

基于营养通道模型的渤海生态系统 结构十年变化比较

林 群^{1,2}, 金显仕^{2,*}, 张 波², 郭学武²

(1. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003; 2. 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室,
山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东青岛 266071)

摘要:根据 1982 年和 1992 年渤海渔业资源和生态环境调查数据,应用 EwE 建模软件,构建了两个时期的营养通道模型,并比较分析了 10a 间渤海生态系统结构以及渔业资源的变化。模型包含鲥、黄鲫、蓝点马鲛、其它中上层鱼类、小黄鱼、花鲈、其它底层鱼类、底栖鱼类、浮游动物、浮游植物、碎屑等 17 个功能群,基本覆盖了渤海生态系统能量流动的途径。分析结果表明,1992 年渤海生态系统的总生物量比 1982 年有所下降;小型中上层鱼类成为渔业资源的主要成分,其生物量较 1982 年明显增加;由于低营养级层次渔获物数量的增加,渔获物平均营养级有所下降。从系统规模看 1982 年大于 1992 年。1982 年到 1992 年的十年间,引起渤海生态系统结构变化的主要原因是初级生产力的变化以及捕捞因素。1982 年与 1992 年渤海生态系统均处于不成熟的发育期,仍有较高的剩余生产量有待利用,因此渔业资源恢复的物质基础是有保证的。

关键词:渤海;营养通道模型;生态系统结构;渔业资源

文章编号:1000-0933(2009)07-3613-08 中图分类号:Q178 文献标识码:A

Comparative study on the changes of the Bohai Sea ecosystem structure based on Ecopath model between ten years

LIN Qun^{1,2}, JIN Xian-Shi^{2,*}, ZHANG Bo², GUO Xue-Wu²

1 Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

2 Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resource, Ministry of Agriculture, Key Laboratory for Fishery Resources and Eco-environment, Shandong Province, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Qingdao 266071, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3613 ~ 3620.

Abstract: The study was based on the investigations of fishery resources and environment of the Bohai Sea in 1982 and 1992. Using the EwE modeling software, the mass-balance models of the Bohai Sea ecosystem during the two periods were constructed. Based on the two models, the changes of the Bohai Sea ecosystem structure and fishery resources between ten years were compared and analyzed. The models included 17 functional groups covering the main trophic flow of the Bohai Sea ecosystem, which were Japanese anchovy, Scaly hairfin anchovy, Japanese Spanish mackerel, other pelagic fishes, small yellow croaker, seabass, benthic fishes, other demersal fishes, zooplankton, phytoplankton, detritus, etc. The results indicated that the total biomass of 1992 was lower than that of 1982, and small sized pelagic fishes have become the main components of the fishery resources in the Bohai Sea in 1992, and the proportion was obviously higher than that in 1982. Since the catch of lower trophic level fishes increased in 1992, the mean trophic level of catch declined. The Bohai Sea ecosystem in 1982 and 1992 were both in developmental stage, and the system scale in 1982 was greater than that in 1992. From 1982 to 1992, the changes of the Bohai Sea ecosystem structure were mainly due to the decrease of primary production and increase of fishing pressure. Since there was high surplus production, the recovery of depleted fishery stocks and

基金项目:国家重点基础研究规划资助项目(2006CB400607);国家自然科学基金资助项目(30490233);基本科研业务费专项资金资助项目(2007-qn-04);国家科技支撑计划课题资助项目(2006BAD09A15);国家农业部黄渤海区渔业资源环境重点野外科学观测试验站资助

收稿日期:2008-04-09; 修订日期:2009-02-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jin@ysfri.ac.cn

increase of fishery resources may be possible and high potential if the rational conservation measures were applied.

Key Words: Bohai Sea; mass-balance modeling (ecopath); ecosystem structure; fishery resources

目前,利用 Ecopath with Ecosim(EwE)^[1] 软件对水生生态系统的分析、建模应用广泛,其结果对于了解生态系统的结构、功能、食物产出过程和数量及质量具有重要的意义。该软件由 3 个模块组成,包括 Ecopath、Ecosim 和 Ecospace。Ecopath 由 Polovina 在 20 世纪 80 年代早期提出,从 1990 年开始得到迅速发展。Ecosim 和 Ecospace 分别于 1995 年和 1998 年开始使用^[2]。在我国大陆目前应用到渤海^[3]、太湖^①、大亚湾^[4]、南海北部湾^[5]的研究中,在台湾的多个湖泊和水库也有应用^[6],在香港也利用该方法对沿岸水域进行政策模拟和人工鱼礁生态效应评价^[7]等。

Ecopath 模型是基本模型,以食物网为主线,注重生态相互作用的研究,能够较清楚地反映重要生物种类间的营养关系、能量流动的过程;定量描述系统的规模、稳定性和成熟度,以及各营养级间能量流动的效率;能够比较同一时期不同的生态系统,也能够比较不同时期的同一生态系统^[8]。

渤海为天然半封闭内海(117°50′~122°35′E, 37°10′~41°N),平均水深为 18.7m,最大水深为 70m,坡度为 28°,海域面积约 $7.7 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。渤海水域受大陆气候影响较大,水温的季节变化十分显著。沿岸有许多大小河流入海,水质肥沃,饵料生物丰富,是黄、渤海多种经济鱼虾类的产卵场和索饵场,在黄、渤海渔业生产上占有极其重要的地位^[9]。

本文利用 EwE 软件,构建了渤海生态系统 1982 年和 1992 年两个时期的营养通道模型,比较分析了 10a 间渤海生态系统结构以及渔业资源的变化、捕捞和环境因素对生态系统结构的影响,旨在为基于生态系统的渔业管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

数据取自黄海水产研究所 1982~1983 年和 1992~1993 年渤海分季底拖网调查和生态环境调查。

对渔获物作了详细的生物学测定和胃含物分析^[10],调查数据较充分;在后期的数据处理和分析中,进行了渔业资源生物量^[11]、食物组成矩阵、 P/B (生产量/生物量)^②、 Q/B (消耗量/生物量)等主要参数的估算,并参考了渔业统计年鉴、渔业数据库网站(<http://fishbase.net>)等,基本满足营养通道模型的数据需求。

1.2 研究方法

1.2.1 模型构建的基本原理

Ecopath 模型定义生态系统由一系列生态关联的功能群/或组(group)组成,所有功能群能够基本覆盖生态系统能量流动的途径。功能群可以是生态习性相同的种类、重要种类或者重要种类的不同体长/年龄组,也包括有机碎屑、浮游植物、浮游动物、底栖生物。根据营养动力学原理,每个功能群的能量输入与输出保持平衡。

Ecopath 模型基于两个主方程:一个描述物质平衡,一个考虑能量平衡。分别表示为:

$$P_i = Y_i + B_i \times M_{2i} + E_i + BA_i + M_{0i} \quad (1)$$

$$Q_i = P_i + R_i + U_i \quad (2)$$

式中, i 功能组, P_i 是总生产量, Y_i 是总捕捞量, B_i 是生物量, M_{2i} 是捕食死亡率, E_i 是净迁移(迁出-迁入), BA_i 是生物量积累, M_{0i} 是其它死亡, R_i 是呼吸量, U_i 是未消化的食物量, Q_i 是消耗量。

$M_{0i} = P_i \times (1 - EE_i)$,又假设各生物的食性组成在研究期间保持不变,通过摄食量,(1)可进一步表示为:

① 杨再福. 太湖渔业与环境的可持续发展. 华东师范大学,博士论文,2003.

② 朱鑫华. 渤海渔业资源数量分布及群落增长量. 渤海渔业资源调查报告,1992.

$$B_i \times (P/B_i) \times EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (3)$$

式中, EE_i 是功能组 i 的生态营养效率, 指生产量在系统中利用的比例; DC_{ji} 是被捕食者 j 占捕食者 i 的食物组成的比例。

Ecopath 模型要求输入 B 、 P/B 、 Q/B 和 EE 4 个基本参数中的任意 3 个、食物组成矩阵 DC 以及渔获量。各功能群的 P/B 和 Q/B 值可以根据渔业生态学数据获得。在生态系统平衡情况下, 鱼类的 P/B 等于瞬时总死亡率 (Z), Gulland^[12] 和 Pauly^[13] 提出多种估算鱼类和其它水生动物 P/B 的方法。 Q/B 则根据 Pauly 和 Palomares 提出的使用尾鳍外形比的多元回归模型来计算^[14]。食物组成矩阵 DC 一般根据生物的胃含物分析所得。

1.2.2 模型的构建和调试

根据不同种类的生态习性、典型的营养结构特征以及渔业调查的数据资料, 将渤海渔业生态系统模型划分为 17 个功能群: 鳀 (*Engraulis japonicus*)、黄鲫 (*Setipinna taty*)、蓝点马鲛 (*Scomberomorus niphonius*)、其它中上层鱼类、小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*)、花鲈 (*Lateolabrax japonicus*)、底栖鱼类、其它底层鱼类、口虾蛄 (*Oratosquilla oratoria*)、虾类、蟹类、棘皮动物、多毛类、头足类、浮游动物、浮游植物、碎屑, 基本涵盖了渤海生态系统生物能量流动的组成成分。

Ecopath 模型的调试过程是使生态系统的输入和输出保持平衡, 模型平衡满足的基本条件是: $0 < EE \leq 1$ 。当输入原始数据, 初始参数化估计后, 不可避免地得到一些功能群的 $EE > 1$ (不平衡功能群), 平衡 Ecopath 模型可以利用其中的自动平衡函数^[15] 设定置信区间 (通常 20%), 同时参考张波等^[16] 已计算的渤海重要生物种类的营养级结果, 调整不平衡功能群的食物组成以及其它参数, 直至所有 $0 < EE \leq 1$ 。

渤海生态系统的平衡 Ecopath 模型在 1982 年和 1992 年两个时期的输入和输出结果见表 1。

表 1 1982 年和 1992 年渤海生态系统模型参数的输入和输出
Table 1 Inputs and outputs of the Bohai Sea ecosystem model between 1982 and 1992

功能组 Group	1982					
	营养级 Trophic level	生物量 Biomass (t/km ²)	P/B (a ⁻¹)	Q/B (a ⁻¹)	生态营养 效率 EE	渔获量 Catch (t/(km ² · a))
1 鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	3.58	0.1839	3.0045	9.7	0.9635	0.11
2 黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	3.41	0.3487	1.6971	5.5	0.6208	0.27
3 蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	4.53	0.0815	0.6503	5.8	0.8981	0.048
4 其它中上层鱼类 Other pelagic fishes	3.27	1.3799	0.8078	8.9	0.95	0.13
5 小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	4.12	0.113	0.7577	4.5	0.8978	0.06
6 花鲈 <i>Lateolabrax japonicus</i>	4.69	0.0433	1.058	4.6	0.95	0.03
7 底栖鱼类 Benthic fishes	4.06	0.4916	0.9578	4.933	0.9762	0.07
8 其它底层鱼类 Other demersal fishes	4.15	0.3946	0.8791	4.95	0.9503	0.14
9 口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	3.75	0.0554	8	28.9	0.9624	0.03
10 虾类 Shrimps	3.02	0.4599	8	28	0.9666	0.03
11 蟹类 Crabs	3.23	0.3493	3.5	12	0.8752	0.05
12 棘皮动物 Echinoderms	2.01	4.47	1.2	3.58	0.4552	—
13 多毛类 Polychaetes	2.01	1.99	6.75	22.5	0.1573	—
14 浮游动物 Zooplankton	2.25	2.705	25	125	0.95	—
15 头足类 Cephalopods	3.72	0.156	3.1	15.5	0.95	0.12
16 浮游植物 Phytoplankton	1	6.676	380	—	0.1141	—
17 碎屑 Detritus	1	13	—	—	0.0186	—

续表

功能组 Group	1992					
	营养级 Trophic level	生物量 Biomass (t/km ²)	P/B (/a)	Q/B (/a)	生态营养 效率 EE	渔获量 Catch (t/(km ² · a))
1 鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	3.38	0.688	3.0045	9.7	0.9971	1.49
2 黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	3.33	0.198	1.6971	5.5	0.9729	0.28
3 蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	3.99	0.0096	0.74	5.8	0.9572	0.01
4 其它中上层鱼类 Other pelagic fishes	3.12	1.7691	1.02	6.9	0.95	0.34
5 小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	3.98	0.0996	1.5	4.5	0.9741	0.14
6 花鲈 <i>Lateolabrax japonicus</i>	4.38	0.0194	1.058	5.29	0.95	0.05
7 底栖鱼类 Benthic fishes	3.82	0.2937	0.9456	4.933	0.893	0.12
8 其它底层鱼类 Other demersal fishes	3.72	0.3056	1.05	4.95	0.9863	0.2
9 口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	3.35	0.0329	8.2	28.9	0.9289	0.09
10 虾类 Shrimps	2.82	0.3549	8.6	28	0.8969	0.03
11 蟹类 Crabs	2.93	0.2221	2.5	11.3	0.8663	0.08
12 棘皮动物 Echinoderms	2.04	6.6275	1.3	4.7	0.3031	
13 多毛类 Polychaetes	2.01	2.135	2	27.8	0.6286	—
14 浮游动物 Zooplankton	2.11	1.452	25	122.1	0.95	—
15 头足类 Cephalopods	3.3	0.0594	3.7	18.5	0.95	0.17
16 浮游植物 Phytoplankton	1	3.935	398	—	0.1334	—
17 碎屑 Detritus	1	10	—	—	0.0253	—

黑体数据由模型估计得出 Bold parameters were estimated by using the model; * 功能组下同 Group name below

2 结果

从表 1 可以看出,渤海生态系统在从 1982 年到 1992 年的 10a 间,重要生物种类以及生物量发生了改变,小型中上层鱼类替代底层鱼类成为渔业资源的主要成分,鳀鱼的生物量增加了近 3 倍,黄鲫生物量有所下降,鳀鱼已代替黄鲫成为渤海鱼类资源最丰富的种类,顶级捕食者蓝点马鲛、花鲈的生物量则明显下降。两个时期的模型相比较,1992 年模型的各功能群的有效营养级比 1982 年大多有所下降。

2.1 死亡率

鱼类、虾蟹类的捕捞、捕食以及其它原因的死亡率占总死亡率的相对比例见图 1。鱼类中鳀鱼的总死亡率是最高的,1982 年主要原因是捕食死亡,捕食死亡率占 76%;1992 年主要是捕捞死亡,捕捞死亡率较 1982 年有所增加,占总死亡率的 71%,同时捕食死亡率相应减少。黄鲫的死亡率次之,1982 年捕捞死亡率占

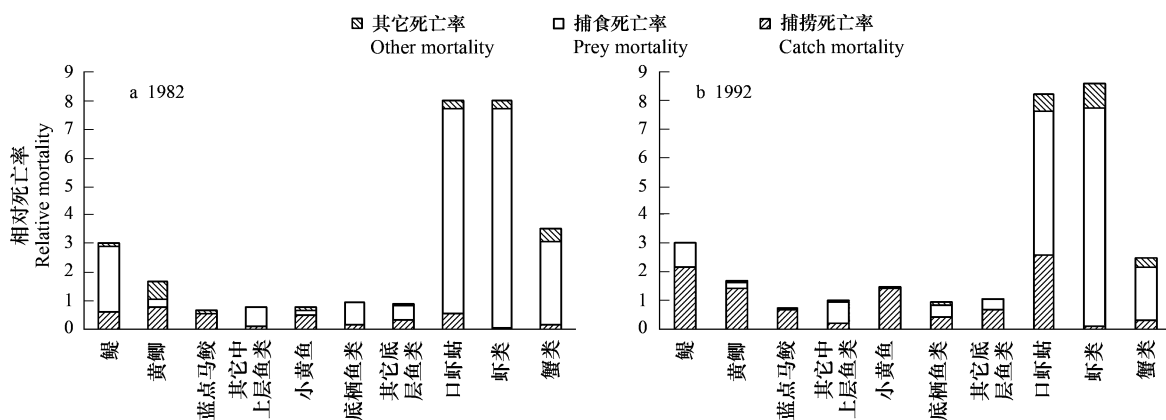


图 1 1982 年和 1992 年鱼类、虾蟹类的相对死亡率

Fig. 1 Relative mortality of fishes, shrimps and crabs between 1982 and 1992

45%;1992 年占总死亡率的 84%,捕捞死亡是主要原因。1992 年蓝点马鲛、小黄鱼、其它中上层鱼类、底栖鱼类、其它底层鱼类、口虾蛄、虾类、蟹类的捕捞死亡率均有所增加。

2.2 各营养级的捕捞量和生物量

从捕捞在各营养级分配的情况看(图 2),两个时期模型的捕捞主要集中在第Ⅲ、第Ⅳ营养级。相比较,1992 年第Ⅲ营养级的总捕捞量是 1982 年的 3.2 倍,第Ⅳ营养级的捕捞量较 1982 年增加了 113%,其它营养级的捕捞量也略有增加。

从生物量在各营养级的分配情况看(图 3),生物量主要集中在第Ⅰ到第Ⅳ营养级。1992 年,第Ⅰ、Ⅳ营养级的生物量比 1982 年有所下降,而第Ⅱ、Ⅲ营养级的生物量则比 1982 年有所增加。

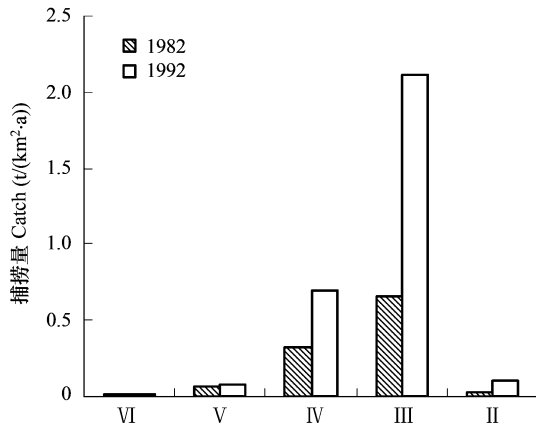


图2 各营养级的捕捞量

Fig. 2 Total catch in discrete trophic levels

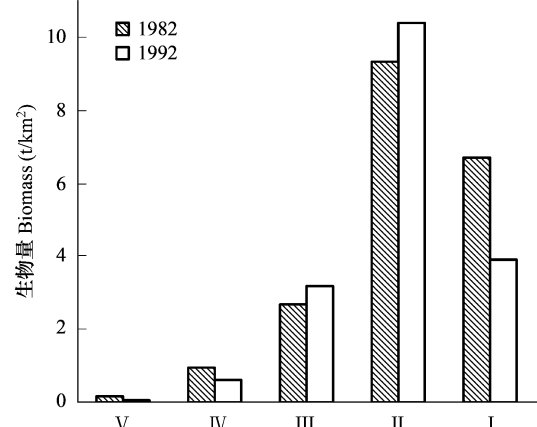


图3 各营养级的生物量

Fig. 3 Total biomass in discrete trophic levels

2.3 营养级间的能量转换效率和营养关系

物质和能量通过食物链由低级向高级流动,储存于动植物体内的能量沿着食物链逐级传递时,有大量能量消耗,能流越来越少。每一营养级的转换效率是这一级的生产量(输出和流动总和)与前一营养级生产量之比。

从表2可以看出,渤海生态系统在两个时期都存在牧食食物链和碎屑食物链两条食物链,能量流动主要在5个营养级间发生。营养级Ⅰ→Ⅱ的转换效率,1992年略高于1982年,Ⅱ→Ⅲ的转换效率1992年比1982年明显增加,Ⅲ→Ⅳ及较高营养级的转换效率也是1992年较高,1992年渤海生态系统的总转换效率16.2%也比1982年的总转换效率12.3%高。营养级间的转换效率的计算包括直通路径也有循环路径,引起Lindeman营养分析中的营养级比表1中模型估计的有效营养级高^[17]。

表2 1982年和1992年渤海生态系统各营养级间的转换效率

Table 2 Transfer efficiency of discrete trophic levels in Bohai Sea ecosystem between 1982 and 1992

来源/营养级 Source/TL	1982				来源/营养级 Source/TL	1992			
	II	III	IV	V		II	III	IV	V
生产者 Producer	6.7	14.7	18.6	19.6	生产者 Producer	8.9	19.9	25.0	23.5
碎屑 Detritus	7.2	15.4	18.8	19.7	碎屑 Detritus	6.8	21.3	24.5	23.9
总能流 All flow	6.8	14.8	18.6	19.6	总能流 All flow	8.6	20.1	24.9	23.6
碎屑所占的能流比 Proportion of total flow originating from detritus; 0.46					碎屑所占的能流比 Proportion of total flow originating from detritus; 0.45				
转换效率 Transfer efficiencies					转换效率 Transfer efficiencies				
初级生产者转换效率 From primary producers; 12.2%					初级生产者转换效率 From primary producers; 16.4%				
碎屑转换效率 From detritus; 12.8%					碎屑转换效率 From detritus; 15.2%				
总转换效率 Total; 12.3%					总转换效率 Total; 16.2%				

关于各功能群的营养关系,通常同类残食的影响为负的影响,同组内生物之间的竞争随生物量的增加而加强;被捕食者对捕食功能群产生正的影响;捕食者则对被捕食者的功能群产生直接或间接的负影响。从图4可看出,1982年鳀鱼生物量的增加对其它中上层鱼类有负影响,其它中上层鱼类生物量的增加对鳀鱼也有负影响,而对蓝点马鲛有正影响;1992年鳀鱼生物量的增加对黄鲫、蓝点马鲛、鲈鱼、其它中上层鱼类具有明显的抑制作用,而对小黄鱼有正影响,同时其它中上层鱼类生物量的增加也对鳀鱼有负影响。在两个时期的模型中,浮游植物、浮游动物对大部分功能群有积极影响,而捕捞生产对大部分可捕鱼类有负影响。

2.4 渤海生态系统的总体特征

从表3可以看出,1992年渤海生态系统的总生物量、容量比1982年有所下降,1992年的渔获物平均营养级比1982年有所下降;1992年初级生产力较1982年降低,总净初级生产量是1982年的61.7%;1992年系统的总容量比1982年下降了一半多。系统总流量反映了系统规模大小,1982年的 $5362\text{ t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$ 比1992年的 $3316\text{ t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$ 大得多。在Odum^[18]生态系统发育理论中,总初级生产量/总呼吸量(TPP/TR)、系统净生产量(NSP)、信息(information)、系统杂食系数(SOI)等是表征系统成熟度的重要指标,在成熟的生态系统中,系统没有多余的生产量再利用, TPP/TR 值逐渐接近于1, NSP 值接近于0,信息值较高,系统杂食系数较低。1982年和1992年的 TPP/TR 值分别为9.745和8.4003,说明两个时期渤海生态系统均处于不成熟的发育期;1982年和1992年的 NSP 值都较高,说明渤海生态系统仍有较高的剩余生产量有待利用;1992年与1982年相比信息值较高、系统杂食系数较低,说明1992年成熟度增加。

表3 渤海生态系统的总体特征比较

Table 3 Comparison of system statistics between 1982 and 1992

系统总体特征 System statistics	1982	1992
渔获物平均营养级 Trophic level of catch	3.69	3.41
系统总生物量(排除碎屑) Total biomass (excluding detritus) (t/km^2)	19.898	18.2018
总容量 Total capacity ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	10495.25	7013.137
总净初级生产量 Total net primary production ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	2536.88	1566.13
总消耗量 Total consumption ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	441.533	305.866
总输出 Total export ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	2308.805	1395.19
总呼吸量 Total respiration ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	260.327	186.4383
总生产量 Total production ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	2631	1623
系统总流量 Total system throughput ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	5362	3316
系统净生产量 Net system production ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	2276.553	1379.692
流入碎屑总量 Total flows to detritus ($\text{t}/(\text{km}^2\cdot\text{a})$)	2351.483	1428.373
系统杂食系数 Systems Omnivory index	0.508	0.3408
信息 Information	1.162	1.1787
总初级生产量/总呼吸量 TPP/TR	9.745	8.4003
总 P/B Total primary production/total biomass	127.493	86.0427
总生物量/总产出量 Total biomass/total throughput	0.004	0.0055

3 讨论

1982年到1992年的两个时期的模型相比较表明,渤海生态系统1992年的渔获物平均营养级比1982年有较大幅度的下降,主要由于高营养层次重要生物资源种类较大个体的底层种类已被小型中上层鱼类替代所致,如1990年初黄海鳀鱼生物量的大量增加,达到300万t,成为生物量最高的种类,直接影响到渤海渔业资源的组成和变动^[11],而小黄鱼、蓝点马鲛、花鲈等数量的减少^[19]。引起渤海生态系统结构变化的主要原因是初级生产力的变化以及捕捞因素。环境条件的改变直接导致初级生产力的降低,造成生态系统结构的一系列连锁反应,如总生物量下降、生物多样性下降^[20]、容量下降等。同时大部分鱼类、虾蟹类的捕捞死亡率均有所增加,说明捕捞强度的增大是导致生物量减少的一个重要因素,特别是高营养层次生物量的锐减。如这期间

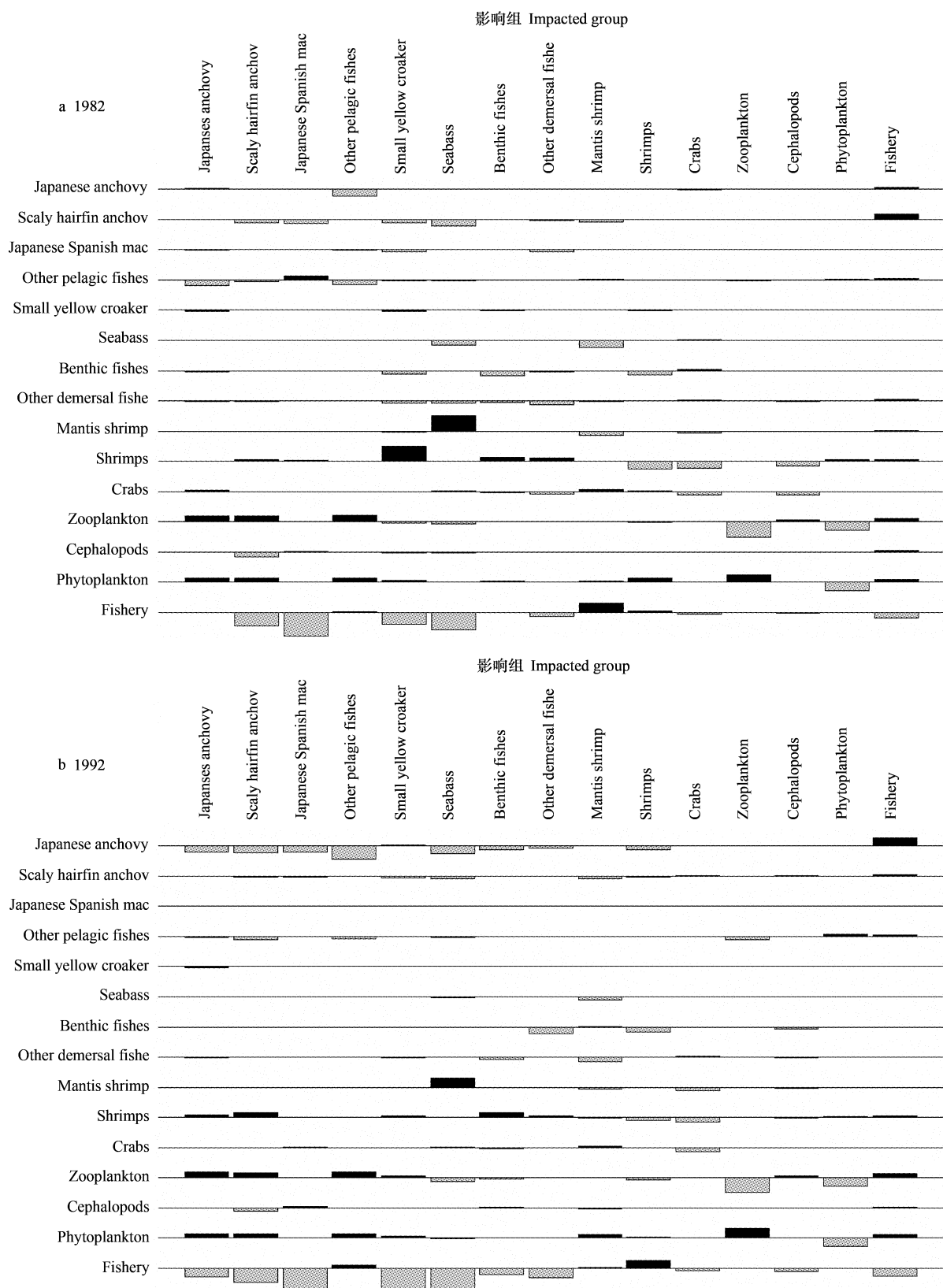


图4 1982年和1992年的渤海生态系统营养关系图

Fig. 4 Mixed trophic impact on the Bohai Sea ecosystem between 1982 and 1992

* 生物量的增加对另一组生物的影响大小及影响方向:矩形图向上代表正的影响,向下表示负的影响,矩形图面积大小代表影响的强弱

兴起的捕捞花鲈鱼苗,严重地损害了花鲈资源,造成了花鲈生物量的下降^[21]。1988 年拖网渔业撤出渤海产生的渔业生产方式变化,以及环境变化也影响着渤海渔业资源的变动。

两个时期的渤海生态系统均处于不成熟的发育期,仍具有较高的剩余生产量有待利用,只要采取合理地有效的保护措施,改善生态环境,减少捕捞,渔业资源的恢复和增加是具有物质基础和加大潜力的。

References:

- [1] Christensen V, Walters C J, Pauly D. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fisheries Centre, University of British, Columbia, Canada, 2005. 11.
- [2] Christensen V, Walters C J. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecol Model, 2004, 172:109—139.
- [3] Tong L, Tang Q S, Pauly D. A preliminary approach on mass-balance ecopath model of the Bohai Sea. Chin J Appl Ecol, 2000, 11 (3): 435—440.
- [4] Wang X H, Du F Y, Qiu Y S. Study on the ecosystem model of Daya Bay I. A preliminary approach on energy flow model. South China Fisheries Science, 2005, 1(3): 1—8.
- [5] Chen Z Z, Qiu Y S, Jia X P. Mass-balance ecopath model of Beibu Gulf ecosystem. Chin J Appl Ecol, 2006, 17(6): 1107—1111.
- [6] Lin H J, Shao K T, Kuo S R, *et al.* A trophic model of a sandy barrier lagoon at Chiku in southwestern Taiwan. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 1999, 48: 575—588.
- [7] Pitcher T, Burchard E, Asumaila U R, *et al.* Spatial simulations of Hong Kong's marine ecosystem: Ecological and economic forecasting of marine protected areas with human-made reefs. Fish Cent Res Rep, 2000, 10(3): 1—168.
- [8] Zhang Y Y and Chen Y. Modeling and evaluating ecosystem in 1980s and 1990s for American lobster (*Homarus americanus*) in the Gulf of Maine. Ecol Model, 2007, 203: 475—489.
- [9] Jin X S. The dynamics of major fishery resources in the Bohai Sea. Journal of Fishery Sciences of China, 2001, 7(4): 22—26.
- [10] Deng J Y, Meng T X, Ren S M. Food web of fishes in the Bohai Sea. Marine Fisheries Research, 1988, 9: 151—172.
- [11] Jin X S, Tang Q S. The structure, distribution and variation of the fishery resources in the Bohai Sea. Journal of Fishery Sciences of China, 1998, 5(3): 18—24.
- [12] Gulland J A. Fish stock assessment: a manual of basic methods. Johan Wiley and sons, New York, 1983.
- [13] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J Cons int Explor Mer, 1980, 39(2): 175—192.
- [14] Palomares M L D, Pauly D. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. Freshwat Res, 1989, 40: 259—273.
- [15] Kavanagh P, Newlands N, Christensen V, *et al.* Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. Ecol Model, 2004, 172: 141—149.
- [16] Zhang B, Tang Q S. Study on trophic level of important resources species at high trophic levels in the Bohai Sea, Yellow Sea and East China Sea. Advances in Marine Science, 2004, 22(4): 393—404.
- [17] Heymans J J, Shannon L J, Jarre A. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s. Ecol Model, 2004, 172: 175—195.
- [18] Odum E P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 104: 262—270.
- [19] Tang Q, Jin X, Wang J, *et al.* Decadal-scale variation of ecosystem productivity and control mechanisms in the Bohai Sea. Fish. Oceanogr., 2003, 12(4/5): 223—233.
- [20] Jin X S. Variations of community structure, diversity and biomass of demersal fish assemblage in the Bohai Sea between 1982/1983 and 1992/1993. Journal of Fishery Sciences of China, 1996, 3(3): 31—47.
- [21] Deng J Y, Jin X S. Dynamic characteristics of abundance and community structure of fishery species in the overwintering ground of the Bohai Sea. Journal of Natural Resources, 2001, 16(1): 42—46.

参考文献:

- [4] 王雪辉, 杜飞雁, 邱永松, 等. 大亚湾海域生态系统模型研究 I. 能量流动模型初探. 南方水产, 2005, 1(3): 1~8.
- [5] 陈作志, 邱永松, 贾晓平. 北部湾生态通道模型的构建. 应用生态学报, 2006, 17(6): 1107—1111.
- [9] 金显仕. 渤海主要渔业生物资源变动的研究. 中国水产科学, 2001, 7(4): 22~26.
- [10] 邓景耀, 孟田湘, 任胜民. 渤海鱼类的食物关系. 海洋水产研究, 1988, 9: 151~172.
- [11] 金显仕, 唐启升. 渤海渔业资源结构、数量分布及其变化. 中国水产科学, 1998, 5(3): 18~24.
- [16] 张波, 唐启升. 渤、黄、东海高营养层次重要生物资源种类的营养级研究. 海洋科学进展, 2004, 22(4): 393~404.
- [21] 邓景耀, 金显仕. 渤海越冬场渔业生物资源量和群落结构的动态特征. 自然资源学报, 2001, 16(1): 42~46.