DOI: 10.12264/JFSC2024-0289

渔业生态系统动力学模型研究概述

张崇良1, 关丽莎2, 张魁3

1. 中国海洋大学水产学院,山东 青岛 266003;

2. 中国水产科学研究院, 北京 100141;

3. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东 广州 510300

摘要:近年来,基于生态系统的渔业管理(EBFM)的理念得到了广泛认同。EBFM 的实现需要对生态系统结构、功能与作用机制的深入理解,以及合适的模型方法来评估和预测生物资源和生态系统的变化。渔业生态系统动力学模型在这一背景下发展而来,旨在探究渔业生态系统的结构与功能及其对环境变化和人类干预的响应,并逐渐成为生态系统信息综合、集成和预测的主要工具。近 20 年来,渔业生态系统动力学模型迅速发展,但由于其种类繁多,在模型的选择、构建和应用中存在诸多困难。本研究梳理了渔业生态系统动力学模型的发展脉络,简要介绍了种群、群落和生态系统等不同层次的代表性模型。渔业生态系统动力学模型为微观过程与宏观现象之间构建了桥梁,也为解析生态系统的调控机制提供了重要工具。未来渔业生态系统动力学模型方法还有待进一步发展,根据对生态系统的理解、技术基础和数据资源进行调整和完善,为 EBFM 的实践提供助力。

关键词:基于生态系统的渔业管理;渔业生态系统动力学;评估模型;渔业管理;调控机制
中图分类号: \$931
文献标志码: A
文章编号: 1005-8737-(2025)01-0001-13

1 概念阐述

1.1 渔业生态系统的概念

渔业是全球粮食安全的重要组成部分,鱼 类、甲壳类和软体动物等水产品为人类提供了大 量动物蛋白,也是微量营养元素的重要来源。同 时,渔业提供了大量的就业机会,为人类福祉和 社会经济发展做出了重要贡献。然而自20世纪中 叶以来,受过度捕捞、气候变化、环境污染和生 境破坏等因素的影响,全球渔业资源呈现明显衰 退趋势。与此同时,伴随着世界人口的持续增长, 人类对水产品与海洋动物蛋白的需求日益增加, 对渔业资源的可持续利用造成了巨大压力。

近年来, 基于生态系统的渔业管理 (Ecosystem-based Fisheries Management, EBFM) 的理念得到了广泛认同^[1]。EBFM 是一种综合性 管理策略,通过充分考虑生态系统中生物、非生物和人类组分及其相互作用的相关认识和不确定性,在具有生态意义的范围内采取综合性的渔业管理方法,以平衡多样化的社会目标^[2]。这一理念将生态系统的原理应用于渔业管理实践,通过保护和维持海洋生态系统的健康,实现资源开发和养护的平衡,以保障渔业的可持续发展以及生态系统价值和关键服务的产出。反过来说,如不能保护渔业赖以存在的生态系统,渔业生产、渔民生计以及渔业经济就无法得到保障。

EBFM 的理念发展促使我们去重新认识渔业 和生态系统之间的关系。遵循这一思路,"渔业生 态系统"的概念被越来越多地提及,但其具体定 义往往较为模糊。有学者提出,渔业生态系统是 生态系统的一种特定形式,其中人类干预行为通 过渔获作业等方式对该生态系统产生明显作用,

收稿日期: 2024-09-05; 修订日期: 2024-11-06.

基金项目:国家重点研发计划重点专项(2022YFD2401301);国家自然科学基金项目(31902375).

作者简介:张崇良(1986-),男,博士,副教授,研究方向为渔业生态系统动力学.E-mail:zhangclg@ouc.edu.cn

通信作者:关丽莎,副研究员,研究方向为渔业资源评估,E-mail: guanlisha@cafs.ac.cn; 张魁, 副研究员, 研究方向为海洋渔业资源评估与管理,E-mail: zhangkui@scsfri.com

其直接和间接影响在塑造水生生态系统的整体动态方面发挥着重要作用^[3]。渔业生态系统是典型的社会-生态耦合系统,具有多层次的复杂性,需要通过多方位的视角来全面认识,包括被开发物种与其他物种的相互作用、环境驱动力和生态系统动态的相互作用,以及人类干预活动和自然群落之间的相互作用等对渔业生态系统的直接与间接影响。

1.2 渔业生态系统动力学模型

大规模的商业渔业早在几个世纪前就受到了 广泛关注^[4],而与渔业的悠久历史相比,人们对 资源动态变化的认识历时尚短, 对其基本生态机 制的理解多有不足。历史上,学者们曾认为渔业 资源(尤其是海洋渔业资源)是取之不尽的, 然而 很快人们就发现, 许多鱼类种群的资源量出现明 显下降,这吸引了许多早期的研究者的关注。 Baranov^[5]、Hjort 等^[6]、Ricker^[7]和 Beverton 等^[8] 外国科学家最先对渔业种群动态开展了定量分析, 在鱼类种群动力学建模方面完成了许多开创性的 工作。自 20 世纪初到 20 世纪 80 年代, 学者们通 过长期的监测发现水生物种丰度具有极为丰富多 样的动力学模式。Caddy 等^[9]根据海洋渔业生物 资源的变异性, 识别出了 4 种主要的变异模式: 稳定性、周期性、不规则性和间歇性。这些不同 的变动模式反映了种群和生态系统的内在复杂 性。生态系统是不同物种在共同环境中种群集成 的结果, 气候变化、捕捞活动、富营养化、物种 引入等因素与种群的内在调节机制相互作用,使 得生态系统很少能长期保持稳定[10-11]。

另一方面,随着向 EBFM 迈进,如何应对生态系统的复杂性和相关的管理挑战,逐渐成为人 们关注的问题。要实现 EBFM 的管理目标,需要 对生态系统结构、功能与作用机制有着深入理解, 更需要科学的技术和方法,评估和预测生物资源 与生态系统的变化趋势。渔业生态系统动力学模 型(Fishery Ecosystem Dynamic Model)就是在这一 背景下发展而来。简单来说,这些模型作为现实 生态系统的抽象概括,是关于生态系统状态的假 设性表述方式,旨在探究渔业生态系统的结构与 功能、环境变化的效应以及各种人类干预的影响。 渔业生态系统动力学模型在近 20 年有着迅速地 发展,逐渐成为生态系统相关信息的综合、集成 和预测的主要工具,为 EBFM 在全球的实践提供 了强大的推动力。

需要注意的是,当前渔业生态系统动力学模 型种类繁多, 且原理不同、结构各异、复杂度也 千差万别,导致实践中模型的选择、构建和应用 存在诸多困难。特别是随模型复杂性的提高,模 型结构性偏差降低而参数不确定性可能上升[12], 因此模型在真实性、机制性以及参数和/或模型不 确定性等方面存在不可避免的取舍问题。开展渔 业生态系统模型研究必须要采取审慎的态度,在 明确模型目标和作用的同时控制模型的复杂性, 而这需要对当前模型的发展有一个全面的认识。 鉴于此,本研究探讨了渔业生态系统动力学模型 的发展历程,由于模型的种类繁多、特征各异^[13], 未详尽阐述这些模型的类型与应用, 而是梳理了 这一领域的主要发展脉络和基本原理,并选取种 群、群落和生态系统等不同层次的代表性模型进 行简要介绍。本研究旨在为渔业生态系统动力学 模型的方法发展提供系统性参考、以期推动模型 方法在 EBFM 中的科学实践。

2 种群动力学模型

种群动力学模型是渔业资源学中最为经典和 传统的研究方法,这类方法主要关注的是种群数 量的动态变化以及捕捞活动对于种群状态和渔获 量的影响。种群动力学模型在形式上可以非常简 单,如经典的逻辑斯蒂模型;在此基础上加入种 群结构、空间过程、物种相互作用等元素,使模 型的复杂性逐渐增加,使之呈现出复杂的动力学 特征。无论是何种模型结构,理解种群调控过程 及其对渔业产出的意义,一直是这一方面研究的 重点。

2.1 种群数量模型

最简单的种群动力学模型忽略了种群的年龄、个体大小和空间结构等因素,仅关注其数量特征,通过分析基础的出生率和死亡率,解析种群数量的动态变化。如经典的逻辑斯蒂增长模型, 仅以种群内禀增长率r和环境容纳量K两个参数, 简洁地表现了种群增长的密度制约性。在逻辑斯 蒂模型的基础上,相关研究探讨了种群增长函数 的可能形式,发展了广义逻辑斯蒂模型,以反映 不同生物的生活史策略和生物学特征^[14-15],以及 种群出生率和死亡率与其数量的非线性关系^[16]。 此外,由于种群中的个体从出生到成熟存在时间 间隔,因此有研究在模型中加入了时滞项,以反 映繁殖的滞后效应^[17],即时滞微分/差分模型。时 滞的引入会对种群动态产生重要的影响,可能引 发周期性的振荡^[18]。

由于生物在不同生命阶段的繁殖力不同,存 活率也存在差异,因此仅从数量特征出发难以充 分反映种群动态,还需考虑种群的组成结构。在 模型中,种群结构可表示为年龄或年龄组、个体 大小等级或生活史阶段(例如卵、仔稚鱼、幼鱼和 成鱼), 分别对应年龄结构模型和生活史阶段结构 模型[19]。这类模型可以用矩阵形式简洁地表示, 也称为 Leslie 矩阵模型, 通过求解矩阵的特征向 量可以方便地表示种群的稳定态、敏感性和弹性。 如 Crowder 等^[20]开发了一个包含 5 个阶段(卵/幼 体、小型幼体、大型幼体、亚成年和成年期)结构 的矩阵模型,模拟了红海龟的种群动态,评估了 海龟排除装置在减少偶然捕获方面的效果。此外, 在这种矩阵模型中也可以通过在存活率、成熟时 间和/或生育力中加入非线性项, 使之具有更大的 自由度^[21]。

物种之间的相互作用也是决定种群动态的关 键因素,其中捕食作用特别受关注。早期研究中, Volterra^[22]通过研究亚得里亚海渔获量的周期性 波动,提出了著名的捕食者-被捕食者方程,即 Lotka-Volterra 模型。在此基础上, Holling^[23]根据 摄食强度随种群数量的非线性变化特征,加入食 物搜索和处理时间等捕食机制、构建了不同形式 的非线性功能摄食响应函数。通过对 Lotka-Volterra 模型的简单修改, 可以得到两物种 竞争模型^[24],而竞争作用与摄食相比形式更为多 样(包括资源利用性竞争、干扰性竞争和抢占性竞 争)。寄生与疾病是两类特化的种间相互作用,在 水生种群模型的研究中受到的关注较少, 但过程 更为复杂,如宿主-寄生者模型往往需要考虑寄生 者的传播、致病和死亡等复杂生活史过程^[25]。此 外,流行病学常用的 SIR 模型(易感者 S、感染者

I 和康复者 R)也被用于追踪水生生物流行病的发 生过程, 如 Grenfell 等^[26]利用该模型研究了东安 格利亚海豹种群的 PDV 暴发。

2.2 种群生物学模型

种群数量的增长率取决于个体的生长、死亡 和补充等具体的生物学过程以及捕捞对种群的影 响, 而这些过程往往与个体大小(体长和体重)紧 密相关。许多生物学过程和特征随体型大小而发 生尺度性的变化、这种规律称为异速性 (allometry)^[27-28],这是代谢生态学研究的重要课 题。von Bertalanffy^[29]最早从生物能量学的角度研 究了鱼类生长的规律,提出了著名的 von Bertanffy 生长方程。其后, 学者们探讨了生长的 非平稳性/非连续性特征,进一步发展了季节性生 长模型^[30]、非连续性生长模型(表示蜕壳等过 程)^[31-32]。有研究通过在 von Bertalanffy 生长方程 中加入温度对合成代谢和分解代谢的影响,构建 了温度依赖性个体生长模型^[33]。更进一步的,相 关研究基于生物学原理和质量平衡的约束, 追踪 了食物的消耗量、标准与活动代谢以及特殊动力 作用,以及排泄排遗等过程,构建了生长的完整 生物能量模型(Wisconsin 模型)^[34]。该模型已广泛 应用于水生生物研究, 并汇编为 R 语言的一个程 序包 Fish Bioenergetics 4.0^[35]。

传统的种群模型通常将死亡分为两个部分: 自然死亡和捕捞死亡。近来研究更多地关注了自 然死亡的非恒定性,将其进一步区分为捕食死亡 以及其他原因导致的死亡,并强调了死亡率与体 型大小的关系。其中,捕食死亡率(M2)是多物种 模型的重要参数,可以通过基于生长系数和同化 效率的估计法^[33,36]、结合生活史参数和室内实验 的经验估计法^[37-38]、生物能量学方法^[35],以及结 合饵料组成调查与胃排空率的多物种评估模型估 计法^[39]进行估算。其他死亡(M1)在许多模型中是 指排除已知死亡因素后仍然有需要考虑的"残余" 自然死亡,通常包括疾病、致死性缺氧和极端环 境条件等因素。需注意的是,虽然相关研究几乎 均将 M1 设为固定值, 但需认识到 M1 的组分在某 些情况下可能发生剧烈变动,导致种群数量迅速 变化。

对于许多水生物种来说,补充是种群生产过 程中最重要和易变的组分,反映了种群内部稳定 机制(补偿)与外部驱动因素的交互作用。种群的 补充模型结构各异,但其建模均以种群生活史过 程中的补偿效应为基础,包括同世代的密度依赖 性死亡、成体对后代的同种相食、补充前的密度 依赖性生长,以及生物能量学过程等。例如,当一 个世代内的个体竞争有限资源时,其死亡率随着 世代密度的增加而线性增加,由此可推导出著名 的 Berverton-Holt 模型^[8]。而当种群随个体发育而 发生的食性转换,成鱼摄食同种幼体时,补充方 程会呈现丘状曲线, 即为 Ricker 模型。补充模型 中可以加入密度依赖性生长和随个体大小变化的 死亡率,以反映生长和死亡的补偿性交互作用, 即为 Shepherd-Cushing 模型^[40]。此外, 近来的一 些研究关注了补充量的可变性, 通过纳入温度等 外源性驱动因素,将补充量的总变异分离为不同 来源^[41-42]。

2.3 资源评估模型

捕捞对渔业种群具有决定性的作用,在过去 的半个多世纪里,学者们围绕捕捞对种群的影响 开展了大量研究。渔业科学家开发了一整套种群 数量与结构评估方法,从渔业数据和独立调查等 来源中提取有效信息,以推断渔业资源开发状态 和资源量的变化,该类方法即为资源评估模型(在 这一点上区别于 2.1 中阐述的模型)。根据实践中 可获得数据的不同,在研究中需选取不同的资源 评估模型进行分析。例如,当种群补充量难以预 测或者完全未知时,可以根据鱼类的生长和死亡 率特征计算一个世代的总产量,即单位补充量渔 获量模型^[8]。利用类似的方法,通过加入种群繁殖 生物学信息,也可以计算单位补充量的产卵量和繁 殖群体生物量,并提供生物学参考点的信息。

当仅能获得渔获产量和相对生物量数据时, 一种可行的评估方法是生物量动态模型。该模型 不区分年龄、个体大小或其他种群结构特征,而 是将补充、生长和自然死亡率合并为一个函数, 反映种群生产力随资源量的变化,通常被称为 "剩余产量模型"。最早的生物量动态模型基于逻 辑斯蒂增长模型^[43],并假设 CPUE 与生物量呈线 性关系;其后的研究探讨了广义增长函数,如 Pella-Tomlinson 模型^[44]以及 CPUE 与生物量可能 的非线性关系(表示为Y/E=qB^Y),如超稳定型 (0<y<1)、成比例型(y=1)、和超耗竭型(y>1)^[45],并 探讨了这些结构对于资源稳定性的影响。张魁等^[46] 使用贝叶斯状态空间建模方法,将 Pella-Tomlinson 模型应用于东海带鱼的资源评估。近年来提出的 一些数据有限评估方法,如CMSY和BSM^[47],也 是基于该类生物量动态模型框架,并需要结合内 禀增长率等参数的先验信息。国内学者如刘尊雷 等^[48]利用该类方法,评估了东海区 19 个重要经 济种类的资源状况并提出了最大可持续渔获量。

时滞差分模型是涉及简单年龄结构的离散时 间模型,是非年龄结构模型和完整年龄结构模型 的过渡类型。Deriso^[49]率先开发了这种方法,随后 Schnute^[50]对其进行了进一步拓展。该模型涉及了 生长、存活和补充等生物过程,描述了种群生物 量如何随时间变化。该模型需要生物量(或 CPUE) 的估计值和单独估计的生长参数,并利用过程误 差或观测误差估计方法进行拟合。时滞差分模型 能够反映选择性捕捞策略对种群结构和生产力的 影响,捕捞压力的增大可能导致种群变得不稳定, 从而显现复杂的动态^[51]。

通过将亲体-补充量关系、单位补充量的渔获 量和产卵群体生物量等信息相结合,可以构建完 整年龄结构模型^[52]。该类模型考虑了种群在不同 年龄的生长、死亡和繁殖的差异性, 更真实地反 映了种群动力学过程;同时模型的构建基于年龄 结构数据, 对建模的需求较高。其中, 实际种群分 析(VPA)或股分析是相对简单的年龄结构模型, 利用逆推方式计算种群数量变化。统计性年龄结 构模型将渔获年龄组成等数据作为观测变量,利 用统计方法估计相关参数。该类模型有着快速地 发展,相关学者陆续提出了 ASAP^[53]、SS3^[54]、 CASAL2^[55]、WHAM^[56]和 ALSCL^[57]等模型,并在 全球许多渔业的资源评估中得到广泛应用。此外, 有研究还将气候变化情景加入渔业模型, 探讨了温 度条件变化的可能后果。如 Fogarty 等^[58]采用了完 整年龄结构模型描述缅因湾鳕鱼的动态,并在其中 纳入了底层温度对个体生长和补充的影响。

3 群落动态模型

群落中通常包含大量物种,这些物种如何维持和共存是生态学的一个基本问题。群落中物种的组成结构、不同物种之间的交互作用、种间的 直接和间接效应等,决定了群落的物种多样性、 稳定性与恢复力等关键属性。虽然群落各组分之 间的相互作用非常复杂,但群落层次模型通常具 有中等复杂性,更适合于解决具体的管理问题, 对于渔业管理具有重要意义。Mangel等^[59]提出群 落生态学应作为 EBFM 的理论核心。

在群落层次,相关研究深入探讨了渔业的间 接效应及其对种间关系的作用,特别是技术相互作 用(technical interactions)和生物相互作用(biological interactions)对水生生物群落动态的影响^[60]。其中, 技术相互作用是指不同物种被相同的渔具所捕获, 导致难以有效调控单个物种的捕捞死亡率水平; 而生物相互作用是指物种间通过竞争和捕食等相 互影响,导致的多物种种群动态发生改变。在多 物种混合渔业中,解析两种相互作用的特征、了 解共存物种对资源开发的动态响应,对于成功的 渔业管理至关重要。

3.1 混合物种渔获模型

在现实渔业中同时捕捞多个鱼种是很常见的, 但这对单物种渔业管理而言是巨大阻碍。混合物 种渔获模型旨在处理这种技术相互作用,这类模 型是单物种资源评估模型的自然延伸,假设种间 的技术相互作用具有重要作用,而生物相互作用 很小或不存在。如 Murawski^[61]提出了混合物种单 位补充量渔获量模型(MSYPR),将传统 YPR 模型 方法进行泛化,不仅考虑了多个物种,还考虑了 多种作业类型。该模型利用种间差异化的可捕系 数、选择性因子,以及物种共有的标准化捕捞努 力量来反映捕捞强度在物种间的协同变化。 Jacobson 等^[62]将混合物种世代模型应用于美国东 北部的底层鱼类。

在生物量动态模型中,通过加入各个渔业物 种(和渔具类型)的可捕系数和共同捕捞努力量, 也可以反映渔获中种间的技术相互作用。与单物 种生物量动态模型一样,该模型可以融入非对称 的生产力函数和非线性的渔获函数,具有较好的 灵活性。此外,也有研究使用简单的生物量动态 模型直接评估多鱼种渔业,即简并物种组的生物 量动态模型方法^[63]。尽管这种简并模型主要是为 了弥补数据的有限性,但在一定程度上也能够隐 含地处理种间相互作用,因为物种组整体生物量 的变动轨迹综合反映了捕捞和物种相互作用对各 组分的影响^[64]。该方法适用于热带和亚热带的许 多渔业,其特点是渔获物组成多样,单个物种很 难分离和鉴别,简并模型能够较好地处理数据不 足的问题。

3.2 多物种评估模型

在传统的单物种资源评估模型的基础上加入 多个物种,并以不同函数形式明确表述其生物学 相互作用,即得到多物种评估模型。如以两物种 捕食和竞争模型为基础,通过加入更多物种可以 扩展为广义 Lotka-Volterra 模型,表示群落中所有 物种对之间的相互作用。该模型可以很方便的表 示共位群内捕食(intraguild predation),即竞争者 之间出现的相互捕食关系^[65]。Walters 等^[66]指出这 种结构可以产生培育-退偿效应,对于群落多重稳 态的形成具有重要作用。类似的,在生物量动态 模型和时滞差分模型中,通过加入种间相互作用 也可得到对应的多物种模型。相关研究在这些模 型中加入了非线性的摄食功能响应函数^[67]和随 机的环境扰动^[16],并探讨了捕捞驱动下的稳态转 换(regime shift)^[68]。

通过拓展基于个体大小和年龄结构的单物种 模型,学者们开发了相应的多物种模型,用以评 估多物种的种群数量和种群特征变化。这类模型 一般将自然死亡率分为两个组成部分,即捕食死 亡率和"其他"自然死亡率。与前述的多物种模型 相比,这些方法需要许多额外的数据来源。如 Helgason 等^[69]通过将捕食模块与经典的单物种 VPA 相结合,推导出了具有年龄结构的多物种实 际种群分析模型(MSVPA)^[39];类似的,Pope 等^[70] 开发了基于个体大小的多物种世代分析模型。与 单物种 VPA 一样,该模型在时间上回溯求解,从 最大年龄开始重建每个世代。MSVPA 已被应用于 北海、波罗的海、东白令海、乔治浅滩和中大西 洋湾等许多生态系统。

与单物种模型的情况相似,多物种的统计性 年龄结构模型(MSSCA)在很大程度上取代了 MSVPA。MSSCA的输入数据与前者基本相同,包 括各年龄的渔获量、摄食组成、外源饵料丰度、 各年龄体重、摄入率和其他自然死亡率;不同的 是,MSSCA模型允许输入数据中存在误差,使用 最大似然法估计参数,如捕捞死亡率、初始年份 的世代丰度、一龄群体丰度(补充)、网具可捕性, 以及各年龄选择性和摄食选择参数^[71]。MSSCA 模型有较为广泛的应用,而其空间显式的模型版 本,称为 GADGET^[72],也被应用于冰岛、巴伦支 海、比斯开湾等的鱼类群落^[73]。

3.3 多物种过程模型

与多物种评估模型不同,多物种过程模型较 少依赖于参数的拟合,而是由外部输入模型参数, 通过构建捕食、个体生长、补充等过程的不同模 块,描述群落各个物种的整个生命周期及其相互 作用。在应用方面,多物种过程模型通常用于模拟 分析,通过创建模拟场景进行管理策略评估^[74-75], 以评价不同管理方案的有效性。

由于在常规调查中许多物种的年龄信息难以 获取,因此在一定程度上基于个体大小结构的模 型在水生生物群落中的应用范围更为广泛,如 LeMANS (length-based multispecies analysis by numerical simulation)^[76]。该模型包含摄食、生长、 繁殖、捕捞死亡、捕食死亡等模块,在各个模块 中,分别采用对数正态函数来描述捕食者和被捕 食者之间个体大小的关系,采用逻辑斯蒂函数描 述捕捞死亡率随体长的变化,采用β函数描述残 余自然死亡率随体长的变化, 以及采用 Ricker 模 型或分段函数描述每个物种的补充量。虽然模型 的结构复杂, 但其参数设置较为简洁, 每个物种 需要 7 个生活史参数, 以及一个捕食者与饵料生 物摄食关系的矩阵。Worm 等^[77]使用 LeMANS 研 究了乔治浅滩的多物种渔获策略, 评估了总渔获 产量最大化对群落不同指标的影响。

另一个与LeMANS相似的多物种过程模型为 多物种质量谱动态模型(dynamic multi-species size-spectrum models)^[78-79]。该模型已汇编为 R 语

言的一个程序包 Mizer^[79], 以下简称 "Mizer 模 型"。其包含了生长、繁殖、死亡和新陈代谢等个 体层面的生物学过程,并假设这些生物学过程的 能量均来自摄食,且生长和死亡等过程速率与个 体质量紧密相关,即"异速尺度规律" (allometric scaling law)^[27]。Mizer 模型以 McKendrick-von Foerster 方程描述种群结构动态,利用一系列子 模型分别描述种群主要生物过程。例如,在摄食 模型中,个体的摄食偏好由捕食者和被捕食者的 个体质量比决定,服从对数正态函数;食物密度 模型由饵料鱼类丰度、背景资源量、物种摄食偏 好或分布重叠度,以及食物选择函数共同决定; 能量分配模型描述了个体获取的能量在新陈代 谢、生长和繁殖过程之间进行分配,其分配比例 与个体的性成熟度相关。该模型具有很广泛的应 用, Blanchard 等^[80]利用该模型研究了北海鱼类群 落对于捕捞的响应, 评估了管理中渔业产量与保 护目标的权衡。国内该模型也有一定应用,如Wo 等[81]利用该模型探讨了山东近海多物种总可捕 量的生态系统效应, 乔家乐等^[82]构建了蜈支洲岛 海洋牧场鱼类群落模型,评估了捕捞对海洋牧场 鱼类群落的影响。

4 生态系统模型

生态系统由生物与其生存的环境共同构成, 涉及生物之间、生物与环境的复杂相互作用。生 态系统的视角为生物资源的管理和保护研究带来 了一系列新的挑战:首先,一个生态系统通常包 含大量物种,不同物种所需生存条件各有差异, 而科学调查和监测难以涵盖大量的物种,因此通 常大部分物种的监测数据是缺失的。其次,影响 不同营养级物种的生态过程不同,其空间和时间 尺度差异巨大,如浮游生物的寿命可能是几天, 活动范围几十千米;而鱼类的寿命是几年,活动 范围是几百到几千千米。若在较大尺度上建模, 则浮游生物的重要过程可能被忽略;而要在精细 尺度上建模来解析鱼类生活史过程,则通常是难 以实现的。

由于这些复杂性的存在,在生态系统模型研 究中往往需要考虑如何简化模型。其中一种方法 是仅关注重要物种的种群动态,而对营养级更高 或更低的其他生物进行简并,作为边界条件。其 次,模型也可以不关注具体物种(特别是低营养 级),而是按照个体大小和营养功能进行分析,从 而降低建模的复杂性,这对应于粒径谱模型和 Ryther 能流模型^[83]。另外,针对生态系统的不同组 分(高营养级/低营养级)分别建模,并通过模型耦 合的方法将多个模型相结合,也是生态系统建模 的常用方法。Plagányi^[13]对渔业背景下不同类型生 态系统模型的特性、优势和劣势进行了系统论述。

4.1 简并物种模型

简并物种模型中仅关注少数几个物种的种群 动态,而忽略生态系统的整体结构与功能,因此 模型结构较为简单。由于模型中也能够包含一些 关键的环境组分以及生物与环境的关系,特别是 栖息地变化,因此本研究也将其归类为生态系统 模型。这方面的模型研究更多地聚焦捕捞对栖息 地和非目标物种的影响。例如,底栖生境为鱼类 提供的食物和庇护所,而捕捞渔具,特别是底拖 网和挖掘采捕,除造成直接死亡外,还会破坏鱼 类的栖息地,间接影响底层鱼类生产力^[84-85]。 Collie 等^[86]构建了栖息地(*H*)、底栖饵料生物(*B*) 和鱼类(*F*)的耦合模型,反映了底拖网通过对生境 状况和底栖饵料物种的影响,间接作用于鱼类的 生产力过程。

该类模型的另一关注点是生态系统的多重稳态。人类干预作为对生态系统的一种扰动,其后果远远超出对目标物种的直接效应,通过生态过程传递可能导致生态系统结构和功能的根本性变化。Scheffer^[87]总结了许多陆地和水生生态系统在扰动下的稳态转换,其中珊瑚礁生态系统的转变最为引人注目。许多研究反映了珊瑚礁生态系统的相变,如Blackwood等^[88]构建了珊瑚礁生态系统模型,其中包括大型藻类、珊瑚、藻床(小型藻类构成的海藻层)和鹦嘴鱼等组分,鹦嘴鱼以大型藻类为食,并受到渔业捕捞。该模型表明,当藻类受到草食性鱼类控制时,珊瑚占优势地位;随着捕捞的加强,草食动物控制力减弱,珊瑚和藻类更替,藻类占优势地位。淡水湖泊中也有类似的例子,即浅水湖泊中营养负荷增加和养殖富营养

化导致的植被类型变化[87]。

大多数生物过程都与个体大小密切相关,因 此可以按个体大小而非物种对生物量进行分析, 描述重要的生态系统过程,这就是基于个体大小 的建模方法。个体大小结构的动态模型描述了生 物量从一个分组到另一个分组的转换, 对基于物 种分类的方法作了重要补充。其中一种著名的方 法称为粒径谱, 表示在某个时间点生物量在不同 个体体长或体重组中的分布。若以等比体重区间 表示, 粒径谱的斜率通常接近-1^[89]。由于种群生 产率通常与体型大小成反比,相关研究开发了利 用生物量谱估计生态系统生产力的方法。Jennings 等^[90]使用该方法,从初级生产量开始计算,估计 了在渔业开发之前北海鱼类的生物量。Jennings 等[91]在径谱方法的基础上,根据全球气候模型估 计的初级生产力,按照不同细胞大小估算了浮游 植物在高营养级中输出或消耗的比例, 进一步估 计了全球海洋鱼类的生物量与生产力。

4.2 食物网动态模型

食物网是生态系统的基本结构要素,食物网 中的物种通过营养相互作用联系在一起,控制着 生态系统的总体生产力水平。因此,基于食物网 结构的模型是研究生态系统的特征和动力学的主 要方法。海洋生态系统的食物网结构往往非常复 杂,在研究中很难进行全面完整地描述,因此食 物网所包括的物种数和分类学阶元的通常会做简 并。在早期的研究中,学者们使用了线性网络模 型研究水生生态系统的能量流动,如Lindeman^[92] 对威斯康星州曼多塔湖(Mendota Lake)的研究中, 构建了第一个详细的淡水生态系统能量收支模型, 对生态学的发展做出了开创性贡献。该模型涵盖 了食物网所有基本组分,包括水层和底栖能流途 径以及细菌分解其他组分构成的营养盐循环,为 食物网各组分潜在生产力的估算提供有用信息。 另一方面,线性网络模型的主要局限是基于平衡 假设,不能反映食物网结构随时间的变化。

生态系统网络模型中较为成熟、应用最为广 泛的方法是 Ecopath 模型。Polovina^[93]最早提出了 该方法,分析了夏威夷群岛法国护卫舰浅滩 (French Frigate Shoals)生态系统的能量收支平衡。 随后 Christensen 等^[94]对该类方法进行了拓展,并 开发了一个泛用性的软件,即 Ecopath with Ecosim。Ecopath 模型假设,在一个平衡的系统中, 能量消耗必须满足系统层次的生产、呼吸和排泄 要求,模型中每个组分的生产量取决于其生物 量、渔获量、捕食率和生态营养效率。在许多情 况下,生产量和消费量很难通过直接观测获得, 而是基于生产量与生物量的比率(P/B)、摄食量与 生物量比率(Q/B)等参数估算。该模型常用于评价 生态系统各功能组的营养级、能量转换效率、生 态系统规模,以及生态系统的稳定性和成熟度。 Ecopath 模型在国内有较多的应用,如林群等^[95] 基于 Ecopath 模型评估了莱州湾中国对虾增殖生 态容量,刘鸿雁等^[96]利用该模型分析了崂山湾人 工鱼礁区生态系统的结构和能流特征。

Walters 等^[97]将 Ecopath 描绘的静态图景转换 为了动态的 Ecosim 模型, 以微分方程组的形式表 示生长效率、消耗率、捕食死亡、其他自然死亡 率以及渔获率等组分。模型的各组分可以进一步 划分不同生活阶段, 以表示摄食组成随个体发育 的变化或对捕食和捕捞脆弱性的差异。此外, Ecosim 中加入了 Walters 等^[66]的索饵场概念, 反 映了饵料物种受捕食者影响的脆弱性, 还可以包 含不同作业类型对总产量的贡献率以及迁入迁出 项。该模型常用于预测和模拟气候变化和人类扰 动下生态系统结构和功能的可能变化。在 Ecosim 的基础上, Ecospace 模型引入了空间结构, 利用 空间网格反映生境适宜性(环境偏好)和物种在相 邻位置的移动,以及捕捞努力量的空间分布。该 模型中生物的空间移动可以表现为扩散 (dispersal)、洄游(migration)和输运(advection)等不 同形式。Ecospace 已应用于渔业的空间管理和海 洋保护区选划等研究^[98]。

4.3 生物地球化学模型

生物地球化学模型以营养盐为起点,追踪整 个水生食物网的生产路径。与前述模型不同,生 物地球化学模型通常关注了碳、氮、磷等营养元 素在生态系统中的传递和流动。早期的研究侧重 于低营养级,通常终结于浮游动物组分;近年来, 随着计算能力的增强,相关模型逐渐包含了从营养盐到顶级捕食者的完整生态系统,因此也被称为"端到端模型" (end-to-end)模型。对于低营养级 生物,营养盐-浮游植物-浮游动物模型(NPZ)是一 种常用模型,用于研究营养盐和浮游动植物种群 的动态,如 Miller^[99]利用 NPZ 模型,模拟了春季 水华现象的衰减过程。

如前文所述,低营养级生物与高营养级生物 对应的时间和空间尺度差异很大,因此相关研 究常采用模型耦合的方法构建端到端模型。在一 项早期研究中, Steele 等^[100]开发了一个相对简单 的网络模型,追踪乔治浅滩食物网从氮(硝酸盐 和铵盐)到鱼类的生产过程。该研究为低营养级 和高营养级分别建立了子模型,在低营养级网 络中以氮为关键变量, 在高营养级网络中以碳 为关键变量。两个子模型通过中型浮游动物-肉 食性浮游动物、底栖动物-肉食性底栖动物的连 接相耦合。该模型能够用于探究营养盐动态和生 产力之间的联系,为理解水生生态系统中上行 控制机制提供了重要途径。此外, OSMOSE 模型 也采用了类似的方法, 通过摄食浮游生物的过 程将高营养级和低营养级模型耦合^[101-102],该模 型应用较为广泛。

近年来, 生物地球化学模型有了进一步的发 展,用于评估气候驱动下温度和初级的生产变化 对高营养级消耗和生产的影响。如 Blanchard 等^[103] 构建了一个物理-生物地球化学耦合模型,在 11 个大型地区性陆架海域进行了参数化,覆盖了28 个大海洋生态系统。另一个代表性的模型是 Atlantis^[104]。该模型追溯了氮和硅等元素在生态 系统中的循环过程, 涵盖了自初级生产者到高级 捕食者以及碎屑在内的完整生态系统组分, 包含 生产、消耗、捕食、补充、洄游、栖息环境选择 以及自然和捕捞死亡等过程。Atlantis 模型还包含 空间结构, 以多边形表示生物的三维空间分布特 征。通过与其他模型的耦合, 该模型也可以用于 优化渔业的经济和社会效益, 权衡生态-经济-社 会等不同方面的管理目标。目前 Atlantis 已应用 于全球三十几个海洋以及湖泊生态系统[105]。

5 总结与展望

随着计算机技术的发展,近十几年来渔业生态系统动力学模型得到了迅速发展,SS3、GADGET、InVitro、BOATs、OSMOSE和Atlantis等许多综合性模型逐渐被广泛应用,为微观过程与宏观现象之间构建了桥梁,也为解析海洋生态系统的营养级联、反馈调控等机制和过程提供了重要工具。另一方面,要充分反映相关生物因素与生态过程,意味着模型需包含更多的变量、响应函数和模块结构。随着模型复杂度的增加,其参数估算和模型稳健度必将受到影响,导致模型存在更多的不确定性,这可能成为制约模型未来发展和应用的主要障碍。

在未来 EBFM 的实践中, 渔业生态系统动力 学模型方法需要因地制宜,根据对生态系统的理 解、科学基础和数据资源进行调整,进一步拓展 其应用前景。例如,海洋保护区(MPA)是符合 EBFM 目标的重要空间管理策略, 对于维护生物 多样性和生态系统结构,保护栖息地、养护目标 和非目标物种,以及维持渔获量具有重要意义。 当前研究对 MPA 中的一些关键问题进行了一定 的探索,如扩散模式、种群结构效应以及保护区 网络的构建方案等,但未来还有赖于空间结构模 型的进一步完善,反映 MPA 的空间效应。又如, 传统渔业中选择性移除特定营养级的物种,导致 了生态系统结构的改变,这一现象引发了如何维 持生态平衡的思考。相关研究提出了"平衡渔获" (balanced harvest)的概念, 要求按照物种生产力 高低对生态系统中的所有物种进行开发,以维持生 态系统的结构与功能。但在实际渔业管理中如何实 施平衡渔获策略还有待进一步探讨和论证[106],特 别是基于渔业生态系统动力学模型开展广泛的模 拟和预测。再如,在 EBFM 的视角下,过度捕捞 具有更为广泛的涵义, 需考虑生态系统的不同组 分以及群落和生态系统动态。当前研究已经提出 了在生态系统层面上定义过度捕捞的一系列标准 以及阈值和参考点^[107],如个体大小结构(粒径 谱)、功能组的生物量(营养结构)、群落和食物网 指数(相互关联数、循环数)等。生态系统层次的

过度捕捞评估和管理也是未来渔业生态系统动力 学的重要研究方向之一。

总而言之, 渔业生态系统具有复杂的结构与 运作机制,与之相应的渔业管理也应基于对生态 系统的全面了解,通过构建有针对性的模型,预 测管理策略的生物生态、经济社会效应与风险, 结合管理措施的可行性和可控性,支持资源利用 规划和合理避险。特别是在当前全球变暖、厄尔 尼诺等全球气候变化的背景下, 渔业生态系统的 结构与功能可能发生稳态剧变,这对于生物资源 的可持续利用提出了重大挑战。未来研究有赖于 海洋学、生物学、生态学、资源学和管理学等多 学科共同努力,在生态系统的视角下,权衡生态、 资源、经济和社会等多重目标,综合渔业管理、 栖息地保护、增殖放流、海洋牧场等措施,实现 基于生态系统的渔业管理。随着对海洋生态认识 的不断深入,逐渐完善渔业生态系统动力学模型, 将是未来渔业科学研究中的重要课题。

参考文献:

- Karnauskas M, Walter J F, Kelble C R, et al. To EBFM or not to EBFM? That is not the question[J]. Fish and Fisheries, 2021, 22(3): 646-651.
- [2] FAO. Fisheries Management. 2: The Ecosystem Approach to Fisheries[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2003.
- [3] Fogarty M J, Collie J S. Fishery Ecosystem Dynamics[M]. Oxford: Oxford University Press, 2020.
- [4] Fagan B. Fishing: How the Sea Fed Civilization[M]. New Haven: Yale University Press, 2017.
- [5] Baranov F I. On overfishing[J]. Fishing Industry News (Vestnik Rybopromyshlennosti), 1914, 1: 15-16.
- [6] Hjort J, Jahn G, Ottestad P. The optimum catch[J]. Hvalradets Skrifter, 1933, 7: 92-127.
- [7] Ricker W E. Stock and recruitment[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1954, 11(5): 559-623.
- [8] Beverton R J H, Holt S J. On the Dynamics of Exploited Fish Populations[M]. London: Chapman & Hall, 1957.
- [9] Caddy J F, Gulland J A. Historical patterns of fish stocks[J]. Marine Policy, 1983, 7(4): 267-278.
- [10] Doak D F, Estes J A, Halpern B S, et al. Understanding and predicting ecological dynamics: Are major surprises inevitable?[J]. Ecology, 2008, 89(4): 952-961.
- [11] Arumugam R, Lutscher F, Guichard F. Tracking unstable states: Ecosystem dynamics in a changing world[J]. Oikos,

2021, 130(4): 525-540.

- [12] Collie J S, Botsford L W, Hastings A, et al. Ecosystem models for fisheries management: Finding the sweet spot[J]. Fish and Fisheries, 2016, 17(1): 101-125.
- [13] Plagányi É E. Models for an ecosystem approach to fisheries[R]. Rome: FAO, 2007.
- [14] Gilpin M E, Ayala F J. Global models of growth and competition[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1973, 70(12): 3590-3593.
- [15] Fowler C W. Density dependence as related to life history strategy[J]. Ecology, 1981, 62(3): 602-610.
- [16] Steele J H, Henderson E W. Modeling long-term fluctuations in fish stocks[J]. Science, 1984, 224(4652): 985-987.
- [17] Hutchinson G E. Circular causal systems in ecology[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 1948, 50(4): 221-246.
- [18] Giang D V, Lenbury Y, Seidman T I. Delay effect in models of population growth[J]. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2005, 305(2): 631-643.
- [19] Caswell H. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation[M]. The 2nd edition. Sunderland: Sinauer Associates, 2001.
- [20] Crowder L B, Crouse D T, Heppell S S, et al. Predicting the impact of *Turtle excluder* devices on loggerhead sea turtle populations[J]. Ecological Applications, 1994, 4(3): 437-445.
- [21] Neubert M G, Caswell H. Density-dependent vital rates and their population dynamic consequences[J]. Journal of Mathematical Biology, 2000, 41(2): 103-121.
- [22] Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically[J]. Nature, 1926, 118(2972): 558-560.
- [23] Holling C S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation[J]. Memoirs of the Entomological Society of Canada, 1965, 97(S45): 5-60.
- [24] Gause G F. Experimental analysis of vito volterra's mathematical theory of the struggle for existence[J]. Science, 1934, 79(2036): 16-17.
- [25] Anderson R M, May R M. Regulation and stability of hostparasite population interactions: I. regulatory processes[J]. Journal of Animal Ecology, 1978, 47(1): 219-247.
- [26] Grenfell B T, Lonergan M E, Harwood J. Quantitative investigations of the epidemiology of phocine distemper virus (PDV) in European common seal populations[J]. The Science of the Total Environment, 1992, 115(1-2): 15-29.
- [27] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, et al. Toward a metabolic theory of ecology[J]. Ecology, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [28] Brown J H, Sibly R M. The Metabolic Theory of Ecology and Its Central Equation[M]//Sibly R M, Brown J H, Kodric-Brown A. Metabolic Ecology: A Scaling Approach. Hoboken: John Wiley & Sons, Ltd., 2012: 21-33.

- [29] von Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II)[J]. Human Biology, 1938, 10(2): 181-213.
- [30] Hoenig N A, Hanumara R C. An empirical comparison of seasonal growth models[J]. Fishbyte, 1990, 8(1): 32-34.
- [31] Wahle R A, Fogarty M J. Growth and Development: Understanding and Modelling Growth Variability in Lobsters[M]// Phillips B F. Lobsters: Biology, Management, Aquaculture and Fisheries. Hoboken: John Wiley & Sons, Ltd., 2006: 1-44.
- [32] Chang Y J, Sun C L, Chen Y, et al. Modelling the growth of crustacean species[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2012, 22(1): 157-187.
- [33] Walters C, Essington T. Recovery of bioenergetics parameters from information on growth: Overview of an approach based on statistical analysis of tagging and size-at- age data[J]. The Open Fish Science Journal, 2010, 3(1): 52-68.
- [34] Kitchell J F, Stewart D J, Weininger D. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*)[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1977, 34(10): 1922-1935.
- [35] Deslauriers D, Chipps S R, Breck J E, et al. Fish bioenergetics4.0: An R-based modeling application[J]. Fisheries, 2017, 42(11): 586-596.
- [36] Temming A, Herrmann J P. A generic model to estimate food consumption: Linking von Bertalanffy's growth model with Beverton and Holt's and Ivlev's concepts of net conversion efficiency[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2009, 66(4): 683-700.
- [37] 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(5): 447-453.
- [38] Pauly D. A simple method for estimating the food consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments[J]. Fishery Bulletin, 1986, 84(4): 827-839.
- [39] Magnússon K G. An overview of the multispecies VPA— Theory and applications[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1995, 5(2): 195-212.
- [40] Shepherd J G, Cushing D H. A mechanism for densitydependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship[J]. ICES Journal of Marine Science, 1980, 39(2): 160-167.
- [41] Hare J A, Alexander M A, Fogarty M J, et al. Forecasting the dynamics of a coastal fishery species using a coupled climate population model[J]. Ecological Applications, 2010, 20(2): 452-464.
- [42] Houde E D. Recruitment Variability[M]//Jakobsen T, Fogarty M J, Megrey B A, et al. Fish Reproductive Biology.

Hoboken: John Wiley & Sons, Ltd., 2016: 98-187.

- [43] Schaefer M B. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries[J]. Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1954, 1: 25-56.
- [44] Pella J J, Tomlinson P K. A generalized stock production model[J]. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin, 1969, 13(3): 416-497.
- [45] Hilborn R, Walters C J. Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics, and Uncertainty[M]. London: Chapman and Hall, 1992.
- [46] Zhang K, Chen Z Z. Using Bayesian state-space modelling to assess *Trichiurus japonicus* stock in the East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(5): 1015-1026. [张魁, 陈作志. 应用贝叶斯状态空间建模对 东海带鱼的资源评估[J]. 中国水产科学, 2015, 22(5): 1015-1026.]
- [47] Froese R, Demirel N, Coro G, et al. Estimating fisheries reference points from catch and resilience[J]. Fish and Fisheries, 2017, 18(3): 506-526.
- [48] Liu Z L, Yang L L, Jin Y, et al. Assessment of commercially exploited fish stocks in the East China Sea using CMSY and BSM analysis[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2023, 30(6): 735-752. [刘尊雷,杨林林,金艳,等. 基于 CMSY 和 BSM 的东海区重要渔业种类资源评估[J]. 中国水产科 学, 2023, 30(6): 735-752.]
- [49] Deriso R B. Harvesting strategies and parameter estimation for an age-structured model[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1980, 37(2): 268-282.
- [50] Schnute J. A general theory for analysis of catch and effort data[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1985, 42(3): 414-429.
- [51] Fogarty M J, Gamble R, Perretti C T. Dynamic complexity in exploited marine ecosystems[J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2016, 4: 68.
- [52] Sissenwine M P, Shepherd J G. An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1987, 44(4): 913-918.
- [53] Legault C M, Restrepo V R. A flexible forward age-structured assessment program[J]. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas Collective Volume of Scientific Papers, 1999, 492(2): 246-253.
- [54] Methot R D, Wetzel C R. Stock synthesis: A biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management[J]. Fisheries Research, 2013, 142: 86-99.
- [55] Doonan I, Large K, Dunn A, et al. Casal2: New Zealand's integrated population modelling tool[J]. Fisheries Research, 2016, 183: 498-505.
- [56] Stock B C, Miller T J. The Woods Hole Assessment Model

(WHAM): A general state-space assessment framework that incorporates time- and age-varying processes via random effects and links to environmental covariates[J]. Fisheries Research, 2021, 240: 105967.

- [57] Zhang F, Cadigan N G. An age- and length-structured statistical catch-at-length model for hard-to-age fisheries stocks[J]. Fish and Fisheries, 2022, 23(5): 1121-1135.
- [58] Fogarty M, Incze L, Hayhoe K, et al. Potential climate change impacts on Atlantic cod (*Gadus morhua*) off the northeastern USA[J]. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 2008, 13(5): 453-466.
- [59] Mangel M, Levin P S. Regime, phase and paradigm shifts: Making community ecology the basic science for fisheries[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2005, 360(1453): 95-105.
- [60] Murawski S A. Can we manage our multispecies fisheries?[J]. Fisheries, 1991, 16(5): 5-13.
- [61] Murawski S A. Mixed-species yield-per-recruitment analyses accounting for technological interactions[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1984, 41(6): 897-916.
- [62] Jacobson N, Cadrin S. Projecting equilibrium, mixed-species yield of New England groundfish[R]. Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea, 2008: 1-22.
- [63] Ralston S, Polovina J J. A multispecies analysis of the commercial deep-sea handline fishery in Hawaii[J]. Fishery Bulletin, 1982, 80(3): 435-448.
- [64] Fogarty M J, Overholtz W J, Link J S. Aggregate surplus production models for demersal fishery resources of the Gulf of Maine[J]. Marine Ecology Progress Series, 2012, 459: 247-258.
- [65] Irigoien X, de Roos A. The role of intraguild predation in the population dynamics of small pelagic fish[J]. Marine Biology, 2011, 158(8): 1683-1690.
- [66] Walters C, Kitchell J F. Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: Implications for the theory of fishing[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2001, 58(1): 39-50.
- [67] Uchiyama T, Kruse G H, Mueter F J. A multispecies biomass dynamics model for investigating predator–prey interactions in the Bering Sea groundfish community[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2016, 134: 331-349.
- [68] Collie J S, Richardson K, Steele J H. Regime shifts: Can ecological theory illuminate the mechanisms?[J]. Progress in Oceanography, 2004, 60(2-4): 281-302.
- [69] Helgason T H, Gislason H. VPA-analysis with special interaction due to predation[R]. Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea, 1979: 10.
- [70] Pope J G, Yang J. Phalanx Analysis: An Extension of Jones' Length Cohort Analysis to Multispecies Cohort Analysis[M]//

Length-based Methods in Fisheries Research. Manila: ICLARM Conference Proceedings, 1987: 177-192.

- [71] Curti K L, Collie J S, Legault C M, et al. Evaluating the performance of a multispecies statistical catch-at-age model[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2013, 70(3): 470-484.
- [72] Begley J, Howell D. An overview of Gadget, the globally applicable area-disaggregated general ecosystem toolbox[R].
 Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea, 2004: 1-15.
- [73] Lindstrøm U, Smout S, Howell D, et al. Modelling multispecies interactions in the Barents Sea ecosystem with special emphasis on minke whales and their interactions with cod, herring and capelin[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2009, 56(21-22): 2068-2079.
- [74] Punt A E, Butterworth D S, de Moor C L, et al. Management strategy evaluation: Best practices[J]. Fish and Fisheries, 2016, 17(2): 303-334.
- [75] Smith A D M. Management Strategy Evaluation: The Light on The Hill[M]//Population Dynamics for Fisheries Management. Australian Society for Fish Biology Proceedings, 1994: 249-253.
- [76] Hall S J, Collie J S, Duplisea D E, et al. A length-based multispecies model for evaluating community responses to fishing[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2006, 63(6): 1344-1359.
- [77] Worm B, Hilborn R, Baum J K, et al. Rebuilding global fisheries[J]. Science, 2009, 325(5940): 578-585.
- [78] Andersen K H, Beyer J E. Asymptotic size determines species abundance in the marine size spectrum[J]. The American Naturalist, 2006, 168(1): 54-61.
- [79] Scott F, Blanchard J L, Andersen K H. *Mizer*: An R package for multispecies, trait - based and community size spectrum ecological modelling[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2014, 5(10): 1121-1125.
- [80] Blanchard J L, Andersen K H, Scott F, et al. Evaluating targets and trade-offs among fisheries and conservation objectives using a multispecies size spectrum model[J]. Journal of Applied Ecology, 2014, 51(3): 612-622.
- [81] Wo J, Zhang C L, Ji Y P, et al. A multispecies TAC approach to achieving long-term sustainability in multispecies mixed fisheries[J]. ICES Journal of Marine Science, 2022, 79(1): 218-229.
- [82] Qiao J L, Li X D, Li J L, et al. Assessing the impacts of fishing on fish community in marine ranch of the Wuzhizhou Island based on size-spectrum model[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2024, 46(1): 64-76. [乔家乐, 栗小东, 李建龙, 等. 基于质量谱模型评估捕捞对蜈支洲岛海洋牧场鱼类群落 的影响[J]. 海洋学报, 2024, 46(1): 64-76.]
- [83] Stock C A, John J G, Rykaczewski R R, et al. Reconciling

fisheries catch and ocean productivity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(8): E1441-E1449.

- [84] Collie J S, Hall S J, Kaiser M J, et al. A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos[J]. Journal of Animal Ecology, 2000, 69(5): 785-798.
- [85] Kaiser M J, Clarke K R, Hinz H, et al. Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing[J]. Marine Ecology Progress Series, 2006, 311: 1-14.
- [86] Collie J, Hiddink J G, van Kooten T, et al. Indirect effects of bottom fishing on the productivity of marine fish[J]. Fish and Fisheries, 2017, 18(4): 619-637.
- [87] Scheffer M. Critical Transitions in Nature and Society[M]. Princeton: Princeton University Press, 2009.
- [88] Blackwood J C, Hastings A, Mumby P J. The effect of fishing on hysteresis in Caribbean coral reefs[J]. Theoretical Ecology, 2012, 5(1): 105-114.
- [89] Kerr S R, Dickie L M. The Biomass Spectrum: A Predator-prey Theory of Aquatic Production[M]. New York: Columbia University Press, 2001.
- [90] Jennings S, Blanchard J L. Fish abundance with no fishing: Predictions based on macroecological theory[J]. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(4): 632-642.
- [91] Jennings S, Collingridge K. Predicting consumer biomass, size-structure, production, catch potential, responses to fishing and associated uncertainties in the world's marine ecosystems[J]. PLoS One, 2015, 10(7): e0133794.
- [92] Lindeman R L. The trophic-dynamic aspect of ecology[J]. Ecology, 1942, 23(4): 399-417.
- [93] Polovina J J. Model of a coral reef ecosystem: I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals[J]. Coral Reefs, 1984, 3(1): 1-11.
- [94] Christensen V, Walters C J. Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations[J]. Ecological Modelling, 2004, 172(2-4): 109-139.
- [95] Lin Q, Li X S, Li Z Y, et al. Ecological carrying capacity of Chinese shrimp stock enhancement in Laizhou Bay of China based on Ecopath model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 1131-1140. [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.]
- [96] Liu H Y, Yang C J, Zhang P D, et al. An Ecopath evaluation of system structure and function for the Laoshan Bay artificial reef zone ecosystem[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 3926-3936. [刘鸿雁,杨超杰,张沛东,等. 基于 Ecopath 模型的崂山湾人工鱼礁区生态系统结构和功 能研究[J]. 生态学报, 2019, 39(11): 3926-3936.]
- [97] Walters C, Christensen C V, Pauly D. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1997,

7(2): 139-172.

- [98] Colléter M, Valls A, Guitton J, et al. Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository[J]. Ecological Modelling, 2015, 302: 42-53.
- [99] Miller C B. Biological Oceanography[M]. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.
- [100] Steele J H, Collie J S, Bisagni J J, et al. Balancing end-to-end budgets of the Georges Bank ecosystem[J]. Progress in Oceanography, 2007, 74(4): 423-448.
- [101] Grüss A, Palomares M L D, Poelen J H, et al. Building bridges between global information systems on marine organisms and ecosystem models[J]. Ecological Modelling, 2019, 398: 1-19.
- [102] Shin Y J, Cury P. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model[J]. Aquatic Living Resources, 2001, 14(2): 65-80.
- [103] Blanchard J L, Jennings S, Holmes R, et al. Potential

consequences of climate change for primary production and fish production in large marine ecosystems[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences, 2012, 367(1605): 2979-2989.

- [104] Audzijonyte A, Pethybridge H, Porobic J, et al. Atlantis: A spatially explicit end-to-end marine ecosystem model with dynamically integrated physics, ecology and socio-economic modules[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2019, 10(10): 1814-1819.
- [105] Fulton E A, Link J S, Kaplan I C, et al. Lessons in modelling and management of marine ecosystems: The *Atlantis* experience[J]. Fish and Fisheries, 2011, 12(2): 171-188.
- [106] Jacobsen N S, Gislason H, Andersen K H. The consequences of balanced harvesting of fish communities[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2014, 281(1775): 20132701.
- [107] Murawski S A. Definitions of overfishing from an ecosystem perspective[J]. ICES Journal of Marine Science, 2000, 57(3): 649-658.

Advances in fishery ecosystem dynamic modelling: A brief review

ZHANG Chongliang¹, GUAN Lisha², ZHANG Kui³

- 1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
- 2. Chinese Academy of Fishery Sciences, Beijing 100141, China;
- 3. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China

Abstract: In recent years, the concept of ecosystem-based fisheries management (EBFM) has been widely recognized. The achievement of EBFM goals requires a deep understanding of the structure, function, and mechanisms of the ecosystem, as well as appropriate modeling methods to evaluate and predict the changes in biological resources and ecosystems. Fishery ecosystem dynamic models have developed in this context, aiming to investigate the structure and function of fishery ecosystems, and to evaluate the effects of environmental changes and human intervention. This category of models has gradually become the major tool for information synthesis, integration, and prediction in ecosystem research. The fishery ecosystem dynamic models have developed rapidly in the past 20 years, whereas due to their wide diversity, there are substantial difficulties in the selection, construction, and application of those models. This study traces the development of fishery ecosystem dynamic models, and briefly introduces representative models bridge the gap between microcosmic processes and macroscopic phenomena, and serve as a crucial tool for revealing the regulatory mechanisms of ecosystems. In the future, the fishery ecosystem dynamic models need further development, and should be adjusted and improved based on our understanding of the ecosystem, technical foundations, and data sources, in order to provide supports for the practice of EBFM.

Key words: EBFM; fishery ecosystem dynamics; assessment models; fishery management; regulatory mechanism Corresponding author: GUAN Lisha, E-mail: guanlisha@cafs.ac.cn; ZHANG Kui, E-mail: zhangkui@scsfri.com