山列岛邻近海域重要增殖种类之一。在二十世纪五六十年代,褐牙鲆渔获量曾达上千吨,但长期高强度捕捞,导致该种资源量迅速下降^[3]。

渔业资源增殖放流对于海洋生态系统渔业资源保护和生态环境修复具有重要作用,国内外学者针对其已开展了大量的理论和实践研究。增殖放流食物链中营养级较高的渔业生物种类可有效利用低营养级生物从而改善海域基础生产力,优化食物链结构^[4]。从1986年起,山东省开始在沿岸海域增殖放流褐牙鲆,2005年起开展了规模性增殖放流^[4]。世界上许多国家

都在开展增殖放流活动以期实现相应的经济和社会目标^[5],然而,由于对放流水域的生态结构、食物网构成及其营养动力状况等缺乏深入了解,加上增殖放流体系不完善,当前增殖放流达到预期效果的案例较少^[6],探究增殖种类最佳放流策略对增殖放流的成功与否具有重要意义。最佳放流策略包括放流时间、放流尺寸、放流天气以及放流数量等,增殖容量研究是研究放流数量的前提^[7]。

Ecopath模型是研究水域生态系统的重要工具,已广泛应用于生态容量评估^[8]。在该模型中,生态系统是由若干功能组组成,这些功能组包括研究水域生态系统中从碎屑到顶级捕食者的所有生物组成部分^[8-9],各功能组之间相互联系,基本包括该生态系统能量循环的全部过程。国内学者利用该模型对多个河口、海湾、湖泊等生态系统能量流动及生态系统生态容量进行了评估^[10-13]。

本文根据2016—2017年长山列岛邻近海域的渔

* 基金项目:国家重点研究发展计划项目(2019YFD0901204)资助

Supported by the National Key Research and Development Program of China(2019YFD0901204)

收稿日期:2022-11-08; 修订日期:2023-02-02

作者简介:徐晓卉(1998—),女,硕士生,主要从事渔业资源生态学研究。E-mail: 948343742@qq.com

** 通信作者:徐宾铎(1976—),男,博士,副教授,研究方向为渔业资源生态学与采样设计。E-mail: bdxu@ouc.edu.cn

业资源调查数据,通过构建长山列岛邻近海域 Ecopath 模型,分析了该海域生态系统能量流动特征及营养相互关系,评估了长山列岛邻近海域增殖种褐牙鲈的增殖生态容量,旨在为确定该海域合理增殖放流数量提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究海域

本文渔业资源数据来源于 2016 年 10 月、2017 年 1、5、8 月在长山列岛邻近海域开展的渔业资源季度调查。调查海域范围为 37.5°N — 38.5°N , 119.8°E — 121.8°E , 共设置 44 个站位(见图 1)。调查船为 220 kW 单船底拖网渔船,设定拖网时间为 1 h,拖速为 3 kn,拖网网具网口高约 7.5 m,网口宽约 15 m。

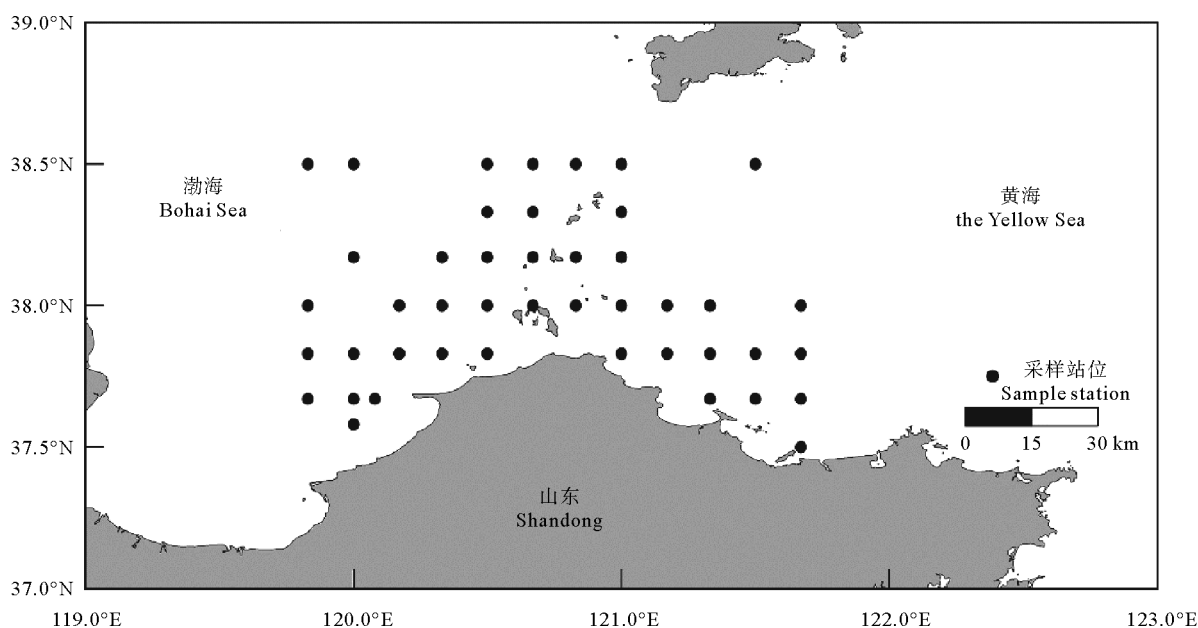


图 1 长山列岛邻近海域底拖网调查站位

Fig. 1 Bottom trawl survey stations in the adjacent waters of Changshan Islands

1.2 Ecopath 模型

本文应用 Ecopath 模型来分析长山列岛邻近海域生态系统的能量流动特征。Ecopath 模型以一组线性方程来描述特定时间内生态系统的能量输入与输出平衡,公式如下^[14]:

$$B_i \times \left(\frac{P}{B}\right)_i \times EE_i = \sum_{j=1}^n B_j \times \left(\frac{Q}{B}\right)_j \times DC_{ij} + Y_i + BA_i + E_i. \quad (1)$$

式中: B_i 和 B_j 分别是功能组 i 和 j 的生物量; $\left(\frac{P}{B}\right)_i$ 为功能组 i 生产量/生物量; $\left(\frac{Q}{B}\right)_j$ 表示功能组 j 的消耗量/生物量; EE_i 为功能组 i 的生态营养效率; DC_{ij} 为被捕食者组 i 占捕食组 j 的总捕食量的比例; Y_i 为渔获量; BA_i 为生物量累积; E_i 为净迁出量^[14]。

在模型中,必须输入食物矩阵 DC_{ij} 及 B 、 $\frac{P}{B}$ 、 $\frac{Q}{B}$ 和 EE 4 个参数中的 3 个,其他由模型得出^[15]。

1.3 功能组划分

根据研究海域各生物种类摄食习性,同时考虑栖息生境等特征,将该海域生态系统划分为 29 个功能

组,包括该海域各栖息水层的种群、褐牙鲈以及其敌害生物和饵料生物种类以及碎屑、浮游植物等,基本涵盖了该生态系统全部的能量流动过程。本研究中将增殖放流对象褐牙鲈、其主要饵料生物种类(如鳀、黄鲫、虾虎鱼类、口虾蛄等)和捕食者(如许氏平鲈、大泷六线鱼、鲷等)分别作为单独的功能组(见表 1)。

1.4 数据来源及模型调试

各功能组中棘皮动物、软体动物、多毛类、其他小型底栖生物、浮游动物、浮游植物和碎屑的生物量 B 参考文献[16-17]中邻近海域的值,其余功能组生物量 B 主要依据 2016—2017 年长山列岛邻近海域底拖网调查数据(见图 1); P/B 和 Q/B 参考文献[16-21]或相似生态系统的 Ecopath 模型(见表 2)。各功能组的食物组成矩阵数据来自样本胃含物分析,部分种类参考已有的食性研究结果^[22-25]。生态营养效率 EE 值由模型得出。生物量用扫海面积法进行计算,公式为^[26]

$$\rho = C/(aq). \quad (2)$$

式中: ρ 为资源密度; C 为单位时间平均拖网渔获量; a 为网具单位时间扫海面积; q 为各种类的捕获率。

表 1 长山列岛邻近海域生态系统模型功能组的定义

Table 1 Definition of functional groups in the adjacent waters of Changshan Islands Ecopath model

编号 No.	功能组 Functional group	组成 Composition
1	斑鲈 <i>Konosirus punctatus</i>	斑鲈 <i>Konosirus punctatus</i>
2	黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	黄鲫 <i>Setipinna taty</i>
3	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>
4	银鲳 <i>Pampus argenteus</i>	银鲳 <i>Pampus argenteus</i>
5	蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>
6	其他中上层鱼类 Other pelagic fishes	青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunas</i> 、蓝圆鲹 <i>Decapterus maruadsi</i> 、赤鼻棱鳀 <i>Thryssa chefuensis</i> 、中颌棱鳀 <i>Thryssa mystax</i> 等
7	小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>
8	许氏平鲈 <i>Sebastes schlegelii</i>	许氏平鲈 <i>Sebastes schlegelii</i>
9	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>
10	细纹狮子鱼 <i>Liparis tanakai</i>	细纹狮子鱼 <i>Liparis tanakai</i>
11	鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	鲷 <i>Platycephalus indicus</i>
12	其他底层鱼类 Other demersal fishes	白姑鱼 <i>Pennahia argentata</i> 、皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i> 、黑鳃梅童鱼 <i>Collichthys niveatus</i> 、黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i> 、鲷科 Callionymidae、绵鲷科 Zoarcidae、鲷科 Sparidae 等
13	褐牙鲈 <i>Paralichthys olivaceus</i>	褐牙鲈 <i>Paralichthys olivaceus</i>
14	虾虎鱼类 Gobiidae	六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i> 、矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i> 、中华栉孔虾虎鱼 <i>Ctenotrypauchen chinensis</i> 、矛尾复虾虎鱼 <i>Synechogobius hasta</i> 等
15	黄鮟鱇 <i>Lophius litulon</i>	黄鮟鱇 <i>Lophius litulon</i>
16	长蛇鲻 <i>Saurida elongata</i>	长蛇鲻 <i>Saurida elongata</i>
17	其它底栖鱼类 Other benthic fishes	舌鲷科 Cynoglossidae、鲷科 Pleuronectidae、鲷科 Rajidae、鳎科 Sillaginidae、星康吉鳗 <i>Conger myriaster</i> 等
18	口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>
19	其他虾类 Other shrimp	鹰爪虾 <i>Trachypenaeus curvirostris</i> 、葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i> 、脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i> 、日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i> 、鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i> 等
20	三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>
21	其他蟹类 Other crabs	寄居蟹 <i>Paguridae</i> 、双斑蟳 <i>Charybdis bimaculata</i> 等
22	头足类 Cephalopods	枪乌贼 <i>Loligo</i> spp、蛸科 Octopodidae 等
23	棘皮动物 Echinodermata	萨氏真蛇尾 <i>Ophiura sarsi</i> 、砂海星 <i>Luidia quinaria</i> 海燕 <i>Asterinidae pectinifera</i> 、多棘海盘车 <i>Asterias amurensis</i> 、哈氏刻肋海胆 <i>Temnopleurus hardwickii</i> 等
24	软体动物 Molluscs	双壳类 Bivalvia、腹足类 Gastropoda 等
25	多毛类 Polychaetes	沙蚕 <i>Nereis succinea</i> 等
26	其他小型底栖生物 Other meiobenthos	介形类 Ostracoda、涟虫 <i>Cumacea</i> 、端足类 Amphipoda 等
27	浮游动物 Zooplankton	浮游动物 Zooplankton
28	浮游植物 Phytoplankton	浮游植物 Phytoplankton
29	碎屑 Detritus	碎屑 Detritus

Ecopath 模型平衡的基本条件是使 $EE \leq 1$ 。在输入原始数据后会有功能组 $EE > 1$ 的情况,说明此时该生态系统能量输入与输出未保持平衡,需调整 $EE > 1$ 的功能组的摄食矩阵组成等参数。重复调试,直至所有功能组的 EE 值均在 $0 \sim 1$ 之间,从而获得合理的参数值^[27]。通过 Pedigree 指数对模型数据质量进行评估^[27]。Pedigree 指数值介于 $0 \sim 1.0$ 之间,1.0 表明使用的数据是通过高精度采样获得;0 代表使用的数据是参考其他邻近海域或相关文献等^[9]。

1.5 营养级计算

Ecopath 模型中的各功能组营养级(Trophic level, TL)计算公式如下^[28]:

$$TL_j = 1 + \sum DC_{ij} \times TL_i。$$
 (3)

式中: TL_j 表示功能组 j 的营养级; TL_i 表示饵料生物功能组 i 的营养级; DC_{ij} 表示饵料生物功能组 i 在功能组 j 所摄食的饵料生物中占的比例。浮游植物和有机碎屑的营养级默认为 1。

1.6 混合营养效应分析和关键功能组

应用混合营养效应分析(Mixed trophic impact analysis, MTI)研究各功能组之间的关系以及捕捞对各功能组的影响。其取值介于 $-1 \sim 1$,取正值表示相关功能组之间为正效应,取负值表示相关功能组之间为负效应^[29]。

基于混合营养效应分析判定关键功能组,根据关键功能组对应较高的总体效应值(接近 1)和较高的关键指数值(接近或大于 0)原则确定关键功能组,关键指

数计算公式为^[30]

$$KS_i = \log(\epsilon_i (1 - p_i))。$$
 (4)

式中: KS_i 是功能组 i 的关键指数; p_i 是功能组在食物网总生物量中所占的比例; ϵ_i 是功能组 i 在生态系统中的总影响,其计算公式如下^[30]:

$$\epsilon_i = \sqrt{\sum_{j=1}^n m_{ij}^2}。$$
 (5)

式中 m_{ij} 是功能组 i 对功能组 j 的混合营养效应值。

1.7 增殖生态容量确定

在模型平衡后,通过不断增加放流种类的生物量,观察各功能组的变化,若某一功能组 EE 值超过 1,则模型平衡被打破,此时放流种的生物量为它的增殖生态容量^[31-32]。

2 结果

2.1 模型基本参数输出

表 2 为长山列岛邻近海域生态系统 Ecopath 模型各功能组的基本参数。代表评价模型总体质量的 Pedigree 指数值为 0.414。由表 2 可知,长山列岛邻近海域生态系统各功能组的营养级范围为 $1.00 \sim 4.57$,其中褐牙鲈的营养级为 4.57,在长山列岛邻近海域范围内属于高营养级生物。所有功能组 EE 值在 $0.19 \sim 0.94$ 之间,其中褐牙鲈的生态营养效率为 0.85。长山列岛邻近海域生态系统食物网如图 2 所示,长山列岛邻近海域生态系统能量流动以碎屑食物链和牧食食物链为基础,该海域生态系统的能量主要来源于碎屑和浮游植物。

表 2 长山列岛邻近海域生态系统 Ecopath 模型功能组参数

Table 2 Parameters of functional groups in Ecopath model of the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem

功能组 Functional group	营养级 Trophic level	生物量 Biomass /(t · km ⁻²)	生产量/生物量 Production/ biomass /a ⁻¹	消耗量/生物量 Consumption/ biomass/a ⁻¹	生态营养效率 Ecological efficiency
斑鲈 <i>Konosirus punctatus</i>	3.01	0.019	0.62	12.10	0.49
黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	3.33	0.007	1.70	5.50	0.83
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	3.25	0.020	3.00	9.70	0.91
银鲳 <i>Pampus argenteus</i>	2.48	0.082	2.32	9.10	0.19
蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	3.99	0.008	0.65	5.80	0.80
其他中上层鱼类 Other pelagic fishes	3.09	0.068	1.42	6.90	0.94
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	3.10	0.018	1.66	5.70	0.88
许氏平鲉 <i>Sebastes schlegelii</i>	4.02	0.015	1.32	4.70	0.41
大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	3.90	0.009	1.24	4.30	0.66
细纹狮子鱼 <i>Liparis tanakai</i>	4.24	0.010	0.90	3.60	0.52
鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	4.16	0.006	0.89	3.60	0.62

续表 2

功能组	营养级	生物量	生产量/生物量	消耗量/生物量	生态营养效率
Functional group	Trophic level	Biomass / (t · km ⁻²)	Production/ biomass / a ⁻¹	Consumption/ biomass/a ⁻¹	Ecological efficiency
其他底层鱼类 Other demersal fishes	3. 94	0. 045	2. 61	8. 93	0. 89
褐牙鲈 <i>Paralichthys olivaceus</i>	4. 57	0. 009	0. 92	3. 80	0. 85
虾虎鱼类 Gobiidae	3. 44	0. 015	1. 59	4. 70	0. 73
黄鲛鲷 <i>Lophius litulon</i>	4. 26	0. 033	1. 16	3. 80	0. 34
长蛇鲻 <i>Saurida elongata</i>	4. 43	0. 006	0. 52	5. 00	0. 10
其他底栖鱼类 Other benthic fishes	2. 67	0. 009	1. 46	4. 80	0. 75
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	2. 88	0. 086	8. 00	28. 90	0. 73
其他虾类 Other shrimp	2. 91	0. 050	8. 50	28. 00	0. 90
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	2. 77	0. 020	3. 50	11. 00	0. 14
其他蟹类 Other crabs	2. 81	0. 008	3. 50	12. 00	0. 82
头足类 Cephalopods	3. 14	0. 057	3. 70	15. 60	0. 72
棘皮动物 Echinoderms	2. 45	2. 330	1. 20	3. 58	0. 03
软体动物 Molluscs	2. 11	7. 500	6. 00	27. 00	0. 29
多毛类 Polychaetes	2. 12	4. 500	5. 75	22. 50	0. 01
其他小型底栖动物 Other meiobenthos	2. 17	4. 600	9. 00	33. 00	0. 02
浮游动物 Zooplankton	2. 04	4. 550	25. 00	125. 00	0. 64
浮游植物 Phytoplankton	1. 00	15. 000	70. 00		0. 60
碎屑 Detritus	1. 00	40. 000			0. 49

注:加粗数据表示估计参数。The coarse data represent the estimated parameters.

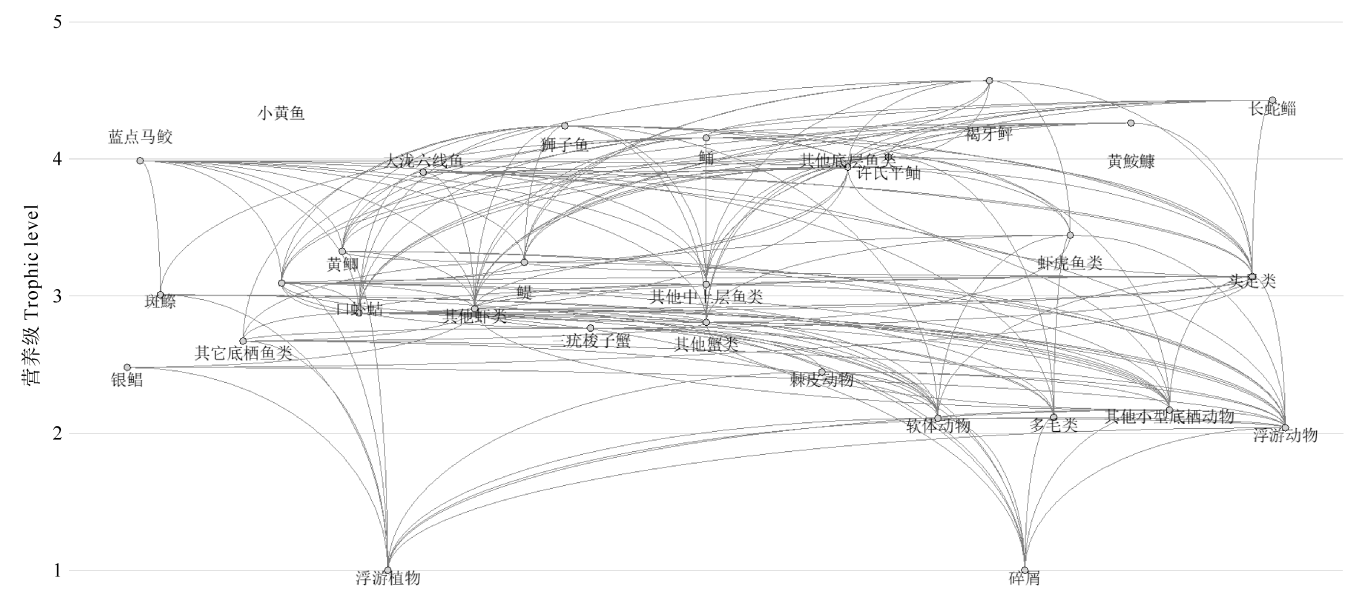


图 2 长山列岛邻近海域生态系统食物网

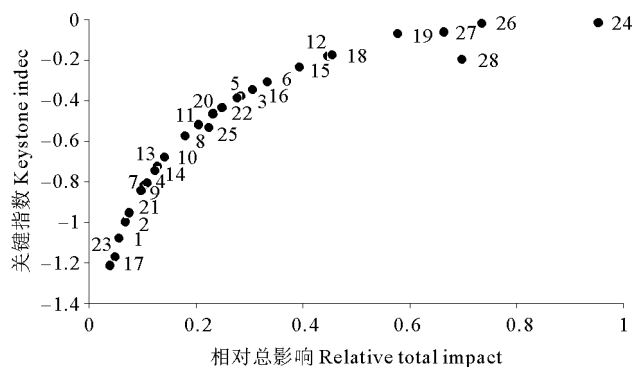
Fig. 2 Food web of the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem

2.2 功能组间的营养关系和关键功能组

长山列岛邻近海域生态系统各功能组按关键指数

值递减的顺序排列(见图 3),长山列岛邻近海域关键功

能组为软体动物。此外,关键指数和总体效应值较高



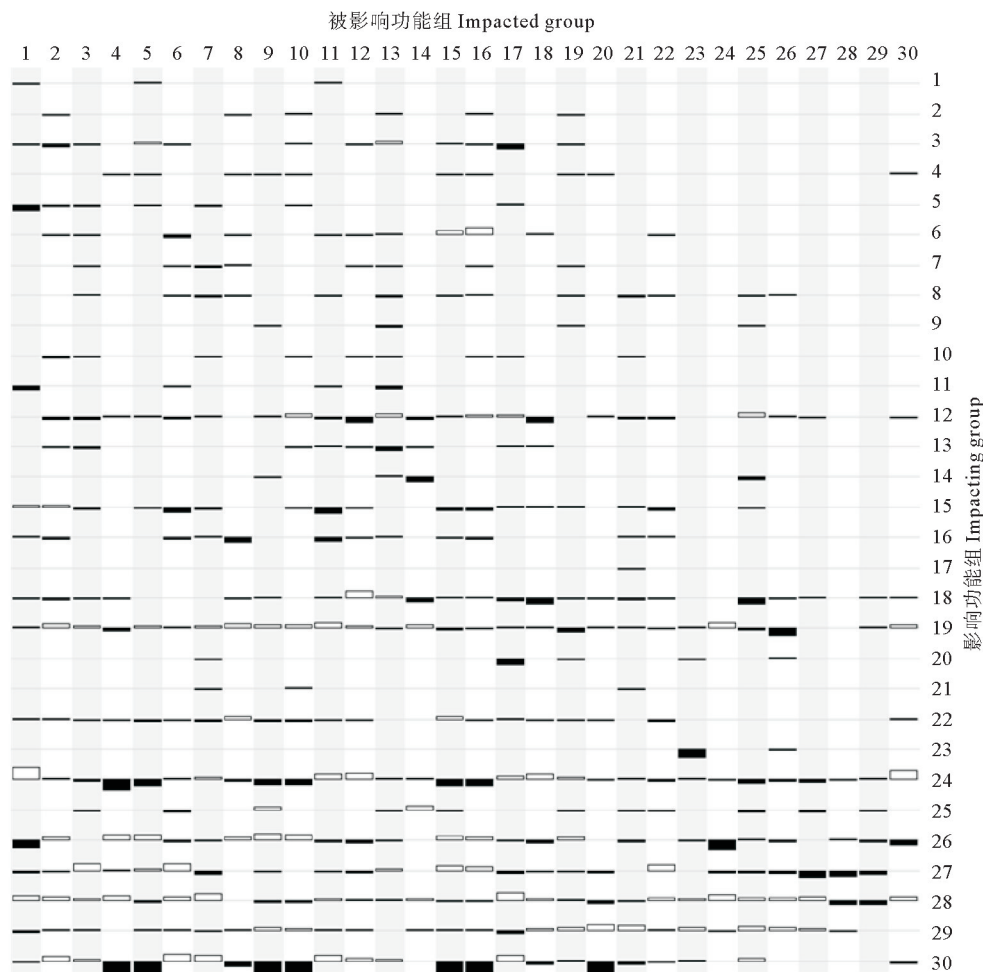
(图中数字代表功能组序号,与表1相同。The numbers in the figure represent the serial numbers of function groups, which are the same as those in table 1.)

图3 长山列岛邻近海域各功能组间的生态系统总体效应与关键指数

Fig. 3 Relative total impact and keystone index values of function groups in the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem

的还有其他小型底栖动物和浮游动物。

该生态系统中各功能组间营养关系通过混合营养效应来分析(见图4)。结果表明,浮游植物和有机碎屑作为低营养级的饵料生物,对大多数功能组产生正影响。各功能群的生物量增加,会使它们对于饵料生物的竞争程度更加剧烈,从而限制了自身生物量的进一步增加。褐牙鲈生物量的增加对褐牙鲈、鳀产生显著负影响,影响值分别为-0.241、-0.119;而鳀、其他底层鱼类生物量的增加对褐牙鲈产生正影响,影响值分别为0.185、0.162;大泷六线鱼以及褐牙鲈生物量的增加对褐牙鲈产生负效应,影响值分别为-0.119、-0.241。软体动物和浮游动物受到浮游植物和捕食者的双重影响,在能量传递中发挥重要作用。捕捞对大部分渔业生物功能组有明显负影响。



(1:斑鲹 *Konosirus punctatus*; 2:黄鲫 *Setipinna taty*; 3:鳀 *Engraulis japonicus*; 4:银鲳 *Pampus argenteus*; 5:蓝点马鲛 *Scomberomorus niphonius*; 6:其他中上层鱼类 Other pelagic fishes; 7:小黄鱼 *Larimichthys polyactis*; 8:许氏平鲉 *Sebastes schlegelii*; 9:大泷六线鱼 *Hexagrammos otakii*; 10:细纹狮子鱼 *Liparis tanakai*; 11:鲷 *Platycephalus indicus*; 12:其他底层鱼类 Other demersal fishes; 13:褐牙鲈 *Paralichthys olivaceus*; 14:虾虎鱼类 Gobiidae; 15:黄鮟鱇 *Lophius litulon*; 16:长蛇鲻 *Saurida elongate*; 17:其他底栖鱼类 Other benthic fishes; 18:口虾蛄 *Oratosquilla oratoria*; 19:其他虾类 Other shrimp; 20:三疣梭子蟹 *Portunus trituberculatus*; 21:其他蟹类 Other crabs; 22:头足类 Cephalopods; 23:棘皮动物 Echinoderms; 24:软体动物 Molluscs; 25:多毛类 Polychaetes; 26:其他小型底栖动物 Other meiobenthos; 27:浮游动物 Zooplankton; 28:浮游植物 Phytoplankton; 29:碎屑 Detritus; 30:拖网 Fleets。白色表示正影响,黑色表示负影响,色块大小表示影响程度的强弱。White indicates positive influence, black indicates negative impact, the color block size indicates the strength of the influence degree.)

图4 长山列岛邻近海域生态系统功能组间的营养关系

Fig. 4 Trophic relations of functional groups in the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem

2.3 增殖容量评估

在调查期间褐牙鲆生物量为 $0.009\ 24\ \text{t} \cdot \text{km}^{-2}$ 。褐牙鲆属于营养级较高的捕食者,其生物量的增加必会对较低营养级的饵料生物及其竞争者产生消极影响。当褐牙鲆生物量扩容 1.55 倍,生物量达 $0.014\ 3\ \text{t} \cdot \text{km}^{-2}$ 时,模型仍能保持平衡,生物量继续增大,其饵料生物鳀的 *EE* 值开始大于 1,模型失去平衡。因此,长山列岛邻近海域生态系统能够支撑的褐牙鲆的生态容量为 $0.014\ 3\ \text{t} \cdot \text{km}^{-2}$ (见表 3)。

表 3 长山列岛邻近海域褐牙鲆生物量扩容后的 Ecopath 模型变动情况
Table 3 Changes in Ecopath model after expanding biomass of *Paralichthys olivaceus* of the adjacent waters of Changshan Islands

倍数 Multiplier	生物量 Biomass/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2}$)	模型变动 Changes in model
1.00	0.009	
1.55	0.014	平衡
1.56	0.014	不平衡

2.4 生态系统总体特征

褐牙鲆增殖前后长山列岛邻近海域生态系统能量

流动、稳定性等基本特征如表 4 所示。大部分特征参数变化不大或基本相同,当褐牙鲆达到其生态容量时,该海域系统总流量、总生产量、总生物量等均变化不大,来自初级生产者的能量流的平均转换效率由 6.28%增加至 6.35%、碎屑能量流的平均转换效率 6.11%增加至 6.17%,总能量转换效率 6.23%增加至 6.29%。

3 讨论

本文通过建立长山列岛邻近海域 Ecopath 模型,分析了长山列岛邻近海域生态系统的能量流动过程、相关关系以及系统总体特征。该系统的 Pedigree 指数为 0.414,Morissette 等^[33]对其他 150 个不同的生态系统进行评估,Pedigree 指数介于 0.164~0.676 之间,表明构建的该海域生态系统 Ecopath 模型处于较合理的范围。在生态系统发育初期,生产量较大,此时 $\text{TPP/TR} > 1$,随着系统发育,逐渐趋于成熟,TPP/TR 接近 1,此时 TPP/B 较低^[34]。长山列岛邻近海域 TPP/TR 为 1.47,高于 1,TPP/TB 为 26.87,与莱州湾生态系统 TPP/TR 值(1.53)、TPP/TB 值(24.54)相近^[17]。作为反映生态系统内部连接程度的指标,连接指数 CI 和系统杂食指数 SOI 越大表明其联系越密切,生态系统就越稳定。长山列岛邻近海域 CI 值和 SOI 值

表 4 褐牙鲆增殖前后长山列岛邻近海域生态系统的总体特征
Table 4 General characteristics of the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem before and after *Paralichthys olivaceus* resource enhancement

参数 Parameter	增殖前 Before resource enhancement	增殖后 After resource enhancement
总消耗量 Total consumption/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	1 040.43	1 040.45
总输出量 Total export/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	334.31	334.30
总呼吸量 Total respiratory flows/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	715.69	715.70
流入碎屑总量 Total flows into detritus/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	652.76	652.74
系统总流量 Total system throughput/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	2 743.19	2 743.20
总生产量 Total production/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	1 280.90	334.30
渔获物的平均营养级 Mean trophic level of the catch	2.55	2.55
总初级生产量 Total net primary production/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	1 050.00	1 050.00
总初级生产量/总呼吸 Total primary production/total respiration(TPP/TR)	1.47	1.47
净生产量 Net system production/($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	334.31	334.30
总初级生产量/总生物量 Total primary production/total biomass(TPP/TB)	26.87	26.86
总生物量(不计碎屑) Total biomass(excluding detritus) /($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	39.09	39.09
连接指数 Connectance index(CI)	0.24	0.24
系统杂食指数 System omnivory index(SOI)	0.19	0.19
循环指数 Finn's cycling index(FCI)/%	6.91	6.19
初级生产者能量流的平均转换效率 Transfer efficiency from primary producers/%	6.28	6.35
碎屑能量流的平均转换效率 Transfer efficiency from detritus/%	6.11	6.17
总能量转换效率 Total transfer efficiency/%	6.23	6.29

分别为 0.24 和 0.19, 远小于 1, 与林群等^[17]对莱州湾生态系统的研究(0.29 和 0.17)相近, 较小于 1998 年长山列岛邻近海域及北黄海生态系统的 0.43 和 0.22^[35]。循环指数 FCI 表征生态系统中营养物质再循环的比率, 该生态系统中 FCI 值为 6.91%, 较低于 1998 年长山列岛邻近海域及北黄海生态系统的 9.44%^[35]。由于历史上长期高强度捕捞、环境变化以及全球变暖等影响, 使得该生态系统各营养级间联系不密切, 抗干扰能力较弱, 较多营养不能充分利用^[16,36]。

褐牙鲈增殖生态容量为 $0.014\ 3\ \text{t} \cdot \text{km}^{-2}$, 调查生物量为其生态容量的 64.62%, 该海域褐牙鲈的增殖潜力较小。究其原因, 一方面, 该增殖种同时受到上行效应以及下行效应控制。褐牙鲈食性广泛, 主要以鱼类为主, 甲壳类次之, 主要摄食鳀、黄鲫、斑鰹、皮氏叫姑鱼、玉筋鱼、短吻红舌鲷和六丝钝尾虾虎鱼等鱼类, 脊腹褐虾、鲜明鼓虾、日本鼓虾和口虾蛄等甲壳类以及日本枪乌贼等软体动物^[37], 随着褐牙鲈生物量的增加, 将会摄食更多的饵料生物(如鳀), 导致鳀在生态系统中的能量不足以满足其自身利用、被捕捞以及流向有机碎屑等部分, 系统将失去平衡。此外, 幼体褐牙鲈也会被大泷六线鱼以及成体褐牙鲈摄食^[38]。另一方面, 本系统的总能量转换效率仅为 6.23%, 显著低于 10% 的林德曼效率^[39], 低营养级之间能量转换效率过低, 大量初级生产力和次级生产力富余, 无法进入高营养级, 原因可能是高营养级生物量远小于低营养级, 有一部分初级生产力和次级生产力无法被利用。放流褐牙鲈至增殖容量时, 该海域能量转化效率略有提升。此外, 对褐牙鲈进行增殖放流, 褐牙鲈生物量增大, 其主要饵料生物鳀、虾虎鱼类、口虾蛄和其他虾类等功能组生物量下降^[40]。因此, 可能进一步引起虾虎鱼类、口虾蛄和其他虾类的饵料生物, 即本文中的关键功能组软体动物、其他小型底栖动物在长山列岛邻近海域数量增加。关键功能组对食物网能量流动起到了重要作用, 关键饵料生物种类数量的上升, 对种间关系及整个食物网的稳定性有重要意义^[41]。根据调查海域面积换算出年平均生物量为 129.23 t, 根据褐牙鲈的平均个体质量 171 g 换算约为 75.57 万尾, 扣除现有群体约 47.33 万尾, 若放流 9 cm 的苗种, 根据其残存率 2.05%^[42], 则需放流 1 377.56 万尾; 若放流 11 cm 的苗种, 根据其残存率 3.38%^[42], 则需放流 835.5 万尾。

除了考虑放流数量, 还应充分考虑放流种与生态系统中其他功能组的营养关系, 在放流前首先应考虑提高营养级之间的传递效率。在该生态系统中, 浮游生物、碎屑生物量较高, 但其营养转换效率都较低, 可以增加浮游生物食性的鱼类以及滤食性贝类来减少碎屑以及浮游生物的堆积, 提高营养利用率, 同时避免了富营养化^[43]。此外, 由于褐牙鲈生存最适底质类型为

细砂底质, 故放流时应选择在饵料生物丰富、敌害生物少的细砂底质上进行放流^[38]。放流时间上, 应以褐牙鲈最适生存温度为准。本研究充分考虑了褐牙鲈与其捕食者、饵料生物以及食物竞争者间的相关关系, 同时考虑了增殖放流活动对整个生态系统的影响, 对确定长山列岛邻近海域褐牙鲈的合理放流数量以及环境承载力提供了参考依据, 有利于优化增殖放流策略、科学制定增殖放流规划。但本研究得出的增殖种类的生态容量仅为理论上限, 实际增殖放流工作还要考虑生态效益、经济效益和社会效益, 若放流活动同时包含多个种类, 则还需要考虑放流种之间的相互关系。

参考文献:

- [1] 单秀娟, 金显仕, 李忠义, 等. 渤海鱼类群落结构及其主要增殖放流鱼类的资源量变化[J]. 渔业科学进展, 2012, 33(6): 1-9.
Shan X J, Jin X S, Li Z Y, et al. Fish community structure and stock dynamics of main releasing fish species in the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2012, 33(6): 1-9.
- [2] 成庆泰, 周才武. 山东鱼类志[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1997.
Cheng Q T, Zhou C W. The Fishes of Shandong Province[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1997.
- [3] 唐启升, 叶懋中. 山东近海渔业资源开发与保护[M]. 北京: 农业出版社, 1990.
Tang Q S, Ye M Z. Development and Protection of Fishery Resources in Shandong Coastal Waters [J]. Beijing: Agriculture Press, 1990.
- [4] 张秀梅, 王熙杰, 涂忠, 等. 山东省渔业资源增殖放流现状与展望[J]. 中国渔业经济, 2009, 27(2): 51-58.
Zhang X M, Wang X J, Tu Z, et al. Current status and prospect of fisheries resource enhancement in Shandong Province[J]. Chinese Fisheries Economics, 2009, 27(2): 51-58.
- [5] Kirkegaard E. Stock Enhancement and sea ranching as an alternative to traditional management[C]// Collected Papers of First International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching. Bergen Norway: University of Bergen, 1997: 8-11.
- [6] 李继龙, 王国伟, 杨文波, 等. 国外渔业资源增殖放流状况及其对我国的启示[J]. 中国渔业经济, 2009, 27(3): 111-123.
Li J L, Wang G W, Yang W B, et al. Fish resource enhancement abroad[J]. Chinese Fisheries Economics, 2009, 27(3): 111-123.
- [7] Blankenship H L, Leber K M. A responsible approach to marine stock enhancement[J]. American Fisheries Society Symposium, 1995, 15: 167-175.
- [8] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: A user's Guide[R]. Penang, Malaysia: University of British Columbia, 2005.
- [9] Christensen V, Walters C J. Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations[J]. Ecological Modelling, 2004, 172(2-4): 109-139.
- [10] 杨林林, 姜亚洲, 袁兴伟, 等. 象山港生态系统结构与功能的 Ecopath 模型评价[J]. 海洋渔业, 2015, 37(5): 399-408.
Yang L L, Jiang Y Z, Yuan X W, et al. Evaluation on the eco-

- system structure and function of Xiangshan Bay based on Ecopath model[J]. Marine Fisheries, 2015, 37(5): 399-408.
- [11] 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 W, Wang J J, Zuo P, 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.
- [12] 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 X M, Liu Y, Xu B D, et al. Ecosystem structure in the Haizhou Bay and adjacent waters based on Ecopath model[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2020, 42(6): 101-109.
- [13] 赵旭昊,徐东坡,任浣,等. 基于 Ecopath 模型的太湖鲢鳙生态容量评估[J]. 中国水产科学, 2021, 28(6): 785-795.
- Zhao X H, Xu D B, Ren L, et al. Assessment of the ecological carrying capacity of silver and bighead carp in the Taihu Lake based on Ecopath model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(6): 785-795.
- [14] Christensen V, Pauly D. Ecopath II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics[J]. Ecological Modelling, 1992, 61: 169-185.
- [15] 全龄. Ecopath——一种生态系统能量平衡评估模式[J]. 海洋水产研究, 1999, 20(2): 103-107.
- Tong L. Ecopath——a mass-balance modeling for ecosystem estimation[J]. Marine Fisheries Research, 1999, 20(2): 103-107.
- [16] 林群,单秀娟,王俊,等. 渤海中国对虾生态容量变化研究[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(4): 19-29.
- Lin Q, Shan X J, Wang J, et al. Changes in Chinese shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) carrying capacity of the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(4): 19-29.
- [17] 林群,李显森,李忠义,等. 基于 Ecopath 模型的莱州湾中国对虾增殖生态容量[J]. 应用生态学报, 2013, 24(4): 1131-1140.
- Lin Q, Li X S, Li Z Y, et al. Ecological carrying capacity of Chinese shrimp stock enhancement in Laizhou Bay of East China based on Ecopath model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 1131-1140.
- [18] Rahman M F, Lin Q, Shan X J, et al. Temporal changes of structure and functioning of the Bohai Sea ecosystem: Insights from Ecopath models[J]. Thalassas: An International Journal of Marine Sciences, 2019, 35(3): 625-641.
- [19] 吴忠鑫,张秀梅,张磊,等. 基于 Ecopath 模型的荣成俚岛人工鱼礁区生态系统结构和功能评价[J]. 应用生态学报, 2012, 23(10): 2878-2886.
- Wu Z X, Zhang X M, Zhang L, et al. Structure and function of Lido artificial reef ecosystem in Rongcheng of Shandong Province, East China: An evaluation based on Ecopath model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(10): 2878-2886.
- [20] 杨超杰,吴忠鑫,刘鸿雁,等. 基于 Ecopath 模型估算莱州湾朱旺人工鱼礁区日本鳎、脉红螺捕捞策略和刺参增殖生态容量[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(11): 168-177.
- Yang C J, Wu Z X, Liu H Y, et al. The fishing strategy of *Charybdis japonica* and *Rapana venosa* and the carrying capacity of *Apostichopus japonicus* in Zhuwang, Laizhou artificial reef ecosystem based on ecopath model[J]. Periodical of Ocean University of China, 2016, 46(11): 168-177.
- [21] 林群. 黄渤海典型水域生态系统能量传递与功能研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.
- Lin Q. Studies on the Ecosystem Energy Transfer and Function in the Typical Waters of Yellow and Bohai Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012.
- [22] 张波. 渤海鱼类食物关系[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(3): 11-22.
- Zhang B. Feeding ecology of fishes in the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(3): 11-22.
- [23] 魏秀锦,张波,单秀娟,等. 渤海银鲈的营养级及摄食习性[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 904-913.
- Wei X J, Zhang B, Shan X J, et al. Trophic levels and feeding habits of silver pomfret *Pampus argenteus* in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 904-913.
- [24] 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[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1308-1316.
- Mu X X, Zhang C, Zhang C L, et al. The fisheries biology of the spawning stock of *Scomberomorus niphonius* in the Bohai and Yellow Seas[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1308-1316.
- [25] 杨纪明. 渤海无脊椎动物的食性和营养级研究[J]. 现代渔业信息, 2001(9): 8-16.
- Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea invertebrates[J]. Modern Fisheries Information, 2001(9): 8-16.
- [26] 詹秉义. 渔业资源评估[M]. 北京: 农业出版社, 1995: 257-261.
- Zhan B Y. Fish Stock Assessment[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 257-261.
- [27] Kavanagh P, Newlands N, Christensen V, et al. Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models[J]. Ecological Modelling, 2004, 172(2-4): 141-149.
- [28] Odum W E, Heald E J. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community[J]. Estuarine Research, 1975, 1: 265-286.
- [29] Hannon B. The structure of ecosystems[J]. Journal of Theoretical Biology, 1973, 41(3): 535-546.
- [30] Libralato S, Christensen V, Pauly D. A method for identifying keystone species in food web models[J]. Ecological Modelling, 2006, 195: 153-171.
- [31] Byron C, Link J, Costa-Pierce B, et al. Calculating ecological carrying capacity of shellfish aquaculture using massbalance modeling: Narragansett Bay, Rhode Island[J]. Ecological Modelling, 2011, 222(10): 1743-1755.
- [32] Jiang W, Gibbs M T. Predicting the carrying capacity of bivalve shellfish culture using a steady, linear food web model[J]. Aquaculture, 2005, 244(1-4): 171-185.
- [33] Morissette L. Complexity, Cost and Quality of Ecosystem Models and Their Impact on Resilience: A Comparative Analysis, with Emphasis on Marine Mammals and the Gulf of St. Lawrence[D]. Vancouver: University of British Columbia, 2007.
- [34] Odum E P. The strategy of ecosystem development[J]. Science, 1969, 164(3877): 262-270.
- [35] 崔鹏辉. 基于 EwE 的海洋平台生态效应评估[D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2020.
- Cui P H. Assessment of the Ecological Effects of Offshore Platform Based on EwE model[D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University of China, 2020, 46(11): 168-177.

- versity, 2020.
- [36] 林群, 王俊, 袁伟, 等. 捕捞和环境变化对渤海生态系统的影响[J]. 中国水产科学, 2016, 23(3): 619-629.
Lin Q, Wang J, Yuan W, et al. Effects of fishing and environmental change on the ecosystem of the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(3): 619-629.
- [37] 窦硕增, 杨纪明. 渤海南部牙鲆的食性及摄食的季节性变化[J]. 应用生态学报, 1993, 4(1): 74-77.
Dou S Z, Yang J M. Feeding habit and seasonal variation of ingesting of left-eyed flounder in south Bohai Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1993, 4(1): 74-77.
- [38] 殷禄阁, 张立坤, 宫春光. 牙鲆的增殖放流技术[J]. 河北渔业, 2008(7): 25-27+48.
Yin L G, Zhang L K, Gong C G. Technology of proliferation and release of *Paralichthys olivaceus*[J]. Hebei Fisheries, 2008(7): 25-27+48.
- [39] Lindeman R L. The trophic-dynamical aspect of ecology[J]. Ecology, 1942, 23(4): 399-418.
- [40] 陈大刚, 刘长安, 张树本. 黄渤海比目鱼类的消化器官与食性特征的比较分析[J]. 山东海洋学院学报, 1981, 11(1): 87-106.
Chen D G, Liu C A, Zhang S B. Comparative analysis of the digestive organs and feeding characteristic of *Pleuronectiformes* from the Yellow Sea and Bohai[J]. Journal of Shandong College of Oceanology, 1981, 11(1): 87-106.
- [41] Geers T M, Pikitch E K, Frisk M G. An original model of the northern Gulf of Mexico using Ecopath with Ecosim and its implications for the effects of fishing on ecosystem structure and maturity[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2016, 129: 319-331.
- [42] 吕红健. 许氏平鲈和褐牙鲆标志技术与标志放流追踪评价[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
Lv H J. Experimental Studies of Marking Techniques and Mark-Recapture for Juvenile Black Rockfish (*Sebastes schlegelii*) and Japanese Flounder (*Paralichthys olivaceus*) [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013.
- [43] 杨林林, 姜亚洲, 袁兴伟, 等. 象山港典型增殖种类的生态容量评估[J]. 海洋渔业, 2016, 38(3): 273-282.
Yang L L, Jiang Y Z, Yuan X W, et al. Ecological carrying capacity of typical enhancement species in Xiangshan Bay[J]. Marine Fisheries, 2016, 38(3): 273-282.

Ecological Carrying Capacity of *Paralichthys olivaceus* of the Adjacent Waters of Changshan Islands Estimated with Ecopath Model

Xu Xiaohui¹, Yin Jie¹, Liu Shude², Ji Yupeng^{1,3}, Xue Ying^{1,3,4}, Ren Yiping^{1,3,4}, Xu Binduo^{1,3,4}

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

Abstract: Ecological carrying capacity of enhanced species is fundamental to the implementation of stock enhancement. In order to provide a reference for determining the reasonable release number of *Paralichthys olivaceus* enhancement in the adjacent waters of Changshan Islands, an Ecopath model consisted of 29 functional groups of the Changshan Islands ecosystem was developed based on the data of the fishery resources and ecological environment in the adjacent waters of Changshan Islands collected in 2016 and 2017. The overall energy flow characteristics of the ecosystem were examined, and the ecological carrying capacity of *P. olivaceus* in stock enhancement was assessed using the Ecopath model. The results showed that the trophic levels of functional groups varied between 1.00 and 4.57 in the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem. The total energy conversion efficiency was 6.23%. The total primary production/total respiration (TPP/TR) was 1.47, and total primary production/total biomass (TPP/TB) was 26.87. Finn's cycling index was low (FCI = 6.91%) and system connectance index was low (CI = 0.24). In the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem, the ecological carrying capacity of *P. olivaceus* was 0.014 3 t · km⁻², which was 1.55 times the current biomass of *P. olivaceus*. The total energy conversion efficiency increased a little when the biomass of *P. olivaceus* reached the ecological capacity, which did not have impact on total consumption, total export and other parameters in the adjacent waters of Changshan Islands ecosystem.

Key words: *Paralichthys olivaceus*; Changshan Islands; Ecopath model; ecological carrying capacity; energy flow