

DOI: 10.20103/j.stxb.202307181537

孙国庆, 张合烨, 董世洪, 李磊, 王兆国, 孙旭, 李明, 高东奎, 田涛, 吴忠鑫. 基于定性网络模型评价生态调控情景对海洋牧场生态系统的影响——以獐子岛海洋牧场为例. 生态学报, 2024, 44(13): 5761-5772.

Sun G Q, Zhang H E, Dong S Q, Li L, Wang Z G, Sun X, Li M, Gao D K, Tian T, Wu Z X. Evaluating the impact of ecological regulation scenarios in marine ranching ecosystems based on a qualitative network model (QNM): a case study of Zhangzi Island marine ranching. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5761-5772.

基于定性网络模型评价生态调控情景对海洋牧场生态系统的影响

——以獐子岛海洋牧场为例

孙国庆^{1,2}, 张合烨^{1,2}, 董世洪^{1,2}, 李磊^{1,2}, 王兆国^{1,2}, 孙旭¹, 李明⁴, 高东奎^{1,2,3}, 田涛^{1,2,3}, 吴忠鑫^{1,2,3,*}

1 大连海洋大学水产与生命学院, 大连 116023

2 辽宁省海洋牧场工程技术研究中心, 大连 116023

3 大连海洋大学设施渔业教育部重点实验室, 大连 116023

4 獐子岛集团股份有限公司, 大连 116001

摘要: 在海洋牧场建设过程中, 生态调控方式实施后对海洋牧场生态系统的影响通常难以预测, 这对海洋牧场的生态安全 and 高质量发展提出了严峻挑战。为此, 建立了一种基于定性网络模型 (Qualitative network model, QNM) 的海洋牧场生态系统模拟评价方法, 并以獐子岛海洋牧场近岸增殖海域作为研究区域, 构建以增殖目标种为核心的定性网络模型, 模拟评估海洋牧场 3 种不同类型的生态调控情景 (增殖目标种、移除捕食者、海藻场修复) 及其复合条件下, 牧场群落范围内的响应, 分析海洋牧场生态调控策略与生物功能群变化之间潜在关系。结果显示: 目标种增殖 (仿刺参和虾夷扇贝) 产生的上行效应导致其捕食者呈现积极响应, 产生的下行效应导致其它底栖动物、浮游植物和有机碎屑等功能群呈现消极响应, 移除捕食者海星产生的下行效应导致虾夷扇贝呈现积极响应, 表明在增殖区清除敌害生物的重要性, 海藻场修复对整个群落有明显的积极影响, 体现了海藻场在养护近岸生态系统的重要生态意义。研究表明: QNM 可有效识别生态系统潜在的营养级联效应, 评估生物功能群的响应, 基于 QNM 的海洋牧场生态调控模拟评价方法, 突破了定量食物网模型在数据有限系统中使用的局限性, 可为海洋牧场建设的生态调控策略制定提供科学参考。

关键词: 海洋牧场; 定性网络模型; 相互作用; 增殖; 移除捕食者; 海藻场修复

Evaluating the impact of ecological regulation scenarios in marine ranching ecosystems based on a qualitative network model (QNM): a case study of Zhangzi Island marine ranching

SUN Guoqing^{1,2}, ZHANG Heye^{1,2}, DONG Shiqi^{1,2}, LI Lei^{1,2}, WANG Zhaoguo^{1,2}, SUN Xu¹, LI Ming⁴, GAO Dongkui^{1,2,3}, TIAN Tao^{1,2,3}, WU Zhongxin^{1,2,3,*}

1 College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China

2 Center for Marine Ranching Engineering Science Research of Liaoning, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China

3 Key Laboratory of Environment Controlled Aquaculture, Ministry of Education, Dalian 116023, China

基金项目: 辽宁省教育厅 2022 年度高校基本科研项目 (LJKMZ20221120); 大连市科技创新基金项目 (2021JJ11CG001); 国家自然科学基金项目 (41906125)

收稿日期: 2023-07-18; **网络出版日期:** 2024-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wuzhongxin@dlou.edu.cn

4 Zhangzidao Group Co. Ltd, Dalian 116001, China

Abstract: During the construction of marine ranches, it is often difficult to predict the impact of the implementation of ecological regulation methods on marine ranch ecosystems, which poses severe challenges to the ecological security and health and high-quality development of marine ranches. In this study, a simulation and evaluation method on the ecosystem of marine ranches based on qualitative network model (QNM) was established, and a qualitative network model centered on the stocked target species was constructed by taking the coastal enhancement waters in the Zhangzi Island marine ranching as the modelled area, including community responses under three types of ecological regulation scenarios (stock enhancement, predator removal, and seaweed bed restoration) and their compounded scenarios in marine ranching, to analyze the potential relationship between ecological regulation strategies and changes in biological function groups. Results showed that the bottom-up trophic cascade effects of stocking the scallop *Mizuhopecten yessoensis* produced a positive impact on its predators, while the top-down effects had a negative impact on its prey, including other zoobenthos, phytoplankton, and organic detritus. The removal of predatory starfish showed a positive impact on the scallop *M. yessoensis* through the top-down effects, indicating the importance of removing the enemy organisms in the stocking areas. The simulated strategies of seaweed bed restoration showed a significantly positive effect on the entire community, reflecting the benefits of maintaining or increasing species diversity by seaweed bed in the ecosystem. By overcoming the data dependence of quantitative models, QNM can identify the potential trophic cascade effects and assess the response of biologically functional groups, thus effectively screen the ecological regulation strategies of marine ranches that can achieve the desired management objectives. The simulation and evaluation method of marine ranch ecological regulation based on QNM established in this study, can break through the limitations of using quantitative food web models in systems with limited data, providing the scientific support for the formulation of ecological regulation strategies for marine ranch construction.

Key Words: marine ranching; qualitative network model; interaction; stock enhancement; predator removal; seaweed bed restoration

海洋牧场作为传统渔业转型的新动力以及海洋资源开发和保护的新模式^[1],能够在保护海洋生态环境的同时,维持渔业资源高效产出,已成为我国海洋生态经济健康持续发展的重要引擎^[2]。海洋牧场建设通过目标种增殖放流以及生境修复和优化等生态调控方式,影响区域内物种组成、生物多样性以及物种间的摄食关系,进而通过食物网复杂的营养交互作用影响局部海域的生态系统结构和功能^[3]。然而人工鱼礁建设、增殖放流等海洋牧场生态调控方式在实施过程中可能直接或间接影响甚至改变生态系统结构和功能,进而驱动生态系统进入另一种稳态。在极端情况下,缺乏合理评价的生态调控措施甚至可能引发系统崩溃,为海洋牧场区的生态安全和高质量发展提出了严峻挑战^[4],因此在确定海洋牧场生态调控方式之前,进行生态调控策略对生态系统结构和功能影响的模拟评价,对海洋牧场生态风险防范及其健康安全发展具有重要意义。

预测生态调控策略对海洋牧场生态系统的影响,我们需要能够将间接影响和反馈整合到全系统预测中的建模方法^[5-6],定量食物网模型在这方面可以发挥重要作用,它能够识别可能改变系统生产力的潜在营养级联效应或能流途径的变化^[7-8],进而辅助筛选海洋牧场适宜的生态调控方案。通俗地讲,定量食物网模型提供了一个框架,用于组织系统知识,模拟调控策略实施后的潜在结果,以指导未来研究和监测的关键点^[9]。尽管定量食物网模型在这方面具有潜在价值,但将其应用于复杂的海洋牧场生态系统仍然具有挑战性^[10],其核心问题是,模型通常需要研究地点的参数化以及大量数据,这排除了在缺乏数据的系统中广泛采用的可能性^[6,9],其次,由于参数和结构的不确定性,在定量食物网模型预测中传达不确定性相互作用关系也比较困难^[11-12]。

定性网络模型(Qualitative network model, QNM)提供了另一种研究生态系统反馈的方法,是定量食物网模型的替代或补充,特别适用于对数据有限的系统进行建模^[13]。该方法能够将不同生态变量信息(如物种、

栖息地、气候等),以有和无的二元互作关系整合进相互关联的定性网络模型中,这种形式淡化了对模型参数的精确测量,并且这些信息在实践中可能难以获得。而 QNM 将重点放在描述变量之间的一般关系上,只要求对系统内物种或变量之间的联系有一个定性的了解^[14-15],即变量之间的相互作用符号是积极作用(+)、消极作用(-)、还是无作用关系(0),然后通过采用概率分布方法选取变量间相互作用强度,建立群落代数矩阵,计算压力扰动所导致的系统平衡丰度的预测变化。为此我们可以依托 QNM 开展海洋牧场不同生态调控策略对生态系统影响的模拟研究,并结合现场观测进行校正,提高模拟结果的可信度,为海洋牧场建设的生态调控策略制定提供科学参考。

QNM 最早可追溯至 Levins(1974)^[16]和 Puccia & Levins(1985)^[13]提出的“环分析”(Loop analysis)理论,该方法后来经历了“三营养级”模型^[17]与“加权矩阵”的开发阶段^[18],直至 2012 年 Melbourne-Thomas 等通过量化互作强度,概率统计响应结果,建立了“定量化”的定性网络模型(QNM)^[19]。此后, Melbourne-Thomas 等^[20]利用 QNM 检验了南极半岛西部企鹅种群变化的机制解释,并评估了区域变暖对该地区食物网水平的潜在影响;Harvey 等^[21]利用 QNM 对美国加利福尼亚上升流生态系统的中上层生物群落和相关人类活动进行了模拟分析。国内关于 QNM 的相关研究相对匮乏,仅有郭中伟、李典谟^[22]以及冷志杰等^[23]在 20 世纪 90 年代用“环分析”方法在设计稳定生态系统等方面进行了初步的探索。

獐子岛海洋牧场是我国北方典型的资源增殖型海洋牧场^[24],目前,主要的生态调控措施包括每年向岛屿周边海域底播增殖虾夷扇贝(*Mizuhopecten yessoensis*)、仿刺参(*Apostichopus japonicus*)、皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)等各类海珍品幼苗 50 余亿枚;以及通过开展人工鱼礁建设,修复和优化海域生态环境,增殖渔业资源,截至 2015 年,累计投放各类人工鱼(藻)礁 80103 块,形成了 2196 hm²的人工鱼礁区。除此之外,利用废旧的缆绳、苗绳、网衣、网笼等作为附着基进行藻类自然采苗等方式开展海藻场修复^[25],同时通过潜水作业、渔船拖网采捕等方式进行海星密度的控制,降低虾夷扇贝、皱纹盘鲍等经济生物的捕食死亡率,是人为干预显著的海洋生态系统。当前,獐子岛海洋牧场生态调控方案的制定和实施主要是依据管理者的经验而定,对多重生态调控策略实施后的潜在生态影响预测理解不足,缺乏科学评估支持是目前獐子岛海洋牧场生态调控方案制定过程中依然面临的问题。

本研究以獐子岛海洋牧场近岸增殖海域作为研究区域,围绕牧场增殖养护目标种构建定性网络模型(QNM),依托前期生物资源调查结果,结合问卷调查,参考历史数据等方式,判定生物间的相互作用关系(竞争、捕食关系等),模拟獐子岛海洋牧场建设中的不同生态调控策略,分析探讨獐子岛海洋牧场生态调控策略的可行性,为獐子岛海洋牧场科学建设和管护提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究模拟海域为獐子岛近岸水深 20 m 以浅海域,该海域是獐子岛海洋牧场生态调控策略实施最全面和最典型的海域,在该海域内,依托自然岸线的延伸开展近岸人工鱼礁和藻礁的构建,区域内光线充足,是大型海藻重要的适生区(图 1)。与此同时,也是虾夷扇贝、仿刺参、皱纹盘鲍等海珍品的主要底播增殖和采收区域。此研究区域内拥有自然岩礁、人工鱼礁、海藻场和海草床等多种生境组成的海洋景观,海底地貌主要以岩礁和平坦的砾石沙泥底质为主,与周边海域水体交换良好,海域环境优良,是许多重要渔业经济生物优良的栖息场^[26]。

1.2 定性网络模型

QNM 是表示生态系统中变量如何相互作用的概念模型,系统的结构可以用一种特殊类型的图来表示,被称为符号有向图,它由变量和链接组成,或者说由等效的节点和边组成^[13]。图中的链接对应于一个相互作用矩阵,在生态学中,通常代表营养相互作用。链接也可以代表其它生态相互作用,如竞争、互利共生等相互作用或其它类型(如气候、社会和政策)的变量关系。

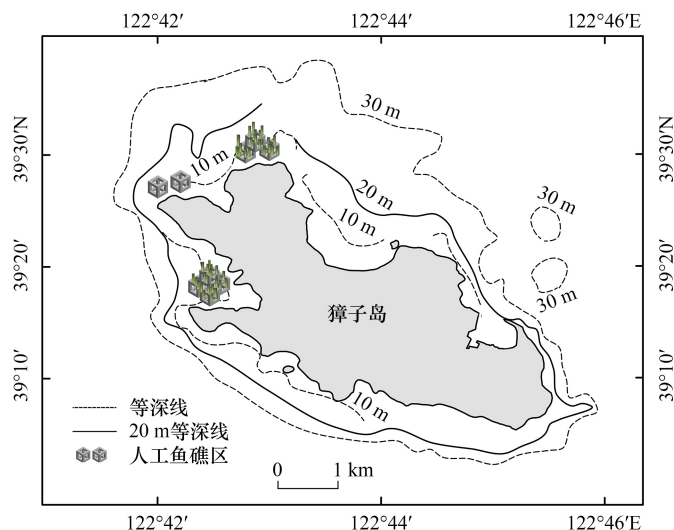


图1 研究区域示意图

Fig.1 Schematic diagram of the study area

该方法的核心前提是,一个物种的变化或某些非物种变量的水平可以被描述为系统中其它变量的连续函数,具体来说,该方法假设 n 个相互作用变量的动力学可以表示为一组常微分方程,其中对于每个变量 $x(i = 1, 2, \dots, n)$:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n; c_1, c_2, \dots, c_m)$$

式中,变量 x_i 的增长率是系统中某些或所有变量的水平函数,通常是它本身,以及一组生长参数 c 。对于物种变量,它们的参数 c 可能对应于出生、死亡或迁移率,相互作用系数 a_{ij} 表示变量 j 的微小变化对变量 i 增长率的直接影响,并定义为 f_i 对 x_j 的偏导数^[27]:

$$a_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}$$

虽然 x_j 对 x_i 的影响不一定是线性的,但该方法假设每个变量的动态可以通过接近平衡水平的线性化来充分近似。群落矩阵 A 由元素 a_{ij} 组成,预测压力扰动(定义为物种增长率或非物种变量水平的持续变化)长期影响所导致的系统平衡丰度变化从逆矩阵($-A^{-1}$)的负值获得。

生态系统中 a_{ij} 的定量估计通常难以获得,定量预测可能对 a_{ij} 的小误差高度敏感,作为替代,QNM 可以定性指定交互作用的符号(+, -, 0),这样做可以包括难以测量的变量,并能够定性预测系统变量对压力扰动的响应^[13,16]。如果系统反馈回路具有相同的符号,则预测的符号响应是明确的。然而,即使在中等复杂的生态系统中,物种也可能受到符号相反的两个反馈回路的影响,结果可能出现响应的模糊性(即:响应可能是不确定的)^[16]。使用概率框架,参数不确定性(即 a_{ij} 的大小)和潜在结构不确定性(即是否存在链接)都可以纳入对给定情景扰动的预测中,并能够估计符号的确定性水平^[19]。

1.3 功能组划分

本研究围绕獐子岛海洋牧场近岸增殖水域主要增殖目标种及其营养关联种类,综合考虑獐子岛近岸 20 m 以浅海域出现的主要生物种类及其生物学特征、食性特点和分布区域等信息,将研究区域出现的主要生物种类和非生物成分划分成 6 大类(有机碎屑、初级生产力、次级生产力、增殖目标种、商业捕捞种类和优势捕食者),共计 15 个功能组,基本涵盖了研究海域底层能量流动环节。为评估该海域主要增殖目标种虾夷扇贝和仿刺参对不同扰动情景的响应结果,根据实地调研优势目标种底播增殖规格,将虾夷扇贝与仿刺参单独

分组,并划分为成体与幼体,壳高 3—4 cm 的虾夷扇贝为幼贝,壳高达到 8 cm 以上的虾夷扇贝为成贝,规格 15—30 个/kg(平均 45—60 g/个)的仿刺参为幼参,规格 8 个/kg(平均 120—130 g/个)的仿刺参为成参。

为了减少模拟预测的不确定性,将功能相似的物种分组在一个节点下,以减少节点的数量,尽管这些节点代表分类学上不同物种组成的群体,但我们在此进行了简化假设,即这些物种对增殖目标种具有相似的功能作用,并且被相似的捕食者利用,因此,该模型也可称为“简化模型”,例如浮游植物、大型海藻和其它底栖动物等功能组。具体分组详见表 1。

表 1 獐子岛海洋牧场定性网络模型(QNM)的功能组组成

Table 1 Functional groups of qualitative network model (QNM) in the sea area of Zhangzi Island marine ranching

编号 No.	分类依据 Classification standard	功能组 Functional group	主要种类 Main species
1	有机碎屑	有机碎屑	有机碎屑
2	初级生产力	大型海藻	海带 <i>Laminaria japonica</i> 、裙带菜 <i>Undaria pinnatifida</i> 、铜藻 <i>Sargassum horneri</i> 、海黍子 <i>Sargassum miyabei</i> 等
3		浮游植物	硅藻、甲藻等
4	次级生产力	其它底栖动物	紫蛇尾 <i>Ophiopholis mirabilis</i> 、日本倍棘蛇尾 <i>Amphiplus japonicus</i> 、紫贻贝 <i>Mytilus galloprovincialis</i> 、口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i> 、脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i> 等
5	增殖目标种	虾夷扇贝幼贝	壳高 3—4 cm 的虾夷扇贝幼苗
6		仿刺参幼参	增殖规格为 15—30 个/kg(平均 45—60 g/个)的仿刺参幼参
7	商业捕捞种类	海螺	香螺 <i>Neptunea cumingi crosse</i> 、脉红螺 <i>Rapana venosa</i>
8		海胆	光棘球海胆 <i>Strongylocentrotus nudus</i> 、海刺猬 <i>Glyptocidaris crenularis</i>
9		皱纹盘鲍	皱纹盘鲍 <i>Haliotis discus hannai</i>
10		虾夷扇贝成贝	壳高 8 cm 以上的虾夷扇贝
11		仿刺参成参	规格达到 8 个/kg(平均 120—130 g/个)的仿刺参
12	优势捕食者	蟹类	日本蟳 <i>Charybdis japonica</i> 、三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>
13		章鱼	长蛸 <i>Octopus variabilis</i> 、短蛸 <i>Octopus ocellatus</i>
14		海星	海燕 <i>Asterinidae</i> 、多棘海盘车 <i>Asterias amurensis</i> 、陶氏太阳海星 <i>Solaster dawsoni</i>
15		肉食性鱼类	许氏平鲉 <i>Sebastes schlegelii</i> 、大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i> 、大头鳕 <i>Gadus macrocephalus</i> 、星康吉鳗 <i>Astroconger myriaster</i> 等

1.4 獐子岛近岸海域的定性网络模型(QNM)

功能组划分后,重点识别各功能组之间的相互作用,其判定依据主要来源于本海域的食物网研究^[28],结合实地调研过程中潜水采捕人员、海洋牧场管理人员和渔业从业者的实践经验,参考獐子岛及其邻近海域的相关生态学研究报道,综合确定海洋牧场的主要增殖目标种与其主要捕食者、竞争者和饵料生物等其它物种或功能群的相互作用关系。然后基于上述相互作用关系,采用流程图绘图程序 Dia(<http://dia-installer.de/>),以符号有向图的形式构建定性相互作用网络。

模型组成和链接如图 2 所示。不同颜色填充的长方体代表不同类型的功能群,功能群之间的链接代表相互作用关系。在链接方式中,实线代表确定性的相互作用关系,虚线代表不确定性的相互作用,即虽然存在该种相互作用关系,但其作用强度较弱,不确定是否会影响功能群的丰度。相互作用关系网络图中箭头终止的链接代表积极作用,而以实心圆圈终止的链接表示消极作用,每个链接所代表的具体生态相互作用类型的信息详见附录 1。此外,模型还考虑了功能群在空间和食物资源受限条件下的密度制约效应,这对系统稳定性至关重要。

1.5 模拟情景

基于实地调研,本研究共设计了 3 种类型的单一模拟情景以及不同类型的复合模拟情景(表 2):

(1) 增殖情景—研究区域的主要底播增殖对象为虾夷扇贝与仿刺参,通过模拟增殖虾夷扇贝幼贝与仿刺

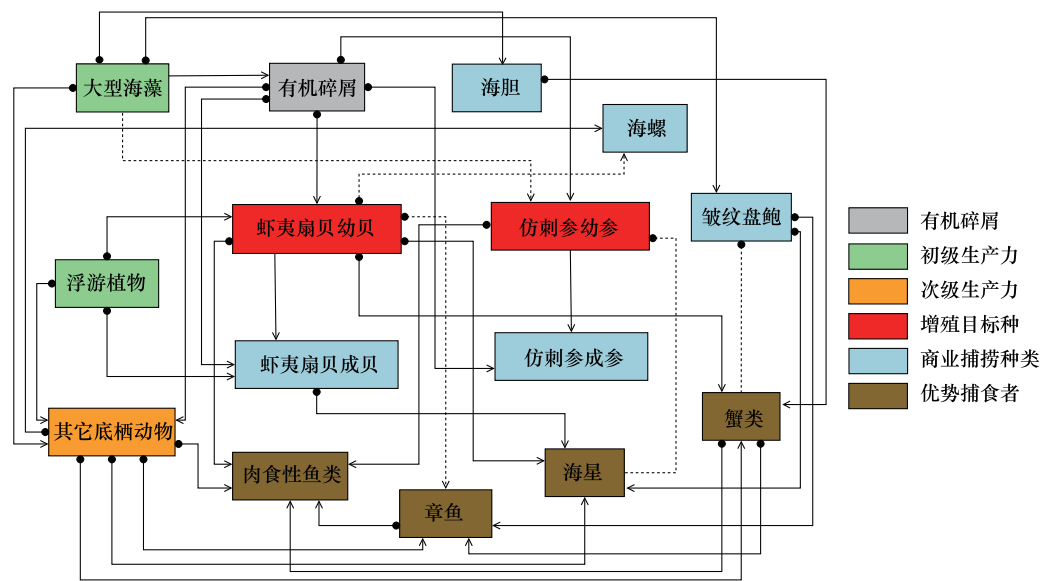


图 2 獐子岛海洋牧场的定性相互作用网络

Fig.2 Qualitative interaction network of Zhangzi Island marine ranching

实线表示确定的相互作用,虚线表示不确定的相互作用,以箭头终止的链接表示积极作用,以实心圆圈终止的链接表示消极作用;为了清晰度考虑,功能群自身密度效应引起的负反馈,未在图中显示

参幼参达成增殖情景。

(2) 移除捕食者—通过模拟移除捕食者来降低增殖目标种的被捕食率。

(3) 海藻场修复—在海洋牧场生态调控过程中,采用投放藻礁、绁绳、苗绳、网衣、网笼等附着基营造和修复近岸海藻场^[26],研究中通过增加大型海藻的丰度来模拟海藻场修复策略。

(4) 复合情景:除了上述 3 种主要类型的单一生态调控情景外,我们还进行了多情景复合条件下的模拟。根据复合情景类型的数量分为:单复合情景 5(增殖虾夷扇贝幼贝+增殖仿刺参幼参复合情景)、双复合情景 6—8(增殖+移除捕食者复合情景、增殖+海藻场修复复合情景、移除捕食者+海藻场修复复合情景)、全复合情景 9(增殖+移除捕食者+海藻场修复复合情景),具体详见表 2。

表 2 獐子岛海洋牧场定性网络模型(QNM)模拟评估的情景设计

Table 2 Scenario design of qualitative network model (QNM) simulation assessment of Zhangzi Island marine ranching

序号 No.	情景类型 Scenario type		情景作用节点 Scenario action node			
			虾夷扇贝幼贝 <i>M. yessoensis</i> (Larval)	仿刺参幼参 <i>A. japonicus</i> (Larval)	海星 <i>Asteroidea</i>	大型海藻 Macroalgae
1	单一情景	增殖	+			
2		增殖		+		
3		移除捕食者			-	
4		海藻场修复				+
5	复合情景	增殖	+	+		
6		增殖+移除捕食者	+	+	-	
7		增殖+海藻场修复	+	+		+
8		移除捕食者+海藻场修复			-	+
9		增殖+移除捕食者+海藻场修复	+	+	-	+

+为增加或增殖、-为减少或移除

1.6 模拟计算

采用 R 语言的“QPress”包(<https://github.com/swotherspoon/QPress>)^[20]进行模拟运算,具体运算过程如下:(1)利用二项分布对不确定性链接进行取样,形成一个群落矩阵配置;(2)从跨越 2 个数量级(0.01—1.0)的均匀分布中抽样所有链接的交互系数 a_{ij} (群落矩阵的相互作用强度);(3)利用系统稳定性准则(劳斯-赫尔维茨稳定性判据——Routh-Hurwitz stability criterion,即:若线性系统特征方程式的根均有负实部,表示其为稳定的)^[19],检验群落矩阵,如果稳定,则计算负群落矩阵的倒数以获得群落对给定压力扰动情景的预测响应,如果不稳定,群落矩阵被抛弃,一个新的群落矩阵被提取,新的模拟程序再次启动。每一个压力扰动情景下,将获得 10000 个稳定的群落矩阵响应结果,统计群落所有功能组的符号情况;如果功能组的积极或消极响应比例大于 70% 时则被认为具有符号一致性,反之(50%—70%)则表明响应不具有符号一致性^[21],最后采用 R 语言平台的“Pheatmap”包,根据符号一致性划分原则统计绘制响应热度图。另外,本研究基于两个以往观测报道结果,采用后验证标准校正模型,即增殖虾夷扇贝导致浮游植物呈消极响应和增殖虾夷扇贝导致海星呈积极响应。

2 结果

2.1 单一情景

2.1.1 增殖

增殖目标种均对其自身具有积极响应,且符号响应具有一致性水平(>70%)。但对于大多数其它功能群来说,符号一致性较低(<70%),也有部分其它功能群(如肉食性鱼类、浮游植物等)符号响应具有一致性(图 3):

(1)模拟增殖虾夷扇贝幼贝的情景下(情景 1),蟹类、海星、肉食性鱼类与虾夷扇贝幼贝具有积极响应,浮游植物与其它底栖动物则具有消极响应。

(2)模拟增殖仿刺参幼参的情景下(情景 2),浮游植物、皱纹盘鲍、肉食性鱼类与仿刺参幼参具有积极响应,大型海藻、有机碎屑、虾夷扇贝成贝、蟹类与章鱼具有消极响应。

2.1.2 移除捕食者

模拟移除捕食者海星的情景下(情景 3),与模拟增殖情景类似,捕食者海星自身具有消极响应,且符号响应具有一致性水平。但对于其它大多数功能群,具有符号一致性的功能群增多(图 3),如虾夷扇贝幼贝、虾夷扇贝成贝、皱纹盘鲍与章鱼均具有积极响应,大型海藻、有机碎屑、浮游植物、仿刺参成参与蟹类则呈现消极响应(图 3)。

2.1.3 海藻场修复

模拟海藻场修复的情景下(情景 4),与其它单一模拟情景类似,大型海藻本身呈现积极响应。与其它单一模拟情景不同的是,此情景下,大部分功能群均表现出积极的符号一致性响应(图 3),如大型海藻、其它底栖动物、仿刺参成参、海胆、皱纹盘鲍、海星与肉食性鱼类均呈现积极响应,仅有虾夷扇贝幼贝呈现消极响应。其它不具有符号一致性水平的功能群(浮游植物、仿刺参幼参、章鱼等)也均偏向于积极响应(50%<积极响应比例<70%)。

2.2 复合情景

2.2.1 单复合情景

与单一情景响应结果类似,扰动压力直接作用的节点功能群具有符号一致性水平,但大多数其它功能群符号一致性较低(<70%)。在模拟同时增殖虾夷扇贝幼贝与仿刺参幼参的情景下(情景 5),皱纹盘鲍、肉食性鱼类、仿刺参幼参与虾夷扇贝幼贝均呈现积极响应,而有机碎屑、其它底栖动物与章鱼呈现消极响应(图 4)。

2.2.2 双复合情景

(1)模拟增殖两种增殖目标种的同时移除捕食者海星的情景下(情景 6),皱纹盘鲍、肉食性鱼类、仿刺参

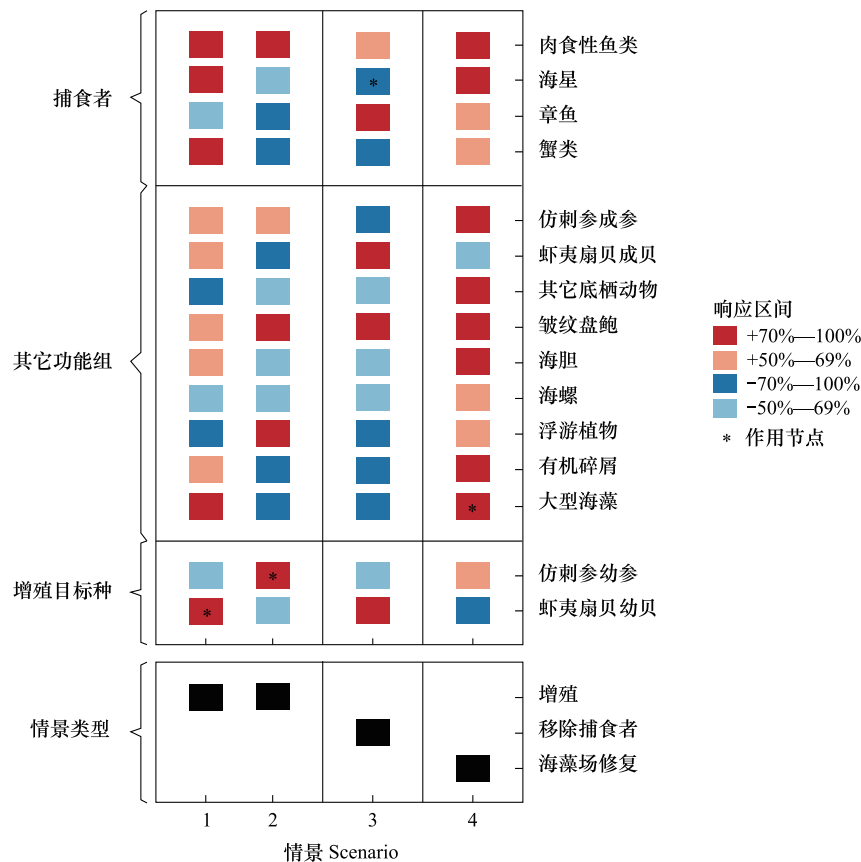


图 3 獐子岛海洋牧场模拟单一情景的功能群响应结果热度图

Fig.3 Heat map of function group response results of simulated single scenario in Zhangzi Island marine ranching

幼参与虾夷扇贝幼贝具有积极响应,而有机碎屑、其它底栖动物与海星呈现消极响应(图 4)。

(2)模拟增殖两种目标种的同时进行海藻场修复的情景下(情景 7),仿刺参成参、虾夷扇贝幼贝、海胆、皱纹盘鲍、大型海藻、仿刺参幼参、海星与肉食性鱼类均呈现积极响应,仅有其它底栖动物功能群呈现消极响应(图 4)。

(3)模拟移除捕食者海星的同时进行海藻场修复的情景下(情景 8),大型海藻、虾夷扇贝成贝、海胆、皱纹盘鲍、章鱼与肉食性鱼类呈现积极响应,仅有浮游植物与海星呈现消极响应(图 4)。

2.2.3 全复合情景

模拟增殖目标种、移除捕食者以及海藻场修复共同作用下的海洋牧场各功能群的扰动响应(情景 9)结果显示,与单一以及其它复合模拟情景相一致的是扰动压力直接作用的变量节点具有符号一致性水平。大型海藻、仿刺参幼参、虾夷扇贝幼贝、海胆、皱纹盘鲍与肉食性鱼类具有积极响应,而有机碎屑、其它底栖动物与海星具有消极响应(图 4)。

3 讨论

3.1 生态调控情景下海洋牧场功能群的生态响应

海洋牧场建设需要预测评价生态调控方案实施后对海洋牧场生态系统结构和功能产生的潜在生态影响,而定性网络模型可以在这方面发挥重要作用。正如我们对獐子岛海洋牧场生态调控策略模拟结果所展示的那样,定性网络模型仅需要指定网络结构便可实现对海洋牧场生态调控策略的生态影响进行定性模拟预测,并有助于快速识别策略选择的利弊。例如,在单一增殖情景中,增殖虾夷扇贝幼贝情景下,蟹类、海星与肉食

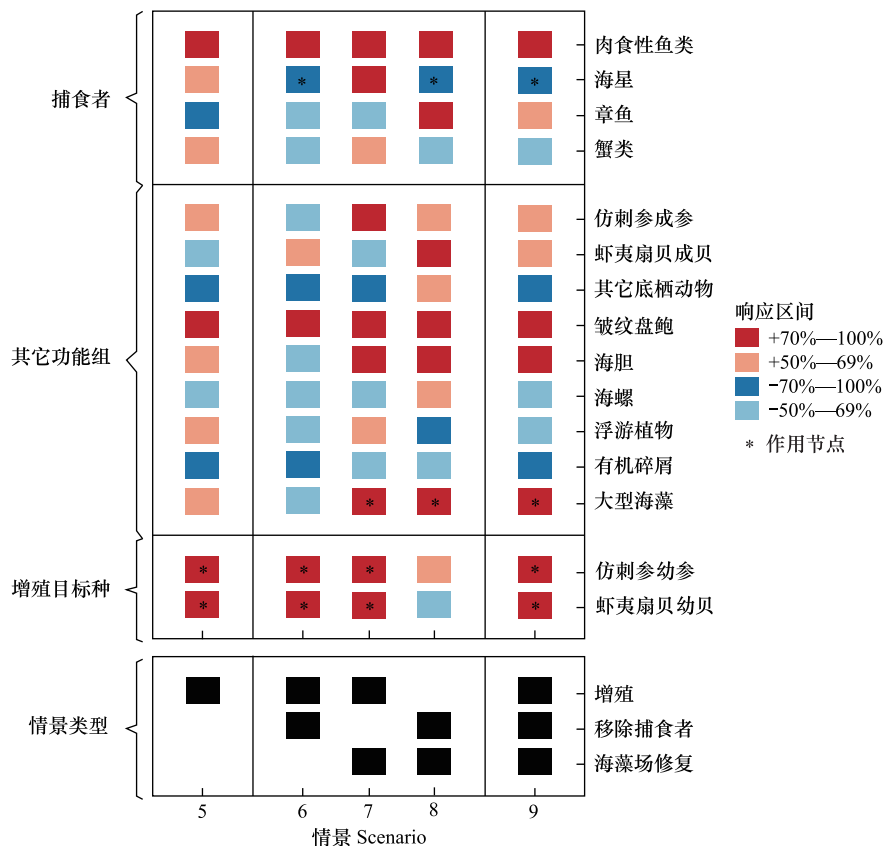


图4 獐子岛海洋牧场模拟复合情景的功能群响应结果热度图

Fig.4 Heat map of function group response results of simulated complex scenario in Zhangzi Island marine ranching

性鱼类呈积极响应变化,而浮游植物呈消极响应变化;而增殖仿刺参幼参情景下,肉食性鱼类呈积极响应变化,但大型海藻、浮游植物、蟹类的响应结果与之相反。上述两种情景功能群响应的差别可能与增殖不同目标种所触发的营养级联效应的差异有关,肉食性鱼类是虾夷扇贝幼贝与仿刺参幼参共同的捕食者,蟹类仅是虾夷扇贝幼贝的捕食者,增殖虾夷扇贝幼贝产生的上行效应使蟹类与肉食性鱼类均呈现积极响应,然而在仿刺参增殖方案中蟹类呈现消极响应,出现这种结果可能部分归结为捕食者肉食性鱼类的间接营养调控,肉食性鱼类的增多,产生的下行效应增加了对蟹类在内的其它饵料生物的捕食。增殖虾夷扇贝情景中产生的下行效应致使浮游植物呈消极响应,这与以往在长海县海域的观测研究结果一致,即虾夷扇贝是影响增殖区浮游植物数量及其周年变化的主要因素^[29—30]。在模拟移除海星的情景下,移除海星导致虾夷扇贝幼贝和成贝都呈现积极响应,海星捕食被认为是影响增殖区贝类种群动态的重要因素,管理和减轻捕食者的影响是增加目标种存活率的可行性手段^[31]。Reum 等^[32]模拟分析了移除海星对菲律宾蛤仔的影响,证实了移除捕食者是保证增殖效果的可行性手段之一。本研究模拟结果也间接证实了以往在北黄海獐子岛等海域进行的虾夷扇贝底播试验时所观测的海星与增殖虾夷扇贝协同变动的分布关系^[33—35]。但在移除海星的同时,我们也不能忽略海星在维持生态系统稳定性方面的作用。Paine 的经典研究^[36]曾证实移除海星后导致原基质被贻贝覆盖,降低了主要空间占有者的多样性,为此,对于移除海星的潜在生态影响,我们还需要开展系统的评价,包括调控环境下移除海星对群落的潜在影响和采用定量生态模型从生态系统水平对生态结构和功能的影响评价,从而更加全面科学评价海星移除的潜在影响。

在模拟海藻场修复情景下,与其它单一情景不同的是,大部分功能群均呈现积极响应,且具有符号一致性,这反映了近岸海藻场在食物供给、栖息地庇护方面的积极生态效应,有利于维持或提高物种多样性的生态功能^[37]。同时在海藻场修复情景下,虾夷扇贝幼贝减少,这可能是捕食者群体增多所产生的下行效应占主导所致。

QNM 的优势在于可以辅助海洋牧场管理者判定达到预期管理目标的海洋牧场生态调控策略^[15,38]。例如,增殖虾夷扇贝情景与移除海星的情景相比,虾夷扇贝成贝积极响应比例增加,由不具有符号一致性的积极响应变为具有符号一致性的积极响应,这表明在虾夷扇贝底播增殖过程中除了关注于苗种的同时,还应该注重底播增殖区敌害生物的移除,这样可以更有效的提高增殖效果^[33]。在复合情景下,功能群的符号响应一致性程度相比单一情景有所下降,例如:包含移除捕食者海星的复合情景与仅移除捕食者海星的单一情景相比,具有符号响应一致性的功能群更少,符号确定性的降低是由于新情景的引入抵消或改变了原反馈^[39]。在模拟多种生态调控策略的复合情景下,理解功能群的响应仅依靠单一情景下基于营养级联效应的人为预测是不可行的,这也体现了定性网络模型的优势所在,模型可以运算人为预判无法做到的复杂营养关系的交互作用。

3.2 定性网络模型的适用性

定性网络模型是一种模拟评价海洋牧场生态调控策略对生态系统影响的有效方法,在模拟过程中,不仅可以随着压力变量的改变对模型迅速作出调整,还可以包含生态系统内变量间的不确定性链接关系。例如本研究中虾夷扇贝幼贝与海螺,以及皱纹盘鲍与蟹类之间由于捕食强度弱且潜水员在水下的观察结果存在争议,为此设置了不确定性链接关系。未来,可以通过有针对性的观测和分析明确上述互作关系^[13,19];或者对模型中的不确定性关系作假设处理,分为“存在”与“不存在”两个模型,对相同情景下两个模型的反馈响应差异进行对比分析,帮助理解模型中不确定性关系对预测结果的潜在影响^[40-41]。定性网络模型使用概率分布法抽取变量间的相互作用强度,突破了定量生态系统模型对数据的依赖,且往往这些数据的获取费时费力,有的时候还很难获得。而 QNM 将重点从参数的精确测量转移到了了解影响整个系统动态的主要过程和群落内的相互作用关系上,相对于定量生态系统模型更加简单灵活,是数据有限系统中最可行的选择。正如 Raoux^[42]所指出的那样,使用定性网络模型分析生态系统的结构和动态变化特征,可以包含那些难以测量的生态系统部分和过程,可与定量生态系统模型互为补充,从而更好的应用于海洋牧场的实际管理中。

QNM 可在达到预期管理目标的多种潜在生态调控策略备选方案中,综合考虑生态、政策、经济等目标筛选最适的方案。例如:在所有模拟方案的情景预测(具有不同程度的符号确定性)中,大型海藻、有机碎屑、其它底栖动物这些功能群在大部分情景下的符号响应相似,如果海洋牧场的管理目标是增加海藻丰度,则可在达到预期管理目标的多种方案中,通过考虑其它的可行性标准(如管理成本费用、技术能力和设施条件)来进一步缩小生态调控策略方案的选择范围。

与其它建模方法一样,QNM 也存在局限性。首先,支撑该方法的关键假设是系统变量处于或接近平衡状态,或密切跟踪运动的平衡条件^[13]。然而在实际过程中,周期性规模化的底播增殖或海星种群增长等情况有可能使生态系统在平衡条件下往复振荡,因此无论是增殖目标生物还是移除捕食者,生态调控对海洋牧场生态系统的作用强度应控制在系统弹性限度范围内(一个系统可以被改变并使其失去恢复能力之前的限度),以保证系统在受到外界干扰的同时,能够保持其基本的结构、功能和反馈,使其能通过调整系统状态变量和驱动变量等参数,吸收外界的扰动量^[43-44]。其次,与其它所有生态系统模型一样,定性网络模型允许对物种如何聚集做简化假设。一般来说,模型试图将物种聚合为可能具有相似联系的变量,例如本研究中蟹类、海藻、海胆等功能群,都是食性相近的不同物种组成的功能类群,相同食性功能群内种间的营养关系不做具体的研究,重点是体现这一类群对研究目标种的营养作用施加,探讨不同生态调控策略条件下功能群的整体响应,最终模型反映了我们在保持系统基本结构的同时为达到研究目的做出的简化处理。

本研究中獐子岛海洋牧场模拟情景只反映了 QNM 在生物因素上的应用,模型也可以快速调整,模拟评价影响海洋牧场生态系统的气候变化、政策规定等其它因素。比如我们在模拟过程中,可以纳入影响海洋牧场实践的政策信息变量,根据海洋牧场对象生物的可采捕规格、渔业作业许可等法律法规,添加相应变量节点与直接作用变量节点(采捕对象等)之间的作用关系(积极或消极),就可以形成新的模型网络进行评估法律法规的实施对海洋牧场生态系统各功能群的反馈响应。另外,未来在定性网络模型模拟过程中,可以进一步扩展变量类型,包括社会和经济变量,以权衡社会—生态管理目标,更全面地理解系统之间的相互作用,捕捉

和分析在不同层次上的动态和变化,从而更好地支撑海洋牧场生态调控管理决策的制定。

参考文献 (References):

- [1] 陈勇. 中国现代化海洋牧场研究与建设. 大连海洋大学学报, 2020, 35(2): 147-154.
- [2] 杜元伟, 单玉坤. 我国海洋牧场生态安全监管政策设计. 中国海洋大学学报: 社会科学版, 2021(4): 11-21.
- [3] 杨红生. 我国海洋牧场建设回顾与展望. 水产学报, 2016, 40(7): 1133-1140.
- [4] 林承刚, 杨红生, 陈鹰, 金显仕, 陈彬, 李薇, 任之光, 冷疏影, 丁德文. 现代化海洋牧场建设与发展——第 230 期双清论坛学术综述. 中国科学基金, 2021, (01): 143-152.
- [5] Board O S, National Research Council. Ecosystem concepts for sustainable bivalve mariculture. National Academies Press, 2010: 190P.
- [6] Cranford P J, Kamermans P, Krause G, Mazurié J, Buck B H, Dolmer P, Fraser D, Nieuwenhove K V, O'Beirn F X, Sanchez-Mata A, Thorarindóttir G G, Strand Ø. An ecosystem-based approach and management framework for the integrated evaluation of bivalve aquaculture impacts. *Aquaculture Environment Interactions*, 2012, 2(3): 193-213.
- [7] Jiang W M, Gibbs M T. Predicting the carrying capacity of bivalve shellfish culture using a steady, linear food web model. *Aquaculture*, 2005, 244(1/4): 171-185.
- [8] Byron C, Link J, Costa-Pierce B, Bengtson D. Calculating ecological carrying capacity of shellfish aquaculture using mass-balance modeling: Narragansett Bay, Rhode Island. *Ecological Modelling*, 2011, 222(10): 1743-1755.
- [9] Plagányi É E, Butterworth D S. A critical look at the potential of Ecopath with Ecosim to assist in practical fisheries management. *African Journal of Marine Science*, 2004, 26(1): 261-287.
- [10] McKindsey C W, Thetmeyer H, Landry T, Silvert W. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture*, 2006, 261(2): 451-462.
- [11] Hill S L, Watters G M, Punt A E, McAllister M K, Le Quéré C, Turner J. Model uncertainty in the ecosystem approach to fisheries. *Fish and Fisheries*, 2007, 8(4): 315-336.
- [12] Link J S, Ihde T F, Harvey C J, Gaichas S K, Field J C, Brodziak J K T, Townsend H M, Peterman R M. Dealing with uncertainty in ecosystem models: the paradox of use for living marine resource management. *Progress in Oceanography*, 2012, 102: 102-114.
- [13] Puccia C J, Levins R. *Qualitative Modeling of Complex Systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 1985: 259.
- [14] Levins R. Qualitative mathematics for understanding, prediction, and intervention in complex ecosystems. *Ecosystem health*, 1998: 178-204.
- [15] Dambacher J M, Gaughan D J, Rochet M J, Rossignol P A, Trenkel V M. Qualitative modelling and indicators of exploited ecosystems. *Fish and Fisheries*, 2009, 10(3): 305-322.
- [16] Levins R. Discussion paper: the qualitative analysis of partially specified systems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1974, 231(1): 123-138.
- [17] Dambacher J M, Li H W, Wolff J O, Rossignol P A. Parsimonious interpretation of the impact of vegetation, food, and predation on snowshoe hare. *Oikos*, 1999, 84(3): 530.
- [18] Dambacher J M, Li H W, Rossignol P A. Relevance of community structure in assessing indeterminacy of ecological predictions. *Ecology*, 2002, 83(5): 1372-1385.
- [19] Melbourne-Thomas J, Wotherspoon S, Raymond B, Constable A. Comprehensive evaluation of model uncertainty in qualitative network analyses. *Ecological Monographs*, 2012, 82(4): 505-519.
- [20] Melbourne-Thomas J, Constable A, Wotherspoon S, Raymond B. Testing paradigms of ecosystem change under climate warming in *Antarctica*. *PLoS One*, 2013, 8(2): e55093.
- [21] Harvey C J, Reum J C P, Poe M R, Williams G D, Kim S J. Using conceptual models and qualitative network models to advance integrative assessments of marine ecosystems. *Coastal Management*, 2016, 44(5): 486-503.
- [22] 郭中伟, 李典谟. 生态工程中食物链组合的环分析. *生态学报*, 1993, 13(4): 342-347.
- [23] 冷志杰, 赵晖, 徐中儒. 环分析方法的探讨及在农牧生态系统稳定性判定中的应用. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 1997, 13(6): 28-32.
- [24] 中华人民共和国农业农村部. SC/T 9111-2017 海洋牧场分类. 北京: 中国农业出版社, 2017.
- [25] 中共长海县委党史研究室. 长海年鉴-2016. 沈阳: 辽宁民族出版社, 2016.
- [26] 辽宁省海洋局. 辽宁省海岛资源综合调查研究报告. 北京: 海洋出版社, 1996.
- [27] Bender E A, Case T J, Gilpin M E. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology*, 1984, 65(1): 1-13.
- [28] 董世淇, 张合烨, 孙国庆, 李磊, 安文聪, 张琰超, 王兆国, 高东奎, 田涛, 吴忠鑫. 北黄海裙带岛海藻场邻近海域大型底栖动物群落营

- 养结构的季节变化. 应用生态学报, 2023, 34(7): 1763-1770.
- [29] 付成东, 李大成, 于佐安, 李石磊, 刘项峰, 李华琳, 腾炜鸣, 张明, 李文姬. 长海县西北部海域浮游植物种类及密度的变化. 水产科学, 2012, 31(7): 408-412.
- [30] 栾青杉, 孙坚强, 乔芮, 王俊, 臧有才, 张媛. 北黄海獐子岛海域浮游植物沉降通量的周年变化. 渔业科学进展, 2018, 39(4): 1-8.
- [31] Agüera A, Saurel C, Møller L F, Fitridge I, Petersen J K. Bioenergetics of the common seastar *Asterias rubens*: a keystone predator and pest for European bivalve culture. Marine Biology, 2021, 168(4): 48.
- [32] Reum J C P, McDonald P S, Ferriss B E, Farrell D M, Harvey C J, Levin P S. Qualitative network models in support of ecosystem approaches to bivalve aquaculture. ICES Journal of Marine Science, 2015, 72(8): 2278-2288.
- [33] 王颖, 周露. 我国虾夷扇贝底播增殖产量影响因素研究——以獐子岛为例. 中国渔业经济, 2014, 32(1): 104-109.
- [34] 孙景伟. 旅顺西南部海域虾夷扇贝增殖的初步试验. 水产科学, 1998, 17(1): 9-12.
- [35] Lockhart S J, Ritz D A. Preliminary observations of the feeding periodicity and selectivity of the introduced seastar, *Asterias amurensis* (Lütken), in Tasmania, Australia. Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania, 2001: 25-33.
- [36] Paine R T. Food web complexity and species diversity. The American Naturalist, 1966, 100(910): 65-75.
- [37] 章守宇, 刘书荣, 周曦杰, 汪振华, 王凯. 大型海藻生境的生态功能及其在海洋牧场应用中的探讨. 水产学报, 2019, 43(9): 2004-2014.
- [38] Carey M P, Levin P S, Townsend H, Minello T J, Sutton G R, Francis T B, Harvey C J, Toft J E, Arkema K K, Burke J L, Kim C K, Guerry A D, Plummer M, Spiridonov G, Ruckelshaus M. Characterizing coastal foodwebs with qualitative links to bridge the gap between the theory and the practice of ecosystem-based management. ICES Journal of Marine Science, 2014, 71(3): 713-724.
- [39] Dambacher J M, Li H W, Rossignol P A. Qualitative predictions in model ecosystems. Ecological Modelling, 2003, 161(1/2): 79-93.
- [40] Reum J C P, McDonald P S, Long W C, Holsman K K, Divine L, Armstrong D, Armstrong J. Rapid assessment of management options for promoting stock rebuilding in data-poor species under climate change. Conservation Biology, 2020, 34(3): 611-621.
- [41] Ferriss B E, Reum J C P, Sanderson B L, McDonald P S. Social-ecological approaches to shellfish aquaculture using qualitative network models. ICES Journal of Marine Science, 2022, 79(4): 1289-1301.
- [42] Raoux A, Lassalle G, Pezy J P, Tecchio S, Safi G, Ernande B, Mazé C, Le Loc'h F, Lequesne J, Girardin V, Dauvin J C, Niquil N. Measuring sensitivity of two OSPAR indicators for a coastal food web model under offshore wind farm construction. Ecological Indicators, 2019, 96: 728-738.
- [43] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 1-23.
- [44] 李湘梅, 肖人彬, 王慧丽, 刘志玲. 社会-生态系统弹性概念分析及评价综述. 生态与农村环境学报, 2014, 30(6): 681-687.