

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.18328

基于 Ecopath 模型的大亚湾黑鲷生态容量评估

黄梦仪^{1,2}, 徐姗楠¹, 刘永¹, 肖雅元¹, 王腾¹, 李纯厚¹

1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东省渔业生态环境重点实验室, 广东 广州 510300;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306

摘要: 为评估大亚湾黑鲷(*Sparus macrocephalus*)的生态容量, 根据 2015 年渔业资源和生态环境调查数据, 利用 Ecopath with Ecosim 6.5(EwE)软件构建了由 26 个功能组组成的大亚湾 Ecopath 模型, 分析了大亚湾生态系统的基本特征, 并结合食物网结构和能量流动估算了黑鲷的增殖生态容量。结果显示, 黑鲷营养级为 3.44, 营养转化效率为 0.302; 大亚湾生态系统各功能组的营养级在 1~3.95 之间, 系统总转化效率为 7.636%, 总初级生产量/总呼吸量为 2.142, 系统连接指数为 0.364, 系统杂食性指数为 0.210, 表明系统各营养级转化效率较低, 能量未被充分利用; 系统总转化效率低于 10%, 营养级 I、II 流向碎屑量占总流向碎屑量的 98.11%, 说明能量传递发生阻塞, 具有增殖空间。经估算黑鲷生态容量为 0.034 t/km², 是现存生物量的 1.4 倍, 此时其他浮游生物食性鱼类的转化效率等于 1, 系统处于平衡状态; 达到生态容量前后大亚湾生态系统的总初级生产量/总呼吸量变化很小(变化值为 0.001), 系统杂食性指数和系统连接指数均没有变化, 因此认为放流黑鲷至生态容量对大亚湾生态系统的稳定性和营养结构未产生影响。

关键词: Ecopath 模型; 生态容量; 黑鲷; 大亚湾; 增殖放流; 食物网

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)01-0001-13

大亚湾(113°29'42"~114°49'42"E、23°31'12"~24°50'00"N)位于广东省珠江口东侧, 面积约为 940.57 km², 最大水深 21 m, 平均水深 11 m, 海岸线长约 92 km, 大小岛屿 50 多个; 受大陆径流、降雨、海流等影响, 大亚湾水域冬季呈现低温高盐而夏季为高温低盐现象^[1]。大亚湾是中国南海北部典型的半封闭性海湾, 因其自然条件优越、饵料丰富, 栖息的鱼类种类繁多, 1983 年 4 月, 被广东省人民政府批准建立水产资源省级自然保护区, 也是多种经济鱼类无可替代的产卵场、育幼场和索饵场^[2]。近年来, 由于渔业资源过度捕捞、外源性面源污染入海以及沿岸围填海等人类活动, 使得大亚湾生态系统结构明显变化, 功能退化, 生物多样性降低, 一些重要经济鱼类的数量呈明

显下降趋势, 鱼类小型化现象严重^[2-4]。为了恢复大亚湾生物资源, 自 20 世纪 80 年代以来, 先后在大亚湾开展了多次不同规模的增殖放流活动, 放流种类包括斜带石斑鱼(*Epinephelus coioides*)、黑鲷(*Sparus macrocephalus*)、真鲷(*Pagrosomus major*)、中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)、斑节对虾(*Penaeus monodon*)、紫海胆(*Anthocidaris crassispina*)等经济种类。随着“负责任海洋生物资源增殖放流”理念^[5]受到更多的重视, 开展增殖放流活动既需要全面认识放流水域生态环境、考虑食物网中种间相互关系^[6], 同时又要确保放流不破坏生态系统平衡, 即科学确定放流种类的生态容量^[7]。黑鲷是大亚湾重要的经济鱼类, 也是大亚湾增殖放流的主要种类之一^[8-10]。但目前大亚湾鱼

收稿日期: 2018-09-20; 修订日期: 2018-11-30.

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201403008); 国家重点基础研究发展计划项目(2015CB4529004); 中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2016HY-ZD0104).

作者简介: 黄梦仪(1993-), 女, 硕士研究生, 主要从事渔业生态环境保护研究. E-mail: 272289334@qq.com

通信作者: 李纯厚, 研究员, 主要从事水生生物学研究. E-mail: chunhou@scsfri.ac.cn

类增殖放流的研究仍相当薄弱,特别是对增殖生态容量缺乏足够的认识。因此,文章拟采用 Ecopath 模型从整个生态系统能量流动的水平上评估黑鲷的生态容量。

Ecopath 模型最初是由 Polovina 在 1984 年提出,并用于研究生态系统生物的生物量和食物消耗^[11],后来结合 Ulanowicz 的能量分析生态学理论^[12]用齐次线性方程组评估生态系统能量流动情况,20 世纪 90 年代 Christensen 等^[13]将这种分析方法发展为个人计算机应用软件——EWE (Ecopath with Ecosim), Ecopath 模型被认为是新一代研究水域生态系统的核心工具^[14]。Ecopath 模型不仅用于评估生态系统的结构功能和能量流动等特征,而且还用于估算某个功能组在不破坏生态系统平衡前提下的生态容量^[15]。根据广东大亚湾水产资源省级自然保护区功能分区,保护区的缓冲区主要分布在大亚湾南部,按照自然保护区管理要求,资源恢复活动只能在缓冲区进行,因此,本研究以大亚湾南部渔业资源与环境调查数据为基础,利用 Ecopath with Ecosim 6.5 (EwE) 软件构建大亚湾生态通道模型,分析大亚湾的生态系统结构功能和能量流动过程,评估黑鲷在大亚湾的生态容量,旨在优化大亚湾的增殖放流策略,为渔业的可持续发展提供科学依据和指导性建议。

1 材料与方法

1.1 数据来源

于 2015 年春季(2015 年 4 月)、夏季(2015 年 8 月)、秋季(2015 年 10 月)和冬季(2015 年 12 月)共 4 个航次进行渔业资源和生态环境调查,调查共布设 8 个调查站位(图 1)。

1.2 研究方法

1.2.1 模型原理 Ecopath 模型将生态系统定义为由一系列生态相互关联的功能组构成,这些功能组包括有机碎屑、浮游植物、浮游动物、底栖生物以及一组规格和生态习性相同的鱼类等,且能够基本涵盖整个生态系统的能量流动^[16]。模型假设规定时间内(一般是 1 年)生态系统处于平衡状态。根据能量守恒定律,生态系统中每个功能

组的能量应保持输入与输出平衡,即生产量-捕食死亡-其他死亡-产出量=0,模型用一组线性方程来表示一个生态系统能量输入和输出,每个方程代表一个功能组^[17]:

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

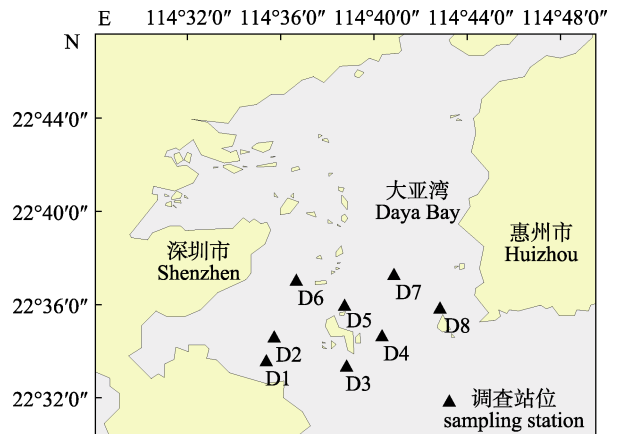


图 1 大亚湾渔业资源采样站位图

Fig. 1 Sampling stations of fishery resource in Daya Bay

式中, B_i 为功能组 i 的生物量, P_i 为功能组 i 的生产量, $(P/B)_i$ 为功能组 i 的生产量和生物量的比值, EE_i 为功能组 i 的营养转化效率, $(Q/B)_j$ 为功能组 j 的消耗量和生物量的比值, DC_{ij} 为被捕食者功能组 i 在捕食者功能组 j 总食物组成中所占的比例, EX_i 为功能组 i 的输出量。在 Ecopath 模型中, B_i 、 $(P/B)_i$ 、 $(Q/B)_j$ 和 EE_i 4 个参数至少需要 3 个是已知的,一个未知的参数可以由模型计算得出。

1.2.2 功能组划分 根据大亚湾生态系统的生物种类、生物学特性、栖息地特征和食性特点,将大亚湾生态系统生物划分为 26 个功能组,基本覆盖大亚湾生态系统结构和能量流动过程,包括浮游植物、浮游动物、底栖动物、虾类、蟹类、水母、口足类、头足类、鲷科、鲱形目、其他浮游生物食性鱼类、鲈形目、虾虎鱼、鲷科、黑鲷、二长棘鲷(*Parargyrops edita* Tanaka)、鲷科、其他杂食性鱼类、其他底栖生物食性鱼类、鲆科、鳎目、石首鱼科、鲽形目、狗母鱼科、鲈形目和有机碎屑(表 1)。

表 1 大亚湾 Ecopath 模型各功能组及主要生物种类
Tab. 1 Functional groups and main species checklist based on Ecopath model in Daya Bay

序号 no	功能组 functional group	主要种类 main species
1	浮游植物 phytoplankton	根状角毛藻(<i>Chaetoceros radicans</i>), 翼根管藻(<i>Rhizosolenia alata</i>), 圆海链藻(<i>Thalassiosira rotula</i>)等
2	浮游动物 zooplankton	鸟喙尖头蚤(<i>Penilia avirostris</i>), 软拟海樽(<i>Dolioletta gegenbauri</i>), 红纺锤水蚤(<i>Acartia erythraea</i>), 肥胖箭虫(<i>Flaccisagitta enflata</i>)等
3	底栖动物 zoobenthos	冠奇异稚齿虫(<i>Paraprionospio cristata</i>), 双鳃内卷齿蚕(<i>Aglaophamus phuketensis</i>), 光滑倍棘蛇尾(<i>Amphiopholis laevis</i>), 粗帝汶蛤(<i>Timoclea scabra</i>), 波纹巴非蛤(<i>Paphia undulata</i>)等
4	虾类 shrimps	宽突赤虾(<i>Metapenaeopsis palmensis</i>), 墨吉对虾(<i>Fenneropenaeus merguensis</i>), 近缘新对虾(<i>Metapenaeus affinis</i>), 周氏新对虾(<i>Metapenaeus joyneri</i>), 中华仿对虾(<i>Parapenaeopsis sinica</i>), 中华管鞭虾(<i>Solenocera crassicornis</i>)等
5	蟹类 crabs	红星梭子蟹(<i>Portunus sanguinolentus</i>), 拥剑梭子蟹(<i>Portunus gladiator</i>), 隆线强蟹(<i>Eucrate crenata</i>), 头盖玉蟹(<i>Leucosia craniolaris</i>)等
6	水母 jellyfish	栉水母、水螅水母类等
7	口足类 Stomatopoda	口虾蛄(<i>Oratosquilla oratoria</i>), 猛虾蛄(<i>Harpisquilla harpax</i>), 断脊口虾蛄(<i>Oratosquillina interrupta</i>)等
8	头足类 cephalopods	曼氏无针乌贼(<i>Sepiella maindroni</i>), 杜氏枪乌贼(<i>Uroteuthi sduvauceli</i>), 安达曼钩腕乌贼(<i>Abralia andmanica</i>), 卵蛸(<i>Octopus ovulum</i>)等
9	鲷科 Leiognathidae	黄斑鲷(<i>Leiognathus bindus</i>), 鹿斑鲷(<i>Leiognathus ruconius</i>), 短吻鲷(<i>Leiognathus brevirostris</i>), 短棘鲷(<i>Leiognathus equulus</i>)等
10	鲱形目 Clupeiformes	斑鲱(<i>Konosirus punctatus</i>), 花鲱(<i>Clupanodon thrissa</i>), 信德小沙丁鱼(<i>Sardinella sindensis</i>), 黄泽小沙丁鱼(<i>Sardinella lemuru</i>), 黑尾小沙丁鱼(<i>Sardinella melanura</i>)等
11	其他浮游生物食性鱼类 Other planktivorous fishes	黄斑蓝子鱼(<i>Siganus oramin</i>), 刺鲷(<i>Psenopsis anomala</i>), 中国鲷(<i>Pampus chinensis</i>)等
12	鲉形目 Tetraodontidae	斑点东方鲀(<i>Takifugu poecilonotus</i>), 弓斑东方鲀(<i>Takifugu ocellatus</i>), 黄鳍马面鲀(<i>Thamnaconus hypargyreus</i>), 星点东方鲀(<i>Fugu niphobles</i>)等
13	虾虎鱼 Gobiidae	红狼牙虾虎鱼(<i>Odontamblyopus rubicundus</i>), 拟矛尾虾虎鱼(<i>Parachaeturichthys polynema</i>), 孔虾虎鱼(<i>Trypauchen vagina</i>), 犬牙细棘虾虎鱼(<i>Acentrogobius caninus</i>)等
14	鲷科 Sparidae	灰鳍鲷(<i>Sparus berda</i>), 平鲷(<i>Rhabdosargus sarba</i>), 黄鳍鲷(<i>Acanthopagrus latus</i>), 斜带髯鲷(<i>Haplogenyx nitens</i>), 胡椒鲷(<i>Plectorhynchus pictus</i>)等
15	黑鲷 <i>Sparus macrocephalus</i>	黑鲷(<i>Sparus macrocephalus</i>)
16	二长棘鲷 <i>Parargyrops edita</i>	二长棘鲷(<i>Parargyrops edita</i> Tanaka)
17	鲷科 Teraponidae	列牙鲷(<i>Pelates quadrilineatus</i>), 细鳞鲷(<i>Terapon jarbua</i>), 鲷(<i>Terapon theraps</i>)等
18	其他杂食性鱼类 other omnivorous fishes	鲷(<i>Mugil cephalus</i>), 六指马鲛(<i>Polydactylus sexfilis</i>), 金线鱼(<i>Nemipterus virgatus</i>), 金钱鱼(<i>Scatophagus argus</i>)等
19	其他底栖生物食性鱼类 other benthivores fishes	约氏笛鲷(<i>Lutjanus johni</i>), 短尾大眼鲷(<i>Priacanthus macracanthus</i>), 六带拟鲈(<i>Parapercis sexfasciata</i>), 少鳞鲳(<i>Sillago japonica</i>), 南方鲳(<i>Callionymus meridionalis</i>), 李氏鲳(<i>Callionymus richardsoni</i>), 条尾绯鲤(<i>Upeneus bensasi</i>), 长棘银鲈(<i>Gerres filamentosus</i>)等
20	鲹科 Carangidae	蓝圆鲹(<i>Decapterus maruadsi</i>), 竹荚鱼(<i>Trachurus japonicus</i>), 达叶鲹(<i>Caranx djeddaba</i>), 大甲鲹(<i>Megalaspis cordata</i>)等
21	鳗鲡目 Anguilliformes	食蟹豆齿鳗(<i>Pisodonophis cancrivorus</i>), 短尾突吻鳗(<i>Rhynchocymba sivicola</i>), 海鳗(<i>Muraenesox cinereus</i>), 尖尾鳗(<i>Uroconger lepturus</i>), 前肛鳗(<i>Dysomma anguillaris</i>)等
22	石首鱼科 Sciaenidae	皮氏叫姑鱼(<i>Johnius belengerii</i>), 棘头梅童鱼(<i>Collichthys lucius</i>), 大头白姑鱼(<i>Argyrosomus macrocephalus</i>), 勒氏短须石首鱼(<i>Sciaena russelli</i>), 团头白姑鱼(<i>Johnius amblycephalus</i>), 大黄鱼(<i>Larimichthys crocea</i>), 白姑鱼(<i>Argyrosomus argentatus</i>)等
23	鲽形目 Flatfish	角木叶鲽(<i>Pleuronichthys cornutus</i>), 纤羊舌鲆(<i>Arnoglossus tenuis</i>), 青缙鲆(<i>Crossorhombus azureus</i>), 斑头舌鲽(<i>Cynoglossus puncticeps</i>), 卵鲽(<i>Solea ovata</i>), 圆鳞斑鲆(<i>Pseudorhombus levisquamis</i>)等
24	狗母鱼科 Synodidae	多齿蛇鲻(<i>Saurida tumbil</i>), 长条蛇鲻(<i>Saurida filamentosus</i>), 大头狗母鱼(<i>Trachinocephalus myops</i>)等
25	鲉形目 Scorpaenidae	日本红娘鱼(<i>Lepidotrigla japonica</i>), 大鳞鳞鲷(<i>Onigocia macrolepis</i>), 丝鳍鲷(<i>Elates ransonnetii</i>), 褐菖鲉(<i>Sebastiscus marmoratus</i>), 粒突鳞鲷(<i>Onigocia tuberculatus</i>)等
26	有机碎屑 detritus	动物排泄物及其尸体 excrement and remains of animals

1.2.3 功能组各生物学参数来源 在 Ecopath 模型中, 能量流动的形式以能量表示, 生物量以湿重(t/km^2)计, 时间限定为 1 年。该模型生物量参数均来源于大亚湾渔业资源与生态环境采样调查和已发表文献的数据, 其中渔业资源生物量数据是基于底拖网渔船作业获得调查数据, 通过扫海面积法计算得出, 公式为: $B=G/[S(1-E)]$, B 为鱼类等渔业资源的生物量, S 为每小时网口的扫海面积, E 为逃逸率。浮游植物生物量通过叶绿素 a 浓度和浮游植物碳含量比值换算得出^[18-20], 浮游动物生物量使用浅水 I 型浮游生物网采集, 底栖生物使用箱式采泥器采集, 获得单位为 mg/m^3 的浮游动物和底栖动物生物量数据后, 根据大亚湾平均水深换算成单位为 t/km^2 的生物量, 以上调查方法均依照《海洋调查规范》进行。有机碎屑生物量根据有机碎屑与初级生产碳的经验公式估算^[21]。鱼类的 P/B 值等于瞬时总死亡率 Z ^[22], 按如下公式 $Z=M+F$, M 为自然死亡率, 可采用生长函数的经验公式计算^[23], F 为捕捞死亡率。鱼类的 Q/B 值根据鱼鳍外形比的多元回归模型计算^[24]。由于每个功能组包括多种鱼类, 很难确定功能组的 P/B 和 Q/B 值, 本模型主要参考已发表的大亚湾模型^[25]和与大亚湾生态特征相近的北部湾模型^[26-27], 并结合渔业数据库 FishBase 确定功能组 P/B 和 Q/B 值。功能组食物组成矩阵(diet composition, DC)由大亚湾和相同纬度海域鱼类胃含物分析文献数据^[28-30]和渔业数据库食性数据得出。生态营养转化效率(ecotrophic efficiency, EE)一般较难直接测定, 由模型计算得出。捕捞量根据统计年鉴得出。

1.2.4 Ecopath 模型的调试及生态容量估算 Ecopath 模型的调试过程是使生态系统以及各功能组的输入和输出保持平衡的过程^[17], 生态系统平衡的基本条件是每个功能组的 EE 介于 0 到 1 之间。当 EE 达到 1 时, 说明该功能组受到来自别的功能组的捕食压力或者捕捞压力很大^[16]。当输入原始数据时, 由输入参数估算得出的 EE 值(营养转化效率)通常大于 1, 说明模型不平衡, 需要反复调整不平衡功能组以及与其食性相关的功能组的 P/B 、 Q/B 值和食物组成, 使模型中所有功能组的

$EE \leq 1$, 输入和输出保持平衡, 从而获得生态系统其他生态学参数的合理值^[31]。

根据 Ecopath 模型原理, 改变某一功能组的生物量会对其 EE 和与之食性相关的功能组参数产生影响^[31]。在模型达到平衡时, 将黑鲷的生物量按照 10%的比例不断增加, 直至模型中任意功能组的 $EE \geq 1$, 模型不平衡, 此时黑鲷的生物量即为大亚湾生态系统黑鲷的生态容量^[5]。

1.3 营养级与系统参数指标

Ecopath 模型中的营养级是 Odum 提出的分数营养级(fractional trophic level), 也被称为有效营养级(effective trophic level), 是指每种生物其饵料所处营养级及其在捕食者食物组成中的比例^[32]。同时, 为了简化食物网关系, 便于分析各营养级的能量流动和分布状况, 模型采用整合营养级这一概念来表示将来自不同功能组的营养流(trophic flow)合并为几个以整数表示的营养级^[31]。

Ecopath 模型将不同的系统参数指标表征系统的成熟度和稳定性。系统连接指数(connectance index, CI)是食物网中实际连接与可能连接之间的比率。系统杂食性指数(system omnivory index, SOI)是所有消费者的摄食量的对数加权平均值^[16]。Odum^[32]认为, 随着系统的成熟, 食物网结构会从线性转为网络状。而食物网越复杂, 生态系统越稳定。CI 和 SOI 都表示系统内功能组之间联系复杂性的程度, 这两个值越接近 1, 说明系统越稳定^[16]。TPP/TR(总生产量/总呼吸量)也是反映系统稳定程度的重要指标, 系统越稳定, TPP/TR 越接近 1, 抗外来干扰能力越强。Finn 循环指数(Finns cycling index, FCI)是指系统再循环流量占总流量的百分比, Finn 平均路径长度(Finn's mean path length, MPL)指各循环流经食物链的平均长度, FCI 和 MPL 均反映系统的成熟度, 系统越成熟, 这两个值越大^[33]。

2 结果与分析

2.1 营养结构和能量流动

Ecopath 模型中置信指数用以评价模型的总体质量和参数可信度。Morissette 等^[34]对全球 150 个 Ecopath 模型进行质量评价, 其结果显示置信

指数为 0.16~0.68。大亚湾生态系统 Ecopath 模型置信指数为 0.521, 表明模型质量和参数的可信度均较高。表 2 为大亚湾生态系统 Ecopath 模型基本输入和输出情况。从表 2 可以看出, 所有功能组的营养转化效率在 0.09~0.975 之间, 均处于平衡状态。大亚湾生态系统的营养级(trophic level)范围为 1~3.95, 其中营养级最低的功能组是浮游植物和有机碎屑, 均为 1; 浮游动物营养级为 2, 底栖动物营养级为 2.21; 营养级最高为狗母鱼科和鲉形目功能组, 分别是 3.95 和 3.79; 主要经济鱼类的营养级为 2.49~3.55。黑鲷的营养级为 3.44, 营养转化效率较低, 为 0.302。

表 2 大亚湾 Ecopath 模型的基本参数
Tab. 2 Basic input and output parameters of Ecopath Model in Daya Bay

功能组 function group	营养级 trophic level	生物量 /(t/km ²) biomass	捕捞量 /(t/km ²) fishing amount	生产量/生物量 production/ biomass	消耗量/生物量 consumption/ biomass	营养转化效率 ecotrophic efficiency	生产量/消耗量 production/ consumption
1	1.00	11.970	—	230.000	—	0.423	—
2	2.00	6.606	—	32.000	192.000	0.490	0.167
3	2.21	29.766	—	6.570	27.400	0.398	0.240
4	2.49	0.860	0.688	6.500	16.350	0.756	0.398
5	2.72	0.374	0.300	5.650	28.500	0.681	0.198
6	2.94	0.036	—	4.010	25.050	0.090	0.160
7	3.35	0.100	0.082	6.000	20.300	0.490	0.296
8	3.25	0.092	0.050	3.100	12.800	0.956	0.242
9	2.76	0.145	0.112	3.120	14.700	0.624	0.212
10	2.85	0.275	0.156	2.650	16.500	0.893	0.161
11	2.49	0.120	0.096	3.400	14.000	0.975	0.243
12	3.12	0.086	0.012	1.660	9.560	0.474	0.174
13	3.06	0.095	0.060	2.600	8.680	0.822	0.300
14	3.03	0.115	0.067	2.120	8.500	0.630	0.249
15	3.44	0.024	0.092	2.750	12.500	0.302	0.220
16	3.37	0.068	0.052	2.825	13.500	0.411	0.209
17	3.44	0.035	0.020	2.200	8.630	0.428	0.255
18	3.46	0.099	0.025	2.980	14.200	0.785	0.210
19	3.13	0.122	0.082	2.130	13.406	0.780	0.159
20	3.00	0.057	0.079	2.660	10.600	0.969	0.251
21	3.25	0.024	0.019	3.400	10.000	0.240	0.340
22	3.33	0.081	0.064	1.850	10.400	0.652	0.178
23	3.55	0.082	0.066	3.090	13.610	0.445	0.227
24	3.95	0.032	0.023	1.450	6.220	0.780	0.233
25	3.79	0.010	0.009	1.390	5.450	0.627	0.255
26	1.00	160.000	—	—	—	0.347	—

注: 斜体为模型输出参数。
Note: *Italic for output parameters of Ecopath Model.*

通过营养级聚合, 大亚湾生态系统合并成 6 个整合营养级。由表 3 可以看出, 随着营养级的升高, 总流量大幅度降低, 营养级 VI 和 VII 的流量较低, 营养级 I 和 II 的流量较高, 能量流动呈现出金字塔形, 基本符合能量金字塔规律。营养级 I 由浮游植物和有机碎屑组成, 其被捕食量占总捕食量的 90.05%, 是系统能量的主要来源。营养级 I 和 II 的流向碎屑的能量分别占流向碎屑总能量的 70.80% 和 27.31%, 说明营养级 I 大部分能量都以碎屑的形式沉积下来而没有被利用, 能量利用不充分。

表 3 大亚湾生态系统能流的分布
Tab. 3 Distribution of energy flow at aggregated trophic levels in Daya Bay ecosystem

营养级 trophic level	被捕食量 consumption by predation	输出量 export	流向碎屑量 flow to detritus	呼吸量 respiration	总流量 throughput
VII	0.000083	0.000106	0.000447	0.000893	0.00153
VI	0.00159	0.00183	0.00834	0.0163	0.028
V	0.028	0.0263	0.128	0.25	0.433
IV	0.432	0.253	1.353	2.652	4.69
III	4.691	1.169	41.32	70.19	117.4
II	117.4	0.702	612.6	1212	1943
I	1943	1465	1588	0	4996
总和 total	2066	1468	2243	1286	7062

2.2 生态系统功能组间的关系与能量转化效率

大亚湾能量通道示意图如图 2 所示, 圆形表示不同的功能组, 圆形之间的连线表示能量传递路径, 圆形面积的大小表示功能组生物量的多少。

根据系统能量来源的不同, 可以划分为两条不同的食物链: 牧食食物链(浮游植物→浮游动物和底栖动物→小型鱼类→大型鱼类)和碎屑食物链(有机碎屑→底栖动物→小型鱼类和虾类→大型鱼类)。

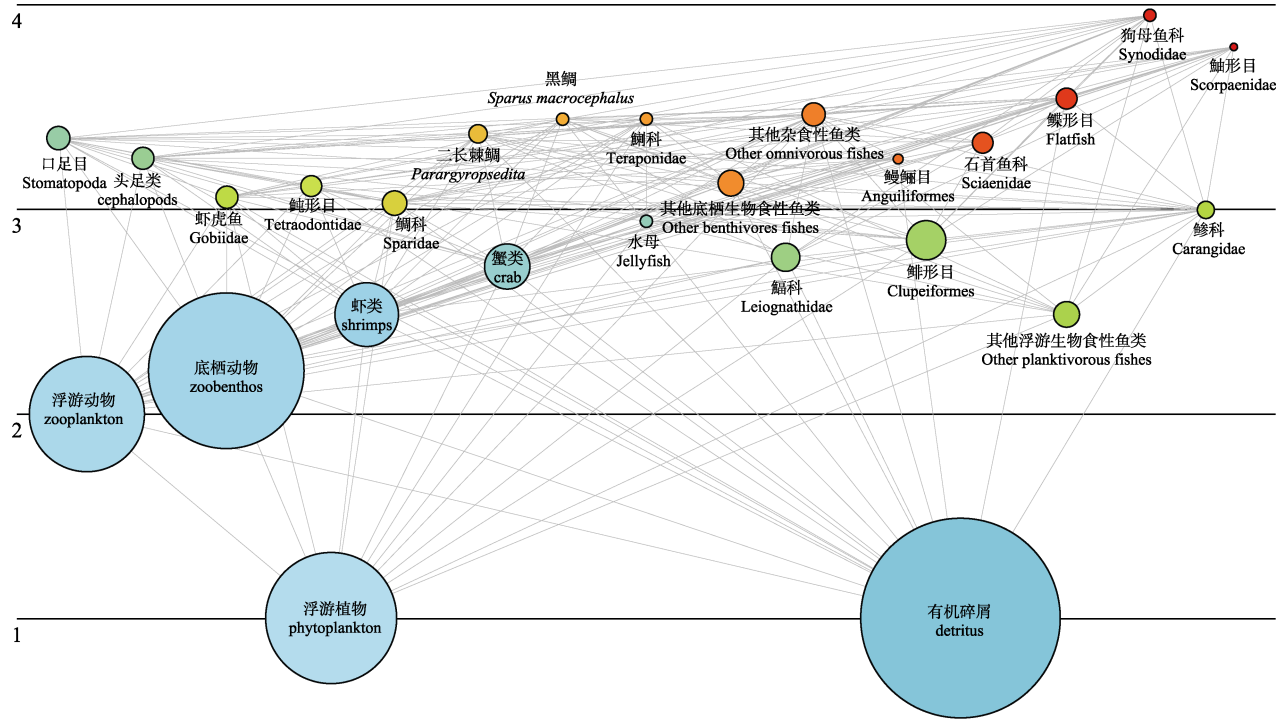


图 2 大亚湾生态系统能量通道示意图
Fig. 2 Energy flow diagram in the Daya Bay ecosystem Ecopath model

大亚湾生态系统的能量主要来源于浮游植物和有机碎屑, 来源于初级生产者(浮游植物)的能量占总能流的 57%, 而来源于有机碎屑的能量占总能流的 43%, 表明大亚湾生态系统的能量流动以牧食食物链传递为主。从表 4 可以看出, 系统总转化效率为 7.636%, 有机碎屑转化效率为 7.651%,

略高于初级生产者; 对营养级 II 到 IV 而言, 能量来源于生产者的转化效率比来源于有机碎屑的高, 而营养级 V 则相反, 能量来源于有机碎屑的转化效率比来源于生产者的高。系统总流量转化效率最低的为营养级 II→III 之间的 5.023%, 其次为营养级 I→II 之间的 6.081%, 初级生产者转化效率最

低发生在营养级 II→III 之间, 为 3.93%, 同时来源于有机碎屑的转化效率最低发生在营养级 I→II 之间, 为 4.068%, 说明在营养级 I→II 和 II→III 之间的能量传递不畅, 发生阻塞现象。而系统总转化效率最高为营养级 III→IV 之间的 14.58%, 其中生产者转化效率为 15.18%, 有机碎屑为 13.68%。

表 4 大亚湾生态系统各营养级的转化效率
Tab. 4 Transfer efficiency of different trophic levels in Daya Bay ecosystem %

来源 source	营养级 trophic level						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
生产者 producer	—	7.424	3.93	15.18	12.63	12.01	12.24
有机碎屑 detritus	—	4.068	8.048	13.68	12.2	12.17	
总流量 all flows	—	6.081	5.023	14.58	12.47	12.06	12.24
有机碎屑占总能流比 proportion of total flow originating from detritus: 0.43							
转化效率 transfer efficiency							
初级生产者转化效率 from primary producers: 7.623%							
有机碎屑转化效率 from detritus: 7.651%							
系统转化效率 total: 7.636%							

2.3 黑鲷生态容量评估

黑鲷是大亚湾海域典型的增殖放流种类, 且营养级较高, 为 3.44, 是浮游生物食性鱼类和底栖生物食性鱼类的捕食者, 增加黑鲷的生物量势必会对浮游生物食性和底栖生物食性鱼类等饵料生物的摄食压力增大。如表 5 所示, 调查期间黑鲷的生物量为 0.024 t/km², 在本模型中当其生物量增加 1.4 倍时, 其他浮游生物食性鱼类的 EE 达到 1.000, 继续增大黑鲷生物量, 其他浮游生物食性鱼类 EE 大于 1, 此时系统处于不平衡状态。因此认为大亚湾海域生态系统中黑鲷的生态容量为 0.034 t/km²。

表 5 黑鲷生物量增加对其他浮游生物食性鱼类营养转效率(EE 值)的影响

Tab. 5 Effects of increasing *Sparus macrocephalus* biomass on EE values of other planktivorous fishes

黑鲷生物量/(t/km ²) biomass	黑鲷生物量倍数 biomass increased multiple	其他浮游生物食性鱼类生物量/(t/km ²) biomass of other planktivorous fishes	其他浮游生物食性鱼类 EE 值 EE of other planktivorous fishes
0.0241	1.0	0.120	0.975
0.0265	1.1	0.120	0.981
0.0289	1.2	0.120	0.987
0.0313	1.3	0.120	0.994
0.0337	1.4	0.120	1.000
0.0398	1.5	0.120	1.016

2.4 大亚湾黑鲷达到生态容量前后生态系统特征对比

Ecopath 模型通过系统的规模、成熟度和稳定

性等参数来表征生态系统的总体特征。大亚湾海域生态系统当前系统总体特征和黑鲷生物量达到生态容量时系统的总体特征如表 6 所示。当前系统总流量为 7127.769 t/(km²·a), 总消耗量、总输出量、总呼吸量流向有机碎屑量分别为 2131.353 t/(km²·a)、1467.512 t/(km²·a)、1285.587 t/(km²·a) 和 2243.317 t/(km²·a), 分别占系统总流量的 29.90%、20.59%、18.04%和 31.47%; 达到生态容量时系统总流量、总消耗量和总呼吸量均有所增加, 分别为 7127.823 t/(km²·a)、2131.473 t/(km²·a)、1285.657 t/(km²·a), 而总输出量和流向有机碎屑量有所降低, 整体对比差异不大。总初级生产量/总呼吸量(TPP/TR)是指示生态系统成熟度的重要指标, 系统连接指数(CI)和杂食性指数(OI)能反映系统内部复杂程度。当前的 TPP/TR 和达到生态容量的 TPP/TR 分别是 2.142 和 2.141, CI 和 OI 均没有变化。这些系统参数变化极小或没有变化, 表明当黑鲷生物量达到生态容量时, 大亚湾生态系统的稳定性将不会受到显著影响。

3 讨论

3.1 大亚湾生态系统特征

通过建立大亚湾 Ecopath 模型, 本研究探明了大亚湾生态系统的能量流动过程、发育状况和系统总体特征。首先从总初级生产量与总呼吸量比值(TPP/TR)来看, 当 TPP/TR 大于 1 时, 总初级

表 6 大亚湾生态系统的总体特征参数
Tab. 6 General characteristics parameters of Daya Bay ecosystem

系统参数 system parameter	当前的数值 values at present	达到生态容量时数值 values under carrying capacity
生态系统属性 ecosystem property		
系统总流量/[t/(km ² ·a)] total system throughput	7127.769	7127.823
总消耗量/[t/(km ² ·a)] sum of all consumption	2131.353	2131.473
总输出量/[t/(km ² ·a)] sum of all exports	1467.512	1467.443
总呼吸量/[t/(km ² ·a)] sum of all respiratory flows	1285.587	1285.657
流向有机碎屑量/[t/(km ² ·a)] sum of all flows to detritus	2243.317	2243.251
总生产量/[t/(km ² ·a)] sum of all production	3172.595	3172.622
渔获物平均营养级 mean trophic level of the catch	2.859	2.859
总效率(捕捞量/净初级生产量) gross efficiency	0.001	0.001
总初级生产量/[t/(km ² ·a)] calculated total net primary production	2753.100	2753.100
总生物量(不含有机碎屑)/t/(km ²) total biomass	51.273	51.282
生态系统成熟度 ecosystem maturity		
总初级生产量/总呼吸量 total primary production/total respiration	2.142	2.141
系统净生产量/[t/(km ² ·a)] net system production	1467.513	1467.443
总初级生产量/总生产量 total primary production/total biomass	53.695	53.685
总生物量/总流量/(a) total biomass/total throughput	0.007	0.007
食物网结构 food web structure		
系统连接指数 connectance index	0.364	0.364
系统杂食性指数 system omnivory index	0.210	0.210
系统 Finn 循环指数 Finn's cycling index	6.510	6.509
系统 Finn 平均路径长度 Finn's mean path length	2.589	2.589

生产力大于总呼吸量，生态系统处于发育初期；当其小于 1 时，系统受到有机污染；而值越接近 1 表明系统越稳定^[35]。大亚湾生态系统的 TPP/TR 值在调查期间为 2.142，与莫宝霖等^[36]研究大亚湾生态系统 TPP/TR 值相近(2.185)，说明当前大亚湾生态系统尚处于发育阶段，即不成熟，较多能量没有被充分利用。其次，CI 和 SOI 值是反映生态系统内部食物网联系紧密程度，大亚湾生态系统该两值分别为 0.364 和 0.210，远远小于 1，与相近纬度北部湾的值(0.31, 0.171)相近，说明大亚湾生态系统功能组之间联系不紧密，食物网结构较为简单。同时，系统 Finn 循环指数 FCL 和系统 Finn 平均路径长度 MPL 用以表征生态系统的成熟度，大亚湾生态系统该两值分别为 6.510 和 2.589，低于印度 Bengal 湾^[37]的值(10.59, 2.991)，说明大亚湾生态系统不成熟。以上这些特征都说明大亚湾生态系统在受到环境污染和过度捕捞等各种因素的胁迫作用下，目前正处于不稳定状态，各功能组之间联系不紧密，系统不成熟，与中国

其他海湾特征相近^[17, 27]，能量传递受阻，抗干扰能力较弱。

当野生种群数量由于过度捕捞或环境条件退化等而减少，在未达到生态系统承载力的前提下^[38]，向海域大量投放人工养殖个体可以达到增加种群规模以恢复野生种群的目的^[39]，即为增殖放流。在大亚湾进行增殖放流活动以修复其生态系统功能是必要措施之一。黑鲷是大亚湾主要放流种类之一，主要摄食对象是鲱形目、其他浮游生物食性鱼类、底栖动物，因此需要在不破坏生态系统结构和功能、不降低其稳定性和成熟度的前提下充分利用生态系统能量，评估黑鲷生态容量。

3.2 黑鲷营养生态作用与混合营养关系

黑鲷属近岸暖水性底层鱼类，喜栖息于岩礁区且移动范围小，生长快，经济价值较高，是大亚湾主要优质经济鱼种之一，因此成为良好的增殖放流品种^[40]。黑鲷的种群大小不仅受其食物种群的限制，还受到种间竞争以及捕食者的摄食压

力, 在基于 Ecopath 模型评估黑鲷增殖生态容量时所有因素均被考虑^[6]。下行控制(top-down control)是指较高营养层次的种类组成和生物量对较低营养层次的控制作用, 即捕食者控制^[41-42]。但黑鲷主要摄食对象是鲱形目、其他浮游生物食性鱼类、底栖动物。当黑鲷生物量高于增殖生态容量, 其他浮游生物食性鱼类受到来自黑鲷的摄食压力过大, 功能组能量不足以同时满足自身被摄食、用于呼吸、流向有机碎屑和输出的能量, 种群生长会受到抑制。因此在黑鲷生物量达到生态容量时, 即 0.034 t/km^2 , 其他浮游生物食性鱼类的 EE 值达到 1。这与象山港黑鲷生态容量结果相近(0.116 t/km^2)^[6], 为原来生物量的 1.21 倍, 同样此时其他浮游生物食性鱼类 EE 值等于 1。

大亚湾生态系统的能量流动呈现金字塔状分布, 营养级升高, 总流量降低, 营养级 I 流量占整个生态系统总流量的 70.74%, 但是营养级 I→II 转化效率仅为 6.081%, 系统转化效率为 7.636%, 与莫宝霖等^[36]调查大亚湾的系统转化效率(8%)相近, 但低于胶州湾的系统转化效率(16.35%)^[43]; 同时浮游植物和有机碎屑的 EE 值为 0.423 和 0.347, 对比南海北部浮游植物 EE 值为 0.52^[17]以及象山港有机碎屑 EE 值为 0.46^[6], 说明生态系统中营养级 I 的能量较多但是没有被充分利用, 仍有较多能量富余, 初级生产力只有一小部分被更高营养级摄食, 大部分均转化成有机碎屑。而有机碎屑的 EE 值为 0.347, 说明生态系统有机碎屑沉积作用很大, 若有机碎屑生物量过大将会导致大亚湾容易出现富营养化^[44-45]。因此需要提高浮游植物和有机碎屑的转化效率, 使能量被充分利用, 规避大亚湾出现富营养化现象。

混合营养效应图(图 3)反映了生态系统中功能组生物量的变化对其他功能组的影响^[16], 白色矩形反映该功能组生物量的增加对另一功能组生物量起积极或促进作用, 黑色矩形则相反, 起消极或抑制作用, 矩形越大代表作用越显著。结合大亚湾生态系统混合营养效应图可以看出, 当黑鲷生物量增加时, 对其他底栖生物食性鱼类的抑制作用最明显, 其次是其他浮游生物食性鱼类、蟹类、鲱形目、虾虎鱼、鲷科、石首鱼科。由于

其他浮游生物食性鱼类在模型平衡时 EE 值已将近 1, 为 0.975, 其他底栖生物食性鱼类 EE 值为 0.780, 当黑鲷达到生态容量时, 其他浮游生物食性首先出现不平衡。黑鲷对虾虎鱼、鲷科和石首鱼科存在抑制作用, 主要由于黑鲷与这些功能组存在饵料竞争关系。

综合上述特征, 可以适当增加浮游生物食性鱼类、鲱形目、底栖生物食性鱼类和底栖动物, 增加营养级之间的转化效率, 使更多的能量向更高营养级传递, 减少流向碎屑量。

3.3 建议黑鲷放流数量

结合黑鲷达到生态容量前后大亚湾生态系统总体特征参数对比, 当黑鲷达到生态容量时, 生态系统的结构和功能并未受到影响。本研究确定黑鲷的生态容量为 0.034 t/km^2 , 结合黑鲷生长到 1 龄后可达到商品规格^[10], 因此黑鲷 1 龄后的总死亡率包括自然死亡率和捕食死亡率。根据浙江舟山^[10]黑鲷自然死亡系数 M 为 0.2938 和总死亡系数 Z 为 0.6418, 假定黑鲷在 0~1 龄时同时有捕食死亡和自然死亡, 则黑鲷为 0~1 龄时, 生物量为现存生物量和残存率的乘积加上放流种群经过自然死亡和捕捞死亡后的生物量; 假定黑鲷在 0~1 龄时只有自然死亡, 则黑鲷为 0~1 龄时, 生物量为现存生物量和残存率的乘积加上放流种群经过自然死亡后的生物量, 在黑鲷为 2 龄时生物量则为生态容量, 为 1 龄时生物量与残存率的乘积, 如下:

$$S[B_0 \times S + B_t \times S_1] = B_m \quad (1)$$

$$S = 1 - A \quad (2)$$

$$A = 1 - e^{-Z} \quad (3)$$

$$S_1 = 1 - A_1 \quad (4)$$

$$A_1 = 1 - e^{-Z} \quad (5)$$

式中, S 为 1~2 龄时残存率, A 为 1~2 龄时的死亡率, Z 为总死亡系数, A_1 为 0~1 龄时死亡率, S_1 为 0~1 龄的残存率, B_0 为现存生物量, 即 0.024 t/km^2 , B_t 为达到生态容量时需要放流鱼苗的生物量, B_m 为生态容量, 即 0.034 t/km^2 。

将公式(2)~(5)^[46]代入公式(1)计算得出, 当黑鲷在 0~1 龄时同时有捕食死亡和自然死亡, B_t 为 0.099 t/km^2 , 当黑鲷在 0~1 龄时只有自然死亡时, B_t 为 0.070 t/km^2 。

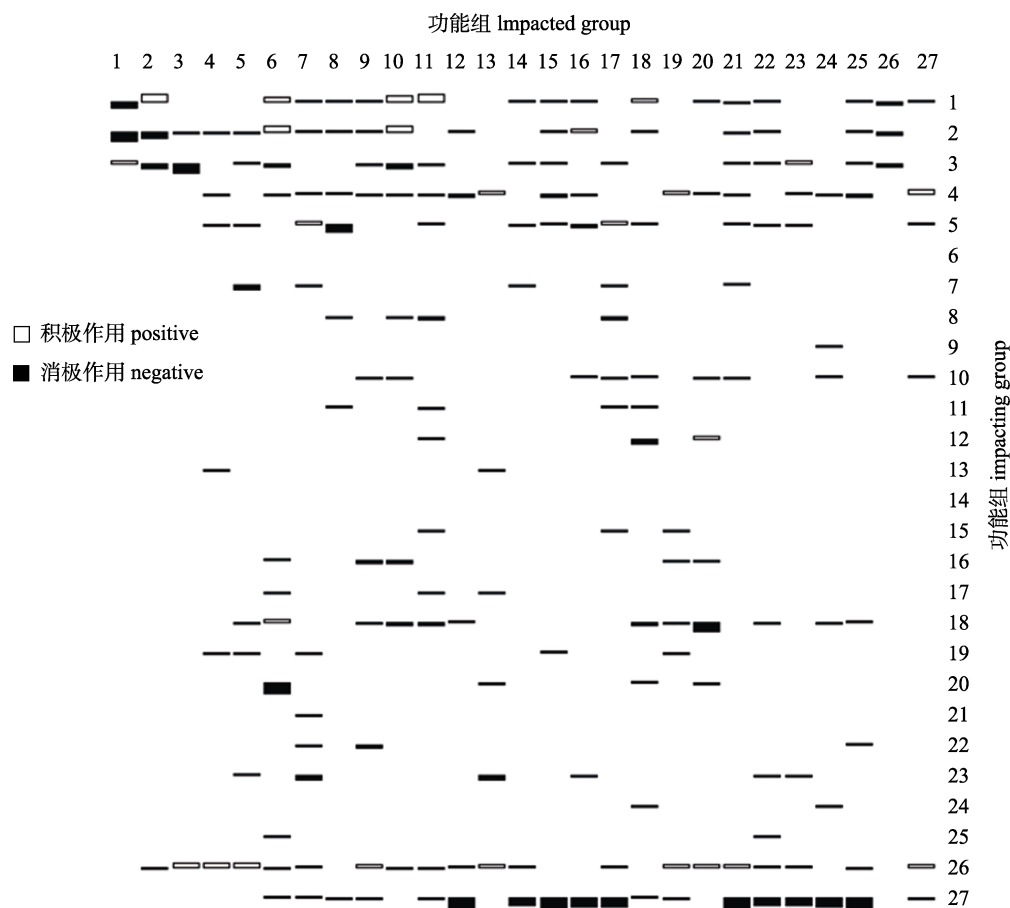


图 3 大亚湾生态系统混合营养关系图

Fig. 3 Mixed trophic impact in Daya Bay ecosystem

- 1: 浮游植物; 2: 浮游动物; 3: 底栖动物; 4: 虾类; 5: 蟹类; 6: 水母; 7: 口足类; 8: 头足类; 9: 蝠科; 10: 鲱形目; 11: 其他浮游生物食性鱼类; 12: 鲈形目; 13: 虾虎鱼; 14: 鲷科; 15: 黑鲷; 16: 二长棘鲷; 17: 鲷科; 18: 其他杂食性鱼类; 19: 其他底栖生物食性鱼类; 20: 鲈科; 21: 鳗鲡目; 22: 石首鱼科; 23: 鲽形目; 24: 狗母鱼科; 25: 鲈形目; 26: 有机碎屑; 27: 渔业。
- 1: phytoplankton; 2: zooplankton; 3: zoobenthos; 4: shrimps; 5: crabs; 6: jellyfish; 7: squillid; 8: cephalopods; 9: Leiognathidae; 10: Clupeiformes; 11: other planktivorous fishes; 12: Tetraodontidae; 13: Gobiidae; 14: Sparidae; 15: *Sparus macrocephalus*; 16: *Parargyrops edita*; 17: Teraponidae; 18: other omnivorous fishes; 19: other benthivores fishes; 20: Carangidae; 21: Anguilliformes; 22: Sciaenidae; 23: Flatfish; 24: Synodidae; 25: Scorpaenidae; 26: detritus; 27: fishery.

以广东大亚湾水产资源省级自然保护区总面积 940.57 km²计, 假定黑鲷鱼苗放流时的体重为 0.03 kg/尾^[10], 前一种情况可放流尾数为 309.58 万尾, 后一种情况则可放流尾数为 218.38 万尾。根据 2018 年 8 月广东省专属经济区渔业资源养护情况调研, 深圳市和惠州市自 2013 年至 2017 年向大亚湾海域放流黑鲷尾数达年平均 115.2 万尾, 均少于以上两种情况计算的黑鲷可放流尾数。根据惠州市渔业资源生产统计, 大亚湾黑鲷的捕捞量 2017 年比 2013 年增加 2.42%, 可见大亚湾黑鲷年平均放流尾数 115.2 万尾在大亚湾黑鲷生态容量的范围之内, 且大亚湾黑鲷增殖放流对其资源量

的补充达到较好的效果。因此在黑鲷生态容量的范围内即不破坏大亚湾生态系统平衡的前提下, 可结合黑鲷放流成本进行放流以恢复大亚湾黑鲷资源。

参考文献:

- [1] Xu G Z. Environments and Resources of Daya Bay[M]. Hefei: Anhui Science & Technology Publishing House, 1989: 5-9. [徐恭昭. 大亚湾环境与资源[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1989: 5-9.]
- [2] Wang Y S, Wang Z D, Huang L M. Environment changes and trends in Daya Bay in recent 20 years[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2004, 23(5): 85-95. [王友绍, 王肇鼎, 黄良民. 近 20 年来大亚湾生态环境的变化及其发展趋势[J]. 热带海洋学报, 2004, 23(5): 85-95.]

- [3] Wang Z D, Lian J S, Hu J X, et al. Characteristics of degraded ecosystem in Daya Bay China[J]. Ecological Science, 2003, 22(4): 313-320. [王肇鼎, 练健生, 胡建兴, 等. 大亚湾生态环境的退化现状与特征[J]. 生态科学, 2003, 22(4): 313-320.]
- [4] Li C H, Lin L, Xu S N, et al. Establishment of integrated methodology for bay ecosystem health assessment and its application in Daya Bay[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(6): 1798-1810. [李纯厚, 林琳, 徐姗楠, 等. 海湾生态系统健康评价方法构建及在大亚湾的应用[J]. 生态学报, 2013, 33(6): 1798-1810.]
- [5] Cheng J H, Jiang Y Z. Marine stock enhancement: Review and prospect[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(3): 610-617. [程家骅, 姜亚洲. 海洋生物资源增殖放流回顾与展望[J]. 中国水产科学, 2010, 17(3): 610-617.]
- [6] 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. [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.]
- [7] Zhang J H, Fang J G, Wang W. Progress in studies on ecological carrying capacity of mariculture for filter-feeding shellfish[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(4): 626-632. [张继红, 方建光, 王巍. 浅海养殖滤食性贝类生态容量的研究进展[J]. 中国水产科学, 2009, 16(4): 626-632.]
- [8] Lin J B, Chen T, Chen L, et al. The techniques of *Sparus macrocephalus* tagged and released in Daya Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(1): 75-79. [林金铨, 陈涛, 陈琳, 等. 大亚湾黑鲷标志放流技术[J]. 水产学报, 2001, 25(1): 75-79.]
- [9] Xu K D, Zhou Y D, Wang W D, et al. The tagging and releasing experiment of *Sparus macrocephalus* (Basilewsky) in the Zhoushan sea area[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2008, 17(1): 93-97. [徐开达, 周永东, 王伟定, 等. 舟山海域黑鲷标志放流试验[J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(1): 93-97.]
- [10] Liang J, Wang W D, Lin G Z, et al. Effect and assessment of enhancement release of *Nibea japonica* and *Sparus macrocephalus* in artificial reef habitat waters of Zhoushan, Zhejiang[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(5): 1075-1084. [梁君, 王伟定, 林桂装, 等. 浙江舟山人工生境水域日本黄姑鱼和黑鲷的增殖放流效果及评估[J]. 中国水产科学, 2010, 17(5): 1075-1084.]
- [11] Polovina J J. Model of a coral reef ecosystem[J]. Coral Reefs, 1984, 3(1): 1-11.
- [12] Ulanowicz R E. Growth and Development: Ecosystem Phenomenology[M]. New York: Springer Verlag, 1986.
- [13] Christensen V, Pauly D. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics[J]. Ecological Modelling, 1992, 61(3-4): 169-185.
- [14] Heymans J J, Coll M, Link J S, et al. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management[J]. Ecological Modelling, 2016, 331: 173-184.
- [15] 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. [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.]
- [16] 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.
- [17] 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.]
- [18] Sun J, Liu D Y, Wang Z L, et al. Microzooplankton herbivory during red tide-frequent-occurrence period in Spring in the East China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(7): 1073-1080. [孙军, 刘东艳, 王宗灵, 等. 春季赤潮频发期东海微型浮游动物摄食研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1073-1080.]
- [19] Sun J. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for marine phytoplankton and its relative conversion biomass[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2004. [孙军. 海洋浮游植物细胞体积和表面积模型及其转换生物量[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2004.]
- [20] Li K Z, Tan Y H, Huang L M, et al. Feeding of planktonic copepods in the Pearl River Estuary[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2012, 31(6): 90-96. [李开枝, 谭烨辉, 黄良民, 等. 珠江口浮游桡足类摄食研究[J]. 热带海洋学报, 2012, 31(6): 90-96.]
- [21] Pauly D, Soriano-Bartz M L, Palomares M L D. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models[C]//Proceedings of the ICLARM Conference on Trophic Models of Aquatic Ecosystems, 1993, 26: 1-13.
- [22] Gulland J A. The Fish Resources of the Ocean[M]. Surrey: Fishing News (Books) Ltd, 1971.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] Chen Z Z, Qiu Y S, Jia X P. Mass balance ecopath model of Beibu Gulf ecosystem[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(6): 1107-1111. [陈作志, 邱永松, 贾晓平. 北部湾生态通道模型的构建[J]. 应用生态学报, 2006, 17(6): 1107-1111.]
- [27] Sun L Q, Lin Y S, Chen L X, et al. Analysis of ecosystem structure and function in the northern Beibu Gulf VII: Nutrition structure and keystone species selection based on Ecopath with Ecosim[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2016, 35(4): 51-62. [孙龙启, 林元烧, 陈俐骁, 等. 北部湾北部生态系统结构与功能研究 VII: 基于 Ecopath 模型的营养结构构建和关键种筛选[J]. 热带海洋学报, 2016, 35(4): 51-62.]
- [28] Yang L, Cao W Q, Lin Y S, et al. Preliminary study on feeding habits and trophic niche of nine economic fish species in Beibu Gulf in summer[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2016, 35(2): 66-75. [杨璐, 曹文清, 林元烧, 等. 夏季北部湾九种经济鱼类的食性类型及营养生态位初步研究[J]. 热带海洋学报, 2016, 35(2): 66-75.]
- [29] Chen Y H. Preliminary study on the feeding habit of dominant fish species in Beibu Gulf[D]. Xiamen: Xiamen University, 2013. [陈颖涵. 北部湾主要鱼类食性的初步研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2013.]
- [30] Ning J J, Du F Y, Wang X H, et al. Feeding habits of mantis shrimp based on stable isotope analysis[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(6): 903-910. [宁加佳, 杜飞雁, 王雪辉, 等. 基于稳定同位素的口虾蛄食性分析[J]. 水产学报, 2016, 40(6): 903-910.]
- [31] Xu S N, Chen Z Z, Zheng X W, et al. Assessment of ecological carrying capacity of intertidal mangrove planting-aquaculture ecological coupling system[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(3): 393-403. [徐姗楠, 陈作志, 郑杏雯, 等. 红树林种植-养殖耦合系统的养殖生态容量[J]. 中国水产科学, 2010, 17(3): 393-403.]
- [32] Odum E P. Fundamentals of Ecology[M]. Philadelphia: Brooks Cole, 2004.
- [33] Finn J T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows[J]. Journal of Theoretical Biology, 1976, 56(2): 363-380.
- [34] Morissette L, Hammill M O, Savenkoff C. The trophic role of marine mammals in the northern gulf of St. Lawrence[J]. Marine Mammal Science, 2010, 22(1): 74-103.
- [35] Abdul W O, Adekoya E O. Preliminary Ecopath model of a tropical coastal estuarine ecosystem around bight of Benin, Nigeria[J]. Environmental Biology of Fishes, 2016, 99(12): 909-923.
- [36] 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(3): 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(3): 9-19.]
- [37] Dutta S, Chakraborty K, Hazra S. Ecosystem structure and trophic dynamics of an exploited ecosystem of Bay of Bengal, Sundarban Estuary, India[J]. Fisheries Science, 2017, 83(2): 145-159.
- [38] Grant W S, Jasper J, Bekkevold D, et al. Responsible genetic approach to stock restoration, sea ranching and stock enhancement of marine fishes and invertebrates[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2017, 27(3): 615-649.
- [39] Morvezen R, Boudry P, Laroche J, et al. Stock enhancement or sea ranching? Insights from monitoring the genetic diversity, relatedness and effective population size in a seeded great scallop population (*Pecten maximus*)[J]. Heredity, 2016, 117(3): 142-148.
- [40] Guo Y. Ultrasonic biotelemetry tracking study of *Plectorhinchus cinctus* and *Sparus macrocephalus*[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2016. [郭禹. 花尾胡椒鲷与黑鲷的超声波标志跟踪研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2016.]
- [41] Shen G Y. Marine Ecology[M]. Beijing: Science Press, 2010: 154-161. [沈国英. 海洋生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 154-161.]
- [42] Ji W W, Li S F, Chen X Z. Application of fish trophic level in marine ecosystem[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(4): 878-887. [纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠. 鱼类营养级在海洋生态系统研究中的应用[J]. 中国水产科学, 2010, 17(4): 878-887.]
- [43] Ma M L, Chen Z Z, Xu Y W, et al. Analysis of structure and energy flow in Jiaozhou Bay ecosystem based on Ecopath model[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(2): 462-470. [马孟磊, 陈作志, 许友伟, 等. 基于 Ecopath 模型的胶州湾生态系统结构和能量流动分析[J]. 生态学杂志, 2018, 37(2): 462-470.]
- [44] Wu Y N, Li D L, Ye L A, et al. Analysis of major pollution factors in sea water and surface sediments and contribution

- of pollution sources in Xiangshan bay[J]. Marine Environmental Science, 2017, 36(3): 328-335. [吴燕妮, 李冬玲, 叶林安, 等. 象山港海域水质与沉积物主要污染因子及污染源分析[J]. 海洋环境科学, 2017, 36(3): 328-335].
- [45] Fan X. Sediment diatom records and eutrophication reconstruction in the Changjiang River and its adjacent area[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2018. [樊鑫. 长江口及邻近海域沉积硅藻记录及富营养化历史重建[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.]
- [46] Zhan B Y. Fish Stock Assessment[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2005: 75-121. [詹秉义. 渔业资源评估[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 75-121.]

Assessment of ecological carrying capacity of *Sparus macrocephalus* in Daya Bay based on an ecopath model

HUANG Mengyi^{1,2}, XU Shannan¹, LIU Yong¹, XIAO Yayuan¹, WANG Teng¹, LI Chunhou¹

1. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, Guangzhou 510300, China;
2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: To evaluate the ecological carrying capacity of *Sparus macrocephalus* in Daya Bay, we constructed an ecopath model comprised of 26 functional groups of Daya Bay. The model was based on the survey data of fishery resources and the ecological environment of Daya Bay in 2015 using Ecopath with Ecosim 6.5 (EwE). The general characteristics of the Daya Bay ecosystem were analyzed, and the ecological carrying capacity of *Sparus macrocephalus* was predicted combining food web structure and energy flow. The results indicated that the trophic level of *Sparus macrocephalus* was 3.44 and its ecotrophic efficiency was 0.302. Trophic levels of the functional groups varied from 1 to 3.95. Total transfer efficiency was 7.636% and the ratio of total primary production to total respiration was 2.142. Connectance index and system omnivory index were 0.364 and 0.210, respectively. The results implied that each trophic level transfer efficiency was low, and the energy was not fully taken advantage of. Energy flow to detritus of trophic level I and II was 98.11% of that to total detritus, signifying that energy transfer was hindered and that the system has a potential for continuous enhancement. Ecological carrying capacity of *Sparus macrocephalus* was evaluated to be 0.034 t/km², 1.4 times the amount of biomass at present. Meanwhile, the ecotrophic efficiency of other planktivorous fishes equaled 1.000, suggesting that the ecosystem was balanced. When reaching the ecological carrying capacity of *Sparus macrocephalus*, the ratio of total primary production to total respiration changed marginally (variation value is 0.001), while system omnivory index and system connectance index were unchanged. Thus, the stability and structure of the ecosystem of Daya Bay was not altered significantly.

Key words: *Sparus macrocephalus*; Ecopath model; ecological carrying capacity; Daya Bay; stock enhancement; food web

Corresponding author: LI Chunhou. E-mail: chunhou@scsfri.ac.cn