

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20211229001

http://www.yykxjz.cn/

姜妮妮, 房景辉, 蔺凡, 杜美荣, 高亚平, 方建光, 蒋增杰. 胶州湾菲律宾蛤仔生态容量评估及其碳汇功能. 渔业科学进展, 2022, 43(5): 61-71

JIANG W W, FANG J H, LIN F, DU M R, GAO Y P, FANG J G, JIANG Z J. Evaluation of ecological carrying capacity and functions of Manila clam, *Ruditapes philippinarum* in Jiaozhou Bay. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(5): 61-71

胶州湾菲律宾蛤仔生态容量评估及其碳汇功能*

姜妮妮¹ 房景辉¹ 蔺凡¹ 杜美荣¹
高亚平¹ 方建光^{1,2} 蒋增杰^{1,2①}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室
中国水产科学研究院碳汇渔业重点实验室 山东 青岛 266071;

2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 山东 青岛 266071)

摘要 胶州湾是我国重要的菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)养殖基地,为探究湾内菲律宾蛤仔的生态容量及其碳汇功能,本研究采用 Ecopath 模型法评估了胶州湾菲律宾蛤仔的生态容量,并利用 Ecosim 模块动态分析了菲律宾蛤仔生物量扩大对胶州湾生态系统结构与功能特征的潜在影响,同时估算了胶州湾菲律宾蛤仔个体及种群水平的碳收支情况。结果显示,胶州湾菲律宾蛤仔的生态容量为 239.9 t/km²,虽然整体水平尚未达到生态容量,但局部养殖区域已远超出了菲律宾蛤仔的生态容量;当胶州湾菲律宾蛤仔生物量从当前增加至生态容量时,生态系统总流量、容量、优势度和循环指数分别提高了 16.0%、3.9%、47.1%和 103.0%,而熵值降低了 10.4%,表明此时生态系统具有更高的成熟度与稳定性,但菲律宾蛤仔生物量扩大至生态容量 10 倍时会对生态系统产生不利影响甚至崩溃;菲律宾蛤仔个体在 1 个养殖周期内约摄取 3 310.1 mg C,其中约 46.2%的碳沉降于海底,约 13.2%的碳通过收获移出,如按菲律宾蛤仔生物量达到生态容量时计算,胶州湾每年将有 1.5 万 t 碳以生物沉积形式沉降于海底,有 0.6 万 t 碳以收获形式移出。研究结果为指导菲律宾蛤仔增养殖产业的健康可持续发展、阐明菲律宾蛤仔的碳汇功能提供了理论依据与数据支撑。

关键词 菲律宾蛤仔; Ecopath 模型; 生态容量; 碳收支; 胶州湾

中图分类号 S917.4 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2022)05-0061-11

贝类(主要为滤食性贝类,如牡蛎、蛤、扇贝等) 类养殖总产量高达 1 480.0 万 t,占海水养殖总产量的
是我国海水养殖的重要品种,据统计 2020 年我国贝 69.3%以上(农业农村部渔业渔政管理局等,2021)。滤

* 青岛海洋科学与技术试点国家实验室山东省专项经费(2022QNLM040003-4)、山东省自然科学基金(ZR2021QD035)、国家重点研发计划(2019YFE0103800)、中国水产科学研究院基本科研业务费(2020TD50)、山东省“泰山学者青年专家计划”资助项目(tsqn201909166)和财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系共同资助 [This work was supported by the Marine S&T Fund of Shandong Province for the Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao) (2022QNLM040003-4), Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2021QD035), National Key R&D Program of China (2019YFE0103800), Central Public-Interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2020TD50), Young Taishan Scholars Program of Shandong Province (tsqn201909166), and China Agriculture Research System of MOF and MARA].

姜妮妮, E-mail: jiangww@ysfri.ac.cn

① 通信作者: 蒋增杰, 研究员, E-mail: jiangzj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2021-12-29, 收修改稿日期: 2022-02-08

食性贝类具有较高的经济价值,然而,近些年由于经济效益的驱使,一些海域养殖密度不断增加,养殖规模持续扩大,这些粗放式的养殖方式会对养殖生物本身及海洋生态系统带来一系列的负面影响,如死亡率增加、生长速率减慢、浮游植物衰减、浮游植物群落结构及底层环境的改变等(Prins *et al.*, 1997; Velasco *et al.*, 2009)。为更好地保障贝类养殖业的绿色可持续发展,摸清养殖贝类与环境的相互作用关系、明确贝类的养殖容量显得尤为重要。

Inglis 等(2000)将贝类养殖容量分为 4 类,即物理容量、养殖容量、生态容量和社会容量。在生态系统水平上,贝类养殖的容量被定义为不会对生态系统的结构和功能造成显著影响(即不可接受压力)的最大养殖密度(McKindsey *et al.*, 2006)。因此,在评估养殖贝类的生态容量时,需要一种方法从整体水平上评估养殖贝类对生态系统结构、功能以及其他功能群的影响。根据营养动力学原理, Ecopath 模型从物质和能量平衡角度出发,充分考虑了物种间的捕食关系、竞争关系与生态转化效率,是评估养殖贝类生态容量的有效工具(Jiang *et al.*, 2005; Byron *et al.*, 2011; 林群等, 2013)。目前,利用 Ecopath 模型法评估贝类生态容量在世界范围已经得到广泛应用。Byron 等(2011)利用 Ecopath 模型确定了 Narragansett 湾养殖牡蛎的生态容量为 297 t/km²。Gao 等(2020)利用 Ecopath 模型得出桑沟湾长牡蛎(*Crassostrea gigas*)的生态容量为目前生物量的 1.8 倍,为 976 t/km²。Jiang 等(2005)利用 Ecopath 模型评估了 Tasman 和 Golden 湾新西兰翡翠贻贝(*Perna canaliculus*)的生态容量,得出该海域贻贝的生态容量为 65 t/km²,远低于其养殖容量(310 t/km²),一旦超过此生态容量,该海域生态系统结构与功能将发生显著性的改变。虽然已有学者基于 Ecopath 模型评估了贝类养殖活动对胶州湾海域生态系统的影响(Han *et al.*, 2017、2018; 马孟磊等, 2018),也有学者基于饵料收支平衡关系的生态模型、Dame 指标和 Herman 模型等方法估算了胶州湾菲律宾蛤仔的养殖容量(即产量容量而非生态容量)(刘学海等, 2015; 董世鹏等, 2020),但至今未见该海域菲律宾蛤仔生态容量的相关报道。

除了具有重要的经济价值外,滤食性贝类还通过直接摄食水体颗粒物或间接改变营养元素流动,在碳汇扩增、净化水质、缓解富营养化等方面发挥着重要的生态服务功能(Dowd, 2003; 方磊等, 2011; Filgueira *et al.*, 2015; 唐启升等, 2016; Alonso *et al.*, 2021)。在近海养殖生态系统中,浮游植物形成的初级生产力非常高,滤食性贝类一方面通过对浮游植物大量摄食,将

颗粒有机碳转化为粪便和假粪等形式,加速了有机碳向海底的输送过程;另一方面通过吸收海水无机碳形成碳酸钙贝壳,在实现碳的长期封存中发挥着重要功能(任黎华, 2014)。

菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)是一种广温、广盐的海洋双壳贝类,在世界分布广泛,是一种非常重要的海水贝类渔业开发品种。胶州湾位于山东半岛南岸(总面积约为 350 km²),是我国北方重要的菲律宾蛤仔养殖基地。研究发现,菲律宾蛤仔的养殖活动已对胶州湾底栖生态系统造成了一定程度的干扰(麻鹜等, 2014; 丁敬坤等, 2020)。本研究以胶州湾菲律宾蛤仔为对象,构建胶州湾海域的 Ecopath 模型,评估湾内菲律宾蛤仔的生态容量,并分析菲律宾蛤仔的碳收支情况,研究结果可为菲律宾蛤仔的增养殖可持续发展及其生态服务功能的发挥提供科学指导。

1 材料与方法

1.1 Ecopath 模型构建

Ecopath 模型包括一组线性方程,描述了胶州湾生态系统各功能群的生产量:

$$B_i \times (P/B)_i \times EE_i = \sum_{j=1}^n B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ij} + Y_i + E_i + BA_i \quad (1)$$

式中, B_i 和 B_j 分别为被捕食功能群 i 和捕食功能群 j 的生物量; $(P/B)_i$ 为功能群 i 的生产量/生物量或者生态系统稳定情况下的总死亡率; EE_i 为功能群 i 的生态转化效率,被定义为生态系统中该功能群的利用比例; $(Q/B)_j$ 表示捕食功能群 j 的食物消耗量/生物量; DC_{ij} 是捕食功能群 j 胃含物中被捕食者 i 的比例; Y_i 是功能群 i 的捕捞产量; E_i 为净迁移率; BA_i 是功能群 i 的生物量积累率。对于每个功能群 i ,需要输入 DC_{ij} 和 4 个基本参数(B 、 P/B 、 Q/B 和 EE)中的至少 3 个以构建模型。

参照 Han 等(2017、2018)和马孟磊等(2018)建立的模型,采用 Ecopath with Ecosim (EwE) 6.5 软件构建胶州湾的营养通道模型。胶州湾 Ecopath 模型由 23 个功能群组成,包括碎屑、浮游植物、浮游动物、棘皮动物、多毛类、菲律宾蛤仔、头足类、虾类、蟹类和不同类型鱼类等,各功能群 B (t/km²)、 P/B (/yr)、 Q/B (/yr) 的值及其组成的食物矩阵参照 Han 等(2017、2018)和马孟磊等(2018)的研究。各功能群的年捕捞量参照《山东渔业统计年鉴》以及生态特征相似的黄渤海海域的相关报道(山东省海洋与渔业厅, 2019; Gao *et al.*, 2020)。在当前胶州湾 Ecopath 模型的基础上,不断提

高模型中菲律宾蛤仔的生物量, 观察生态系统中包括碎屑、浮游植物等在内的其他功能群的变化, 当系统中任意其他功能群的生态营养效率大于 1 时, 推算得出胶州湾菲律宾蛤仔的生态容量(Jiang *et al*, 2005; Byron *et al*, 2011; 林群等, 2013)。

1.2 Ecosim 动态模拟

在 Ecopath 静态模型的基础上, Ecosim 加入时间动态模块, 评估不同菲律宾蛤仔养殖密度对胶州湾生态系统造成直接或者间接的潜在影响, 基本方程如下:

$$dB_i/dt = g_i \sum_j Q_{ji} - \sum_j Q_{ji} + I_i - (M_i + F_i + e_i) \times B_i \quad (2)$$

式中, dB_i/dt 为功能群 i 在单位时间内的生物量变化; g_i 为净生长效率; Q_{ji} 为消耗率, 其中 B_i 分为易捕食部分和不易捕食部分(Walters *et al*, 1997); I_i 是迁入率; M_i 是自然死亡率; F_i 是捕捞死亡率, e_i 是迁出率。

Ecosim 中每个功能群的易捕食部分(v)为捕食者和被捕食者间的营养控制关系(即上行控制关系, 下行控制关系和混合关系), 根据 Cheung 等(2002)、

Christensen 等(2004)和 Kluger 等(2016)的研究做相应调整(表 1):

$$v_i = 0.1515 \times TL_i + 0.0485 \quad (3)$$

式中, TL_i 是通过 Ecopath 模型中得到的每个功能群的营养级, v 是 Ecosim 中的易捕食部分, 介于 0 到 1 之间, 其中 0 代表上行控制关系, 1 代表下行控制关系。

在计算时真正所需的易捕食部分(v_{new})是通过如下方程获得的(Kluger *et al*, 2016):

$$\ln(v_{new}) = 2.301985 \times v_i + 0.001051 \quad (4)$$

1.3 不同菲律宾蛤仔生物量密度情景设置

将模型中菲律宾蛤仔的生物量分别设置为当前(情景 1)、达到生态容量(情景 2)、生态容量 10 倍(情景 3)以及无养殖情况(情景 4), 探究不同情景下胶州湾生态系统结构和功能特征的动态变化。生态系统总体特征采用如下指标进行表征: 1)系统总流量(total system throughput), 即生态系统能量流动的总和, 可反映生态系统的规模大小; 2)容量(capacity), 为生态系统总流量和优势度的综合产物, 代表了优势度的上

表 1 胶州湾 Ecopath 模型所需的易捕食部分参数
Tab.1 Vulnerabilities for the Jiaozhou Bay Ecopath model

功能群 Functional group	易捕食部分 Vulnerabilities (v_i)	实际易捕食部分 Actual vulnerabilities (v_{new})
小型表层鱼类 Small pelagic fish	0.515	3.274
大型底栖鱼类 Large benthic fish	0.695	4.954
小型底栖鱼类 Small benthic fish	0.565	3.674
锦鲷科鱼类 Gunnel	0.534	3.424
小黄鱼 Small yellow croaker	0.586	3.861
虾虎鱼科鱼类 Pinkgray goby	0.556	3.604
大型底层鱼类 Large demersal fish	0.659	4.562
小型底层鱼类 Small demersal fish	0.574	3.756
鲱科鱼类 Gizzard shad	0.415	2.605
蟹类 Crabs	0.493	3.114
虾类 Shrimps	0.480	3.021
口虾蛄 Mantis shrimp	0.572	3.739
大型头足类 Large cephalopoda	0.636	4.324
小型头足类 Small cephalopoda	0.540	3.471
乌贼 Squid	0.556	3.603
菲律宾蛤仔 Manila clam	0.352	2.248
其他类底层软体动物 Other molluscs	0.369	2.340
多毛类 Polychaetes	0.360	2.294
棘皮动物 Echinoderm	0.400	2.512
其他底层无脊椎动物 Other demersal invertebrates	0.374	2.369
浮游动物 Zooplankton	0.352	2.248
浮游植物 Phytoplankton	0.200	1.586
碎屑 Detritus	0.200	1.586

限; 3)优势度(ascendency), 可综合反映生态系统总流量和平均交互信息; 4)平均交互信息(average mutual information), 给出了生态系统内物质交换网络的相关信息; 5)循环指数(Finn's cycling index), 量化了生态系统的再循环利用程度, 是衡量系统成熟度和稳定性的重要指标; 6)熵(entropy), 给出了生态系统内流量的总数和多样性的相关信息; 7)能量转换效率(transfer efficiency), 即输出与被摄食之和与总流量的比值, 体现了该营养级被生态系统的利用效率; 8) Kempton's Q 指数, 为衡量生态系统生物量多样性的相对指数。

1.4 胶州湾菲律宾蛤仔个体及种群水平的碳收支

基于吴亚林(2018)有关不同温度下不同规格菲律宾蛤仔的滤水及呼吸情况, 牟新悦(2018)有关胶州湾颗粒有机碳的分布情况, 郭永禄(2005)有关2龄菲律宾蛤仔的平均湿重情况(约为 5.95 g)以及周毅等(2002)有关菲律宾蛤仔贝壳及软体部组织的含碳量, 在个体水平(1个生长周期, 约 730 d)和种群水平(当前生物量和生态容量)上评估菲律宾蛤仔的碳收支情况, 以此分析胶州湾菲律宾蛤仔的碳汇能力。

2 结果与分析

2.1 胶州湾菲律宾蛤仔的生态容量分析

利用构建的胶州湾 Ecopath 模型, 评估胶州湾养殖菲律宾蛤仔的生态容量。当菲律宾蛤仔的生物量达到 239.9 t/km²时, 胶州湾生态系统处于平衡状态, 菲律宾蛤仔一旦超过此生物量, 碎屑的生态营养效率首

先超过 1, 此时 Ecopath 模型失去平衡, 由此得出胶州湾菲律宾蛤仔的生态容量为 239.9 t/km²。

胶州湾菲律宾蛤仔当前、达到生态容量、超过生态容量及无养殖情境下生态系统总体特征参数的变化见表 2。由表 2 可以看出, 当胶州湾菲律宾蛤仔生物量达到 239.9 t/km²(即生态容量)时, 系统总消费量、总呼吸量、总生产量和总生物量有所升高, 而总输出量、流向碎屑总量、系统净生产量、总初级生产量/总生物量有所降低, 其余生态系统能流指数差别基本不大; 当菲律宾蛤仔生物量为生态容量 10 倍时, 生态系统能流特征参数均发生了显著变化, 其中, 总输出量、流向碎屑总量和系统净生产量甚至出现了负值; 而当胶州湾生态系统无菲律宾蛤仔养殖时, 流向碎屑总量、总初级生产量/总呼吸量、能量流入碎屑比例等显著提高, 浮游植物能流占比显著降低。

从表 3 可以看出, 随着菲律宾蛤仔生物量的增加, 胶州湾生态系统有机碎屑转换效率、初级生产者转换效率以及总流量转换效率均明显提高, 其中, 有机碎屑转换效率提升最大, 当达到菲律宾蛤仔生态容量时, 营养级 I~II 之间的有机碎屑转换效率、初级生产者转换效率和总流量转换效率是未养殖状态下的 3.0、1.4 和 2.1 倍。

2.2 不同菲律宾蛤仔生物量密度下胶州湾生态系统结构和功能的变化

基于 Ecosim 的动态模拟结果可知, 随着菲律宾蛤仔生物量密度的增加, 胶州湾生态系统的规模不断扩大, 当达到生态容量时, 系统的总流量、容量和优

表 2 不同菲律宾蛤仔生物量情景下生态系统特征参数的变化
Tab.2 Ecological indices of the Jiaozhou Bay under different scenarios of Manila clam biomass

项目 Items	当前 Current condition	生态 容量 ECC	生态容量 10 倍 ECC×10	无菲律宾蛤仔 养殖 No clam aquaculture	单位 Units
总消费量 Sum of all consumption	3 531.2	7 294.5	65 374.3	841.2	t/(km ² ·yr)
总输出量 Sum of all exports	3 189.0	1 169.9	-34 620.2	5 146.6	t/(km ² ·yr)
总呼吸量 Sum of all respiratory flows	2 066.6	4 286.8	38 551.7	479.6	t/(km ² ·yr)
流向碎屑总量 Sum of all flows into detritus	4 003.7	1 755.2	-32 946.3	5 610.9	t/(km ² ·yr)
总生产量 Sum of all production	6 384.6	7 175.0	19 373.9	5 819.6	t/(km ² ·yr)
总初级生产量/总呼吸量 Total primary production/total respiration	2.7	1.3	0.2	11.7	
系统净生产量 Net system production	3 559.6	1 339.4	-32 925.5	5 146.6	t/(km ² ·yr)
总初级生产量/总生物量 Total primary production/total biomass	33.3	18.2	2.3	81.7	
总生物量/总流量 Total biomass/total throughput	0.01	0.02	0.07	0.006	yr
总生物量(除碎屑外) Total biomass (excluding detritus)	168.8	308.7	2 467.8	68.8	t/km ²
浮游植物能流占比 Contribution of phytoplankton to the ecosystem energy	53.6	37.8	15.5	46.6	%
能量流入碎屑比例 Flow to detritus	30.6	12.1	-90.6%	46.5	%

表 3 不同菲律宾蛤仔生物量情景下生态系统各营养级转换效率的变化
Tab.3 Transfer efficiency of trophic levels under different scenarios of Manila clam biomass

来源 Source	营养级(当前/生态容量/生态容量×10/无菲律宾蛤仔养殖) Trophic level (Current condition/ECC/ECC×10/No clam aquaculture)									
	I	II	III	V	VI	VII	VII	IX	X	
生产者 Producer/%	-	14.40/18.49/ 18.60/13.69	1.64/4.62/ 4.62/3.92	5.18/7.79/ 7.79/6.70	4.22/11.33/ 11.33/10.66	4.28/6.57/ 6.57/7.16	-/6.79/ 6.79/7.23			
有机碎屑 Detritus/%	-	10.61/15.35/ 18.18/5.45	3.03/5.80/ 5.80/5.02	5.65/10.45/ 10.45/9.68	4.71/8.09/ 8.09/8.29	4.31/6.75/ 6.75/7.27	-/-/ -/6.95			
总流量 All flows/%	-	13.40/17.72/ 18.52/8.66	2.15/5.08/ 5.08/4.34	5.39/8.96/ 8.96/8.18	5.15/9.67/ 9.67/9.42	4.26/6.64/ 6.64/7.21	4.21/6.59/ 6.59/7.10	4.0/5.86/ 5.86/6.66	9.29/1.19/ 1.19/6.32	
初级生产者转换效率 Transfer efficiency from primary producers/%					4.97/8.73/8.75/7.22					
有机碎屑转换效率 Transfer efficiency from detritus/%					5.66/9.76/10.33/6.42					
总转换效率 Total/%					5.37/9.31/9.44/6.75					

势度较当前分别增加 1 672.7 t/(km²·yr)、1 190.8 lowbits 和 4 363.0 flowbits; 同时在情景 2 中, 生态系统循环指数(12.7%)和平均交互网络信息参数(1.1 bits)较当前分别提高了 103.0%和 26.8%(图 1)。然而, 菲律宾蛤仔生物量密度的增加会对胶州湾生态系统多样性造成一定的影响, 具体表现为生态系统熵由 2.9 降低至 2.6, Kempton's Q 则由 0.7 降低至 0.6。在情景 1 和 2 中, 系统能量转换效率变化不大, 在 Ecosim 模拟的前 2 年系统能量转换效率呈波动性下降, 随后基本保持稳定。值得注意的是, 当菲律宾蛤仔的生物量密度

设为生态容量 10 倍时, 胶州湾生态系统失去平衡, 除 Kempton's Q 指数外, 其余参数均表现为负值或接近于 0; 而在无菲律宾蛤仔养殖情况下, 生态系统各特征参数随时间未发生明显改变, 故均未在图中展示。

菲律宾蛤仔生物量密度的增加对其他功能类群的生物量也会造成一定程度的影响, 包括浮游植物、小型底层鱼类、虾类、其他底层软体动物等功能群的生物量出现一定程度的下降, 浮游动物等功能群的生物量变化基本不大(图 2)。

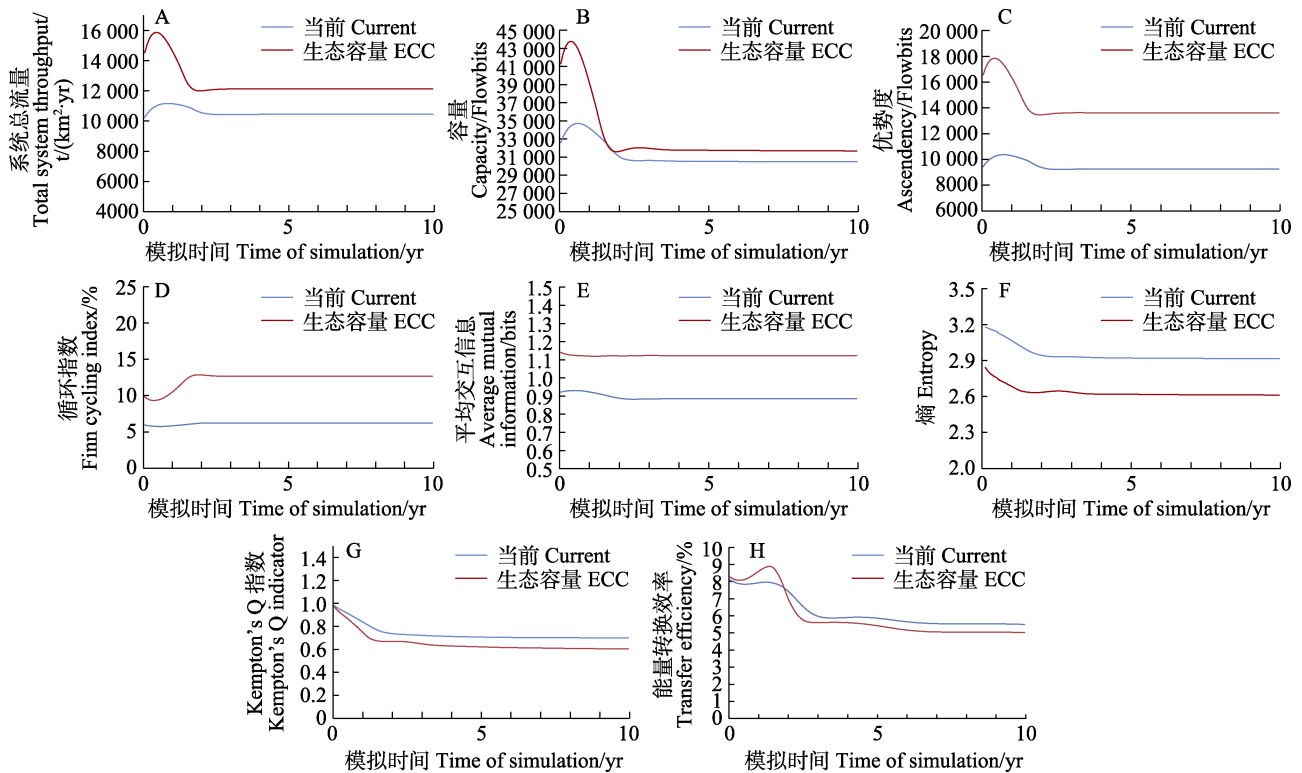


图 1 不同菲律宾蛤仔生物量密度下胶州湾生态系统网络指数的动态分析

Fig.1 Dynamic analysis of the network indicators in Jiaozhou Bay under current and ecological carrying capacity (ECC) conditions

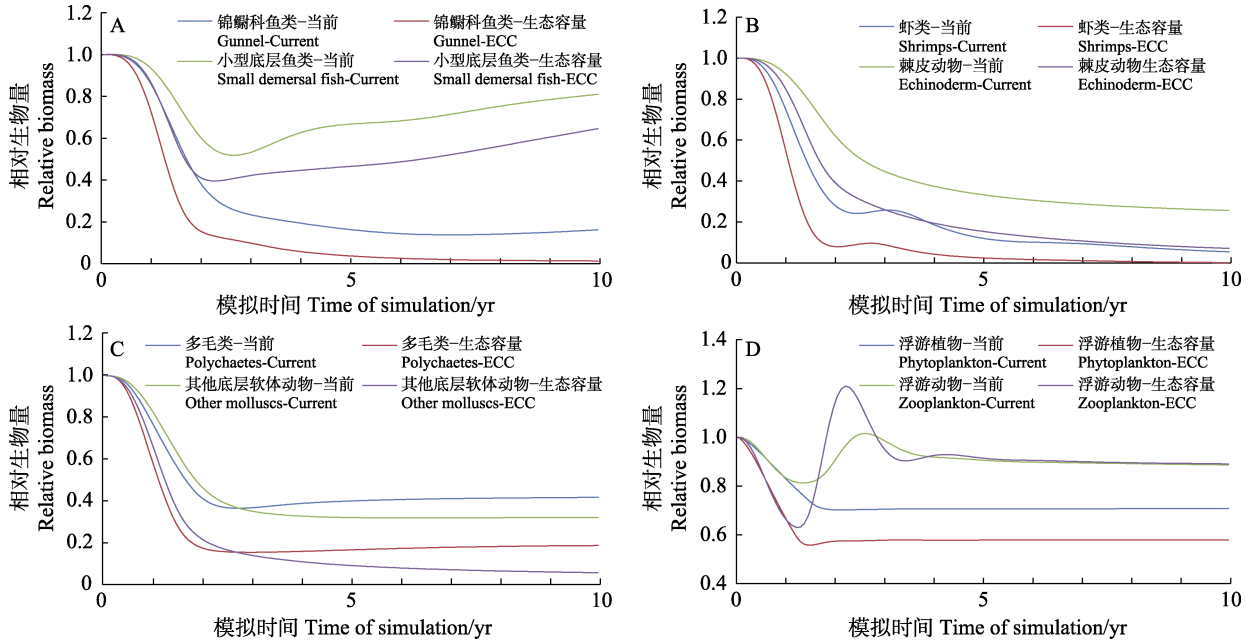


图 2 不同菲律宾蛤仔生物量密度下胶州湾主要功能群相对生物量的动态变化
Fig.2 Dynamic changes of biomasses of the functional groups in Jiaozhou Bay under current and ecological carrying capacity (ECC) conditions

2.3 胶州湾菲律宾蛤仔个体及种群水平的碳收支

在 1 个生长周期(约 730 d)内, 菲律宾蛤仔约摄取 3 310.1 mg 碳, 其中, 约有 46.2%的碳沉降至海底, 约有 40.6%的碳用于呼吸和钙化重新释放进入水体, 约有 13.2%的碳通过收获移出(图 3)。

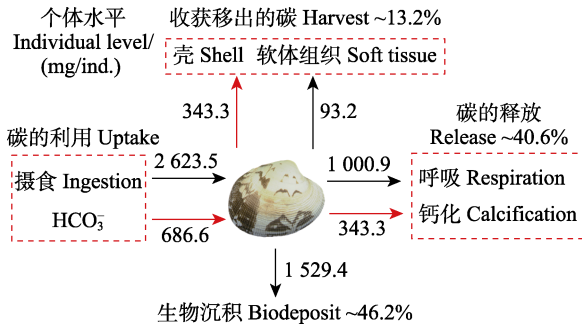


图 3 菲律宾蛤仔 1 个生长周期内的碳收支
Fig.3 Carbon budget of *R. philippinarum* during a farming cycle

若以胶州湾菲律宾蛤仔当前生物量计算, 胶州湾菲律宾蛤仔每年将有 0.6 万 t 碳被沉积, 有 0.3 万 t 碳因收获被移出; 而当菲律宾蛤仔生物量达到生态容量时, 胶州湾每年将有 1.5 万 t 碳被沉积, 有 0.6 万 t 碳被移出(图 4)。

3 讨论

本研究利用 Ecopath 模型评估了胶州湾菲律宾蛤

仔的生态容量, 并进一步利用 Ecosim 模块动态分析了菲律宾蛤仔生物量扩大对胶州湾生态系统的影响。同样在先前的研究中, Jiang 等(2005)和 Gao 等(2020)也基于 Ecopath 模型法及增加养殖贝类生物量使模型失衡得到生态容量的假设, 分别评估了不同养殖海域贻贝、牡蛎等贝类养殖的生态容量。本研究评估出胶州湾菲律宾蛤仔的生态容量为 239.9 t/km²(表 2)。基于已有文献资料(Han *et al*, 2017; 马孟磊等, 2018; 丁敬坤等, 2020), 当前胶州湾菲律宾蛤仔的平均生物量密度整体尚未达到其生态容量, 但在胶州湾部分养殖区, 菲律宾蛤仔生物量可高达 3 444.8 t/km²(范颖, 2015), 已远超出了菲律宾蛤仔的生态容量。

由系统总流量、容量、优势度、循环指数、能量转换效率和 Kempton's Q 等生态系统特征参数的变化可知, 菲律宾蛤仔生物量的持续扩大会对胶州湾生态系统造成一定的影响。当胶州湾菲律宾蛤仔生物量从当前增加至生态容量时, 生态系统总流量、容量和优势度明显增加(图 1), 说明此时胶州湾生态系统的规模及其抵抗外界环境变动的能力增强。根据 Odum (1969)和 Finn (1976)的报道, 一个成熟的生态系统应为系统内再循环比例较高而熵值较低。本研究中, 当胶州湾菲律宾蛤仔生物量增加至 239.9 t/km²时, 生态系统循环指数较当前提高了 103.0%, 而熵值较当前降低了 10.4%, 意味着此时胶州湾生态系统具有更高的成熟度与稳定性。然而随着菲律宾蛤仔生物量密度的增加, 平均交互网络信息的表征参数有所提高(由

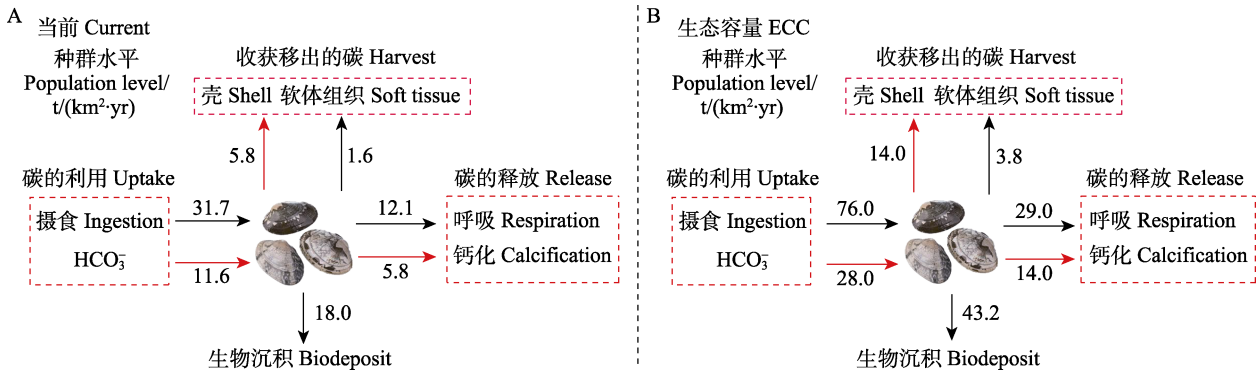


图 4 胶州湾菲律宾蛤仔种群水平的碳收支情况
Fig.4 Carbon budget of the Manila clam, *R. philippinarum* population in Jiaozhou Bay

0.9 提升至 1.1 bits), 说明生态系统此时受到更多限制, 能量沿着更加固定的路径流动(例如通过菲律宾蛤仔的路径) (Ulanowicz *et al*, 1997)。与此同时, 生态系统的 Kempton's Q 指数出现一定程度的下降, 表明较高的菲律宾蛤仔生物量密度会对生态系统物种多样性产生一定的负面影响。当胶州湾菲律宾蛤仔生物量持续增加至生态容量 10 倍时, 随着模拟时间的延长, 生态系统各特征参数接近于 0 或出现负值(数据未展示), 生态系统发生崩溃, 说明系统无法承载如此高密度的菲律宾蛤仔养殖。

浮游植物是滤食性贝类的主要饵料来源, 菲律宾蛤仔生物量的增加直接导致了浮游植物类群生物量的减少, 并因食物竞争关系间接影响了其他底层软体动物等竞争者种群生物量(图 2)。鉴于上述因菲律宾蛤仔生物量增加带来的直接或间接影响, 胶州湾生态系统无法容纳高于菲律宾蛤仔生态容量的生物量。浮游动物是滤食性贝类的主要食物竞争者(Lam-Hoai *et al*, 2001; Gao *et al*, 2020), 在本研究中, 菲律宾蛤仔生物量的增加对浮游动物生物量的影响较小。在胶州湾生态系统中, 虾类是浮游动物的主要捕食者, 同时作为菲律宾蛤仔的饵料竞争者, 菲律宾蛤仔生物量的增加间接导致了虾类种群生物量的减少, 从而可能降低了其对浮游动物的摄食压力, 导致浮游动物种群生物量变化较小, 这与李颖虹(2010)的实测数据一致。

本研究还发现, 在无菲律宾蛤仔养殖活动时, 浮游植物能流占比显著降低, 说明浮游植物的生长可能因贝类摄食活动的减少而受到一定程度的限制(如周转率降低等)。同时发现, 当无菲律宾蛤仔养殖活动时, 生态系统总初级生产量/总呼吸量和能量流入碎屑比例显著提升, 意味着此时大量初级生产力并没有沿食物链传递而是沉积形成了碎屑; 胶州湾生态系统来源于有机碎屑的转换效率, 特别是营养级 I ~ II 之间的碎屑转换效率也显著降低(由 15.4 降低至 5.5),

说明此时有机碎屑在营养级之间的传递不通畅, 而胶州湾适量的菲律宾蛤仔养殖可有效提升有机碎屑转换效率及生态系统总转换效率, 减少生态系统的能量浪费。

滤食性贝类具有较高的滤水、钙化与生物沉积速率, 这些生理特征使贝类具有重要的生物碳汇功能(唐启升等, 2013、2016)。尽管有学者指出, 滤食性贝类并不是纯粹的固碳者, 在表现出生物碳汇的同时, 还因呼吸和钙化过程释放碳而表现出部分碳源的特征(Chauvaud *et al*, 2003)。但越来越多的监测结果显示, 养殖贝类呼吸产生的 CO₂ 并未直接从海洋释放进入大气, 由贝类呼吸产生的 CO₂ 可被生态系统中浮游植物或大型藻类吸收, 一部分碳还可被贝类重新利用形成贝壳(刘启珍等, 2010; 蒋增杰等, 2012; Jiang *et al*, 2015; Zhao *et al*, 2019)。在本研究中, 胶州湾菲律宾蛤仔通过呼吸和钙化每年约释放 0.4 和 0.2 万 t 碳, 通过收获每年约移出 0.3 万 t 碳, 通过生物沉积每年约有 0.6 万 t 碳沉入海底, 这里菲律宾蛤仔收获移出碳的计量基本采用与海洋行业标准《养殖大型藻类和双壳贝类碳汇计量方法碳储量变化法》相同的方法(该行业标准未考虑其释放以及沉积的碳)。从整体上来看, 相比菲律宾蛤仔释放产生的碳, 有更多的碳被移出和沉积, 养殖菲律宾蛤仔发挥了重要的渔业碳汇功能。然而受水动力等因素的影响, 养殖海域沉积物-水界面发生着剧烈的有机碳矿化作用, 至于菲律宾蛤仔生物沉积产生的有机碳中, 有多少比例被永久埋藏还需要进一步的量化与分析。

参 考 文 献

ALONSO A A, LVAREZ-SALGADO X A, ANTELO L T. Assessing the impact of bivalve aquaculture on the carbon circular economy. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 279: 123873

- Bureau of Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fishery statistical yearbook 2021. Beijing: China Agriculture Press, 2021 [农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 2021 中国渔业统计年鉴. 北京: 中国农业出版社, 2021]
- BYRON C, LINK J, COSTA-PIERCE B, *et al.* Calculating ecological carrying capacity of shellfish aquaculture using mass-balance modeling: Narragansett Bay, Rhode Island. *Ecological Modelling*, 2011, 222(10): 1743–1755
- CHAUVAUD L, THOMPSON J K, CLOERN J E, *et al.* Clams as CO₂ generators: The *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(6): 2086–2092
- CHEUNG W L, WATSON R, PITCHER T J. Policy simulation of fisheries in the Hong Kong marine ecosystems. PITCHER T, COCHRANE K, ed. The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries. Fisheries Centre Research Reports, 2002, 10: 46–54
- CHRISTENSEN V, WALTERS C J. Ecosim with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 2004, 172(2/3/4): 109–139
- DING J H, ZHANG W W, LI Y, *et al.* Health assessment of the benthic ecosystem in Jiaozhou Bay: Ecological characteristics of the macrobenthos. *Progress in Fishery Sciences*, 2020, 41(2): 20–26 [丁敬坤, 张雯雯, 李阳, 等. 胶州湾底栖生态系统健康评价—基于大型底栖动物生态学特征. 渔业科学进展, 2020, 41(2): 20–26]
- DONG S P, LIN F, JIANG W W, *et al.* Estimation of carrying capacity of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in Jiaozhou Bay based on spatial and temporal distribution of chlorophyll *a*. *Progress in Fishery Sciences*, 2020, 41(6): 100–107 [董世鹏, 蔺凡, 姜妮妮, 等. 基于叶绿素 *a* 时空分布的胶州湾菲律宾蛤仔养殖容量评估. 渔业科学进展, 2020, 41(6): 100–107]
- DOWD M. Seston dynamics in a tidal inlet with shellfish aquaculture: A model study using tracer equations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003, 57(3): 523–537
- FAN Y. The role of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) mariculture in coastal carbon cycle: A case study of Jiaozhou Bay. Master's Thesis of Ocean University of China, 2015 [范颖. 菲律宾蛤仔养殖在浅海碳循环中的作用——以胶州湾为例. 中国海洋大学硕士学位论文, 2015]
- FANG L, LIU J, CHEN J H, *et al.* Research progress on ecological restoration and carbon sequestration of shellfish. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2011, 39(3): 7–11 [方磊, 刘健, 陈锦辉, 等. 贝类生态修复作用及固碳效果研究进展. 江苏农业科学, 2011, 39(3): 7–11]
- FILGUEIRA R, BYRON C J, COMEAU L A, *et al.* An integrated ecosystem approach for assessing the potential role of cultivated bivalve shells as part of the carbon trading system. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 518: 281–287
- FINN J T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology*, 1976, 56(2): 363–380
- GAO Y P, FANG J G, LIN F, *et al.* Simulation of oyster ecological carrying capacity in Sanggou Bay in the ecosystem context. *Aquaculture International*, 2020, 28(5): 2059–2079
- GUO Y L. Study on the fishery biology of the clam *Ruditapes philippinarum* sowed in the Jiaozhou Bay. Master's Thesis of Ocean University of China, 2005 [郭永禄. 胶州湾底播增殖菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)渔业生物学研究. 中国海洋大学硕士研究生学位论文, 2005]
- HAN D Y, CHEN Y, ZHANG C L, *et al.* Evaluation of effects of shellfish aquaculture and capture fishery on a semi-closed bay ecosystem. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2018, 207: 175–182
- HAN D Y, XUE Y, ZHANG C L, *et al.* A mass balanced model of trophic structure and energy flows of a semi-closed marine ecosystem. *Acta Oceanologica Sinica*, 2017, 36(10): 60–69
- INGLIS G J, HAYDEN B J, ROSS A H. An overview of factors affecting the carrying capacity of coastal embayments for mussel culture. NIWA Client Report: CHC00/69, Christchurch, New Zealand, 2000
- JIANG W M, GIBBS M T. Predicting the carrying capacity of bivalve shellfish culture using a steady, linear food web model. *Aquaculture*, 2005, 244(1/2/3/4): 171–185
- JIANG Z J, FANG J G, WANG W, *et al.* Sea-air CO₂ flux in *Crassostrea gigas* aquaculture area of East Gongjia Island, Rushan, Shandong, in autum. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(10): 1592–1598 [蒋增杰, 方建光, 王巍, 等. 乳山官家岛以东牡蛎养殖水域秋季海—气界面 CO₂ 交换通量研究. 水产学报, 2012, 36(10): 1592–1598]
- JIANG Z J, LI J Q, QIAO X D, *et al.* The budget of dissolved inorganic carbon in the shellfish and seaweed integrated mariculture area of Sanggou Bay, Shandong, China. *Aquaculture*, 2015, 446: 167–174
- KLUGER L C, TAYLOR M H, MENDO J, *et al.* Carrying capacity simulations as a tool for ecosystem-based management of a scallop aquaculture system. *Ecological Modelling*, 2016, 331: 44–55
- LAM-HOAI T, ROUGIER C. Zooplankton assemblages and biomass during a 4-period survey in a northern Mediterranean coastal lagoon. *Water Research*, 2001, 35(1): 271–283
- LI Y H. The study of Jiaozhou Bay ecosystem dynamic change. Doctoral Dissertation of University of Chinese Academy of Sciences, 2010 [李颖虹. 胶州湾生态系统动态变化研究. 中国科学院大学博士研究生学位论文, 2010]
- LIN Q, LI X S, LI Z Y. Ecological carrying capacity of Chinese shrimp stock enhancement in Laizhou Bay of East China

- based on Ecopath mode. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 1131–1140 [林群, 李显森, 李忠义. 基于 Ecopath 模型的莱州湾中国对虾增殖生态容量. 应用生态学报, 2013, 24(4):1131–1140]
- LIU Q Z, ZHANG L J, XUE M. Distribution and controlling factors of surface seawater partial pressure of CO₂ and air—sea carbon fluxes ter partial pressure in Jiaozhou Bay during autumn. Periodical of Ocean University of China, 2010, 40(10): 127–132 [刘启珍, 张龙军, 薛明. 胶州湾秋季表层海水 pCO₂ 分布及水—气界面通量. 中国海洋大学学报, 2010, 40(10): 127–132]
- LIU X H, WANG Z L, ZHANG M L, *et al.* Carrying capacity of Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Jiaozhou Bay estimated by an ecosystem model. Fisheries Science, 2015, 34(12): 733–740 [刘学海, 王宗灵, 张明亮, 等. 基于生态模型估算胶州湾菲律宾蛤仔养殖容量. 水产科学, 2015, 34(12): 733–740]
- MA A, LIU X S, LI L, *et al.* A comparative study on community characteristics of macrofauna inside and outside Manila clam culture waters, Jiaozhou Bay. Transactions of Oceanology and Limnology, 2014(1): 122–128 [麻骛, 刘晓收, 李梁, 等. 胶州湾菲律宾蛤仔养殖水域内外大型底栖动物群落特征的比较研究. 海洋湖沼通报, 2014(1): 122–128]
- 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. 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. 生态学杂志, 2018, 37(2): 462–470]
- MCKINDSEY C W, THETMEYER H, LANDRY T, *et al.* Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. Aquaculture, 2006, 261(2): 451–462
- MU X X. The isotopic composition of carbon and nitrogen in suspended particulate organic matter in the Daya Bay and the Jiaozhou Bay. Master's Thesis of Xiamen University, 2018 [牟新悦. 大亚湾和胶州湾悬浮颗粒有机物碳、氮同位素组成. 厦门大学硕士研究生学位论文, 2018]
- ODUM E P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 164(3877): 262–270
- PRINS T C, SMAAL A C, DAME R F. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. Aquatic Ecology, 1997, 31(4): 349–359
- REN L H. Research on carbon sequestration of cultured oyster *Crassostrea gigas* and its fouling organisms in Sungo Bay. Doctoral Dissertation of University of Chinese Academy of Sciences, 2014 [任黎华. 桑沟湾筏式养殖长牡蛎及其主要滤食性附着生物固碳功能研究. 中国科学院大学博士研究生学位论文, 2014]
- Shandong Provincial Oceanic and Fishery Department. Shandong fisheries statistical yearbook. 2019 [山东省海洋与渔业厅. 山东渔业统计年鉴. 2019]
- TANG Q S, FANG J G, ZHANG J H, *et al.* Impacts of multiple stressors on coastal ocean ecosystems and integrated multi-trophic aquaculture. Progress in Fishery Sciences, 2013, 34(1): 1–11 [唐启升, 方建光, 张继红, 等. 多重压力胁迫下近海生态系统与多营养层次综合养殖. 渔业科学进展, 2013, 34(1): 1–11]
- TANG Q S, LIU H. Strategy for carbon sink and its amplification in marine fisheries. Engineering Sciences, 2016, 18(3): 68–73 [唐启升, 刘慧. 海洋渔业碳汇及其扩增战略. 中国工程科学, 2016, 18(3): 68–73]
- ULANOWICZ R E, ABARCA-ARENAS L G. An informational synthesis of ecosystem structure and function. Ecological Modelling, 1997, 95(1): 1–10
- VELASCO L A, BARROS J, GUERRERO A. Effect of the density on the growth and survival of the Caribbean scallops *Argopecten nucleus* and *Nodipecten nodosus* in suspended culture. Aquaculture Research, 2009, 40(6): 687–695
- WALTERS C, CHRISTENSEN V, PAULY D. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Review in Fish Biology and Fisheries, 1997, 7: 139–172
- WU Y L. Potential influencing factors for the resource variation of *Zostera marina* L. in Sanggou Bay and seed selection techniques. Master's Thesis of Shanghai Ocean University, 2018 [吴亚林. 桑沟湾栉岛鳯草(*Zostera marina* L.)资源变动的潜在影响因素及种子优选技术. 上海海洋大学硕士研究生学位论文, 2018]
- ZHAO L Q, ZUYKOV M, TANAKA K, *et al.* New insight into light-enhanced calcification in mytilid mussels, *Mytilus* sp., infected with photosynthetic algae *Coccomyxa* sp.: $\delta^{13}\text{C}$ value and metabolic carbon record in shells. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2019, 520: 151211
- ZHOU Y, YANG H S, LIU S L, *et al.* Chemical composition and net organic production of cultivated and fouling organisms in Sishili Bay and their ecological effects. Journal of Fisheries of China, 2002, 26(1): 21–27 [周毅, 杨红生, 刘石林, 等. 烟台四十里湾浅海养殖生物及附着生物的化学组成、有机净生产量及其生态效应. 水产学报, 2002, 26(1): 21–27]

Evaluation of Ecological Carrying Capacity and Functions of Manila Clam, *Ruditapes philippinarum* in Jiaozhou Bay

JIANG Weiwei¹, FANG Jinghui¹, LIN Fan¹, DU Meirong¹,
GAO Yaping¹, FANG Jianguang^{1,2}, JIANG Zengjie^{1,2①}

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Key Laboratory of Carbon Sink Fisheries, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao, Shandong 266071, China; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao, Shandong 266071, China)

Abstract Bivalve filter feeders, such as oysters, clams, and scallops, are an economically important species in China, with a total production of up to 14.8×10^6 tons in 2020, accounting for more than 69.3% of mariculture production. In recent years, the density and scale of shellfish mariculture have continued to increase in some areas owing to economic benefits. The crude farming strategies have a series of negative effects on the cultured organisms and marine ecosystems, such as inhibiting the individual growth rate and increasing individual mortality. The negative effects could then lead to the attenuation of phytoplankton, changing the structure of the phytoplankton community and benthic environment. To manage shellfish farms and the industry properly, it is important to understand the interaction between shellfish aquaculture and the marine environment and evaluate the ability of the marine ecosystem to support shellfish production.

At the ecosystem level, the carrying capacity of shellfish is defined as the maximum mariculture density that does not significantly affect the structure and function of marine ecosystems. To evaluate the ecological carrying capacity of shellfish, a method that assesses the overall impact of cultured shellfish on the structure, function, and other functional groups of the ecosystem is required. Based on the principle of nutrition dynamics, the Ecopath model (Ecopath with Ecosim software, Version 6.5) is a scientific and effective tool for evaluating the ecological carrying capacity of shellfish from the perspective of material and energy balance, and fully considers predation, competition, and ecological transformation efficiencies between functional groups. The Ecopath model has been widely used to evaluate the ecological carrying capacity of shellfish in mariculture ecosystems.

In addition to their important economic value, bivalve filter feeders play an important ecological role in carbon sequestration, storage, and water purification by ingesting particles and changing the nutrient cycle. In offshore ecosystems, the primary productivity is very high. Filter-feeding bivalves ingest a large amount of phytoplankton to convert particulate organic carbon into feces or pseudo-feces and accelerate the transportation of organic carbon to the seabed. Moreover, calcium carbonate shells are formed through absorption of inorganic carbon from seawater, which plays an important role in long-term carbon storage. Jiaozhou Bay is an important aquaculture base for the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, in North China. Studies have found that the cultivation of Manila clams caused disturbance to the benthic ecosystem of Jiaozhou Bay. To explore the ecological carrying capacity and ecological service functions of *R. philippinarum* in the bay, Ecopath with Ecosim models were applied, and the effects of further expansion of clam biomass on the community structure and functional characteristics of the Jiaozhou Bay ecosystem were evaluated. Furthermore, the effects of Manila clam aquaculture on carbon cycling were

① Corresponding author: JIANG Zengjie, E-mail: jiangzj@ysfri.ac.cn

quantified. Results showed that: The ecological carrying capacity of *R. philippinarum* in Jiaozhou Bay was 239.9 t/km²; the average biomass of cultured clam has not yet reached the ecological carrying capacity, but the clam biomass in some areas has far exceeded this limit. When the clam biomass increased up to the level of the ecological carrying capacity, the total system throughput, capacity, ascendancy, and Finn cycling index would also increase by 16.0%, 3.9%, 47.1%, and 103.0%, respectively, whereas the entropy would decrease by 10.4%, suggesting that the increase in clam biomass would lead to an increase in system maturity and stability; however, continued expansion to 10 times the ecological carrying capacity would adversely affect the ecosystem. At the individual level, a clam ingested approximately 3310.1 mg of carbon during a farming cycle, of which approximately 46.2% was deposited and 13.2% was removed through harvesting; at the population level (scaled to ecological carrying capacity), 15 000 tons of carbon could be deposited, and 6000 tons be harvested annually. These results provide theoretical guidance for the sustainable development of clam aquaculture and its ecological service functions.

Key words *Ruditapes philippinarum*; Ecopath model; Ecological carrying capacity; Carbon budget; Jiaozhou Bay