



· 综述 ·

渔业资源增殖评估研究进展与展望

张崇良^{1,2*}, 徐宾铎^{1,2}, 薛莹^{1,2}, 任一平^{1,2,3}

(1. 中国海洋大学水产学院, 渔业生态系统监测与评估实验室, 山东 青岛 266003;

2. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 山东 青岛 266003;

3. 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 266237)

摘要: 渔业资源增殖是修复受损生物资源和维持渔业可持续发展的重要途径。近几十年来, 我国以及全球许多国家资源增殖有着较快发展, 有研究指出全球很多资源增殖项目未能实现预期效果, 甚至带来了负面的生态影响, 这对资源增殖产业的未来发展提出了重要警示。本文简要回顾了我国以及全球渔业资源增殖的现状, 重点围绕渔业资源增殖研究中所关注的科学问题, 总结了资源增殖策略与增殖效果评估等方面的研究进展; 基于对增殖生态系统的认识, 阐述了资源增殖中的关键生态过程、生态机制与时空尺度等科学问题, 从基本原理、生态效应和空间尺度等 3 个方面探讨了资源增殖评估研究的发展方向。本文强调增殖生态系统具有复杂的结构与动态, 因此渔业资源增殖应基于对生态系统的全面了解, 以前瞻性的评估研究指导资源增殖的规划和合理避险。通过探讨增殖评估研究的不足与发展方向, 为渔业资源增殖的研究与实践提供科学参考。

关键词: 资源增殖; 评估模型; 增殖生态系统; 密度制约; 时空尺度

中图分类号: S 931

文献标志码: A

21 世纪以来, 受过度捕捞、气候变化、环境污染和生境破坏等因素的影响, 全球海洋渔业资源呈现明显衰退趋势^[1-2]。与此同时, 随着世界人口的持续增长, 人类对于水产品与海洋动物蛋白的需求日益增加, 对渔业资源的可持续利用构成了巨大压力。针对这一挑战, 世界各国探讨了多种渔业管理与修复措施, 以维持渔业资源的可持续利用, 其中包括捕捞管控(如减少渔船数量、捕捞限额、禁渔区/期、网具/网目限制等)、栖息地保护与修复(如海洋保护区、人工鱼礁、海藻场修复)以及渔业资源增殖(如幼体放流等)等。很多学者认为, 相较于其他管理与养护措施, 资源增

殖能够兼顾渔业资源的恢复与渔获产量的维持, 是解决海洋生态保护与生物资源可持续问题的关键途径。

在广义上, 渔业资源增殖具有多种方式, 包括幼体培育与放流、栖息地构建/修复、饵料投喂、敌害移除, 以及提高海域生产力(如施肥)等。其中幼体放流是应用最为广泛的一种资源增殖方式, 但不同国家在增殖放流的目标上有着较大差别, 如美国和加拿大等发达国家放流的主要目标是维持休闲渔业, 墨西哥、巴西等国家放流则是为了恢复渔业资源, 维持商业渔业的发展, 而菲律宾、泰国和印尼等国家增殖放流的目的是提高捕捞产

收稿日期: 2020-08-07 修回日期: 2021-01-26

资助项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900906); 国家自然科学基金(31802301)

通信作者: 张崇良(照片), 从事渔业资源管理研究, E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn



量。根据资源增殖实践中对渔获产量和资源保护两方面的不同侧重,可将其分为5种基本类型^[3-4]:放牧式渔业(culture-based fisheries and ranching)、增殖(stock enhancement)、修复(restocking)、补充(supplementation)和再引入(reintroduction)。本文只强调资源增殖评估研究中的共性问题,对资源增殖的类型不做严格区分。

国外大规模的增殖放流起源于1870年前后,美国、英国、挪威等国家率先实施海洋经济物种增殖计划,主要放流了一些经济性鱼类^[5]。日本在1963年左右开始推行近海增殖计划,放流甲壳类、贝类等重要经济种类^[6]。据FAO统计,1984至1997年全世界64个国家共放流了近180个种类^[7]。2011到2016年,增殖放流的种类数量变化不大(187种,数据来自20个开展放流的主要国家),但在东亚、地中海等地区增殖放流活动增长迅速^[8]。目前世界上许多国家都开展了大规模增殖放流项目,某些种类的放流数量达到每年几十亿尾。其中鲑鱼是全球放流规模最大的类群之一,美国、加拿大、俄罗斯、挪威、韩国和日本等国均有相关放流项目。

我国近海规模化的渔业资源增殖放流始于20世纪70—80年代,放流对象最早为中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*),之后扩展至海蜆(*Rhopilema esculentum*)、三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)、金乌贼(*Sepia esculenta*)等^[9]。进入21世纪,我国渔业资源增殖工作有了较快发展。2006年国务院发布了《中国水生生物资源养护行动纲要》,将水生生物增殖放流和海洋牧场建设作为水生生物资源养护的重要措施。2016年农业农村部印发《关于做好“十三五”水生生物增殖放流工作的指导意见》,进一步强调了增殖放流的重要性,提出初步构建“区域特色鲜明、目标定位清晰、布局科学合理、评估体系完善、管理规范有效、综合效益显著”的水生生物增殖放流体系。目前,我国的四大海域均开展了大规模增殖放流^[10]。据统计,至2015年全国累计投入增殖放流资金近50亿元,放流各类苗种达1600多亿单位,放流种类达200余种^[11]。

在世界渔业资源增殖规模不断扩大的同时,一些学者也认识到,增殖放流项目并不一定能取得预期效果。有研究回顾了海洋渔业资源增殖的长期效果,发现很多增殖放流项目对于提升种群数量收效甚微,或在经济效益上收支不抵^[8,12],有

些甚至导致了遗传多样性丧失、病害加剧等负面效果^[13]。如日本学者在2013年对其增殖渔业50年的发展进行了回顾,认为总体上未能完成“增加与恢复渔业资源”的目标^[14]。事实上,目前大规模增殖放流的成功案例较少,仅见于日本与新西兰扇贝渔业、美国阿拉斯加鲑鱼渔业以及我国海蜆和中国明对虾等^[15-16]。Moloney等^[17]分析了世界渔业增殖实践的经验教训,总结了增殖失败的主要原因,如低估了自然生态系统的复杂性;对增殖目标物种的生物、生态学特征认识不足;未根据自然种群衰退的原因进行针对性修复;未考虑增殖对于野生群体和生态系统的影响;缺乏明确的增殖目标或目标不合理;增殖效果的评估不完善或缺少有计划的评估;增殖项目未能有效结合其他渔业管理措施等。

这些成功与失败的案例对增殖产业的未来发展提出了重要启示。海洋渔业资源增殖工作有其内在的复杂性,涉及增殖技术、放流策略、评估机制、管理制度和生态系统特征等许多因素^[16],而当前我们对这些关键因素尚缺乏系统性的理解。有鉴于此,本文分析了渔业资源增殖评估的研究进展,总结了当前增殖策略和效果评估中的关键科学问题,从生态系统的角度提出了现有研究的不足之处和未来发展方向,以期为渔业资源增殖的科研与实践提供有益参考。

1 研究现状

渔业资源增殖的成功实施依赖于对种群与生态系统的正确认识,需要科学的增殖策略与评估研究作为支撑。虽然渔业资源增殖已在全球广泛开展,但相应的研究严重不足^[18],甚至很多国家和地区尚无系统的增殖放流统计数据^[8]。有学者指出,大多数增殖放流项目是由幼苗繁育与养殖部门所推动的^[16,19],对放流后效果并不关注,且公众对于增殖放流效果的盲目乐观,导致许多增殖项目缺少必要的评估和监督过程。这些因素可能是导致科学研究滞后于增殖产业发展的重要原因。

近20年来,资源增殖研究逐渐受到重视,在“资源增殖与海洋牧场国际研讨会”(international symposia on stock enhancement and sea ranching, ISSESR)等国际组织的推动下^[3,20-21],资源增殖研究在幼体培育、放流策略和鱼礁建设等多个方向取得了显著进展。一些学者总结了渔业资源增殖的多方面利弊,提出了“负责任资源增殖”准则

(responsible approach to stock enhancement)^[4,22], 强调生态学研究对于资源增殖的重要性, 为资源增殖的实践提供了重要指导。以下总结了相关研究在资源增殖策略与增殖效果评估方面的进展。

1.1 资源增殖策略研究

苗种培育与放流策略是决定资源增殖效果的关键因素, 前者是增殖放流的先决条件, 后者很大程度上决定了放流后幼体的存活率。不同放流时间、放流地点、放流规格、放流方式和放流管理均对增殖效果具有重要影响^[23], 都应在增殖策略中予以充分考虑。目前国内外研究聚焦于增殖放流的时间地点选择、放流苗种规格、放流方式以及放流密度等方面, 对增殖策略进行了深入探讨^[15,20-21]。

地点与时间选择 放流幼体在初期较为脆弱, 受环境影响大, 在放流后的一段时间对于生境的水温、溶解氧、流速、底质以及食物和避害等有特殊的要求。有研究报道了日本对虾 (*Penaeus japonicus*) 在放流后的数个小时内, 受鱼类等的捕食而经受很高的死亡率^[24]。因此增殖放流中需参考自然群体的栖息习性, 选取理化环境条件适宜、饵料资源丰富的季节和区域进行作业, 以提高幼体的存活率。一些研究基于生产实践, 指出不同苗种适宜的放流季节各不相同, 如鲑科鱼类、仿刺参 (*Stichopus japonicus*)、文蛤 (*Meretrix meretrix*) 和海蜇等适宜在春季放流, 而中国明对虾和黑棘鲷 (*Acanthopagrus schlegelii*) 等适宜在夏秋季放流^[9,25]。此外, 人类活动对于放流环境的选择具有一定影响, 如 Hamasaki 等^[24]回顾了自 20 世纪 60 年代以来日本对虾的放流历史, 指出对虾数量受近海海洋环境质量的显著影响, 潮滩的填海利用和杀虫剂造成的水污染等严重影响放流效果。

放流规格 幼体的自然死亡率与其体长常呈现反函数关系^[26], 苗种规格越大, 适应环境性和逃避敌害的能力越强, 存活率越高。因此放流幼体的大小对于增殖效果具有重要影响。Leber^[27]通过标志放流跟踪了夏威夷鲮 (*Mugil cephalus*) 放流后 10 个月的存活率, 在其放流的 5 个体长组中 (45~120 mm), 大个体组的重捕率显著高于小个体组, 在 18 周之后小于 70 mm 个体组基本再无捕获。另一方面, 培育大规模苗种必然会增加生产成本, 从而降低增殖项目总体的经济收益。因此, 在资源增殖中需要综合考虑幼体的存活率与生长

率、培育与放流成本, 以及渔获的经济与社会价值, 以确定最优放流规格。

放流方式 放流过程可能对幼体造成物理损伤, 导致额外的死亡, 因此放流方式也是增殖项目中必须考虑的因素。目前渔业增殖放流主要有 3 种方式, 海面直接放流、船载装置放流和人工潜水放流^[9]。前者成本和工作量较低, 但幼体易受物理伤害, 被捕食和死亡率较高, 后者与之相反。此外, 许多研究指出幼体放流之前在模拟野生环境中暂养 (即中间培育, conditioning 或 training), 能够很大程度上提高放流成活率, 但在目前的许多增殖放流工作中被忽视^[28]。Agnalt 等^[29]通过一系列放流试验证明, 欧洲龙虾 (*Homarus gammarus*) 幼体在底质与遮盖物更为复杂的环境中暂养一段时间后, 其躲避捕食者的能力显著增强, 从而大大提高放流后存活率。

放流密度 近年来许多研究强调了放流密度的重要性, 指出密度影响了个体的相对栖息空间和饵料丰富度, 从而决定幼体存活率^[30-32]。如 Lorenzen 等^[31]汇总了不同地区的 16 种鱼类调查资料, 通过分析其年龄-体长组成与生物量的长时间序列数据, 发现其中的 9 个物种呈现显著的密度依赖性生长, 指出密度依赖性对种群数量调节具有重要作用。因此对于饵料基础受限的资源群体, 大规模增殖放流可能导致野生群体摄食条件进一步恶化, 起不到资源修复的效果^[33]。另一方面, 增殖放流的最优密度是很难估算的, 因为密度制约效应与栖息地的人文、底质等理化环境, 以及饵料基础、竞争者、捕食者等生物环境密切相关^[34]。一些研究根据历年最大世代产量来确定最大的放流数量, 也有研究利用较为复杂的模型, 通过数值模拟的方法估算最优放流密度。如 Yamashita 等^[35]利用一个生理生态模型 (Ecophys.Fish), 评估了放流量、饵料生物与竞争者对牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 生长的影响, 估算出了对牙鲆生长率不造成显著影响的放流密度, 即为最大放流密度。

放流种质 放流幼体由数量有限的亲体繁育而来, 而亲体基因组成上较为相近, 因此大规模放流可能导致种群基因频率改变、遗传多样性丧失、遗传适应度下降等问题^[36], 特别是处于衰退状态的自然群体受到的影响更为严重。有研究将这一现象称为 Ryman-Laikre 效应^[37], 即选择性培育、放流特定基因型的个体会导致种群有效数量下降, 增加了基因漂变和多样性丧失的风险。

增殖放流在基因层面的影响是普遍的,如 Araki 等^[38]梳理了全球近 50 年发表的 70 项研究,其中 23 项表明培育过程对于放流个体的适应度具有显著的负面影响,28 项表明种群的遗传变异性出现下降。Kitada^[8]分析了 38 个增殖放流基因效应的案例,其中 50% 报道了资源增殖的负面效应,包括改变等位基因频率、基因渗透、改变种群结构和繁殖洄游时间等。

交互作用 以上研究表明放流时间、海域、规格和密度均对增殖效果具有重要影响,而这些因素之间还存在交互效应,其影响不是独立存在的。如不同时间或海域中,最佳放流规格和密度也不尽相同,这在许多研究中常被忽视。Johnson 等^[39]利用栓系放流实验 (tethering and experimental releases),研究了美国切萨皮克湾的蓝蟹 (*Callinectes sapidus*) 在不同季节和放流规格下的存活率和生长率。研究表明在春秋两季,幼体的存活率与个体大小关联性较小,但在夏季存活率随个体增大而显著提高。这一结果与蓝蟹敌害生物数量的季节性变化有关。交互效应进一步说明了资源增殖的复杂性,在增殖策略的规划中应慎重考虑。

1.2 资源增殖效果评估

增殖效果是资源增殖的核心问题,也是资源增殖规划和实施的出发点。增殖效果评估研究可追溯到 19 世纪关于鱼类早期生活史的探讨,而近年来该研究领域有着迅速的发展,以数学模型为核心的评估方法在理论和技术上取得了重要突破。根据增殖评估研究的发展历程与复杂程度,以下总结了 4 类主要的评估方法,即基于标志重捕的评估方法、基于 YPR 模型的方法、基于种群动态模型的方法和基于生态系统模型的方法。

基于标志重捕的评估方法 标志重捕是研究增殖放流的基本方法,通过标记放流个体,可以分析其在渔获群体中的数量和比例变化,从而估算重捕率和评估增殖效果。传统的标志方法有挂牌、切鳍和染色标记等,随着技术的发展,标记方法逐渐多样化^[40],出现了耳石标记、微型编码标记、同位素标记和基因标记等^[41]。传统方法操作简单,成本较低,易于识别和回收,但标志可能脱落或消失,易对鱼体产生不良影响;与之相对的,新型标志方法提供的信息更丰富,对鱼体影响小,但成本较高。早期增殖放流研究广泛采用了标志重捕法,分析幼体放流后的存活和重

捕率。Kitada^[8]回顾了全球 16 个大规模增殖放流项目,指出大多数物种的重捕率在 5%~15%,平均值为 $8.1\% \pm 8.0\%$ 。不同放流项目和放流物种的回捕率差别较大,变化范围从 0 到 50.6%,甲壳类回捕率偏低而海胆和鲍鱼等相对偏高。

除用于评估增殖放流重捕率外,标志重捕法也能提供放流群体生长、死亡和繁殖等生活史信息。近年来,得益于微型编码标记 (coded-wire tags, CWT) 技术的应用,学者们可以收集到鱼类行为、洄游和栖息分布等更为丰富的信息。如有研究利用 CWT 追踪了夏威夷沿岸六丝多指马鲛 (*Polydactylus sexfilis*) 在放流后的分布模式、补充状况和重捕率^[42-43]; Hervas 等^[44]研究了加利福尼亚海鲈 (*Atractoscion nobilis*) 放流后的生长、存活和分布,估算了放流群体的生活史参数。标志重捕法的缺点是受标志技术和样本回收率的影响较大,估算结果可能存在偏差。此外,该方法可以评估当前增殖放流效果,但不能用于增殖效果的预测和增殖策略规划等。

基于 YPR 模型的评估方法 单位补充量渔获量模型 (yield per recruitment, YPR) 是渔业资源评估中常用的一种模型,它反映了补充量恒定条件下单一世代总的渔获产量与捕捞强度的关系,可以估算生物学参考点 (如 $F_{0.1}$ 和 F_{max}), 评估最优开发策略 (如开捕年龄/体长和捕捞力量)。该模型结构简单,仅需要生长、死亡和体长-体质量关系等数据,不需要补充量的信息,模型参数较易获取,在数据有限的渔业资源评估中有较好的应用^[45]。该模型的原理也适用于增殖放流评估,估算“单位放流量的渔获量” (yield per release, Y/R), 或单位放流成本的渔获量,进一步估算投入与产出比等^[23],因此在资源增殖研究中具有一定参考价值。

利用该模型, Heasman^[46]研究了澳大利亚黑唇鲍 (*Haliotis rubra*) 的放流策略,比较了 5 个幼体规格的放流效果,分析了其生长与死亡率随年龄和个体大小的变化。研究将 YPR 与一个经济学模型相耦合,评估了鲍鱼增殖的成本与收益,得出放流 6~9 月大小的幼苗可获得最大经济收益。类似的, Hart 等^[47]利用基于体长结构的死亡率模型,评估了澳大利亚绿唇鲍 (*H. laevigata*) 的最优放流密度。国内也有类似研究,如陈丕茂^[48]提出了一种“放流效果统计量评估法”,用于广东省渔业资源增殖放流效果跟踪监测评估研究。该方法

基于渔业资源评估模型与标志放流数据, 估算增殖放流种类的生长参数及自然死亡系数, 评价放流群体残存量、回捕量、回捕率和回捕效益等。徐海龙^[34]发展了适用于增殖放流渔业的 YPR 模型, 系统评估了中国对虾放流, 模型考虑了影响放流群体生物量的多种因素以及生长、死亡参数的不确定性。该研究基于 Monte Carlo 方法, 模拟了 30 种放流及开发策略, 结合回捕率和渔获物平均体质量指标及经济效益, 确定效益最大化的最优策略组合。

总体而言, YPR 模型可以方便地估算放流群体生物量随着时间的变化, 通过与增殖放流成本相结合, 能够较好地反映增殖项目的总体效益。此外, 该方法易与开捕规格、捕捞限额等渔业管理策略相结合, 对于增殖规划具有重要的参考价值。另一方面, YPR 方法简化了放流目标种的生物学特征, 未考虑群体的补充过程、密度制约及其他影响因素, 难以反映放流群体与自然群体的相互作用(如竞争和杂交等), 因此在资源修复性增殖项目中并不适用。

基于种群动态模型的评估方法 近年来, 针对渔业资源增殖的种群动态模型有了迅速地发展, 为增殖的定量评估和渔业管理提供了有力工具^[21]。这些模型综合考虑了增殖目标种的生长、死亡、繁殖和补充等主要生物学过程及其影响因素, 融入密度制约和补充限制等关键过程^[31,33], 能够较为全面地反映种群动态。如有学者构建了一个年龄结构动态模型, 研究了澳大利亚虫纹麦鳕鲈(*Maccullochella peelii*)的增殖与管理策略^[49-50]。该模型包含了放流群体与野生群体及其杂交世代, 利用 Beverton-Holt 模型反映了幼体存活率对种群总体密度的依赖关系。该研究表明基于最小捕捞规格的渔业管理通常优于增殖放流的效果, 仅在栖息地丧失和过度捕捞等情况下, 才能通过增殖显著改善渔业的可持续性和渔获产量。Sharma 等^[51]构建了一个多生活史阶段的种群动态模型(亲体-鱼卵-初生仔鱼-夏季稚鱼-幼鱼-成鱼), 模拟了栖息地环境变化与增殖放流对于美国西北部银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)种群的影响。该模型模拟了不同生活史阶段密度依赖效应、幼体繁育中的驯化效果以及土地利用导致的水域生产力变化等, 为增殖放流、栖息地修复、渔捞限制等管理策略提供了综合量化评估平台。Johnston 等^[52]构建了一个淡水休闲渔业增殖放流的综合模型,

该模型融合了密度依赖性的生态学过程, 反映了制约种群数量的瓶颈效应以及种群数量对休闲渔业捕捞努力量影响。

在此以 EnhanceFish 模型为例, 介绍综合性的增殖评估模型。EnhanceFish 模型由 Lorenzen^[53]提出, 综合考虑了资源增殖中的生态、经济和社会因素, 反映了放流密度与个体大小、放流幼体对环境的适应性、捕捞的影响, 以及野生群体和放流群体组成等特点。该模型基于渔业资源评估模型, 并在以下几个方面做出了重要改进: ①解析了种群补充过程, 将补充分为 2 个阶段, 即非密度依赖性的仔鱼阶段和密度依赖性的幼鱼阶段, 密度制约效应随个体生长逐渐增强; ②解析了种群数量调节的关键因素, 包括渐进体长随生物量的下降、自然死亡率随体长的降低, 以及二者协同产生的密度依赖性存活率和性成熟; ③反映了野生群体、放流群体及杂交群体 3 个类型在自然死亡率、相对繁殖力和表型可遗传性等生物学特征上的差异。该模型在美国佛罗里达休闲渔业中有较好地应用, 如 Camp 等^[54-55]利用该模型研究了坦帕湾眼斑拟石首鱼(*Sciaenops ocellatus*)增殖放流的社会经济效益以及资源保护效果, 评估了资源增殖的机会成本以及不同管理目标之间的权衡; 研究了佛罗里达休闲渔业增殖的 5 种备选鱼类, 表明不同鱼类的生活史特征以及相应的管理策略对于增殖效果有非常重要的影响。

需要注意的是, 以 EnhanceFish 为代表的综合性增殖评估模型参数较多、结构较复杂, 部分模型假设较为严格, 模型预测具有较强的不确定性, 需要相当规模的实验数据进行检验和校正。

基于生态系统模型的评估方法 资源增殖在群落和生态系统层面的影响较为复杂, 涉及饵料/捕食者的种间关系、食物网结构、营养级联效应、生物多样性, 以及生态系统生产力、碳循环和能量流动等。目前该研究方向主要聚焦于增殖容量评估, 或称增殖承载力评估^[56]。简言之, 增殖生态容量是指在不损害野生资源, 不破坏生态系统结构与功能的前提下, 在某个海域所能放流幼苗的最大规模。需要注意的是, 增殖容量并不是一个静态的数值, 而是受栖息地理化环境变化、海域初级生产力波动、食物网与营养动力状况以及捕食与竞争者种群动态等因素所共同影响, 因而具有季节性、节律性波动^[57], 并在一定程度上可通过放流策略、捕捞控制、人工鱼礁建设等

管理措施进行调控^[58]。

增殖容量的评估往往从种群营养限制或生态系统营养平衡出发,目前研究中最常用的评估方法基于 Ecopath 模型^[59]。其原理为利用 Ecopath 模型模拟生态系统平衡状态下不同生态组分间的摄食关系和能流过程,而后逐渐增加放流目标种的生物量,评估营养转化效率(EE)以及功能组参数的相应变化。对于真实生态系统而言,所有功能组 EE 的合理值在 0 到 1 之间,因此随着模拟放流量不断增加,当模型中任意功能组 $EE \geq 1$ 时对应的放流量即为增殖容量。林群等^[60]利用该方法估算了莱州湾中国明对虾增殖生态容量,指出该海域中国明对虾尚有较大的增殖潜力;黄梦仪等^[61]评估了黑棘鲷在大亚湾的增殖容量,认为在到达生态容量前,放流黑棘鲷对大亚湾生态系统的稳定性和营养结构未产生明显影响。

除 Ecopath 外,也有其他生态模型用于增殖容量评估。如 Salvanes 等^[62]构建了一个营养动力学模型,评估挪威峡湾大西洋鳕 (*Gadus morhua*) 的生产力与增殖容量。该模型包含鳕鱼的 4 个年龄组与底栖饵料生物作为近岸浅水区组分,营养盐、浮游植物、多种浮游动物等作为离岸深水区组分,2 个组分间通过水流交换发生耦合。其研究表明,大西洋鳕容纳量受浮游动物的输运量以及底栖生物数量影响很大。该模型进一步发展为 DYNCOMAS II 模型^[63],反映了制约峡湾鳕鱼容纳量的主要因素,包括浮游动物量、密度依赖的捕食死亡与种内自残等。此外, Taylor 等^[64]基于质量平衡原理,构建了一个与 Ecopath 模型有一定相似之处的广义捕食效应模型 (generalized predatory impact model),用于评估增殖容量和放流的合理密度。该模型解析了放流目标种生长和死亡的能量需求,以及摄食、发育、栖息地选择和洄游过程,其增殖容量由初级生产力、功能群营养关系以及营养效应的可接受阈值共同决定。该模型应用于美国萨拉索塔的 *Centropomus undecimalis* 和澳大利亚乔治斯河 *Argyrosomus japonicus* 的放流策略研究。

2 存在的问题

渔业资源增殖涉及很多生态过程,既包括增殖物种的种群动态,又包括其生存所依赖的理化环境与生物群落,还涉及幼苗繁育、渔业过程、产品市场、管理机构以及其它利益相关者等,形

成了一个具有层次结构与相互作用的复杂系统,可称之为“增殖生态系统”。因此渔业资源增殖是一个复杂的系统工程,需要水产养殖、渔业管理、海洋工程等多个部门的协同配合,更需要渔业生物学、种群动力学和海洋生态学等交叉学科研究作为支撑。当前研究提出了“海洋农牧化”以及“海洋牧场”等概念,均强调“通过人为改造、创造经济生物生长发育所需要的海洋环境条件,以达到提高渔业产量”的原则^[65],但对于增殖过程中放流群体的迁移散布、种群密度制约和营养级联等缺乏深入认识,对于增殖种群动态、生态交互作用、社会-经济效应、管理体制构建等尚缺乏必要理解,很大程度上限制了资源增殖的功效,这一现状也突显了资源增殖基础研究的重要性。

2.1 制约性生态过程

渔业增殖实践中一个关键问题是,制约种群数量的关键因素与过程往往并不明确,导致增殖策略缺乏针对性。渔业资源衰退的原因往往归结为过度捕捞和栖息地环境变化,但对于不同物种而言,其衰退的具体过程、制约因素、生态效应和关键生活史阶段等可能各不相同,在资源增殖策略上应予以分别考虑。如幼体放流的目的是提高种群补充水平,在过度捕捞导致的繁殖亲体衰退和产卵量下降等情况下,放流能够迅速恢复资源状态^[19];而在栖息地环境变化、水域污染、育幼场破坏、饵料基础下降、敌害生物暴发,或群落结构变化导致的原本生态位丧失等情况下,单纯的增殖放流并没有恢复渔业资源的效果,或仅在短期有效,形成放流-生长-捕捞 (put-grow-and-take) 的作业方式,这一现象在实践中并不鲜见^[66]。

另一方面,资源量的制约因素可能并非作用于种群整体,而是发生于个体层次或特定生活史阶段^[31,67]。如大多数鱼类的生活史早期阶段,由环境波动可导致自然死亡率的剧烈变化;渡过这一时期,死亡率往往呈现较强的密度依赖性,缓冲了种群补充量的年际波动,形成补偿效应^[68]。Andersen 等^[69]根据一系列实验和观测数据证明,密度制约效应在鱼类生活史的早期和后期均可能发生,由其生境的相对大小所决定。此外,大多海洋鱼类的摄食习性在不同生活史阶段有着显著变化,任一阶段饵料基础的变化均能够影响其生长和繁殖,限制种群总体数量,形成“瓶颈效应”^[52]。因此,通过合理规划增殖策略,结合渔获量、网目尺寸限制和禁渔等管理方法,以及栖息地修复、敌害生

物移除等辅助措施, 规避种群瓶颈效应, 克服补充过程的限制, 将是今后资源增殖研究的重点之一。

2.2 反馈性生态机制

海洋生态系统是典型的复杂自适应系统 (complex adaptive system)^[70], 具有复杂的层级结构, 低层次的局部相互作用和选择过程决定了高层次的系统动态, 表现出了涌现性、自组织和内稳态等特征。生态系统的复杂反馈机制导致了管理上的困难性, 如 Bakun 等^[71] 在非洲本格拉寒流生态系统的研究表明, 海洋生态系统存在多途径的反馈循环, 通过反馈循环间相互作用, 一个简单的管理策略可能产生难以预料的危害性后果。本文强调增殖生态系统是海洋生态系统的特殊类型, 在管理中也应充分考虑内稳态、反馈循环等可能的生态机制。例如, 鱼类的个体生长速率与摄食条件紧密相关, 因而也具有密度依赖性; 同时生长速率决定了个体大小, 而个体大小又与被捕食死亡率紧密相关, 于是两者相互影响构成了复杂的反馈效应。也有研究表明, 增殖群体与野生群体存在捕食和食物竞争等关系, 因此放流可能触发了种群的密度制约机制^[68], 表现为幼体阶段的密度依赖性死亡, 这在鳕鱼、鲆鲽类等大型底层鱼类中较为常见^[72]。此外, 食物竞争还可能导致个体生长缓慢^[30]、繁殖能力下降等负面影响, 因此某些增殖放流活动非但不能提高自然种群的生产力, 反而取代了自然种群^[73]。因此资源增殖在实践中应当更为谨慎, 避免触发不利的生态反馈。

另一方面, 在一些海洋生态系统中, 由于人类活动的影响, 食物网结构大幅简化, 生态系统结构发生急剧改变, 不仅影响了生物资源的开发利用, 还进一步导致了经济-生态的耦合效应。新英格兰地区龙虾 (*H. americanus*) 渔业是其中的典型代表。由于环境变化与过度捕捞等的影响, 大西洋鳕等传统渔业资源种群衰退, 与此同时龙虾种群在近几年数量迅速上升, 成为主要渔业对象。龙虾的经济价值较高, 变化后的生态系统带来了更大的经济效益。这一变化与“牧场”的形成具有一定的相似之处, 但也带来潜在的生态风险, 弱化了生态系统的稳定性, 这也是基于生态系统的管理 (ecosystem-based management) 应当关注的问题^[74-75]。

2.3 不同的时空尺度

需要注意的是, 许多资源增殖实验和评估研究是在试验性的小尺度 (pilot-scale) 上进行的, 放

流群体死亡率、基因和生态影响等结论在较大尺度 (commercial-scale) 的放流实践中可能并不适用。这主要是因为资源增殖的一些生态效应, 如密度依赖性死亡、竞争排斥和疾病传播等, 在放流量较低的小规模试验中很难体现。Bartley 等^[66] 在总结全球资源增殖的进展与经验中, 指出小尺度实验可能得到误导性的结果, 强调了大尺度实践检验的必要性。类似的, 研究的时间尺度也应予以重视。如 Purcell 等^[76] 进行了不同时间尺度的糙海参 (*Holothuria scabra*) 增殖放流实验, 该研究发现一些放流站位在短期取得了较好的增殖效果, 但长期来看海参存活率很低, 表明短期实验忽略了影响海参存活的关键因素。以上研究表明, 对待资源增殖实验和评估的结论必须谨慎, 更应通过大规模实践反馈和持续研究, 不断调整增殖策略, 避免对资源与生态的潜在危害。

3 研究展望

总体而言, 当前资源增殖评估研究已经有了长足发展, 但相较于增殖生态系统的复杂性, 现有的评估方法结构较为简化, 未能充分反映必要的生态过程与交互作用, 且偏重短期经济效益, 忽视长期的生态影响。未来研究应在现有种群动态模型的基础上进一步拓展, 反映放流后的关键生物和生态学过程。Lorenzen^[53] 提出增殖评估模型至少应包含 3 个方面, 即解析亲体-补充量关系, 以反映放流幼体的补充效应; 解析种群数量调节过程, 以反映渔业产量的变化; 解析自然群体与放流群体的生物学差异, 以反映增殖的资源效应。因此评估模型的发展不仅需要参数的优化, 还需要模型结构的完善, 准确反映种群生物学过程及其变动规律, 特别是生长、死亡和繁殖补充等过程对种群密度和个体大小的反馈, 及其在环境条件影响下的时空变化特征。

另一方面, 反映相关生物因素与生态过程, 意味着模型需包含更多的变量、响应函数和模块结构, 而随着模型复杂度的增加, 其参数估算和模型稳健度必将存在更多的不确定性^[77], 这也成为制约模型应用的主要困难。实际应用中, 需要综合考虑评估目的、目标增殖种群和生态系统特征, 以及数据的可获得性, 筛选合理且可行的增殖评估模型。

3.1 结合基本原理

增殖评估模型中涉及许多生活史参数, 其中

有些参数是难以估算的,如死亡率随个体大小的变化,亲体-补充量关系,自然群体相对于放流群体的适宜度等。通过合理设计的养殖和放流实验可以估算一些参数,但大规模实验的成本过高,在实践中难度较大。此外,放流实验易受水文条件、生物环境等外界因素的影响,导致估算结果存在较大变异性。在有限的条件下,一种应对方法是根据不同生物学参数之间的相关性,通过 meta-analysis 进行参数估算。该方法的理论基础为“生活史不变量”(life history invariants),即某些生活史参数之间的比值(如 M/k)在不同物种间保持相对恒定^[78]。如有研究利用一个多元统计模型分析了全球 32000 种鱼类的自然死亡率、生长和性成熟等 7 种生活史参数之间及其与温度的关系,评估了相关参数的可预测性,指出了参数间相关性在不同分类阶元上的差异^[79-80]。需要注意,该方法估算的是生物学参数的总体“期望值”,难以估算在特定区与环境条件下生物学参数的变异性,因此也不能完全满足增殖评估模型发展的需求。

本文指出生物学参数研究的另一思路,即根据生理-生态学基本原理,通过构建基于过程的模型,阐明生物学参数随环境条件的变化。按照这一思路,生长、死亡等生活史参数由“基本原理”(first principles)推导而出^[81],而不依赖种群统计方法(demographic approach)。其中基本原理是指生理学以及进化等理论,如能量收支理论(energy budget theory)^[82]、代谢生态理论(metabolic theory of ecology)^[83]和最优摄食理论(optimal foraging theory)等。这类模型一般采用基于个体的模型(individual-based model, IBM)或基于主体的模型(agent-based model)方法,根据个体的生理、行为特征及其相互作用将不同时空尺度和组织层次的生态过程联系在一起^[84]。该方法的一大优势是能够更好地反映环境变化与生物过程之间的相互影响,因此适用范围更广;而传统种群统计模型一般仅适用于建模所在的生态环境,若栖息地环境发生显著改变,生物学参数需要重新校正^[85]。目前该类模型方法尚未成熟,研究相对较少。如 Ayllón 等^[86]基于生物能量学、栖息地选择和遗传性状的适应性等,构建了一个生态-遗传学 IBM 模型(InSTREAM-Gen),预测了褐鳟(*Salmo trutta*)在人为环境变化下的生态与进化过程,该模型模拟了褐鳟个体通过栖息地的选择,权衡生长速度和死亡风险,以

增大自身繁殖潜力的过程。Watson 等^[87]基于能量收支原理模拟了人为扰动对于鱼类生态-生物过程的影响,评估了游钓渔业中捕获与释放对于个体的非致死性效应。

显然,这些模型包含复杂结构和大量参数,但同时模型涉及的生理学过程更容易通过小规模实验进行量化,并且许多关键过程,如能量收支和新陈代谢,可以利用已有的标准化模型进行描述。因此,综合生理生态过程、耦合不同生态学层次的 IBM 模型可能是未来生态模型发展的重要方向之一^[84,88]。

3.2 反映生态效应

评估增殖的生态效应要求模型能够较好地反映生态系统的结构与功能,模拟生态系统的组成与动态变化,以及增殖生态容量、营养级联效应、生态反馈效应、食物网结构变化以及生产力与能流效率等生态系统特征。这类模型即为生态系统模型,包含从初级生产者到顶级捕食者的各个营养级^[89],可以反映生物营养化学元素循环动态^[90],以及气候变化和人类活动等组分^[91],有的研究称之为 End to End 模型^[92]。

在资源增殖中目前应用最为广泛的生态系统模型为 Ecopath 模型^[93-94]。该模型基于食物网结构,以系统内物质平衡为条件,描述了生态系统的营养结构和能量流动过程,常被用于增殖容量评估。但需要注意的是,该模型反映的是生态系统结构是静态的,不能体现随增殖群体的加入食物网和生态系统的适应性变化,因此增殖容量的评估结果需谨慎对待。作为一种泛用性的生态系统模拟工具, Ecopath 模型可以在时间和空间结构两个方向进行扩展,更好地体现资源的开发与管理对于生态系统的影响。前者即为 Ecosim,模型中加入了捕食者和被捕食者的种群动态,生长率、死亡率和迁移等过程,以及栖息环境庇护机制,能够模拟生态系统的动态变化;后者为 Ecospace 模型,模型中加入了生物分布的空间结构,可以模拟栖息地适宜度、摄食效率和捕捞努力量等的空间异质性。目前两类模型主要用于渔业管理、保护区规划和生态系统评估^[95-96],在资源增殖研究中应用较少。

除 Ecopath 外,还有一些应用生态系统模型也可能作为资源增殖评估的重要工具。如 ATLANTIS 模型^[90],是一个基于生物地球化学循

环过程的 End to End 模型。该模型描述了群落的生产、消耗、捕食、补充、洄游、栖息环境选择以及自然和捕捞死亡等特征, 反映了氮磷硅等生源要素自初级生产者到高级捕食者的流动过程。ATLANTIS 模型解析了生物的空间分布特征, 可模拟海域的三维空间结构。又如 OSMOSE 模型, 是一个多物种 IBM 模型^[97-98], 解析了个体层次的生长、死亡、摄食和移动等生物学过程, 并根据个体的体长比和空间分布模拟种间捕食关系, 估算幼鱼的死亡率、补充量和生长速度等。OSMOSE 常用于生态学指标的评价和渔业管理策略评估, 也可能应用于放流群体死亡率和迁移洄游的模拟。一些生态模型并非 End to End 模型, 未反映生态系统的完整结构, 但对于渔业资源和生态系统管理也具有重要参考价值^[77]。如 GADGET 模型是一个多物种空间结构模型, 能够描述种群的体长和年龄组成, 反映生长、繁殖和捕食关系等^[99]; Size-spectrum model 以生物个体大小和能量收支过程为基础^[100-101], 根据“异速尺度规律”(allometric scaling law) 描述了新陈代谢、竞争、捕食和生长、繁殖、死亡等过程, 能够反映生物随发育过程生态位的变化, 对于解析增殖群体密度制约机制具有潜在应用价值。

需要注意的是, 生态系统模型包含了从环境到生物的各种组分, 结构复杂、参数多样, 需要大量的数据支撑, 而有些数据难以获取, 很多区域的研究现状难以满足建模需求^[102]。此外, 许多生态系统模型旨在反映大尺度的生态系统特征, 未必能准确预测资源增殖等中小尺度人类活动的生态效应与动态特征。生态系统模型还待进一步发展, 以更好地体现区域环境特征、群落结构季节变化、放流群体与自然群体差异和生物的洄游习性等资源增殖中所关注的问题。

3.3 融入空间结构

渔业资源增殖中, 放流时间、地点的生境适宜性对于幼体存活具有重要影响, 是决定增殖效果的关键因素, 因此栖息地适宜性研究应成为渔业资源增殖的重要内容。渔业种群的栖息分布也呈现一定的空间结构, 表现为种群迁移、幼体散布、源/汇动态和复合种群连通等时空动态特征^[103]。许多物种在生活史的不同阶段占据不同的栖息环境, 随着个体的生长发育发生短距离或长距离洄游, 因此增殖放流的效果可能不限于一定海域。

此外, 种群的空间结构决定了捕捞模式和渔业管理措施, 并在一定程度上影响了种群的生物学特征^[104], 且空间分布本身与密度制约等现象紧密相关, 因此空间结构也应是资源增殖应考虑的重要因素。构建空间结构模型 (spatially explicit model, SEM), 模拟种群空间结构与生境适宜性, 应作为增殖评估模型的重要发展方向。

目前栖息地适宜性模型在增殖评估中少有体现, 但空间结构模型在生态学中已有了较多的应用。SEM 的优势在于能够反映不同空间尺度上种群结构特征及其与环境因子的关系, 对于区域性的种群管理具有较好的参考价值。针对不同目标物种、栖息生境等特征, 相关研究中 SEM 的结构也有明显差别。Dunning 等^[105]总结了种群生态学领域几种 SEM 的模型结构、关键过程以及应用场景, 指出了 SEM 对于物种入侵、濒危物种保护等管理策略研究的重要性。近年来许多学者强调了 SEM 对于渔业资源评估的意义^[106-107], 一些主流的资源评估模型, 如 MULTIFAN-CL^[108]、CASAL^[109] 和 Stock Synthesis^[110], 已加入了种群空间结构模块。Goethel 等^[111]综述了具空间结构的渔业资源评估模型的发展历史, 总结了几种主要的模型类型, 包括自由扩散模型 (dispersion model)、定向迁移模型 (box-transfer model)、移流-扩散-反应模型 (advection-diffusion-reaction model) 以及莱斯利矩阵模型 (Leslie matrix age-structured model) 等。此外, Bessho 等^[112]根据皱纹盘鲍 (*H. discus*) 幼体扩散和生境斑块化特征, 构建了一个空间结构模型研究其复合种群结构, 模拟了不同生境斑块中生物的入侵能力、繁殖力、定植成功率和捕捞压力等的差异。D'Andrea 等^[113]开发了一个空间-生物-经济评估模型 (smartR), 可以用于底拖网渔业评估、数据库整合与维护、渔业管理策略与渔业经济效益预测等。

这些空间结构模型为资源增殖研究提供了有力工具, 但需要注意的是, 资源增殖中的一些关键问题, 如野生群体与放流群体的差异、种群密度制约等, 在现有的空间结构模型中少有体现, 这也是未来模型研究的重要方向之一。

4 结语

纵观全球渔业资源增殖的发展历程, 我们应当认识到, 增殖效果不明显、收益有限等情况是普遍的而非个例, 一些盲目的增殖项目甚至带来

了负面效果。这要求我们在资源增殖的规划和实施中应更为谨慎。与此同时,当前渔业资源增殖中还缺乏系统性的监测与评估工作,相关研究主要关注了增殖放流措施、幼体的生长存活、增殖经济效益等内容,虽在基因污染效应、增殖容量评估等方面取得了一定进展,但整体上对于增殖的生态效应关注不足。本文强调了渔业增殖生态系统的复杂结构与功能,生态效应评估应贯穿增殖项目的规划、实施、评估和管理的整个过程。资源增殖项目应基于对系统的全面了解,通过构建有针对性的增殖评估模型,预测增殖策略的生物、生态、经济、社会效应与风险,结合管理措施的可行性和可控性,以前瞻性研究支持资源增殖规划和合理避险。特别是在当前全球变暖、厄尔尼诺等全球气候变化的背景下,海洋生态系统的结构与功能可能发生急剧变化(如 regime shift),这对于渔业资源增殖研究提出了更大的挑战。

未来的资源增殖研究有赖于海洋学、生物学、生态学、资源学和管理学等多学科共同努力,在增殖生态系统的视角下,协调养殖业、增殖业和捕捞业等产业发展,综合增殖放流、渔业管理与栖息地保护等管理策略,权衡生态、资源、经济和社会等预期目标,实现基于生态系统的资源增殖管理。另一方面,资源增殖实践也能够为深入了解海洋生态系统提供重要参考。通过监测放流群体在生态系统中的变化轨迹,可以研究在自然生态系统中较难观测的生物学过程,如群体补充和种内关系等,用以检验相关假说和生态理论,以及验证增殖评估模型。在这种意义上,资源增殖也可以看作在自然生态系统进行的“大规模实验”,对于渔业资源学和海洋生态学的发展均具有重要促进作用。渔业资源增殖对于评估模型的准确性、稳定性和系统性提出了很高的要求,当前模型研究虽已取得了许多重要进展,但在理论和应用当中仍存在诸多不足。随着对增殖生态过程认识的不断深入,完善增殖评估模型,检验模型可靠性,将是未来资源增殖研究中的重要课题。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Worm B, Hilborn R, Baum J K, *et al.* Rebuilding global fisheries[J]. *Science*, 2009, 325(5940): 578-585.
- [2] Murawski S A. Rebuilding depleted fish stocks: the <https://www.china-fishery.cn>
- good, the bad, and, mostly, the ugly[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2010, 67(9): 1830-1840.
- [3] Bell J D, Leber K M, Blankenship H L, *et al.* A new era for restocking, stock enhancement and sea ranching of coastal fisheries resources[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2008, 16(1-3): 1-9.
- [4] Lorenzen K, Leber K M, Lee Blankenship H. Responsible approach to marine stock enhancement: an update[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2010, 18(2): 189-210.
- [5] Blaxter J H S. The enhancement of marine fish stocks[J]. *Advances in Marine Biology*, 2000, 38: 1-54.
- [6] 唐启升. 渔业资源增殖、海洋牧场、增殖渔业及其发展定位[J]. *中国水产*, 2019(5): 28-29.
Tang Q S. Stock enhancement, marine ranching, stocking fisheries and their development orientation[J]. *China Fisheries*, 2019(5): 28-29 (in Chinese).
- [7] Born A F, Immink A J, Bartley D M. Marine and coastal stocking: global status and information needs[R]. FAO Fisheries Technical Paper, 2004, 429: 1-12.
- [8] Kitada S. Economic, ecological and genetic impacts of marine stock enhancement and sea ranching: a systematic review[J]. *Fish and Fisheries*, 2018, 19(3): 511-532.
- [9] 张硕, 何羽丰, 张俊波. 海洋渔业资源增殖放流发展现状及策略研究[J]. *中国海洋经济*, 2018(1): 117-133.
Zhang S, He Y F, Zhang J B. A review of research progress on marine fishery stock enhancement strategies[J]. *Chinese Marine Economic*, 2018(1): 117-133 (in Chinese).
- [10] 罗刚, 张振东. 全国水生生物增殖放流发展现状[J]. *中国水产*, 2014(12): 37-39.
Luo G, Zhang Z D. Present status of aquatic stock enhancement in China[J]. *China Fisheries*, 2014(12): 37-39 (in Chinese).
- [11] 农业部. 农业部关于做好“十三五”水生生物增殖放流工作的指导意见 [R]. 北京: 农业部, 2016.
Ministry of Agriculture. Guidance on aquatic stock enhancement during the 13th five year plan[R]. Beijing: Ministry of Agriculture, 2016 (in Chinese).
- [12] Arnason R. The economics of ocean ranching: experiences, outlook and theory[R]. Rome: Food and Agriculture Organization, 2001.
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- [13] 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.
Cheng J H, Jiang Y Z. Marine stock enhancement: review and prospect[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(3): 610-617 (in Chinese).
- [14] 李忠义, 林群, 李娇, 等. 中国海洋牧场研究现状与发展[J]. 水产学报, 2019, 43(9): 1870-1880.
Li Z Y, Lin Q, Li J, *et al.* Present situation and future development of marine ranching construction in China[J]. Journal of Fisheries of China, 2019, 43(9): 1870-1880 (in Chinese).
- [15] Wang Q Y, Zhuang Z M, Deng J Y, *et al.* Stock enhancement and translocation of the shrimp *Penaeus chinensis* in China[J]. *Fisheries Research*, 2006, 80(1): 67-79.
- [16] Lorenzen K. Understanding and managing enhancement fisheries systems[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2008, 16(1-3): 10-23.
- [17] Molony B W, Lenanton R, Jackson G, *et al.* Stock enhancement as a fisheries management tool[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2003, 13(4): 409-432.
- [18] Lorenzen K. Understanding and managing enhancements: why fisheries scientists should care[J]. *Journal of Fish Biology*, 2014, 85(6): 1807-1829.
- [19] Loneragan N R, Jenkins G I, Taylor M D. Marine stock enhancement, restocking, and sea ranching in australia: future directions and a synthesis of two decades of research and development[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2013, 21(3-4): 222-236.
- [20] Taylor M D, Chick R C, Lorenzen K, *et al.* Fisheries enhancement and restoration in a changing world[J]. *Fisheries Research*, 2017, 186: 407-412.
- [21] Lorenzen K, Agnalt A L, Lee Blankenship H, *et al.* Evolving context and maturing science: aquaculture-based enhancement and restoration enter the marine fisheries management toolbox[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2013, 21(3-4): 213-221.
- [22] Blankenship H L, Leber K M. A responsible approach to marine stock enhancement[J]. American Fisheries Society Symposium, 1995, 15: 167-175.
- [23] Munro J L, Bell J D. Enhancement of marine fisheries resources[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 1997, 5(2): 185-222.
- [24] Hamasaki K, Kitada S. A review of kuruma prawn *Penaeus japonicus* stock enhancement in Japan[J]. *Fisheries Research*, 2006, 80(1): 80-90.
- [25] 梁君. 海洋渔业资源增殖放流效果的主要影响因素及对策研究[J]. 中国渔业经济, 2013, 31(5): 122-134.
Liang J. Main factors affecting stock enhancement effect of marine fishery resources and its countermeasures[J]. *Chinese Fisheries Economics*, 2013, 31(5): 122-134 (in Chinese).
- [26] Lorenzen K. Population management in fisheries enhancement: gaining key information from release experiments through use of a size-dependent mortality model[J]. *Fisheries Research*, 2006, 80(1): 19-27.
- [27] Leber K M. Significance of fish size-at-release on enhancement of striped mullet fisheries in Hawaii[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1995, 26(2): 143-153.
- [28] Lorenzen K, Beveridge M C M, Mangel M. Cultured fish: Integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish[J]. *Biological Reviews*, 2012, 87(3): 639-660.
- [29] Agnalt A L, Grefsrud E S, Farestveit E, *et al.* Training camp—a way to improve survival in European lobster juveniles?[J]. *Fisheries Research*, 2017, 186: 531-537.
- [30] Lorenzen K, Enberg K. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 269(1486): 49-54.
- [31] Lorenzen K. Fish population regulation beyond “stock and recruitment”: the role of density-dependent growth in the recruited stock[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2008, 83(1): 181-196.
- [32] Blount C, Chick R C, Worthington D G. Enhancement of an underexploited fishery—improving the yield and colour of roe in the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* by reducing density or transplanting individuals[J]. *Fisheries Research*, 2017, 186: 586-597.
- [33] Smith J A, Baumgartner L J, Suthers I M, *et al.* Density-dependent energy use contributes to the self-thinning relationship of cohorts[J]. *American Naturalist*, 2013, 181(3): 331-343.
- [34] 徐海龙. 渔业增殖放流及开发策略优化——以中国明对虾增殖放流渔业为例 [D]. 上海: 上海海洋大学,

- 2015.
- Xu H L. Optimization of stocking strategy in fisheries –taking Chinese shrimp fishery as an example[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015 (in Chinese).
- [35] Yamashita Y, Kurita Y, Yamada H, *et al.* A simulation model for estimating optimum stocking density of cultured juvenile flounder *Paralichthys olivaceus* in relation to prey productivity[J]. *Fisheries Research*, 2017, 186: 572-578.
- [36] Laikre L, Schwartz M K, Waples R S, *et al.* Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(9): 520-529.
- [37] Waples R S, Hindar K, Karlsson S, *et al.* Evaluating the Ryman-Laikre effect for marine stock enhancement and aquaculture[J]. *Current Zoology*, 2016, 62(6): 617-627.
- [38] Araki H, Schmid C. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys[J]. *Aquaculture*, 2010, 308(S1): S2-S11.
- [39] Johnson E G, Hines A H, Kramer M A, *et al.* Importance of season and size of release to stocking success for the blue crab in Chesapeake Bay[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2008, 16(1-3): 243-253.
- [40] 刘璐, 林琳, 李纯厚, 等. 海洋渔业生物增殖放流效果评估研究进展[J]. *广东农业科学*, 2014, 41(2): 133-137,143.
- Liu L, Lin L, Li C H, *et al.* Effect assessment of marine fishery stock enhancement: a review of the literature[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, 41(2): 133-137,143 (in Chinese).
- [41] Obata Y, Imai H, Kitakado T, *et al.* The contribution of stocked mud crabs *Scylla paramamosain* to commercial catches in Japan, estimated using a genetic stock identification technique[J]. *Fisheries Research*, 2006, 80(1): 113-121.
- [42] Leber K M, Brennan N P, Arce S M. Recruitment patterns of juvenile, cultured pacific threadfin, *Polydactylus sexfilis* (Polynemidae), Released along sandy marine shores in Hawaii[J]. *Bulletin of Marine Science*, 1998, 62(2): 389-408.
- [43] Friedlander A M, Ziemann D A. Impact of hatchery releases on the recreational fishery for Pacific threadfin (*Polydactylus sexfilis*) in Hawaii[J]. *Fishery Bulletin*, 2003, 101(1): 32-43.
- [44] Hervas S, Lorenzen K, Shane M A, *et al.* Quantitative assessment of a white seabass (*Atractoscion nobilis*) stock enhancement program in California: post-release dispersal, growth and survival[J]. *Fisheries Research*, 2010, 105(3): 237-243.
- [45] Katsukawa T. Evaluation of current and alternative fisheries management scenarios based on spawning-per-recruit (SPR), revenue-per-recruit (RPR), and yield-per-recruit (YPR) diagrams[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2005, 62(5): 841-846.
- [46] Heasman M P. In pursuit of cost-effective fisheries enhancement of new south wales blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach) fishery[J]. *Journal of Shellfish Research*, 2006, 25(1): 211-224.
- [47] Hart A M, Strain L W S, Fabris F, *et al.* Stock enhancement in greenlip abalone part I: long-term growth and survival[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2013, 21(3-4): 299-309.
- [48] 陈丕茂. 渔业资源增殖放流效果评估方法的研究[J]. *南方水产*, 2006, 2(1): 1-4.
- Chen P M. Study on the method for assessment of enhancement effect of fishery stock[J]. *South China Fisheries Science*, 2006, 2(1): 1-4 (in Chinese).
- [49] Allen M S, Brown P, Douglas J, *et al.* An assessment of recreational fishery harvest policies for *Murray cod* in southeast Australia[J]. *Fisheries Research*, 2009, 95(2-3): 260-267.
- [50] Rogers M W, Allen M S, Brown P, *et al.* A simulation model to explore the relative value of stock enhancement versus harvest regulations for fishery sustainability[J]. *Ecological Modelling*, 2010, 221(6): 919-926.
- [51] Sharma R, Cooper A B, Hilborn R. A quantitative framework for the analysis of habitat and hatchery practices on Pacific salmon[J]. *Ecological Modelling*, 2005, 183(2-3): 231-250.
- [52] Johnston F D, Allen M S, Beardmore B, *et al.* How ecological processes shape the outcomes of stock enhancement and harvest regulations in recreational fisheries[J]. *Ecological Applications*, 2018, 28(8): 2033-2054.
- [53] Lorenzen K. Population dynamics and potential of fisheries stock enhancement: Practical theory for assess-

- ment and policy analysis[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 360(1453): 171-189.
- [54] Camp E V, Lorenzen K, Ahrens R N M, *et al.* Stock enhancement to address multiple recreational fisheries objectives: an integrated model applied to red drum *Sciaenops ocellatus* in Florida[J]. *Journal of Fish Biology*, 2014, 85(6): 1868-1889.
- [55] Camp E V, Larkin S L, Ahrens R N M, *et al.* Trade-offs between socioeconomic and conservation management objectives in stock enhancement of marine recreational fisheries[J]. *Fisheries Research*, 2016, 186: 446-459.
- [56] Liao I C, Su M S, Leaño E M. Status of research in stock enhancement and sea ranching[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2003, 13(2): 151-163.
- [57] Tomiyama T, Kurita Y, Uehara S, *et al.* Inter-annual variation in the surplus prey production for stocking of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. *Fisheries Research*, 2017, 186: 579-585.
- [58] 李继龙, 王国伟, 杨文波, 等. 国外渔业资源增殖放流状况及其对我国的启示[J]. *中国渔业经济*, 2009, 27(3): 111-123.
- Li J L, Wang G W, Yang W B, *et al.* Fish resource enhancement abroad[J]. *Chinese Fisheries Economics*, 2009, 27(3): 111-123 (in Chinese).
- [59] Christensen V, Walters C J. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations[J]. *Ecological Modelling*, 2004, 172(2-4): 109-139.
- [60] 林群, 李显森, 李忠义, 等. 基于Ecopath模型的莱州湾中国对虾增殖生态容量[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(4): 1131-1140.
- Lin Q, Li X S, Li Z Y, *et al.* Ecological carrying capacity of Chinese shrimp stock enhancement in Laizhou Bay of East China based on Ecopath model[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(4): 1131-1140 (in Chinese).
- [61] 黄梦仪, 徐姗姗, 刘永, 等. 基于Ecopath模型的大亚湾黑鲷生态容量评估[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(1): 1-13.
- Huang M Y, Xu S N, Liu Y, *et al.* Assessment of ecological carrying capacity of *Sparus macrocephalus* in Daya Bay based on an Ecopath model[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(1): 1-13 (in Chinese).
- [62] Salvanes A G V, Aksnes D L, Giske J. Ecosystem model for evaluating potential cod production in a west Norwegian fjord[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 90: 9-22.
- [63] Gro Vea Salvanes A, Baliño B M. Productivity and fitness in a fjord cod population: an ecological and evolutionary approach[J]. *Fisheries Research*, 1998, 37(1-3): 143-161.
- [64] Taylor M D, Brennan N P, Lorenzen K, *et al.* Generalized predatory impact model: a numerical approach for assessing trophic limits to hatchery releases and controlling related ecological risks[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2013, 21(3-4): 341-353.
- [65] 杨红生, 章守宇, 张秀梅, 等. 中国现代化海洋牧场建设的战略思考[J]. *水产学报*, 2019, 43(4): 1255-1262.
- Yang H S, Zhang S Y, Zhang X M, *et al.* Strategic thinking on the construction of modern marine ranching in China[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(4): 1255-1262 (in Chinese).
- [66] Bartley D M, Bell J D. Restocking, stock enhancement, and sea ranching: arenas of progress[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2008, 16(1-3): 357-365.
- [67] Turchin P. Population regulation: a synthetic view[J]. *Oikos*, 1999, 84(1): 153-159.
- [68] Lorenzen K, Camp E V. Density-dependence in the life history of fishes: when is a fish recruited?[J]. *Fisheries Research*, 2019, 217: 5-10.
- [69] Andersen K H, Jacobsen N S, Jansen T, *et al.* When in life does density dependence occur in fish populations?[J]. *Fish and Fisheries*, 2017, 18(4): 656-667.
- [70] Levin S A. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems[J]. *Ecosystems*, 1998, 1(5): 431-436.
- [71] Bakun A, Weeks S J. Adverse feedback sequences in exploited marine systems: are deliberate interruptive actions warranted?[J]. *Fish and Fisheries*, 2006, 7(4): 316-333.
- [72] Myers R A, Cadigan N G. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50(8): 1576-1590.
- [73] Hilborn R, Eggers D. A review of the hatchery programs for pink salmon in prince william sound and Kodiak Island, Alaska[J]. *Transactions of the Amer-*

- ican Fisheries Society, 2000, 129(2): 333-350.
- [74] Yun S D, Hutniczak B, Abbott J K, *et al.* Ecosystem-based management and the wealth of ecosystems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(25): 6539-6544.
- [75] Berkes F. Implementing ecosystem-based management: evolution or revolution?[J]. *Fish and Fisheries*, 2012, 13(4): 465-476.
- [76] Purcell S W, Simutoga M. Spatio-temporal and size-dependent variation in the success of releasing cultured sea cucumbers in the wild[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2008, 16(1-3): 204-214.
- [77] Collie J S, Botsford L W, Hastings A, *et al.* Ecosystem models for fisheries management: finding the sweet spot[J]. *Fish and Fisheries*, 2016, 17(1): 101-125.
- [78] Prince J, Hordyk A, Valencia S R, *et al.* Revisiting the concept of Beverton–Holt life-history invariants with the aim of informing data-poor fisheries assessment[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(1): 194-203.
- [79] Thorson J T, Munch S B, Cope J M, *et al.* Predicting life history parameters for all fishes worldwide[J]. *Ecological Applications*, 2017, 27(8): 2262-2276.
- [80] Thorson J T. Predicting recruitment density dependence and intrinsic growth rate for all fishes worldwide using a data - integrated life - history model[J]. *Fish and Fisheries*, 2020, 21(2): 237-251.
- [81] Grimm V, Berger U. Structural realism, emergence, and predictions in next-generation ecological modelling: synthesis from a special issue[J]. *Ecological Modelling*, 2016, 326: 177-187.
- [82] Kooijman S A L M. *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [83] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, *et al.* Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [84] Grimm V, Ayllón D, Railsback S F. Next-generation individual-based models integrate biodiversity and ecosystems: Yes we can, and yes we must[J]. *Ecosystems*, 2017, 20(2): 229-236.
- [85] Radchuk V, Kramer-Schadt S, Grimm V. Transferability of mechanistic ecological models is about emergence[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(6): 487-488.
- [86] Ayllón D, Railsback S F, Vincenzi S, *et al.* InSTREAM-Gen: modelling eco-evolutionary dynamics of trout populations under anthropogenic environmental change[J]. *Ecological Modelling*, 2016, 326: 36-53.
- [87] Watson J W, Hyder K, Boyd R, *et al.* Assessing the sublethal impacts of anthropogenic stressors on fish: an energy - budget approach[J]. *Fish and Fisheries*, 2020, 21(5): 1034-1045.
- [88] Plard F, Fay R, Kéry M, *et al.* Integrated population models: powerful methods to embed individual processes in population dynamics models[J]. *Ecology*, 2019, 100(6): e02715.
- [89] Halouani G, Ben Rais Lasram F, Shin Y J, *et al.* Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia)[J]. *Ecological Modelling*, 2016, 339: 45-57.
- [90] Audzijonyte A, Pethybridge H, Porobic J, *et al.* Atlantis: a spatially explicit end-to-end marine ecosystem model with dynamically integrated physics, ecology and socio-economic modules[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2019, 10(10): 1814-1819.
- [91] Travers M, Shin Y J, Jennings S, *et al.* Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems[J]. *Progress in Oceanography*, 2007, 75(4): 751-770.
- [92] Fulton E A. Approaches to end-to-end ecosystem models[J]. *Journal of Marine Systems*, 2010, 81(1-2): 171-183.
- [93] Christensen V, Walters C J, Pauly D. *Ecopath with ecosim: a user's guide*[M]//Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada/International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM). Penang, Malaysia: ICLARM, 2000.
- [94] Villasante S, Arreguin-Sánchez F, Heymans J J, *et al.* Modelling marine ecosystems using the Ecopath with Ecosim food web approach: new insights to address complex dynamics after 30 years of developments[J]. *Ecological Modelling*, 2016, 331: 1-4.
- [95] Alexander K A, Meyjes S A, Heymans J J. Spatial ecosystem modelling of marine renewable energy installations: gauging the utility of ecospace[J]. *Ecological Modelling*, 2016, 331: 115-128.
- [96] Bauer B, Gustafsson B G, Hyytiäinen K, *et al.* Food

- web and fisheries in the future Baltic Sea[J]. *Ambio*, 2019, 48(11): 1337-1349.
- [97] Yemane D, Shin Y J, Field J G. Exploring the effect of marine protected areas on the dynamics of fish communities in the southern Benguela: an individual-based modelling approach[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2009, 66(2): 378-387.
- [98] Xing L, Zhang C L, Chen Y, *et al.* An individual-based model for simulating the ecosystem dynamics of Jiaozhou Bay, China[J]. *Ecological Modelling*, 2017, 360: 120-131.
- [99] Begley J, Howell D. An overview of Gadget, the globally applicable area-disaggregated general ecosystem toolbox[R]. ICES, 2004.
- [100] Zhang C J, Chen Y, Thompson K, *et al.* Implementing a multispecies size-spectrum model in a data-poor ecosystem[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2016, 35(4): 63-73.
- [101] Andersen K H, Jacobsen N S, Farnsworth K D. The theoretical foundations for size spectrum models of fish communities[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, 73(4): 575-588.
- [102] 张崇良, 陈勇, 韩东燕, 等. 生态模型在渔业管理中的应用[J]. *海洋学报*, 2017, 39(10): 1-18.
Zhang C L, Chen Y, Han D Y, *et al.* The application of ecological models in fisheries management[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2017, 39(10): 1-18 (in Chinese).
- [103] Kristan W B III. The role of habitat selection behavior in population dynamics: source-sink systems and ecological traps[J]. *Oikos*, 2003, 103(3): 457-468.
- [104] Ciannelli L, Fisher J A D, Skern-Mauritzen M, *et al.* Theory, consequences and evidence of eroding population spatial structure in harvested marine fishes: a review[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2013, 480: 227-243.
- [105] Dunning Jr J B, Stewart D J, Danielson B J, *et al.* Spatially explicit population models: current forms and future uses[J]. *Ecological Applications*, 1995, 5(1): 3-11.
- [106] Pelletier D, Mahévas S. Spatially explicit fisheries simulation models for policy evaluation[J]. *Fish and Fisheries*, 2005, 6(4): 307-349.
- [107] Cadrin S X, Secor D H. Accounting for spatial population structure in stock assessment: past, present, and future[M]//Beamish R J, Rothschild B J. *The Future of Fisheries Science in North America*. Fish & Fisheries Series. Dordrecht: Springer, 2009: 405-426.
- [108] Fournier D A, Hampton J, Sibert J R. MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga*[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1998, 55(9): 2105-2116.
- [109] Bull B, Francis R I C C, Dunn A, *et al.* CASAL (C++ algorithmic stock assessment laboratory)[R]. Wellington: NIWA Technical Report, 2012.
- [110] Methot Jr R D, Wetzel C R. Stock synthesis: a biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management[J]. *Fisheries Research*, 2013, 142: 86-99.
- [111] Goethel D R, Quinn T J II, Cadrin S X. Incorporating spatial structure in stock assessment: movement modeling in marine fish population dynamics[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2011, 19(2): 119-136.
- [112] Bessho K, Yashima K, Horii T, *et al.* Spatially explicit modeling of metapopulation dynamics of broadcast spawners and stabilizing/destabilizing effects of heterogeneity of quality across local habitats[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2020, 492: 110157.
- [113] D'Andrea L, Parisi A, Fiorentino F, *et al.* SMARTR: an R package for spatial modelling of fisheries and scenario simulation of management strategies[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2020, 11(7): 859-868.

Fisheries stock enhancement assessment: progress and prospect

ZHANG Chongliang^{1,2*}, XU Binduo^{1,2}, XUE Ying^{1,2}, REN Yiping^{1,2,3}

(1. *Lab of Fisheries Ecosystem Monitoring and Assessment, Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;*

2. *Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China;*

3. *Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China)*

Abstract: Global marine fishery resources have shown a remarkable declining trend due to overfishing, climate change, environmental pollution and habitat destruction in recent decades. As a promising solution to the current challenge, fisheries stock enhancement is believed to be an important way to restore resources and maintain sustainable development of fisheries. At present, many countries in the world, including China, have carried out diverse enhancement programs on varying temporal and spatial scales, including a large body of juvenile releasing. Meanwhile, studies also have pointed out that many stock enhancements failed to achieve the expected goals while some even led to negative ecological impacts, which sounded a remarkable warning for the future development of enhancement. This study briefly reviewed the progress of fishery stock enhancement in China and abroad, mainly focusing on the scientific problems about the assessment of stock enhancement. We firstly examined the research topics on stocking strategies, including the choice of releasing time and locations, size of juveniles, releasing tactics, juvenile density, genetic effects and their interactions. We then reviewed the methods commonly used in the assessment of stocking effects and the ecological impacts from the ecosystem perspective, and summarized the methods into four categories, that is, assessment models based on mark-recapture, YPR model, population dynamics model and ecosystem model, respectively. Based on the understanding of the complexity of stock enhancement system, we demonstrated the key ecological processes, ecological mechanism and spatial-temporal scales in the processes of enhancement. We further discussed the direction of methodological development for stock enhancement evaluation, and advocated that fundamental principles, ecological effects, and spatial structure should be increasingly incorporated into the development of assessment models. This article indicates that stock enhancement ecosystems have complex structure and dynamics, and stock enhancement should be planned on the basis of a comprehensive ecosystem understanding. Prospective assessment research should be developed to support stock enhancement planning and risk avoidance. This study may provide scientific references for the research and practices of stock enhancement by exploring the shortcomings and development of fisheries enhancement evaluation.

Key words: stock enhancement; assessment model; stock enhancement system; density dependence; spatio-temporal scale

Corresponding author: ZHANG Chongliang. E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn

Funding projects: National Key R & D Program of China (2018YFD0900906); National Natural Science Foundation of China (31802301)