

DOI: 10.12264/JFSC2023-0249

基于动态能量收支积分投影模型模拟气候变暖对东、黄海日本鲭种群状态影响

贺伟伟¹, 官文江^{1,2}, 曹睿星¹, 安康¹

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306

摘要: 为了研究气候变暖与日本鲭(*Scomber japonicus*)个体生活史及其种群动态变化之间的关系, 本研究基于动态能量收支预测理论(dynamic energy budget, DEB)和积分投影模型(integral projection model, IPM)构建了东、黄海日本鲭动态能量收支积分投影模型(DEB-IPM), 以探究气候变暖对其生长、繁殖、存活及种群状态的影响机制。本研究结果表明: (1) 气候变暖会增大日本鲭早期阶段(年龄<220 d)的生长速率, 减小成鱼最大体重, 并增加其绝对繁殖力, 同时将加大大自然死亡。因此, 气候变暖将导致日本鲭个体将同化能量更多地分配给繁殖, 限制日本鲭种群大个体的生长和数量, 使个体趋于小型化; (2) 日本鲭种群增长率随温度呈单峰变化, 即随温度增加, 种群增长率先增加后降低; (3) 日本鲭早期阶段中小型个体(200~600 g)的生长及繁殖始终是扰动其种群动态变化的关键, 但气候变暖会改变日本鲭生长和繁殖对种群增长最优能量分配的敏感性贡献, 使敏感性贡献峰值对应的体重随温度升高呈减小趋势, 因此, 更应加强对日本鲭早期阶段的保护和研究。尽管本研究的模型参数估计及设置存在一定的不确定性, 但 DEB-IPM 模型能模拟气候变暖对日本鲭个体生活史特征和种群动态变化的影响, 将能为东、黄海日本鲭在气候变暖条件下的科学管理提供理论与模型工具支持。

关键词: 东、黄海; 日本鲭; 气候变暖; 动态能量收支积分投影模型; 种群动态

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)11-1337-11

全球气候变暖对生物多样性及种群状态存在较大的负面影响^[1]。气候变暖会影响浮游生物的分布和丰度, 限制变温鱼类的觅食活动, 从而降低环境中食物的可获得性, 影响鱼类个体的生长和繁殖, 降低其生长和环境适应能力^[2]。由温度体型规则(temperature size-rule, TSR)可知, 气候变暖会导致变温生物的发育更快, 成熟更早; 通常, 在仔幼鱼阶段, 生长速率同温度呈正相关, 而成鱼期的最大体长或体重或渐进体长或体重则与温度呈负相关^[3]。因此, 理解气候变暖影响个体生理过程的机制对预测鱼类个体生活史特征及种群动态变化具有重要意义。

动态能量收支预测理论(dynamic energy budget, DEB)能描述生物个体生活史的变化特征, 但往往忽略了种群水平上的动态变化^[4], 而积分投影模型(integral projection model, IPM)则主要预测种群的演化状态^[5]。因此, 将 DEB 理论和 IPM 结合, 耦合的动态能量收支积分投影模型(DEB-IPM)常用来通过个体特征预测种群的演化状态^[6]。同时, DEB-IPM 模型可以模拟环境对种群动态变化的影响, 这为预测气候变暖条件下变温生物的种群演化提供了模型工具。

日本鲭(*Scomber japonicus*)属于变温鱼类, 体内缺乏调节体温的机制, 只能依靠自身活动从体

收稿日期: 2023-09-27; 修订日期: 2023-11-17.

基金项目: 国家自然科学基金项目(32072981).

作者简介: 贺伟伟(1996-), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源评估与管理. E-mail: wweihe2023@163.com

通信作者: 官文江, 副教授, 研究方向为渔业资源评估. E-mail: wjguan@shou.edu.cn

内释放或从外界吸收热量,因此体温会随环境温度的变化而变化^[7],而体温则对日本鲭的生长、发育与繁殖具有重要影响^[8]。近年来,在中国、日本及韩国等国家或地区较大强度的开发及全球变暖的影响下,东、黄海日本鲭资源渔获量下降,渔获物个体呈小型化,该资源可能处于过度捕捞状态^[9-10]。因此,研究日本鲭个体生物学及其种群动态对制定合理的日本鲭渔业管理计划具有重要意义。目前,日本鲭的研究多集中在日本鲭的空间分布与海洋环境关系^[11-12]、种群结构与资源评估^[13-14]、早期生活史对资源变动影响等方面^[15-16],而对气候变化如何影响其生活史特征与种群状态的研究则相对较少。为此,本研究构建了 DEB-IPM 模型,以研究气候变暖条件下日本鲭个体生活史特征及其种群演化状态,利用该模型分析不同温度下日本鲭生长和繁殖能量的最佳分配策略及气候变暖对日本鲭个体生活史和种群增长率的影响,为日本鲭资源的可持续利用和科学管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

日本鲭仔幼鱼体长数据来源于 1995 年 6—8 月在韩国南海岛采集的幼鱼样本^[17],体长范围为 1.04~6.10 cm; 成鱼体长数据来源于 1994 年 9 月至 1995 年 8 月在对马海峡采集的成鱼样本^[18],体长范围为 12~43 cm; 年绝对繁殖力数据来自 1984 年 6 月及 1985 年 5 月下旬在石岛渔场中采集的日本鲭生殖群体^[19],体重范围为 250~950 g,年绝对繁殖力范围为 19.8~90.0 万粒。本研究设定日本鲭最大体重为 1300 g^[20],性成熟体重为 264 g^[19],卵的重量为 4×10^{-5} g^[21]。日本鲭体重(m)利用体长数据(l)由体长-体重方程计算^[9]:

$$m = 1.0248 \times 10^{-5} l^{3.0528} \quad (1)$$

利用以上数据对 DEB-IPM 模型中的参数进行估计。

1.2 日本鲭 DEB-IPM 模型构建

生物个体生理速率(个体维持率、能量摄入率)随体重及温度的变化而变化^[22],本研究通过建立依赖于体重和温度的生理速率函数,并由 DEB 理

论的能量分配规则^[23]建立了日本鲭个体生长、繁殖等生活史过程;并结合存活率^[24],基于对应的生长时间步长建立依赖于体重和温度的生长、繁殖及存活等种群统计函数(demographic function)^[4,22],完成 DEB 理论和 IPM 模型的融合,构建了 DEB-IPM 模型,以模拟气候变暖对日本鲭个体生活史特征及种群动态变化的影响。

1.2.1 个体维持率及能量摄入率 本研究将个体维持率 M 和能量摄入率 C 描述为体重 m 的函数,并通过阿伦尼乌斯(Arrhenius)温度关系修正温度对其的影响:

$$M(m, T) = \rho_1 m^{\rho_2} r_M(T) \quad (2)$$

$$C(m, T) = \varepsilon_1 m^{\varepsilon_2} r_C(T) \quad (3)$$

$$r_M(T) = e^{E_{AM}(T-T_1)/(kTT_1)} \quad (4)$$

$$r_C(T) = e^{E_{AC}(T-T_1)/(kTT_1)} \quad (5)$$

式中, ρ_1 、 ρ_2 分别为维持率函数的异速生长常数(allometric growth constant)和异速生长指数因子(allometric scaling exponent), ε_1 、 ε_2 分别为能量摄入率函数的异速生长常数和异速生长指数因子, r_M 、 r_C 分别为维持率和消耗率的温度修正系数, E_{AM} 、 E_{AC} 分别为维持代谢活化能及生长代谢活化能, T 为温度(单位: K), T_1 为参考温度(单位 K), k 为玻尔兹曼常数。

1.2.2 DEB 理论 DEB 理论描述了生物个体从食物中吸收能量到利用这些能量用于自身生长及繁殖的过程^[23],从食物中同化的能量按照 κ 规则分配用于生长和繁殖同化能量的比例。用于生长的能量除增加自身体重外,还有一部分用于呼吸作用等维持自身代谢活动的消耗,并最终热或代谢物的形式消散^[25]。此外,日本鲭性成熟前,分配给繁殖的能量用于个体成熟水平的提升及维持,不影响体重^[26],达到性成熟后,该部分能量用于产卵及个体成熟水平的维持。由于 Barneche 等^[27]指出随鱼类个体体型的增大,用于繁殖的能量增加,即繁殖越来越优先于生长,因此与标准的 DEB 理论不同,本研究将 κ 描述为随体重变化的函数^[22]:

$$\kappa(m) = \kappa_0 e^{-m/(\kappa_m \times m_{\max})} \quad (6)$$

式中, κ_0 是个体体重为 0 时的生长能量分配比例

(函数截距), κ_m 是异速常数(函数斜率), $m_{\max}$ 为个体最大体重。

结合生理速率函数[式(2)~(5)], 个体体重变化速率由式(7)计算^[22]:

$$\frac{dm}{dt} = \begin{cases} \kappa(m)\alpha fC(m,T) - M(m,T) & M(m,T) \leq \kappa(m)\alpha fC(m,T) \\ 0 & \kappa(m)\alpha fC(m,T) < M(m,T) < \alpha fC(m,T) \\ \alpha fC(m,T) - M(m,T) & \alpha fC(m,T) < M(m,T) \end{cases} \quad (7)$$

日本鲭性成熟后繁殖力的变化速率由式(8)计算^[22]:

$$\frac{dR}{dt} = \begin{cases} (1 - \kappa(m))\alpha fC(m,T) & M(m,T) \leq \kappa(m)\alpha fC(m,T) \\ \alpha fC(m,T) - M(m,T) & \kappa(m)\alpha fC(m,T) < M(m,T) < \alpha fC(m,T) \\ 0 & \alpha fC(m,T) < M(m,T) \end{cases} \quad (8)$$

式中 α 为能量同化效率, f 为饵料密度功能响应函数因子^[26], 本研究主要探讨气候变暖对日本鲭种群演化的影响, 因此 f 设为 1, 视为理想状态。

1.2.3 IPM 模型 IPM 模型作为矩阵种群模型(matrix population model, MPM)的替代方案, 多用于由个体生长、存活及繁殖等连续状态变量度量的种群结构, 用一个积分函数代替了 MPM 模型中的转移矩阵^[28]。IPM 模型基本结构如下:

$$N(m_{t+1}, t+1) = \int_{\Omega} [G(m_{t+1}, m_t)S(m_t) + S(m_t)F(m_t)]N(m_t, t)dm \quad (9)$$

式中, $N(m_{t+1}, t+1)$ 和 $N(m_t, t)$ 是体重为 $m_{t+1}(m_t)$ 的个体在 $t+1(t)$ 时刻的数量, Ω 是体重区间, $G(m_{t+1}, m_t)$ 为 t 时刻体重为 m_t 个体在 $t+1$ 时刻成长为体重 m_{t+1} 的概率, $S(m_t)$ 是存活率函数, 表示体重为 m_t 的个体由 t 时刻存活至 $t+1$ 时刻的概率, $F(m_t)$ 为繁殖函数, 表示 t 时刻体重为 m_t 个体的繁殖力。

为较直观地显示种群增长率, IPM 模型定义了一个核矩阵函数 K , 其定义如式(10):

$$K = G(m_{t+1}, m_t)S(m_t) + S(m_t)F(m_t) \quad (10)$$

则式(9)可表示为:

$$N(m_{t+1}, t+1) = \int_{\Omega} K \cdot N(m_t, t)dm \quad (11)$$

核矩阵 K 的主特征值 λ 即表示种群增长率, 该特征值对应的左右特征向量 v 和 ω 分别表示相对繁殖力值与种群稳定结构分布^[29-30]。

1.2.4 DEB-IPM 模型 结合生理速率函数、DEB 理论和 IPM 模型, 本研究将日本鲭 DEB-IPM 模型生长、繁殖及存活等种群统计函数定义如下:

(1) 生长 日本鲭在 $t+1$ 时刻的体重分布 $G(m_{t+1}, T)$ 假设符合对数正态分布^[22], 均值 μ_G 及标准差 σ_G 由式(12)、(13)计算:

$$\mu_G = \int_0^{\Delta t} \frac{dm}{dt} dt \quad (12)$$

$$\sigma_G = \tau e^{\xi \mu_G} \quad (13)$$

式中, Δt 为生长时间步长(d), τ 、 ξ 均为标准差函数因子。

由于日本鲭生命早期阶段是其生命周期中最脆弱的时期, 海洋环境对该阶段的生长、发育具有重要影响^[8], 为分析该阶段对气候变暖的敏感性, 本研究将鱼卵到 0.5 龄鱼的早期生长单独作为一个变量序列。为此, 本研究重新定义了日本鲭 0.5 龄时体重的均值:

$$\mu_{\text{age}=0.5} = \int_0^{183} \frac{dm}{dt} dt \quad (14)$$

(2) 繁殖 本研究假设日本鲭种群性别比例分布均匀, 即雌性日本鲭个体占总数的一半, 则日本鲭产卵概率为 50%, 结合式(8), 日本鲭在 t 时刻体重为 m_t 个体的繁殖力计算公式如式(15):

$$F(m_t, T) = \frac{0.5 \times \int_0^{\Delta t} \frac{dR}{dt} dt}{m_{\text{egg}}} \quad (15)$$

式中 m_{egg} 为鱼卵重量。

(3) 存活 死亡率(M, a^{-1})采用 Gislason 等^[24]推导的温度依赖模型, 计算公式如式(16):

$$M = e^{15.11 - 1.59 \log(L) + 0.82 \log(L_{\infty}) - 3891/T} \quad (16)$$

式中, L 为体长(cm), L_{∞} 为渐进体长(cm)。则日本鲭存活率由式(17)计算:

$$S(T) = e^{-M\phi_y} \quad (17)$$

式中, ϕ_y 为其他时间单位转化为年的比例系数。

DEB-IPM 模型基本结构同 IPM 一致, 描述如下:

$$N(m_{t+1}, t+1) = \int_{\Omega} [S(T)G(m_{t+1}, T) + G(m_{\text{age}=0.5}, T)S_{\text{egg}} + S(T)F(m_t, T)]N(m_t, t)dm \quad (18)$$

式中, $G(m_{\text{age}=0.5}, T)$ 为 T 温度下日本鲭由鱼卵生长至 0.5 龄时的体重分布, S_{egg} 为鱼卵存活率。

1.3 中点法则

IPM 模型的核心部分是核矩阵 $\mathbf{K}$, 需要根据种群统计函数将 $\mathbf{K}$ 转置为一个 $n \times n$ 阶的离散概率转移矩阵^[29]。因此根据中点法则将体重区间 Ω 细分为 n 个等级, 选择细分后的体重中点 m_i 作为输入变量, m_i 计算方法如式(19):

$$m_i = m_{\min} + (i - 0.5)[(m_{\max} - m_{\min}) / n] \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (19)$$

为确保划分等级对模拟结果不产生影响, 当 $n \geq 1000$ 时, 种群增长率 λ 几乎不随 n 变化而变化, 因此, 本研究设定 $n=1000$ 。

1.4 敏感性分析

敏感性分析可以帮助判断气候变暖趋势下生命率变化(生长、繁殖等)对种群增长最优能量分配比例的影响程度, 本研究讨论日本鲭繁殖、全生命史生长及卵到 0.5 龄鱼阶段的早期生长 3 个连续变量对不同温度下种群增长最优能量分配比例的敏感性贡献。敏感性值由式(20)计算^[22,31]。

$$\frac{\partial \lambda}{\partial \kappa_0} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\partial \lambda}{\partial \mathbf{K}_{i,j}} \frac{\partial \mathbf{K}_{i,j}}{\partial \kappa_0} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n v_i \omega_j \frac{\partial \mathbf{K}_{i,j}}{\partial \kappa_0} \quad (20)$$

式中, i, j 分别表示 $\mathbf{K}$ 矩阵第 i 行, 第 j 列。

1.5 模型参数设置及估计

由日本鲭的年龄-体长数据通过式(1)得到年龄-体重样本点, 采用 R 的 optimParallel 包^[32]对 ε_1 、 ε_2 、 ρ_1 、 ρ_2 、 α 、 κ_m 、 κ_0 等参数进行并行优化计算, 以使 DEB-IPM 模型可以拟合年龄-体重、体重-年绝对繁殖力等样本数据点。由于缺少相关日本鲭生物学数据, E_{AM} 、 E_{AC} 等活化能参数则采用了相关文献值。此外, 由于日本鲭年龄-体重、体重-年绝对繁殖力等生物学数据与源自文献的参数值均缺少相应的环境温度, 本研究假设这些数据及参数值对应的温度均为 20 °C。DEB-IPM 模型参数设置见表 1。

表 1 DEB-IPM 模型参数设置(参考温度: 20 °C)

Tab. 1 The parameters of DEB-IPM model (reference temperature: 20 °C)

参数 parameter	参数值 value	来源 source
ρ_1	0.028 g ^{1-ρ_1} /d	本研究估计 estimated
ρ_2	0.785	本研究估计 estimated
ε_1	0.916 g ^{1-ε_1} /d	本研究估计 estimated
ε_2	0.452	本研究估计 estimated
α	0.457	本研究估计 estimated
κ_m	2.134	本研究估计 estimated
κ_0	0.809	本研究估计 estimated
τ	30	本研究假设 assumption
Δt	10 d	本研究假设 assumption
ξ	-0.0001	[22]
E_{AM}	0.620 eV	[3]
E_{AC}	0.312 eV	[33]
k	8.617×10^{-5} eV/K	[33]
S_{egg}	5×10^{-8}	[13]

2 结果与分析

2.1 日本鲭个体生活史

DEB-IPM 模型在参考温度 20 °C 下模拟的日本鲭年龄-体重关系及体重-年绝对繁殖力关系均能较好拟合观测数据, 当日本鲭年龄小于 220 d 时, 生长速率随温度升高而增大; 当年龄大于 220 d 时, 生长速率随温度升高而降低, 且成鱼最大体重随温度升高而减小(图 1a); 日本鲭年绝对繁殖力随温度的升高而增加, 当温度为 15 °C 和 25 °C 时, DEB-IPM 模型估计的体重-年绝对繁殖力曲线基本包含了观测样本点(图 1b); 随温度升高, 日本鲭 0.5 龄时体重均值逐渐右移(图 1c); 随日本鲭体重的增加, 存活率逐渐提高, 而随温度的升高, 存活率逐渐降低(图 1d)。

2.2 日本鲭种群动态变化

当 $\kappa_0=0.809$ 时, 日本鲭种群增长率随温度呈单峰变化, 即在 15~21.5 °C, 种群增长率随温度上升而增加, 而在 21.5~25 °C, 随温度上升而降低(图 2a)。实现种群增长率最大值的最优能量分配比例随温度增加而减小, 即温度升高, 个体同化能量分配给生长的比例越来越小, 更多的能量

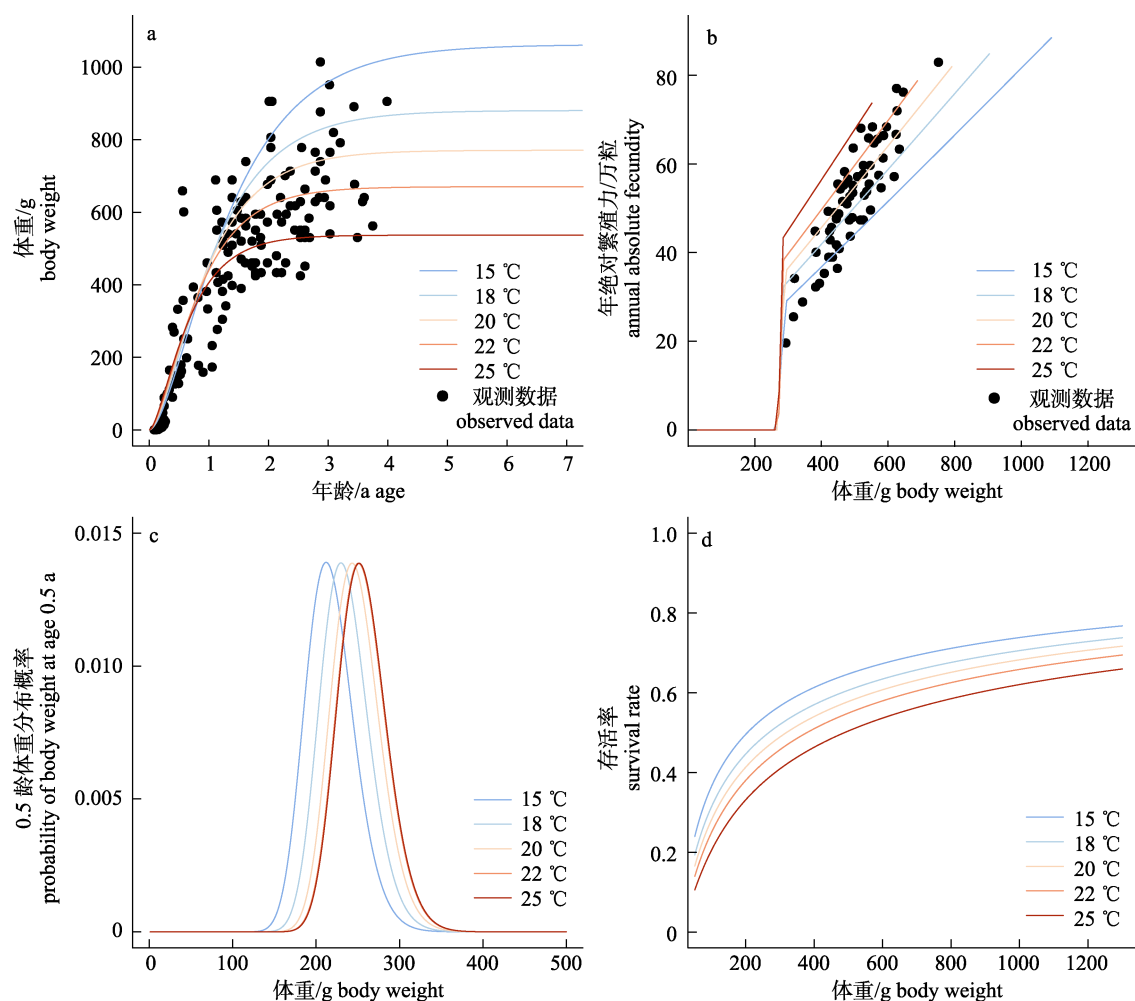


图 1 不同温度下日本鲭体重、繁殖力、0.5 龄鱼体重分布及存活率的变化

a. 散点数据来自文献[17]和[18]; b. 散点数据来自文献[19].

Fig. 1 The comparison of weight, fecundity, distribution of weight at age 0.5 year and survival rate of *Scomber japonicus* at different temperatures

a. Observed data is from reference [17] and [18]; b. Observed data is from reference [19].

分配给繁殖(图 2b)。当 $\kappa_0=0.809$ 时, 随温度升高, 日本鲭种群稳定分布的个体平均体重降低(图 2c), 大个体数量减少, 种群结构向中小型个体演化(图 2d)。

2.3 敏感性分析

日本鲭繁殖、全生命史生长及早期阶段的生长对种群增长能量最优分配的敏感性贡献值存在较大差异。日本鲭繁殖及全生命史生长的敏感性贡献值主要集中在中小型个体(200~600 g)(图 3a、3b), 且相对卵到 0.5 龄鱼阶段的早期生长(图 3c), 两者的敏感性贡献较小。随温度升高, 三者的敏感性贡献峰值均降低, 且峰值对应的体重有减小的趋势(图 3)。

3 讨论

3.1 模型参数不确定性

由于日本鲭生物学数据有限, 无法对 DEB-IPM 模型中的每个参数进行估计, 因此, 本研究根据日本鲭生物学特性对无法确定、估计的参数通过假设或引用相关文献值设置该类参数值。如体重分布标准差函数因子 τ , 该值过大, 会导致体重分布的概率密度峰值减小, 即下一时间步长的体重可获得值的区间增大, 从而可能导致日本鲭体重出现负增长; 而该值过小, 则会导致个体体重的快速增加, 尽管本研究结果表明, 将该值假设为 30, 能使日本鲭体重的增长速率限制在相对

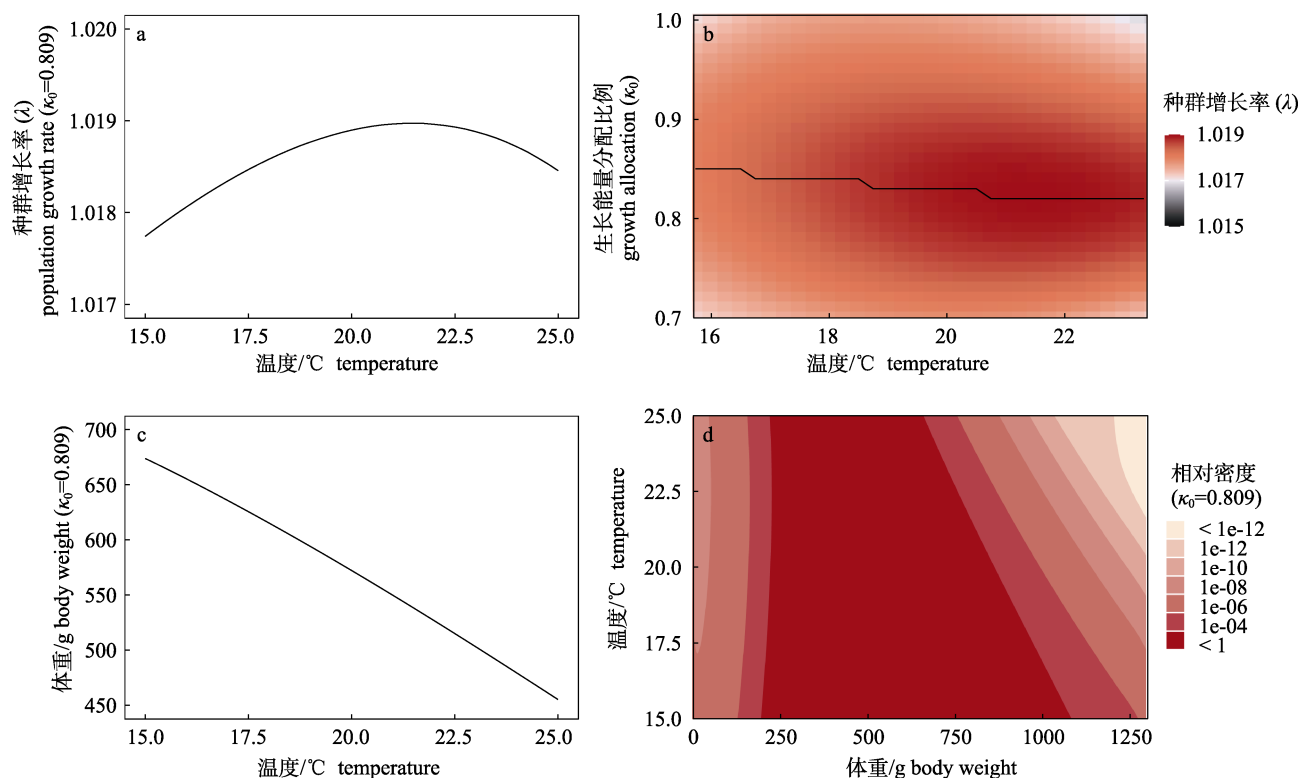


图 2 日本鲭种群增长率变化及稳定结构分布

a. $\kappa_0=0.809$ 时, 种群增长率随温度的变化; b. 种群增长最优能量分配比例变化; c. $\kappa_0=0.809$ 时, 种群稳定分布的个体平均体重变化; d. $\kappa_0=0.809$ 时, 稳定种群结构相对密度变化。

Fig. 2 The population growth rate and stable structure distribution of *Scomber japonicus*

a. The change of population growth rate of chub mackerel when $\kappa_0=0.809$ at different temperatures; b. The change of optimal energy allocation ratio; c. The change of mean weight of stable structure ($\kappa_0=0.809$); d. Relative density of stable structure ($\kappa_0=0.809$).

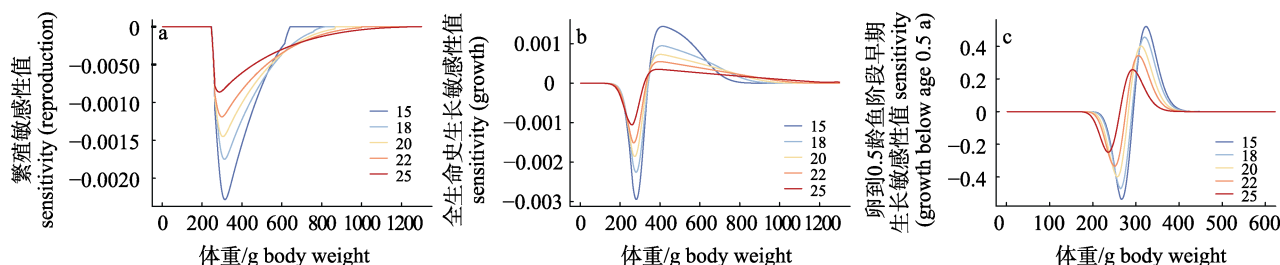


图 3 不同温度($^{\circ}\text{C}$)下日本鲭繁殖(a)、全生命史生长(b)及卵到 0.5 龄鱼

阶段(c)的早期生长对种群增长能量最优分配的敏感性分析

Fig. 3 Sensitivity analysis of reproduction (a), growth (b) and growth at early life (c) of *Scomber japonicus* at different temperatures($^{\circ}\text{C}$) to the optimal allocation of energy for population growth

合理的范围之内, 但未来仍需通过对生长数据的收集以估计该参数、提高模型的质量。此外, 由于缺少日本鲭鱼卵存活率的研究资料, 且 S_{egg} 值设置过大, 会引起种群增长率的增加, 甚至超出目前日本鲭种群水平($\lambda \geq 2$, 根据东、黄海日本鲭渔获量呈下降趋势及资源评估结果^[14], 日本鲭可

能被过度捕捞), 而设置过小则失去了该参数的生物学意义, 故本研究引用了 Guan 等^[13]对日本鲭早期生活史模拟的存活率值 5×10^{-8} ($8.19 \times 10^{-11} \leq S \leq 1.00 \times 10^{-2}$), 此外, 环境变化对鱼卵存活具有重要影响, 而本研究假设该值为常数, 这增加了模型的不确定性, 未来如能确定环境变化与日本

鲭鱼卵存活率的影响关系, 将能提升模型精度。该类参数的假设与引用存在较大的主观性和不确定性, 有待进一步研究与分析。

此外, 日本鲭生物学数据受采样海域、月份及环境差异的影响, 尚无法统一^[34-35], 因此, 不同来源的日本鲭生物学数据可能使参数估计存在差异, 造成参数估计的不确定性。

3.2 个体生活史及种群状态特征

本研究构建的 DEB-IPM 模型可以较好拟合日本鲭年龄-体重关系及体重-年绝对繁殖力关系, 并能模拟环境变化对日本鲭生长、繁殖、死亡等影响。本研究模拟结果同 TSR 描述一致, 日本鲭仔幼鱼生长速率同温度呈正相关, 成鱼生长速率及最大体重同温度呈负相关关系(图 1a); 在气候变暖趋势下, 日本鲭产卵量增加, 产卵个体体重及成鱼最大体重减小(图 1a、1b), 日本鲭个体呈小型化趋势; 随温度升高, 日本鲭早期阶段(年龄 <220 d)的生长速率增加, 使日本鲭 0.5 龄时体重均值逐渐增大(图 1c), 同时日本鲭早期阶段的自然死亡率随温度升高而增加(图 1d), 说明温度升高导致的生理限制使大型鱼类的生长性能低于小型鱼类^[3], 而小型鱼类对环境变化更加敏感, 温度升高会降低其存活率^[8], 因此, 日本鲭早期阶段生长速率随温度的升高而增大意味着日本鲭能更快逃离高死亡的生命早期阶段^[22]。本研究构建的 DEB-IPM 模型能用于模拟气候变暖对日本鲭个体生活史的影响。

目前, 日本鲭生长的最适环境温度一直没有统一的标准, 如李曰嵩等^[8]、苗振清^[36]及 Lee 等^[37]均认为日本鲭最适环境温度在 20 °C 左右, 而 Taga 等^[38]则认为日本鲭幼鱼生长最适温度接近 25 °C。根据 DEB-IPM 模型模拟结果, 当温度在 20~23 °C 时($\kappa_0=0.809$), 日本鲭种群增长率较大, 且出现峰值(21.5 °C), 日本鲭生长的适宜温度很可能位于该温度区间内(图 2a)。

本研究构建的 DEB-IPM 模型能模拟气候变暖对日本鲭种群状态的影响。由于环境温度升高使日本鲭大个体生长速率降低, 成鱼最大体重减小, 导致其种群稳定分布个体平均体重呈减小趋

势(图 2c), 大个体的稳定种群结构相对密度峰值左移(图 2d), 即气候变暖降低了日本鲭种群中大个体的数量; 而环境温度升高使日本鲭产卵量增加(图 1b), 早期阶段(年龄 <220 d)生长速率加快(图 1a), 日本鲭 0.5 龄时的体重均值增大(图 1c), 且早期阶段的存活率下降(图 1d), 导致其小个体的稳定种群结构相对密度峰值右移(图 2d)。因此, 气候变暖限制了日本鲭大个体的生长及数量, 而增加了其小个体的生长, 使日本鲭种群结构向中小型个体演化。为适应气候变暖所带来的负面影响, 随环境温度升高, 日本鲭将个体同化能量更多地分配给繁殖以增加生殖能量储备(图 2b)^[39], 通过减小产卵个体体重、增加繁殖力维持其种群稳定^[40]。

日本鲭的生长、繁殖和存活是影响其种群状态的关键因素, 由于本研究构建的 DEB-IPM 模型中, 存活通过影响生长和繁殖间接地同 κ 建立联系, 因此, 未分析存活对日本鲭种群增长最优能量分配的敏感性贡献。而日本鲭早期阶段的生长更易受环境影响^[8], 因此, 本研究将日本鲭卵到 0.5 龄鱼阶段的早期生长单独作为一个变量, 分析其和日本鲭的繁殖、全生命史生长对日本鲭种群增长最优能量分配的敏感性贡献。敏感性分析结果显示日本鲭卵到 0.5 龄鱼阶段的早期生长对种群增长最优能量分配的敏感性贡献较大(图 3c), 而繁殖与全生命史生长的敏感性贡献较弱, 且更多局限在中小型个体(200~600 g)(图 3a、3b); 环境温度升高, 日本鲭的生长和繁殖对种群增长能量最优分配的敏感性贡献峰值所对应的体重均呈减小趋势(图 3)。因此, 日本鲭中小型个体的生长与繁殖对种群发展的贡献具有极其重要的意义, 在气候变暖趋势下, 加强对日本鲭早期生命阶段的研究更应作为目前的管理重点。

3.3 气候变暖对日本鲭生态环境的影响及 DEB-IPM 模型未来的提升

在气候变暖趋势下, 海水热量的增加导致海洋环流发生变化^[41], 沿岸的营养物质向深海转移, 同时, 由于温度升高, 海洋层化增强, 进一步抑制了营养物质向海洋表层输送, 降低了海洋初级

生产力,并且使浮游植物呈小型化,降低了营养转化效率^[42];同时,环境温度的抬升迫使变温鱼类缩短了觅食时间^[2]。因此,气候变暖对日本鲭生态环境的影响还体现在食物分布、丰度及食物的可获得性。而本研究假设饵料密度功能响应函数因子 f 为 1,且日本鲭能量同化效率 α 设为定量,这将导致日本鲭摄入能量的持续供应,使模拟结果存在不确定性。

存活率对鱼类种群状态起着至关重要的作用,会影响鱼类生命早期的生长及性成熟年龄^[43-44],进而影响其种群水平。由于对东、黄海日本鲭存活率的相关研究仍不足^[45],本研究设置的鱼卵存活率和存活率函数有待进一步分析和优化,将来如果能确定日本鲭的存活率,将能为提升日本鲭 DEB-IPM 模型的模拟精度及合理性提供帮助。

4 结论

本研究基于 DEB 理论和 IPM 模型构建了东、黄海日本鲭 DEB-IPM 模型,模拟了气候变暖趋势下日本鲭个体生活史特征及种群动态变化。气候变暖使日本鲭最大体重下降,产卵个体体重减少,自然死亡率增大,个体趋于小型化;在气候变暖趋势下,日本鲭将同化能量更多地分配给繁殖,限制了大个体的生长和数量,同时由于日本鲭早期阶段的存活率较低,使日本鲭中小型个体(200~600 g)更具有丰度分布优势;日本鲭早期阶段中小型个体的生长及繁殖始终是扰动其种群动态变化的关键,但气候变暖会改变日本鲭生长和繁殖对种群增长最优能量分配的敏感性贡献,使敏感性贡献峰值对应的体重随温度升高呈减小趋势,因此,更应加强对日本鲭早期阶段的保护和研究。本研究结果将能为日本鲭种群动态研究及渔业资源的科学管理提供科学支持。由于日本鲭生物学数据有限,存活率等观测与研究仍不足,本研究设置的模型参数存在较大的不确定性,DEB-IPM 模型仍有待进一步优化、提高。

参考文献:

- [1] Sears M W, Angilletta M J Jr, Schuler M S, et al. Configuration of the thermal landscape determines

thermoregulatory performance of ectotherms[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(38): 10595-10600.

- [2] Huey R B, Kingsolver J G. Climate warming, resource availability, and the metabolic meltdown of ectotherms[J]. The American Naturalist, 2019, 194(6): E140-E150.
- [3] Lindmark M, Ohlberger J, Gårdmark A. Optimum growth temperature declines with body size within fish species[J]. Global Change Biology, 2022, 28(7): 2259-2271.
- [4] Ellner S P, Childs D Z, Rees M. Data-driven modelling of structured populations[M]. Cham: Springer, 2016.
- [5] Zuidema P A, Jongejans E, Chien P D, et al. Integral projection models for trees: A new parameterization method and a validation of model output[J]. Journal of Ecology, 2010, 98(2): 345-355.
- [6] Liao B C, Shan X J, Zhou C, et al. A dynamic energy budget-integral projection model (DEB-IPM) to predict population-level dynamics based on individual data: A case study using the small and rapidly reproducing species *Engraulis japonicus*[J]. Marine and Freshwater Research, 2020, 71(4): 461-468.
- [7] Clark T D, Rummer J L, Sepulveda C A, et al. Reduced and reversed temperature dependence of blood oxygenation in an ectothermic scombrid fish: Implications for the evolution of regional heterothermy?[J]. Journal of Comparative Physiology B, 2010, 180(1): 73-82.
- [8] Li Y S, Bai S L, Pan L Z, et al. An individual model based simulation study on impact of water temperature fluctuation on recruitment of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East China Sea[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2018(6): 118-124. [李曰嵩, 白松麟, 潘灵芝, 等. 基于个体模型水温变动对东海鲈鱼补充量影响模拟研究[J]. 海洋湖沼通报, 2018(6): 118-124.]
- [9] Cheng J H, Lin L S. Study on the biological characteristics and status of common mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn) fishery in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2004, 26(2): 73-78. [程家骅, 林龙山. 东海区鲈鱼生物学特征及其渔业现状的分析研究[J]. 海洋渔业, 2004, 26(2): 73-78.]
- [10] Liu Y, Yan L P, Cheng J H. Growth characteristics and rational exploitation of *Scomber japonicus* in the north of the East China Sea and the north of the Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(5): 814-822. [刘勇, 严利平, 程家骅. 东海北部和黄海南部鲈鱼生长特性及合理利用[J]. 中国水产科学, 2006, 13(5): 814-822.]
- [11] Zhu W B, Cui G C, Hu C L, et al. Effects of environmental factors on growth and distribution of young chub mackerel

- Scomber japonicus* along the coast of Zhejiang in spring[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2021, 52(6): 1448-1455. [朱文斌, 崔国辰, 胡翠林, 等. 环境因子对浙江沿岸春季日本鲭(*Scomber japonicus*)幼鱼生长、分布的影响[J]. 海洋与湖沼, 2021, 52(6): 1448-1455.]
- [12] Chen S, Guo A, Chen X J. Distribution forecasting of habitat of chub mackerel (*Scomber japonicus*) during the climate change in the coastal waters[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(3): 593-604. [陈爽, 郭爱, 陈新军. 海表温度变化时近海日本鲭栖息地时空分布预测[J]. 水产学报, 2019, 43(3): 593-604.]
- [13] Guan W J, Ma X L, He W W, et al. Simulation of the distribution, growth, and survival rate of chub mackerel larvae and juveniles in the East China Sea[J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2023, 41(4): 1602-1619.
- [14] Guan W J, Ma X L. Assessment of the status of *Scomber japonicus* resources in the East China Sea and Yellow Sea using a Bayesian biomass dynamic model[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, 31(3): 749-760. [官文江, 马雪莲. 利用贝叶斯动态产量模型评估东、黄海日本鲭资源状况[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(3): 749-760.]
- [15] Li Y S. Simulation study of ecological dynamics of early life history of Chub mackerel (*Scomber japonica*) in the East China Sea[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012. [李曰嵩. 东海鲈鱼(*Scomber japonica*)早期生活史过程的生态动力学模拟研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.]
- [16] Li Y S, Pan L Z, Guan W J, et al. Simulation study of individual-based model on interannual fluctuation of chub mackerel's (*Scomber japonicus*) recruitment in the East China Sea[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 40(1): 87-95. [李曰嵩, 潘灵芝, 官文江, 等. 基于个体的东海鲈鱼补充量年际变动模拟研究[J]. 海洋学报, 2018, 40(1): 87-95.]
- [17] Hwang S D, Lee T W. Spawning dates and early growth of chub mackerel *Scomber japonicus* as indicated by otolith microstructure of juveniles in the inshore nursery ground[J]. *Fisheries Science*, 2005, 71(5): 1185-1187.
- [18] Hwang S D, Kim J Y, Lee T W. Age, growth, and maturity of chub mackerel off Korea[J]. *North American Journal of Fisheries Management*, 2008, 28(5): 1414-1425.
- [19] Liu S, Gu C X, Yan Z. A study on the individual fecundity of mackerel, *Pneumatophorus japonicus* houttuyn[J]. *Marine Sciences*, 1988, 12(5): 43-48. [刘松, 顾晨曦, 严正. 鲈鱼个体生殖力研究[J]. 海洋科学, 1988, 12(5): 43-48.]
- [20] Yan Y M, Dai Q S, Lu Z B. A study on the growth and mortality of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in north-central Fujian offshore[J]. *Journal of Fujian Fisheries*, 1986, 8(2): 1-7. [颜尤明, 戴泉水, 卢振彬. 福建近海中北部鲈鱼生长和死亡的研究[J]. 福建水产, 1986, 8(2): 1-7.]
- [21] Hunter J R, Kimbrell C A. Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*[J]. *Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration*, 1980, 78(1): 89-101.
- [22] Thunell V, Gårdmark A, Huss M, et al. Optimal energy allocation trade-off driven by size-dependent physiological and demographic responses to warming[J]. *Ecology*, 2023, 104(4): e3967.
- [23] van Haren R J F, Kooijman S A L M. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.)[J]. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1993, 31(2): 119-133.
- [24] Gislason H, Daan N, Rice J C, et al. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish[J]. *Fish and Fisheries*, 2010, 11(2): 149-158.
- [25] Jusup M, Klanjšček T, Matsuda H, et al. A full lifecycle bioenergetic model for bluefin tuna[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6(7): e21903.
- [26] Guan W J, Yu Y H, He W W, et al. A full lifecycle dynamic energy budget model for albacore tun[J/OL]. *Journal of Fisheries of China*, 2023: 1-15. (2023-03-29)[2023-09-27]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20230329.1408.002.html>. [官文江, 于永恒, 贺伟伟, 等. 长鳍金枪鱼全生命史动态能量收支预测模型[J/OL]. 水产学报, 2023: 1-15. (2023-03-29)[2023-09-27]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20230329.1408.002.html>.]
- [27] Barneche D R, Robertson D R, White C R, et al. Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size[J]. *Science*, 2018, 360(6389): 642-645.
- [28] Easterling M R, Ellner S P, Dixon P M. Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model[J]. *Ecology*, 2000, 81(3): 694-708.
- [29] Yang X Y, Li S Z, Song T Y, et al. Population dynamics of *Pinus massoniana* in the logged forestland of Changting's eroded and degraded region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(9): 3175-3182. [杨贤宇, 李守中, 宋铁燕, 等. 长汀侵蚀退化区砍伐迹地马尾松种群动态[J]. 生态学报, 2018, 38(9): 3175-3182.]
- [30] Ellner S P, Rees M. Integral projection models for species with complex demography[J]. *The American Naturalist*, 2006, 167(3): 410-428.
- [31] Griffith A B. Perturbation approaches for integral projection models[J]. *Oikos*, 2017, 126(12): 1675-1686.
- [32] Gerber F, Furrer R. optimParallel: An R package providing a parallel version of the L-BFGS-B optimization method[J]. *The R Journal*, 2019, 11(1): 352-358.
- [33] Carozza D A, Bianchi D, Galbraith E D. The ecological

- module of BOATS-1.0: A bioenergetically constrained model of marine upper trophic levels suitable for studies of fisheries and ocean biogeochemistry[J]. Geoscientific Model Development, 2016, 9(4): 1545-1565.
- [34] Liu Y, Yan L P, Hu F, et al. Age and growth of *Pneumatophorus japonicus* in the north of the East China Sea and the south of the Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2005, 27(2): 133-138. [刘勇, 严利平, 胡芬, 等. 东海北部和黄海南部鲈鱼年龄和生长的研究[J]. 海洋渔业, 2005, 27(2): 133-138.]
- [35] Li Z T, Xu L X. Approach on biological characteristics of *Scomber japonicus* in the southern East China Sea[J]. Journal of Fujian Fisheries, 2005(1): 47-50. [李振太, 许柳雄. 东海南部鲈鱼生物学特征研究[J]. 渔业研究, 2005(1): 47-50.]
- [36] Miao Z Q. Relation between *Pneumatophorus* and *Carangidae* fishing grounds in the summer-autumn and ocean hydrologic environment in the northern part of the East China Sea[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1993, 12(1): 32-39. [苗振清. 东海北部近海夏秋季鲈鲹渔场与海洋水文环境的关系[J]. 浙江水产学院学报, 1993, 12(1): 32-39.]
- [37] Lee D, Son S H, Kim W, et al. Spatio-temporal variability of the habitat suitability index for chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East/Japan sea and the South sea of South Korea[J]. Remote Sensing, 2018, 10(6): 938.
- [38] Taga M, Kamimura Y, Yamashita Y. Effects of water temperature and prey density on recent growth of chub mackerel *Scomber japonicus* larvae and juveniles along the Pacific coast of Boso-Kashimanada[J]. Fisheries Science, 2019, 85(6): 931-942.
- [39] Audzijonyte A, Barneche D R, Baudron A R, et al. Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms?[J]. Global Ecology and Biogeography, 2019, 28(2): 64-77.
- [40] Pepin P. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1991, 48(3): 503-518.
- [41] Zhang Z Q, Chen C L. Dynamic sea level change in the South China Sea under global warming[J]. Marine Science Bulletin, 2023, 42(3): 241-249. [张湛奇, 陈长霖. 全球变暖背景下南海动力海平面变化[J]. 海洋通报, 2023, 42(3): 241-249.]
- [42] Sarmiento J L, Slater R, Barber R, et al. Response of ocean ecosystems to climate warming[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2004, 18(3): GB3003
- [43] Atkinson D. Temperature and organism size—a biological law for ectotherms?[J]. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 1-58.
- [44] Kuparinen A, Cano J M, Loehr J, et al. Fish age at maturation is influenced by temperature independently of growth[J]. Oecologia, 2011, 167(2): 435-443.
- [45] Nishijima S, Kamimura Y, Yukami R, et al. Update on natural mortality estimators for chub mackerel in the Northwest Pacific Ocean[R]. NPFC-2021-TWG CMSA04-WP05, 2021.

Forecasting climate-driven changes in chub mackerel population dynamics in the East China Sea and Yellow Sea by using DEB-IPM

HE Weiwei¹, GUAN Wenjiang^{1,2}, CAO Ruixing¹, AN Kang¹

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

2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China

Abstract: Chub mackerel (*Scomber japonicus*) is an important pelagic fishery resource in the East China and Yellow Seas. Being a poikilotherm, its body temperature is sensitive to environmental temperature, and climate warming-induced alterations in the marine ecosystem have negatively impacted the life history and population dynamics of poikilothermal fish such as the chub mackerel. Understanding the relationships that climate warming shares with the individual life history of chub mackerel and its population dynamics are crucial for the sustainable utilization and scientific management of its resources. In this study, we aimed to investigate the effects of climate warming on growth, reproduction, survival, and population status of chub mackerel in the East China and Yellow Seas. We constructed the dynamic energy budget integral projection model (DEB-IPM) using dynamic energy budget and integral projection models. The results show that: (1) climate warming will increase the growth rate of chub mackerel in the early stage (age<220 d), decrease the maximum body weight of adults, increase absolute fecundity, and increase natural mortality. Consequently, chub mackerel individuals will allocate more assimilative energy to reproduction, thus limiting the growth and abundance of large individuals in chub mackerel populations and causing individuals to be smaller in size. (2) The population growth rate of chub mackerel showed a unimodal change with temperature, i.e., population growth rate increased and then decreased with increasing temperature. (3) The growth and reproduction of small and medium-sized chub mackerel individuals (200–600 g) during the early growth stages were responsible for disturbing their population dynamics. However, under the influence of climate warming, the contribution of growth and reproduction of chub mackerel to allocation of optimal energy for population growth would be altered. This change led to a decreasing body weight with increasing temperature, corresponding to the peak of the sensitivity contribution. Hence, it is more important to protect the early stages of chub mackerel. While acknowledging uncertainties in estimating and setting model parameters, the DEB-IPM can simulate the effects of climate warming on the life history characteristics of chub mackerel individuals as well as the changes in population dynamics. This model serves as a valuable theoretical and modeling tool that facilitates the scientific management of chub mackerel in the East China Sea and Yellow Sea under the conditions of climate warming.

Key words: the East China and Yellow Seas; *Scomber japonicus*; climate warming; dynamic energy budget integral projection model; population dynamics

Corresponding author: GUAN Wenjiang. E-mail: wjguan@shou.edu.cn