

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.17335

基于 Ecopath 模型的胶州湾生态系统比较研究

马孟磊^{1,2}, 徐姗楠¹, 许友伟¹, 张魁¹, 袁伟³, 陈作志¹

1. 中国水产科学研究院 南海水产研究所, 农业部南海海外渔业开发重点实验室, 广东 广州 510300;

2. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306;

3. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071

摘要: 文章根据 2015–2016 年胶州湾渔业资源与生态环境调查数据, 并收集 20 世纪 80 年代胶州湾渔业资源数据, 利用 Ecopath with Ecosim 6.5 (EwE) 软件构建了由 21 个功能组组成的胶州湾 1980–1982 年和 2015–2016 年两个时期的 Ecopath 模型, 比较分析了不同时期胶州湾生态系统结构和功能变化以及系统发育特征。研究结果显示, 与 1980–1982 年生态系统相比, 胶州湾 2015–2016 年生态系统中大型底层鱼类生物量减少, 菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)生物量提高, 渔获物产出以菲律宾蛤仔为主, 渔获平均营养级降低, 系统能量转化效率从 1980–1982 年的 15.83% 提高到 2015–2016 年的 16.35%, 能量流动始终以牧食食物链为主。关键种分析表明, 胶州湾生态系统两个时期的关键种均为菲律宾蛤仔。此外, 与 1980–1982 年生态系统相比, 2015–2016 年胶州湾生态系统整体规模增大, 净生产量提高 5 倍, 系统总初级生产量与总呼吸量的比值由 1980–1982 年的 1.267 提高到 2015–2016 年的 2.518, 系统连接指数、杂食指数与 Finn's 循环指数和平均路径长度均减小, 说明在过去 30 多年胶州湾生态系统成熟度和稳定性不断降低, 发育过程出现由成熟向幼态的逆行演替现象, 目前处于不稳定的幼态阶段。

关键词: Ecopath 模型; 胶州湾; 结构和功能; 生态系统特征

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005–8737–(2018)02–0413–10

胶州湾因其自然环境优越, 具有丰富的渔业资源, 历来是沿岸渔民赖以生存的基础。20 世纪 80 年代, 中国科学院海洋研究所针对胶州湾的渔业资源和生态环境进行了系统的调查研究, 调查表明湾内鱼类种类有 110 多种, 其中以梭鱼(*Liza haematocheilus*)、斑鲆(*Konosirus punctatus*)和褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)等为优势种^[1]。目前, 多次渔业资源调查显示, 胶州湾渔业资源种类在 50 种左右^[2–3], 优势种主要以虾虎鱼科鱼类占优势。对比可发现, 近 30 年来胶州湾渔业资源群落结构发生了显著变化, 渔业生物种类不断减少。此外, 自 20 世纪 90 年代起, 开始在胶州湾底播菲律宾蛤仔, 以维持其强大的市场需求, 近年来菲律宾蛤

仔增养殖业已成为胶州湾重要的特色渔业, 其对生态系统的影响也引起了人们的广泛关注^[4]。

Ecopath 模型最初由 Polovina^[5]在 1984 年提出, 根据营养动力学原理, 描述平衡生态系统中各功能组生物生产和消耗的能量流动; 随后与 Ulanowicz^[6]的能量分析生态学理论相结合, 逐步发展成为一种分析生态系统能量流动、评价系统发育状况的分析方法。目前, 生态通道模型已在全球包括海洋、湖泊、水库等 100 多个水生生态系统中得到广泛应用^[7–8]。近年来, 利用该模型比较不同时期同一生态系统的变化过程受到了广泛的关注; González 等^[9]和 Rakshit 等^[10]利用 Ecopath 模型分别分析了 Tongoy 湾和印度胡克利河口不同时期的生

收稿日期: 2017-09-15; 修订日期: 2017-10-11.

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2015CB452904); 广东省自然科学基金项目(2015A030313785); 广州市科技计划项目珠江科技新星专项(2014J2200020).

作者简介: 马孟磊(1992–), 男, 硕士研究生, 从事渔业资源和海洋生态研究. E-mail: nysymml@163.com

通信作者: 陈作志, 男, 博士, 研究员, 主要从事渔业资源和海洋生态研究. E-mail: zzchen2000@163.com

态系统特征变化情况; Kong 等^[11]和 Natugonza 等^[12]分别研究了中国巢湖 20 世纪 50 年代至 21 世纪初和东非维多利亚湖 1971–2014 年间湖泊的生态系统结构和功能, 这些研究对不同水域生态系统的未来管理提供了参考。本文根据胶州湾 2015–2016 年的渔业资源与生态环境调查数据, 搜集整理 20 世纪 80 年代胶州湾渔业资源调查数据^[1], 分别构建了 2015–2016 年和 1980–1982 年胶州湾生态系统 Ecopath 模型, 意图通过对比不同时期胶州湾生态系统营养级结构、能量转化效率和系统发育特征等差异, 探讨人类活动对胶州湾生态系统的影响, 旨在为恢复胶州湾渔业资源, 实现其生态系统平衡发展提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

胶州湾位于山东半岛南部, 与黄海相连(35°38′~36°18′N, 120°05′~120°23′E), 是一个典型的温带半封闭浅海海湾, 南北长 33 km, 东西宽 28 km, 海域面积 343.1 km², 平均水深 7 m, 大部分水深不超过 5 m; 其沿岸河流众多, 有大沽河、洋河、白沙河等十几条河流注入胶州湾, 其中以大沽河水流量最大^[13]。胶州湾因受地理位置、气候、水深的影响, 水温有明显的季节变化, 夏季最高, 平均水温 25.0~27.3℃, 冬季最低, 平均 2.3~3.3℃, 5 月至 11 月初水温多在 15℃以上; 海水盐度受降水、蒸发及沿岸水和外海水影响, 呈现明显的区域和季节变化特征, 雨季盐度值较低^[14]。

1.2 研究方法

Ecopath 模型在建立过程中以多个相互关联的功能组定义生态系统, 功能组分别为有机碎屑、浮游植物、浮游动物、底栖生物和一组规格与生态特性相同的鱼类等, 这些功能组要能够代表研究区域整个生态系统的运行状况。模型中每个功能组的输入与输出相等, 即生产量与捕食死亡、其他死亡和产出量之和相等, 每一个功能组用一个线性方程定量表示^[15]:

$$B_i \times (P/B)_i \times EE_i - \sum_{j=1}^K B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ij} - EX_i = 0$$

其中, B_i 为第 i 组功能组的生物量, $(P/B)_i$ 为生产量

与生物量比值, $(Q/B)_i$ 是消费量与生物量的比值, DC_{ij} 是被捕食组 i 占捕食组 j 的总捕食量的比例, EE_i 为第 i 组的生态营养转化效率, EX_i 为产出量(包括捕捞量和迁移量)。模型在建立过程中需要输入的参数为 B_i 、 $(P/B)_i$ 、 $(Q/B)_i$ 、 EE_i 、 DC_{ij} 和 EX_i , 其中前 4 个参数可以有一个为未知, 由模型通过其他参数求出, 其他参数则必须输入, 一般情况下因 EE_i 较难从调查中获得, 通常将其设定为未知数, 且在平衡系统中其值介于 0~1。

1.3 功能组划分

根据胶州湾生态系统生物种类、生物学特征和食性特点, 同时为保证两个时期的模型更具可比性, 故将两个模型均划分为 21 个功能组, 包括: 浮游植物、浮游动物、底栖动物、菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)、虾类、蟹类、头足类、水母、鲣类、其他中上层鱼类、鲆鲽类、六线鱼类、虾虎鱼科鱼类、锦鲷科鱼类、梭鱼(*Liza haematocheilus*)、石首鱼科类、鲉形目鱼类、其他肉食性底层鱼类、其他底层鱼类、魮鲷类、碎屑组等(表 1)。这些功能组基本覆盖了胶州湾生态系统的结构和能量流动过程, 另外考虑到胶州湾不同年代物种及优势种的差异, 虽每个功能组名称相同, 其包含物种有所不同, 但限于篇幅原因, 表 1 未将所有物种全部列出。

1.4 数据来源

本文 2015–2016 模型功能组数据主要来源于 2015–2016 年 4 个季度的胶州湾渔业资源与生态环境调查数据, 调查通过“黄海星”号拖网渔船实施, 功能组生物量由扫海面积法计算得出, 部分功能组参考历史文献^[16], 1980–1982 模型生物量数据主要参考刘瑞玉等^[1]20 世纪 80 年代胶州湾渔业资源调查数据。鱼类的 P/B 值等于瞬时总死亡率值 Z , 可利用 Gulland^[17]提出的总渔获量曲线法来估算 Z , 其中的自然死亡系数 M 则采用 Pauly^[18]的经验公式估算。 Q/B 值则可根据 Palomares 和 Pauly^[19]提出的尾鳍外形比的多元回归模型来计算。本文中 P/B 和 Q/B 值主要参考了与胶州湾生态特征相似的同纬度研究模型的数据, 并根据胶州湾物种组成变化情况进行适当调整^[20–23]。功能组食物组成数据主要来自鱼类胃含物分析和已

表 1 胶州湾 Ecopath 模型的功能组及主要种类组成
Tab. 1 Functional groups and main species checklist based on Ecopath model in Jiaozhou Bay

编号 No.	功能组 functional group	种类组成 species composition
1	浮游植物 phytoplankton	硅藻、甲藻等
2	浮游动物 zooplankton	桡足类、毛颚类、介形类、鱼卵等
3	底栖动物 zoobenthos	环节类、节肢类、棘皮类、软体类、纽形类等
4	菲律宾蛤仔 <i>Ruditapes philippinarum</i>	菲律宾蛤仔
5	虾类 penaeid prawns	鹰爪虾、细巧仿对虾、日本鼓虾、脊腹褐虾、脊尾白虾、中国明对虾、口虾蛄等
6	蟹类 crab	双斑蟳、日本蟳、三疣梭子蟹、绒毛细足蟹、日本关公蟹等
7	头足类 Cephalopods	日本枪乌贼、金乌贼、双喙耳乌贼、长蛸、短蛸、曼氏无针乌贼等
8	水母 jellyfish	水螅水母类、钵水母、栉水母等
9	鳀科 Engraulidae	鳀、赤鼻棱鳀、中颌棱鳀、日本鳀等
10	其他中上层鱼类 other pelagic fishes	青鳞小沙丁鱼、黄鲫、鲐、竹筴鱼、蓝圆鲹、沟鲹等
11	鲷形类 Peuronetiformes	褐牙鲆、大菱鲆、钝吻黄盖鲷、石鲷、星突江鲷、短吻红舌鲷、长吻红舌鲷、窄体舌鲷等
12	六线鱼科 Hexagrammidae	大泷六线鱼、欧氏六线鱼等
13	虾虎鱼科 Gobiidae	六丝钝尾虾虎鱼、纹缟虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、中华栉孔虾虎鱼、长丝虾虎鱼、红狼牙虾虎鱼等
14	锦鲷科 Pholididae	方氏云鲷、云鲷、长绵鲷等
15	梭鱼类 barracuda	梭鱼、斑鰭等
16	石首鱼科 Sciaenidae	小黄鱼、皮氏叫姑鱼、白姑鱼等
17	鲉形目 scorpaeniformes	许氏平鲉、褐菖鲉、铠平鲉、虎鲉、绿鳍鱼、鲷、细纹狮子鱼等
18	其他肉食性底层鱼类 other carnivorous demersal fishes	黄鲛鲷、带鱼、康吉鳗科鱼类、小带鱼等
19	其他底层鱼类 other demersal fishes	细条天竺鱼、尖海龙、多鳞鱮等
20	魟鳐类 rays and skates	孔鳐、江鳐、史氏鳐、美鳐、斑鳐等
21	碎屑组 detritus	动物排泄物及尸体等

有食性分析研究结果^[24-26]。生态营养转化效率在本文模型中主要通过调试模型根据其他参数进行推算。

2 结果与分析

2.1 系统结构和能流分布

表 2 为不同时期胶州湾生态系统 Ecopath 模型结果。从表中可见, 1980–1982 模型的营养级范围为 1~4.409, 2015–2016 年为 1~4.383, 营养级下降主要表现在 2015–2016 年大型鱼类的营养级下降, 下降幅度为 0.1~0.2; 相较于 1980–1982 模型, 2015–2016 模型中除了菲律宾蛤仔的能量转化效率提高, 其他各功能组的能量转化效率均呈下降趋势, 主要原因可能是菲律宾蛤仔捕捞量的提高; 就生物量而言, 除初级生产者 and 菲律宾蛤仔的生物量增加外, 其他功能组的生物量均大幅下降。

表 3 为不同年代胶州湾生态系统生物量、生产量和总流量等在各聚合营养级间的分布情况。

从表中可以看出, 现阶段胶州湾生态系统生物量、生产量、流向碎屑量和总流量相较于 20 世纪 80 年代均有所提高, 系统规模有所增大, 各营养级能量结构仍呈金字塔状。从生物量方面看, 两个模型中都是第 II 营养级的生物量最高, 且现阶段(2015–2016 年)胶州湾生态系统中第 II 营养级的生物量高于 80 年代, 而第 III 营养级远低于 80 年代, 这一现象也与现阶段胶州湾的调查结果相吻合。同时, 结合表 2 可以说明胶州湾菲律宾蛤仔的生物量不断增加是造成现阶段第 II 营养级的生物量提高的主要原因, 而捕捞造成的高营养级的鱼类在不断减少使第 III 营养级生物量较低。从生产量来说, 现阶段胶州湾的总生产量远远高于 80 年代, 是 1980–1982 模型的 5 倍, 且生产量的增量主要来自于第 I 和 II 营养级。就能量流向碎屑量来说, 1980–1982 模型流向碎屑量占系统总流量的 22.82%, 而 2015–2016 模型占 30.72%, 流向碎屑量有所提高。同时从表中可以看出, 在 20 世

表 2 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统 Ecopath 模型功能组参数(斜体为模型计算的参数)
Tab. 2 Input and output (in italic) parameters of Ecopath model in Jiaozhou Bay in 1980–1982 and 2015–2016

功能组 functional group	1980–1982					2015–2016				
	营养级 trophic level	生物量 biomass	生产量 /生物量 production /biomass	消费量 /生物量 consumption /biomass	转化效率 ecotrophic efficiency	营养级 trophic level	生物量 biomass	生产量 /生物量 production /biomass	消费量 /生物量 consumption /biomass	转化效率 ecotrophic efficiency
1	1.000	26.000	120.00	—	0.754	1.000	38.000	150.00	—	0.430
2	2.000	18.000	25.00	125.00	0.132	2.000	4.000	25.00	125.00	0.052
3	2.053	45.000	7.00	24.00	0.570	2.053	30.000	7.00	24.00	0.465
4	2.021	25.000	5.65	26.30	0.888	2.021	100.000	5.65	26.90	0.988
5	2.626	4.700	8.00	28.00	0.957	2.626	0.380	8.00	28.00	0.704
6	2.521	1.800	3.50	12.00	0.806	2.679	0.120	3.50	12.00	0.597
7	3.201	1.180	3.00	15.00	0.836	3.201	0.170	3.00	15.00	0.483
8	2.905	0.045	5.00	25.00	0.356	2.905	0.045	5.00	25.00	0.356
9	3.188	2.280	3.00	9.70	0.982	3.196	0.160	3.00	9.70	0.718
10	3.149	2.420	1.50	9.00	0.890	3.150	0.130	1.70	9.00	0.582
11	4.109	1.300	1.55	6.70	0.768	3.924	0.008	1.60	6.90	0.478
12	3.764	0.250	1.24	4.30	0.823	3.793	0.005	1.24	4.30	0.645
13	3.434	3.350	1.69	5.50	0.933	3.360	0.150	1.59	5.50	0.832
14	3.339	1.480	1.50	6.50	0.942	3.292	0.100	1.50	6.50	0.626
15	2.477	11.000	1.52	5.40	0.750	2.477	0.040	1.52	5.40	0.654
16	3.961	1.340	1.60	5.70	0.923	3.779	0.012	1.66	5.90	0.814
17	4.260	0.850	1.30	4.70	0.606	4.124	0.008	1.30	4.70	0.424
18	4.245	1.100	0.90	3.80	0.758	4.170	0.016	0.90	3.80	0.486
19	3.374	1.500	1.50	5.10	0.978	3.391	0.050	1.50	5.10	0.625
20	4.409	0.100	0.59	5.20	0.169	4.383	0.003	0.59	5.20	0.339
21	1.000	30.000	—	—	0.763	1.000	50.000	—	—	0.324

表 3 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统生物量、生产量、流向碎屑量和总流量在各营养级的分布
Tab. 3 Comparison between distribution of biomass, production, flows to detritus and throughput at aggregated trophic levels in Jiaozhou Bay ecosystem in 1980–1982 and 2015–2016

营养级 trophic level	1980–1982				2015–2016			
	生物量 biomass	生产量 production	流向碎屑量 flow to detritus	总流量 throughput	生物量 biomass	生产量 production	流向碎屑量 flow to detritus	总流量 throughput
VI	0.0603	0.0433	0.0781	0.201	0.000406	0.000157	0.000602	0.00194
V	1.01	0.701	1.378	5.344	0.0106	0.0053	0.0183	0.0608
IV	6.43	2.706	9.334	39.06	0.19	0.136	0.421	1.428
III	18.42	8.243	46.22	203	2.96	11.94	15.00	67.67
II	96.80	129.2	1360	4020	132.2	547.0	986.7	3825
I	56.00	517.2	768.2	5305	88.00	2877	3252	9954
合计 total	178.72	658.1	2185	9573	223.36	3436	4254	13848

纪 80 年代流向碎屑的能量主要来自第 II 营养级, 占总量的 62.24%, 而目前碎屑主要来自第 I 营养级, 且占流向碎屑总量的 76.44%, 说明现阶段胶州湾生态系统有较多能量未被充分利用, 且主要集中在第 I 营养级。

2.2 各营养级能量转化效率比较

由于能量来源的不同, 在胶州湾生态系统中

主要存在两条能量流动路径: 来源于初级生产者的牧食食物链和来源于碎屑的碎屑食物链, 1980–1982 年和 2015–2016 年两个时期的能量流动均以牧食食物链为主, 所占比例分别为 58%和 59%。表 4 为不同时期不同能量来源的胶州湾生态系统各营养级的能量转化效率, 从表中可以看出, 除了第 II 营养级(I→II)外, 20 世纪 80 年代各营养级

的转化效率均高于 2015 年,且两个时期均是第 III 营养级转化效率最高,分别为 23.31%和 19.76%,结合该营养级的生物量和捕捞量可以知道,该营养级生物为主要的渔业捕捞对象是其转化效率较高的原因。同时,2015–2016 模型第 II 营养级转化效率高于 1980–1982 模型的主要原因在于现阶段滤食性菲律宾蛤仔生物量大幅提高,摄食浮游植物等初级生产者,从而提高了该营养级的转化效率,这同样揭示了 1980–1982 年期间该转化效率较低的原因。在系统平均转化效率方面,现阶段来源于初级生产者的转化效率为 16.22%,高于 20 世纪 80 年代的 14.67%,而来源于碎屑的转化效率 15.76%则低于 80 年代的 17.13%;1980–1982 年胶州湾生态系统的总体转化效率为 15.83%,低于 2015–2016 年的 16.35%。

2.3 系统关键种分析

在 Ecopath 模型中定义关键种为在生态系统中生物量相对较少但在食物网中起结构性作用的物种,其种群数量变化对其他物种生物丰度变化乃至整个生态系统变化起重要作用。一般来说,在成熟的生态系统中海洋哺乳动物和肉食性鱼类等顶级捕食者关键度指数较高,在生态系统中处于关键种地位。模型中通过关键度指数及相对总影响来辨别关键种,关键种的关键度指数值一般接近或大于 0^[27-28]。图 1 和图 2 分别为 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统功能组关键度指数分布图,从图中可以看出,近 30 年来由于菲律宾蛤仔生物量及输出量巨大,其关键度指数和总影响均排在第一位,关键度指数处于第二位的为浮游动物,由于其在摄食浮游植物的同时又作

为高营养级生物的饵料,在系统能量流动中具有重要作用,因而在近海生态系统中关键度指数相对较高,这也是近岸生态系统的普遍规律。通过两个时期的对比发现,在胶州湾 1980–1982 年生态系统中,除菲律宾蛤仔和浮游动植物外,鲆鲽类和其他肉食性底层鱼类关键度指数相对较高,而在 2015–2016 模型中它们的关键度指数大幅下降,造成除菲律宾蛤仔外系统没有其他明显的关键种。总体而言,胶州湾两个时期关键种均为菲律宾蛤仔,关键种变化表现为本应作为关键种的大型底层鱼类缺失,对系统的相对总影响较小,关键种的影响效应并不明显。

2.4 胶州湾生态系统总特征比较

表 5 为 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统总体特征参数表。系统规模用系统总流量表示,从表 5 可以看出,2015–2016 年胶州湾生态系统每年的系统总流量为 13884.680 t/km,相较于 1980–1982 年的 9630.037 t/km,系统总流量增加 44.18%,表明系统规模增大;而流向碎屑总量为 4254 t/km²,相比于 1980–1982 年增加了 94.66%,有较多能量未被利用即在系统中沉积;另外,2015–2016 年生态系统净生产量更为 1980–1982 年的 5.2 倍,达到了 3435.939 t/km²;这些指标皆表明,从 20 世纪 80 年代到现在,胶州湾在海域面积不断缩小的同时,系统规模不断增大,系统成熟度则在降低,尤其是反映系统成熟度的重要指标总初级生产量与总呼吸量的比值,更是从 20 世纪 80 年代的 1.267(比值越接近于 1,系统成熟度越高),增加到现阶段的 2.518,更反映了系统的不成熟。从系统稳定度方面进行比较,系

表 4 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统各营养级的转化效率
Tab. 4 Comparison of transfer efficiency of aggregated trophic levels in the Jiaozhou Bay ecosystem in 1980–1982 and 2015–2016

营养级 trophic level	1980–1982			2015–2016		
	生产者 primary producer	碎屑 detritus	总能流 all flows	生产者 primary producer	碎屑 detritus	总能流 all flows
II	6.90	10.25	8.26	17.21	14.04	16.07
III	22.71	23.62	23.31	18.31	20.13	19.76
IV	20.28	20.78	20.61	13.55	13.85	13.76
V	18.32	18.57	18.49	11.90	11.92	11.92
VI	16.61	16.80	16.74	—	10.54	10.46
平均 mean	14.67	17.13	15.83	16.22	15.76	16.35

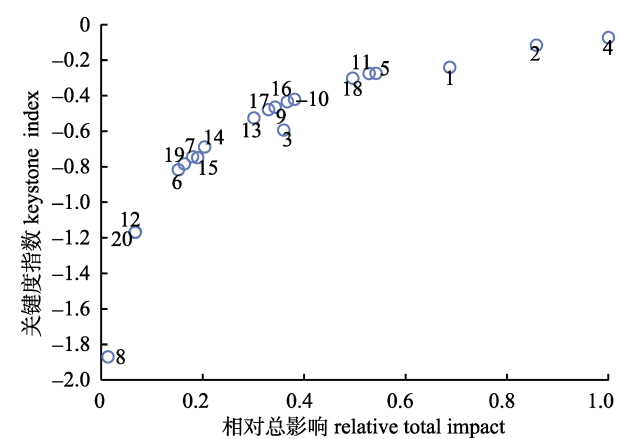


图 1 1980–1982 年胶州湾生态系统关键度指数分布
图中数字对应功能组编号.

Fig. 1 Keystoneness index and relative overall effect of the function groups in Jiaozhou Bay ecosystem during 1980–1982
Numbers in the figure represent the number of functional groups in the model.

统连接指数、杂食指数和 Finn’s 循环指数等这些表征系统食物网联系复杂程度的指标, 其值越大表明系统更稳定。然而, 系统连接指数和杂食指数从 1980–1982 年的 0.268 和 0.136 减小为 0.248 和 0.116, Finn’s 循环指数和平均路径长度也大幅减小, 食物链变短, 功能组间相互影响小, 说明胶州湾生态系统正处于不稳定、容易受外界环境

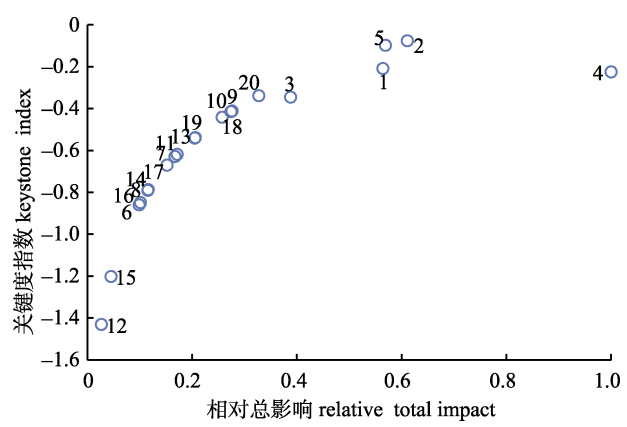


图 2 2015–2016 年胶州湾生态系统关键度指数分布
图中数字对应功能组编号.

Fig. 2 Keystoneness index and relative overall effect of the function groups in Jiaozhou Bay ecosystem during 2015–2016
Numbers in the figure represent the number of functional groups in the model.

干扰的状态。在 Ecopath 模型中, 用置信指数衡量所建模型数据来源的可靠性, 进而表征模型的可信度。从表 5 可以看出, 2015–2016 模型系统显示了较高的置信指数, 为 0.568, 而 1980–1982 模型因采用文献计量方法采集数据, 虽数据精度有所下降, 但依然达到 0.505, 表示这两个模型可信度均较高。

表 5 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统总特征参数比较

Tab. 5 Comparison of statistics for Jiaozhou Bay ecosystem Ecopath model between 1980–1982 and 2015–2016

系统参数 system statistics	年份 year	
	1980–1982	2015–2016
系统总流量/[t/(km ² ·a)] total system throughput	9630.037	13884.680
总消费量/[t/(km ² ·a)] sum of all consumption	4324.721	3930.683
总呼吸量/[t/(km ² ·a)] sum of all respiratory flows	2461.885	2264.061
流向碎屑总量/[t/(km ² ·a)] sum of all flows to detritus	2185.316	4254.000
系统总生产量/[t/(km ² ·a)] sum of all production	4117.892	6580.486
总净初级生产量/[t/(km ² ·a)] calculated total net primary production	3120.000	5700.000
系统净生产量/[t/(km ² ·a)] net system production	658.115	3435.939
总生物量/[t/(km ² ·a)] total biomass (excluding detritus)	148.715	173.397
总初级生产量/总呼吸量 total primary production/total respiration	1.267	2.518
总初级生产量/总生物量 total primary production/total biomass	20.98	32.873
总生物量/总流量 total biomass/total primary production	0.015	0.012
渔获物平均营养级 mean trophic level of the catch	2.117	2.023
系统连接指数 connectance index	0.268	0.248
系统杂食指数 system omnivory index	0.136	0.116
系统置信指数 pedigree index	0.505	0.568
Finn’s 循环指数 Finn’s cycling index	11.61	4.269
Finn’s 平均路径长度 Finn’s mean path length	3.087	2.436

3 讨论

通过建立 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统 Ecopath 模型, 对比两个时期各营养级生物量可以发现, 除菲律宾蛤仔外, 胶州湾鱼类资源衰退严重, 常见的重要经济种及顶级捕食者生物量减少尤其显著, 牙鲆等作为 20 世纪 80 年代优势经济鱼种, 现阶段在胶州湾内野生种几乎绝迹。陈作志等^[15]在研究中国北部湾 20 世纪 60 年代与 90 年代渔业资源衰退前后的生态系统变化时指出, 北部湾 60 年代顶级捕食者的生物量是 90 年代的 32 倍, 大中型鱼类生物量大幅下降; 同样, Preikshot^[29]指出乔治亚海峡从 1980–2010 年间高营养级鱼类生物量也呈下降趋势, 说明胶州湾高营养级鱼类的衰退趋势与全球情况基本相符。然而, 与其他地区不同的是, 胶州湾在鱼类生物量减少时系统总生物量则增加 16.6%, 且其结构趋向不合理, 从表 3 中可以看出, 1980–1982 年生态系统中各营养级生物量及总流量分布相对较为合理, 虽然低营养级生物量占据总生物量的大部分, 而高营养级(III、IV)鱼类所占比例仍可达到 14% 左右, 而 2015–2016 年生态系统高营养级鱼类生物量所占比例仅为 1.5%, 相差近 10 倍。胶州湾生态系统生物量的变化也造成其生态系统群落组成乃至系统控制机制的变化。20 世纪 80 年代以前, 胶州湾鱼类资源相对丰富, 且捕捞对象主要以底层鱼等高营养级鱼类为主, 而现阶段菲律宾蛤仔占据胶州湾生态系统生物量的绝大部分, 说明胶州湾生态系统群落组成可能从主要以鱼类为主转变为以底栖贝类(菲律宾蛤仔)为主, 且菲律宾蛤仔作为主要的中低营养级生物影响胶州湾生态系统的能量流动和生态系统特征变化。Zhang 等^[30]在研究 20 世纪 80–90 年代缅甸湾生态系统由底层鱼为主转变为以美洲螯龙虾为主的生态系统情况时提出, 缅甸湾生态系统鱼类资源的减少不是简单的物种更替, 而是营养结构乃至机制的转变, 即生态系统控制机制由以顶级捕食者为主导的下行控制转变为以低营养级饵料生物为主导的上行控制或者以中营养级生物为主导的“蜂腰型”控制。Ruzicka 等^[31]研究加利福尼亚北部海域

磷虾等生物对其生态系统能量流动的影响时同样提出类似结果。对于胶州湾来说, 菲律宾蛤仔是否会导致胶州湾生态系统控制机制的变化还需进一步探讨。

生态系统营养级的变化是胶州湾生态系统特征变化的重要表现, 从 1980–1982 至今胶州湾各鱼类营养级均呈下降趋势, 从表 2 可以看出, 受渔业捕捞的影响大型鱼类营养级下降更为明显。同时, 由于胶州湾渔业资源开发时期较早, 胶州湾大型鱼类资源不断减少, 从 20 世纪 80 年代起胶州湾渔业资源的捕捞种类逐渐集中在以菲律宾蛤仔为主的贝类捕捞中, 1980–1982 年的渔获物平均营养级为仅 2.117, 相比同期其他海域, 渔获营养级相对较低, 而 2015–2016 年更是降低到 2.023, 接近于菲律宾蛤仔的营养级, 这与 Pauly^[32]提出的全球渔获营养级每 10 年平均下降 0.05 大致吻合。但值得注意的是, 该渔获营养级的值与中国北部湾^[15](2.92)、海州湾^[33](3.59)和大亚湾^[34](2.73)相比明显较低, 其原因可能是近年来菲律宾蛤仔捕捞量不断增加, 从而降低了系统平均渔获物营养级, 同时也说明菲律宾蛤仔正成为胶州湾的主要渔业之一。

由于捕捞和生态环境变化造成胶州湾海洋生物资源种类减少、质量下降, 并由此引发胶州湾生态系统演变过程中成熟度和稳定性的下降也是胶州湾生态系统发生变化的重要信号。通过构建 1980–1982 年和 2015–2016 年胶州湾生态系统 Ecopath 模型, 可以从多个指标量化胶州湾生态系统发育过程变化。从两个模型的系统参数来看, 在过去 30 多年间系统规模不断扩大, 这与受人类活动影响强烈的北部湾、缅甸湾以及地中海西北部^[35]生态系统演变过程相同。杨东方等^[36]指出, 近年来胶州湾沿岸营养盐输入不断增加, 浮游植物生物量提高; 贾怡然^[37]认为由于填海造陆影响胶州湾自净能力和湾内外海水交换, 进一步造成污染加剧, 赤潮频发。由此可见, 胶州湾系统规模扩大的主要原因是填海造陆、海水养殖和生活及工业污水排放等造成营养盐输入增加, 系统初级生产量提高所致。随着胶州湾系统总流量的增大, 系统总初级生产量与总呼吸量的比值也不断增大,

2015–2016 模型中该值为 2.518, 比南海北部^[38]和墨西哥湾北部^[39]生态系统的值小, 说明胶州湾生态系统状况好于南海北部和墨西哥湾北部, 但从胶州湾本身历史演变情况来看, 2015–2016 模型值为 1980–1982 的 2 倍, 表明系统中有更多的初级生产未被充分利用, 其生态系统成熟度在下降, 系统正在“退化”, 这也可从流向碎屑总量反映出来, 不成熟阶段碎屑沉积量较大。从系统稳定度来说, 现阶段与 1980–1982 年相比, 胶州湾生态系统的连接指数和杂食指数等值减小, 与 20 世纪 80–90 年代同样不稳定的本格拉^[40]北部生态系统和黑海^[41]生态系统的变化情况一致, 且与它们的 Finn's 平均路径长度及系统杂食指数接近, 但低于孟加拉湾^[42]海域的生态系统值, 综合表明胶州湾生态系统正处于不稳定的退化阶段。

参考文献:

- [1] Liu R Y. Ecology and Living Resources of Jiaozhou Bay [M]. Beijing: Science Press, 1992. [刘瑞玉. 胶州湾生态学和生物资源[M]. 北京: 科学出版社, 1992.]
- [2] Zeng H H, Xu B D, Xue Y, et al. Study on fish species composition and seasonal variation in the shallow waters of Jiaozhou Bay[J]. Periodical of Ocean University of China, 2012, 42(1-2): 67-74. [曾慧慧, 徐宾铎, 薛莹, 等. 胶州湾浅水区鱼类种类组成及其季节变化[J]. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2012, 42(1-2): 67-74.]
- [3] Mei C, Xu B D, Xue Y, et al. Fish community structure and species diversity during autumn and winter in the central waters of Jiaozhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(1): 110-118. [梅春, 徐宾铎, 薛莹, 等. 胶州湾中部海域秋、冬季鱼类群落结构及其多样性研究[J]. 中国水产科学, 2010, 17(1): 110-118.]
- [4] Han D Y, Chen Y, Zhang C L, et al. Evaluating impacts of intensive shellfish aquaculture on a semi-closed marine ecosystem[J]. Ecological Modelling, 2017, 359: 193-200.
- [5] Polovina J J. Model of a coral reef ecosystems I—the ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals[J]. Coral Reefs, 1984, 3(1): 1-11.
- [6] Ulanowicz R E. Growth and Development: Ecosystem Phenomenology[M]. New York: Springer Verlag, 1986.
- [7] Christensen V, Pauly D. ECOPATH II – a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics[J]. Ecological Modelling, 1992, 61(3-4): 169-185.
- [8] Christensen V, Pauly D. A Guide to the ECOPATH II Software System (version 2.1)[M]. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management, 1992.
- [9] González J, Ortiz M, Rodríguez-Zaragoza F, et al. Assessment of long-term changes of ecosystem indexes in Tongoy Bay (SE Pacific coast): Based on trophic network analysis[J]. Ecological Indicators, 2016, 69: 390-399.
- [10] Rakshit N, Banerjee A, Mukherjee J, et al. Comparative study of food webs from two different time periods of Hooghly Matla estuarine system, India through network analysis[J]. Ecological Modelling, 2017, 356: 25-37.
- [11] Kong X Z, He W, Liu W X, et al. Changes in food web structure and ecosystem functioning of a large, shallow Chinese lake during the 1950s, 1980s and 2000s[J]. Ecological Modelling, 2016, 319: 31-41.
- [12] Natugonza V, Ogutu-Ohwayo R, Musinguzi L, et al. Exploring the structural and functional properties of the Lake Victoria food web, and the role of fisheries, using a mass balance model[J]. Ecological Modelling, 2016, 342: 161-174.
- [13] Ma L J, Yang X G, Qi Y L, et al. Oceanic Area Change and Contributing Factor of Jiaozhou Bay[J]. Scientia Geographica Sinica, 2014, 34(3): 365-369. [马立杰, 杨曦光, 祁雅莉, 等. 胶州湾海域面积变化及原因探讨[J]. 地理科学, 2014, 34(3): 365-369.]
- [14] Zhong M M. Ecosystem health assessment of Jiaozhou Bay [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2010. [钟美明. 胶州湾海域生态系统健康评估[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.]
- [15] Chen Z Z, Qiu Y S, Jia X P, et al. Structure and function of Beibu Gulf ecosystem based on Ecopath model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2008, 15(3): 460-469. [陈作志, 邱永松, 贾晓平, 等. 基于 Ecopath 模型的北部湾生态系统结构和功能[J]. 中国水产科学, 2008, 15(3): 460-469.]
- [16] Liu X H, Wang Z L, Zhang M L, et al. Carrying capacity of manila clam *Ruditapes philippinarum* in Jiaozhou Bay estimated by an ecosystem model[J]. Fisheries Science, 2015, 34(12): 733-740. [刘学海, 王宗灵, 张明亮, 等. 基于生态模型估算胶州湾菲律宾蛤仔养殖容量[J]. 水产科学, 2015, 34(12): 733-740.]
- [17] Gulland J A. The Fish Resources of the Ocean[M]. Surrey: Fishing News (Books) Ltd, 1971.
- [18] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks[J]. ICES Journal of Marine Science, 1980, 39(2): 175-192.
- [19] Palomares M L D, Pauly D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity[J]. Marine and Freshwater Research, 1998, 49: 447-453.

- [20] 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. [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.]
- [21] 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. [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蟳、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.]
- [22] Torres M Á, Coll M, Heymans J J, et al. Food-web structure of and fishing impacts on the Gulf of Cadiz ecosystem (South-western Spain)[J]. Ecological Modelling, 2013, 265: 26-44.
- [23] Mo B L, Qin C X, Chen P M, et al. Preliminary analysis of structure and function of Daya Bay ecosystem based on Ecopath model[J]. South China Fisheries Science, 2017, 13(2): 9-19. [莫宝霖, 秦传新, 陈丕茂, 等. 基于 Ecopath 模型的大亚湾海域生态系统结构与功能初步分析[J]. 南方水产科学, 2017, 13(2): 9-19.]
- [24] Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai sea fish[J]. Modern Fisheries Information, 2001, 16(10): 10-19. [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.]
- [25] Zhang B, Li Z Y, Jin X S. Food composition and prey selectivity of *Sebastes schlegelii*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(1): 134-141. [张波, 李忠义, 金显仕. 许氏平鲈的食物组成及其食物选择性[J]. 中国水产科学, 2014, 21(1): 134-141.]
- [26] Li S Y. Feed habits of *Enedrias fangi* in Jiaozhou Bay based on stomach contents analysis and stable isotope analysis[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2015. [李世岩. 基于稳定同位素和胃含物分析研究胶州湾方氏云鳎的摄食习性[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015.]
- [27] Libralato S, Christensen V, Pauly D. A method for identifying keystone species in food web models[J]. Ecological Modelling, 2006, 195(3-4): 153-171.
- [28] Duan L J, Li S Y, Liu Y, et al. Modeling changes in the coastal ecosystem of the Pearl River Estuary from 1981 to 1998[J]. Ecological Modelling, 2009, 220(20): 2802-2818.
- [29] Preikshot D, Beamish R J, Neville C M. A dynamic model describing ecosystem-level changes in the Strait of Georgia from 1960 to 2010[J]. Progress in Oceanography, 2013, 115: 28-40.
- [30] Zhang Y Y, Chen Y. Modeling and evaluating ecosystem in 1980s and 1990s for American lobster (*Homarus americanus*) in the Gulf of Maine[J]. Ecological Modelling, 2007, 203(3-4): 475-489.
- [31] Ruzicka J J, Brodeur R D, Emmett R L, et al. Interannual variability in the Northern California Current food web structure: Changes in energy flow pathways and the role of forage fish, euphausiids, and jellyfish[J]. Progress in Oceanography, 2012, 102: 19-41.
- [32] Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, et al. Fishing down marine food webs[J]. Science, 1998, 279(5352): 860-863.
- [33] Zhang S, Wang T, Fu X M, 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. [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.]
- [34] Chen Z Z, Xu S N, Qiu Y S. Using a food-web model to assess the trophic structure and energy flows in Daya Bay, China[J]. Continental Shelf Research, 2015, 111: 316-326.
- [35] Coll M, Palomera I, Tudela S. Decadal changes in a NW Mediterranean Sea food web in relation to fishing exploitation[J]. Ecological Modelling, 2009, 220(17): 2088-2102.
- [36] Yang D F, Gao Z H, Ma Y, et al. Influence of environmental change on marine biological resources in Jiaozhou Bay[J]. Marine Environmental Science, 2006, 25(4): 39-42. [杨东方, 高振会, 马媛, 等. 胶州湾环境变化对海洋生物资源的影响[J]. 海洋环境科学, 2006, 25(4): 39-42.]
- [37] Jia Y R. Study on the impacts of reclamation on marine environmental capacity of Jiaozhou Bay[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2006. [贾怡然. 填海造地对胶州湾环境容量的影响研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2006.]
- [38] Chen Z Z, Qiu Y S. 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. [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.]
- [39] 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.
- [40] Heymans J J, Shannon L J, Jarre A. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s[J]. Ecological Modelling, 2004, 172(2-4): 175-195.

- [41] Akoglu E, Salihoglu B, Libralato S, et al. An indicator-based evaluation of Black Sea food web dynamics during 1960–2000[J]. *Journal of Marine Systems*, 2014, 134: 113-125.
- [42] Ullah M H, Rashed-Un-Nabi M, Al-Mamun M A. Trophic model of the coastal ecosystem of the Bay of Bengal using mass balance Ecopath model[J]. *Ecological Modelling*, 2012, 225: 82-94.

Comparative study of Jiaozhou Bay ecosystem based on an Ecopath model

MA Menglei^{1,2}, XU Shannan¹, XU Youwei¹, ZHANG Kui¹, YUAN Wei³, CHEN Zuozhi¹

1. Key Laboratory of Open-Sea Fishery Development, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;
2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China

Abstract: Based on survey data from fishery resources and on the ecological environment in the Jiaozhou Bay during 2015–2016 and 1980–1982, we constructed ecosystem models of Jiaozhou Bay for these two periods using Ecopath with Ecosim 6.5 software. The models of the Jiaozhou Bay consisted of 21 functional groups. Based on the two models, we compared and analyzed the differences in ecosystem structure, function, and attributes. The trophic structure of the Jiaozhou Bay ecosystem in 2015–2016 had changed, with a decrease in the proportion of top predator biomass and an increase in the proportion of *Ruditapes philippinarum* biomass. The main catch product was *R. philippinarum*, and the mean trophic level of fishery catch had reduced. The energy flow of the Jiaozhou Bay ecosystem was mainly dominated by a grazing food chain, and the system-energy-transfer efficiencies increased from 15.83% in 1980–1982 to 16.35% in 2015–2016. Analysis of the keystone species for Jiaozhou Bay ecosystem indicated that *R. philippinarum* is a keystone species in both the 1980–1982 and 2015–2016 periods. Compared with the 1980s ecosystem, the scale of the Jiaozhou Bay system had increased and the net system production increased by 5 times by 2015. The parameters of the ratio of total primary production to total respiration increased from 1.267 in 1980–1982 to 2.518 in 2015–2016. In addition, the connectance index, system omnivory index, and Finn's cycling index decreased from the 1980s to 2015–2016. In conclusion, the maturity and stability of the Jiaozhou Bay ecosystem has been reduced over the past 30 years, and the system has shown a trend moving from a mature stage to an immature stage. In short, the Jiaozhou Bay ecosystem is currently in an unstable, young stage.

Key words: Ecopath modelling; Jiaozhou Bay; structure and function; ecosystem attributes

Corresponding author: CHEN Zuozhi. E-mail: zzchen2000@163.com