



生态模型

在渔业研究中的应用

THE APPLICATION

OF ECOLOGICAL MODELS IN FISHERIES RESEARCH

张崇良 任一平◎主编



 中国农业出版社

生态模型在渔业研究中的应用

张崇良 任一平 主编

中国农业出版社
北 京

图书在版编目 (CIP) 数据

生态模型在渔业研究中的应用 / 张崇良, 任一平主
编. —北京: 中国农业出版社, 2019.3
ISBN 978-7-109-24683-6

I. ①生… II. ①张… ②任一… III. ①生态学—数学
模型—应用—渔业—研究 IV. ①S9

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 226274 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)

(邮政编码 100125)

责任编辑 杨晓改

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2019 年 3 月第 1 版 2019 年 3 月北京第 1 次印刷

开本: 700mm×1000mm 1/16 印张: 12 插页: 4

字数: 250 千字

定价: 59.80 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

编写人员名单

主 编 张崇良 任一平

副 主 编 薛 莹 徐宾铎

参编人员 韩东燕 麻秋云 邢 磊 李 敏

李韵洲 陈 宁 张云雷

前言

调查、实验和模型是生态研究的三大基本方法。随着学科的发展,生态学相关研究对定量预测的要求越来越高,推动了生态模型领域的蓬勃发展。近年来,我们欣喜地看到层出不穷的新理论、新方法和新著作,以及针对新的科学问题或旧问题所做的解析,都将生态模型研究推向了新高度。这一势头也不可阻挡地渗透到了相关学科,如渔业科学。生态模型这一发展动态与“基于生态系统的渔业管理”的理念遥相呼应,体现了目前在全球气候变化、过度捕捞、海洋生态系统功能衰退的大背景下,渔业科学对生态系统效应的关注。我们认为,生态模型作为解析生态过程和预测系统动态的关键研究工具,在渔业科学的应用上具有必然性,这也是本书相关研究的基本出发点。

本书是中国海洋大学“渔业生态系统渔业与评估”实验室(FEMA)师生的共同作品,在一定意义上也是对实验室自2015年来相关研究成果的总结。根据生态模型研究的不同角度我们将实验室的相关研究论文分为三个类型,即本书中“生态模型的构建”“生态模型的检验”和“生态模型的应用”三个部分。每部分包含3~4章,对不同模型的结构、参数和校正进行了详尽的阐述,对相关研究的背景和意义进行了深入的解析。我们希望本书能够为国内渔业生态模型的相关研究提供有益的参考。

本书各章节所介绍的研究内容均已以论文形式发表于 *Fisheries Research*、*Ecological Modelling*、*ICES Journal of Marine Sciences* 和 *Ecography* 等主流期刊。在此特别感谢缅因大学陈勇教授对本实验室相关研究的指导以及对论文撰写的帮助。书中多有引用国内外学者的相关研究成果资料,在此一并致谢!

张崇良

2018.3.26 于青岛

目 录

前言

绪论	1
----------	---

第一部分 生态模型的构建

第一章 物种分布模型——星康吉鳗 (<i>Conger myriaster</i>) 的 栖息分布规律	22
第二章 有限数据下的多物种质量谱模型	38
第三章 OSMOSE 模型——基于个体层次的生态系统模拟	55
第四章 Ecopath 模型——胶州湾生态系统结构与功能分析	67

第二部分 生态模型的检验

第五章 建模数据——数据转换和加权对栖息地适宜性模型的影响	86
第六章 模型结构——多个联合物种分布模型 (JSDM) 预测效果的 比较	100
第七章 模型参数——评估多物种质量谱模型 (SSM) 的不确定性	116

第三部分 生态模型的应用

第八章 贝类养殖对生态系统结构和功能的影响	128
第九章 捕捞作业对鱼类群落稳定性的影响	138
第十章 渔业的管理目标——多鱼种 MSY 效果评估	151

第十一章 渔业的管理策略——休渔制度有效性评估	162
第十二章 结语	171
主要参考文献	177

绪 论

近 20 年来,生态模型的相关理论和实践有着较快的发展,并越来越多地应用于渔业资源和海洋生态研究领域。与此同时,以我们的实际经验看来,渔业领域的很多研究者更多地倾向于调查和实验的研究方法,对于生态模型方法不甚了解,甚至带有一定的误解,认为模型仅可用于归纳和总结调查及实验的结果。在此我们认为有必要指出,生态模型的意义不仅在于描述生态模式,更能够解释生态过程、机理,并预测系统的动态。对于渔业来说,生态模型有助于我们认识和了解海洋生态系统的结构及动态,预测人类活动对生态系统的影响,进一步指导渔业资源的可持续利用和海洋生态系统的保护。这也是本书的初衷,即通过阐述多种不同生态模型的结构、特征和应用,使得更多渔业领域的研究者熟悉生态模型这一研究方法,对模型的应用价值产生更清晰的认识。此外,由于模型方法的多样化,不同模型的构建、检验、比较和筛选成为应用中的重要问题。我们通过本书中的实例,厘清相关的技术问题,为模型研究的实践提供参考。

本章将介绍生态模型在渔业方向的研究背景,对应用较为广泛的渔业生态模型进行分类,讨论各类模型的优缺点,并阐述生态模型在渔业中的应用方式,以及模型选择和构建所需要注意的问题,为渔业生态系统评估和管理研究以及实践提供参考。

一、生态模型的研究背景

1. 全球渔业危机

渔业的可持续发展是渔业资源开发和海洋环境保护的中心问题。近年来,随着人类活动对海洋环境影响的日益加剧,资源衰退和生态恶化等问题越来越严重。FAO 公布的世界渔业统计数据显示,在全球捕捞努力量持续上升的形势下,捕捞渔业总产量自 20 世纪 90 年代逐渐持平或稍有下降,且其中充分 and 过度开发的资源比例逐渐升高,总体 CPUE 下降显著 (FAO, 2014)。同时,很多研究报道了世界范围内渔业资源崩溃现象,如 Hutchings, 2000; Jackson et al., 2001; Baum et al., 2003; Myers and Worm, 2003; Hutchings and Reynolds, 2004; Mullon et al., 2005; Pinsky et al., 2011。Mullon 等根据

FAO 渔业数据库, 评估了 1950 年后的捕捞数据, 在 1 519 个渔业资源群体中, 366 个种群发生了崩溃。Myers 和 Worm 评估了全球 13 个海洋生态系的渔业资源状态, 指出其中捕食性鱼类的生物量降低超过 80%。渔业活动对非目标种类也具有重大影响, 兼捕和混捕可能是导致一些濒危物种高死亡率的主要因素; 底层拖网导致的海底环境改变, 也破坏了众多底栖动物的栖息地。

同时, 由于海洋生态系统的失衡, 某些物种的数量可能在短时间内激增造成严重生态灾害。如赤潮、水母、浒苔等爆发 (Haag, 2007; Purcell et al., 2007; Paerl and Huisman, 2008), 严重影响着滨海景观和海洋生态系统健康。海洋渔业与环境危机, 一方面, 与近年来全球变暖、海洋酸化和 ENSO 等海洋环境变化密切相关; 另一方面, 很大程度上受到过度捕捞和栖息地破坏等人为活动的影响。这些因素的综合作用可能扰乱海洋生态系统的稳定性, 使得生态系统结构和功能急剧变化并难以恢复 (Scheffer and Carpenter, 2003; Folke et al., 2004)。

就我国近海渔业而言, 许多传统经济价值较高的渔业, 如大黄鱼、绿鳍马面鲀、金乌贼等已难以形成大规模渔业; 而目前尚具规模的渔业如带鱼、小黄鱼等则面临个体偏小、性成熟提前和价值降低等问题。在近岸海域许多传统渔场消失的情况下, 渔民一方面扩展了作业范围, 到远海捕捞; 另一方面则通过网具的设计进一步缩小了捕捞对象规格, 以期增加产量。作业范围的扩展不仅造成了渔船动力的浪费, 而且还可能导致国际渔业纠纷; 而捕捞规格的减小则捕获了许多鱼类的幼体, 进一步破坏了渔业资源基础, 使得维持渔业的生态系统趋于退化。随着人们对于渔业生态、社会经济等方面影响认识的逐渐深入, 渔业等人类活动的生态效应受到越来越多的关注。

对于渔业资源, 我们不应仅关注其经济价值, 更应考虑其越来越重要的生态价值、功能和服务。也就是说, 渔业不仅是一个经济问题, 更是重要的社会问题, 涉及生态系统服务、生存环境质量、食品安全和渔民就业等方方面面, 渔业资源的崩溃可能会对国民经济和社会安定造成严重影响。合理地开发、保护和管理渔业资源是维护海域环境健康和生态系统稳定的重要基础, 也是应对当前全球性渔业危机的关键。

2. 基于生态系统的渔业管理 (EBFM)

科学的渔业资源管理是渔业资源可持续利用的基础, 而渔业资源的监测、评估和预报是渔业管理的基础。传统上, 渔业资源评估一般基于单鱼种种群模型, 如剩余产量模型 (Surplus production model)、实际种群分析 (Virtual population analysis) 和种群综合分析 (Stock synthesis) 等 (Hilborn and

Walters, 1992)。这类方法通过研究目标种类生物学参数（如生长、自然死亡率）、采样调查获取资源量指数和捕捞量的统计分析，构建基于生长-死亡-补充量的模型，再根据模型生物学、捕捞量（FMSY et al.）和资源状态（SSB）等相关参考点制订对应的捕捞方案，预测未来渔业产量。该研究方法有着较长的研究历史，其相应的理论和方法也相对完备，能够根据数据的特点和可得性，采用不同的评估模型。这些评估模型为我们认识渔业资源的变动规律提供了有力的工具，并且其研究方法也在不断发展完善。前沿的渔业评估模型更多地考虑了环境因子，如水温等气候环境所带来的变化对于资源评估的影响，并基于贝叶斯方法评估了模型不确定性对于渔业管理的影响等。

同时需要注意，渔业评估模型本身也具有一定的局限性。根本上讲，单鱼种评估模型以及对应的管理方法聚焦于渔业的直接影响，即捕捞死亡率对群体组成、繁殖和补充等的作用。其管理目标通常追求产量最大化，而忽略了渔业的间接效应，如渔业活动对栖息地破坏、生态系统内部捕食竞争等物种间关系、食物网结构变化、社会经济因素等的影响（Hollowed et al., 2000）。对于大多数种类来说，捕食死亡率和食物竞争是引起鱼群资源变动的重要因素，而这些因素取决于群落组成结构并随着资源开发过程发生相应变化。

当前，许多研究探讨了渔业生态系统中不同营养级鱼类间的复杂交互作用和反馈效应。如浮游生物食性鱼类能够通过摄食来调控浮游动植物的数量；同时，其本身的生长速度受浮游生物丰度的影响，易随气候变化产生明显波动（Kumar and Kumari, 2015）。某些鱼类与水母间存在较大的生态位重叠（Schnedler-Meyer et al., 2016），捕捞这些鱼类可能会降低水母的竞争压力，引起水母爆发（Robinson et al., 2014）；同时，大型水母能够捕食鱼卵和仔鱼，是影响鱼类补充量的重要因素。食鱼性鱼类群体内部存在强烈的食物竞争，伴随着功能群内捕食（Intra-guild predation）和同种相食等营养动力学关系。此外，鱼类作为饵料能够显著影响捕食性鱼类、海鸟和哺乳类的生长及种群数量，体现为上行控制（Smith et al., 2011）。

此外，在多种类混合的渔业中，由于兼捕效应（Bycatch）的存在，单鱼种模型对每个物种分别实施的 MSY 可能会相互影响。因此，这种管理策略在实践上存在困难（Walters et al., 2005；Rose et al., 2009）。单鱼种模型在许多实际问题中并不适用，可能导致渔业资源过度开发甚至枯竭等严重后果。因此，在制订长期渔业管理目标和参考点时必须慎重考虑。

随着人们对于海洋生态认识的逐渐深入，渔业等人类活动的生态效应受到越来越多的关注。对海洋生态系统的深入认识启发了海洋管理思路和方式的演变，并催化了渔业的生态系统方法（Ecosystem approach to fisheries, EAF）

或基于生态系统的渔业管理 (Ecosystem-based fisheries management, EBFM) 的概念。简而言之, EBFM 是一个综合的管理框架, 涵盖了系统各组分的相互作用和环境的影响, 将人类作为生态系统的一部分, 旨在维持生态系统健康和实现可持续的生态系统服务。

尽管在原则上被广泛认同, 而且生态学原则在渔业研究和管理中也受到越来越多的关注, 然而全球范围内 EBFM 的实践仍非常局限 (Pitcher et al., 2009)。这主要是因为, 目前对于 EBFM 的研究仍处于初级阶段, 其相应的原则、目标、技术和方法尚不成熟, EBFM 原则在渔业管理中的可操作性、成本、技术复杂性和实施效率有很大的限制。

3. 生态模型 (Ecological model)

为了能够取代当下单鱼种管理模式, EBFM 的实践中需要在生态系统层次建立明确的、可操作的管理标准和参考点, 这依赖于科学的评估方法和技术手段, 而生态模型则是其中的有力工具 (图 0-1)。

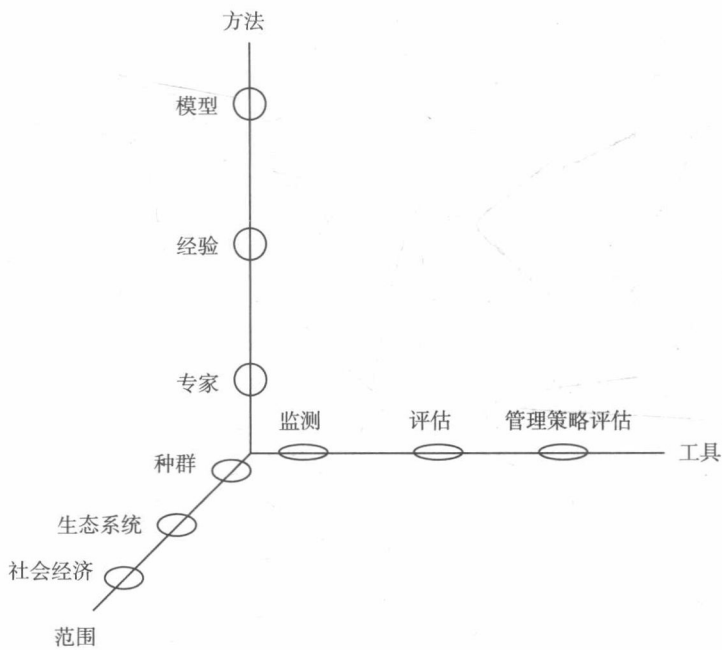


图 0-1 EBFM 方法的发展框架

(引自 Smith 等, 2007)

注: 图中将 EBFM 相关方法划分为范围、工具和方法三个维度。

与单鱼种评估模型相比, 生态模型更多地考虑了系统内的各种生态过程和

作用机制。例如,物种间竞争捕食等相互作用,栖息地等环境条件的变化,以及生态系统整体的结构和功能等(Plagányi, 2007),能更真实地反映生态系统的动态变化。由于海洋生态系统是一类典型的复杂自适应系统(Levin, 1998),系统内各个组分之间的交互作用可能产生复杂的生态反馈机制。因此,简化的、依赖直觉的渔业管理策略可能会产生难以预料的后果(Walters and Kitchell, 2001; Bakun and Weeks, 2006)。渔业管理中的参考点和控制规则必须随系统过程而产生动态变化,而生态模型作为研究生态系统结构和机制的主要工具,为生态系统评估提供了理论框架,在该研究方向具有明显优势(Hollowed et al., 2000)。如 Koehn 等研究了 California 沿岸流区多种表层鱼类,发现该海域多种鱼类的生态作用可以相互替代,无显著关键种(Koehn et al., 2016)。又如有研究指出,海洋鱼类多为机会性捕食者,其食性取决于环境中饵料生物的相对丰度和个体大小。因此,“饵料鱼类”的生态作用并不仅限于提供食物,而是同时对高营养级鱼类幼体产生竞争和捕食作用(Andersen et al., 2016)。某些捕食者和被捕食者在不同生活史阶段相互制约,从而形成了“培育效应”(Cultivation effect)的负反馈机制(Walters and Kitchell, 2001)。该效应可能深刻地影响了某些渔业资源的动态,如低营养级鱼类通过对大西洋鳕早期生活史阶段的捕食和食物竞争,严重制约了北美鳕资源的恢复(Fauchald, 2010; Frank et al., 2011)。

二、生态模型的类型

由于目前的生态模型是如此复杂而多样化,我们很难全面地对现存模型作充分的总结和分析。本节尝试对应用较为广泛的渔业生态模型进行分类。生态模型狭义上指研究生态学问题的数学模型方法,而在渔业相关研究中,常以此概念区别于传统单一的鱼种评估模型,指“包含了物种间竞争捕食等生理过程和生态机制,考虑环境条件变化以及社会经济因素对生态系统影响,以描述生态结构和功能动态变化”的一类模型。需要注意的是,单鱼种模型在更新发展过程中也越来越多地考虑到了物种间的捕食关系和温度等环境变化的影响(Maunders and Watters, 2003; Moustahfid et al., 2009),但其研究关注的仍是单目标鱼类,在研究目标上与生态模型有所区别。

生态模型是多样化的,涉及不同的目标对象、机制过程、模型结构和参数数量等。许多研究从不同的角度提出了模型的分类方式。例如, Kerr 和 Ryder (Kerr and Ryder, 1989) 综述了渔业中的生态研究方法,并按其中对生态系统的解析程度大致分为 4 类:一是经验性多元分析模型,主要基于数据统

计,较少涉及系统过程;二是多物种动态模型,考虑了主要物种(渔业的目标种)的种间关系,不涉及环境条件的变化;三是系统简并模型,考虑了生态系统内部的能量流动和物质平衡,并以功能群的形式简并物种组成;四是系统综合模型,动态模拟系统内部自下而上和自上而下的生态驱动机制,模型一般包含复杂的生物相互作用机制和物理耦合过程。

Hollowed 等 (Hollowed et al., 2000) 沿袭了 Kerr 的分类方式,并将生物-物理耦合模型等更多的模型纳入到该分类框架。Whipple 等 (Whipple et al., 2000) 根据模型构建的技术方法将生态模型分为 4 类:一是经验模型,依赖于变量之间的统计学相关性,主要用于生态模式识别、过程探索和参数估算;二是定性生态模型,用于描述食物网联结结构,不涉及量化过程;三是静态定量模型,用于描述食物网中的能量流动和群落粒径谱组成;四是动态定量模型,用于模拟种群以及完整生态系统动态。

按模型其他方面的属性,生态模型有着多样化的分类方法。如 Bolker (Bolker, 2008) 按生态模型的应用方向和建模数学方法,列举了一系列的二分性模型类别(表 0-1),其中包括理论性与应用性的区分,定性/定量的过程,动态/静态的处理,以及数学推导/数字模拟计算等不同建模方式。

表 0-1 生态模型不同研究目标和建模方法的分类

(修改自 Bolker, 2008)

应用方向		数学方法	
抽象化	具体化	分析性	计算性
策略性	技术性	动态	静态
普遍性	针对性	连续型	离散型
理论性	应用性	基于群体	基于个体
数学性	统计性	欧拉方法	拉格朗日方法
机制性	现象性	确定性	随机性
过程研究	模式分析	定性	定量

本章参考了 FAO 2007 研究报告简化了生态模型的分类 (Plagányi, 2007), 按照模型所关注的生态层次和组分大致将其分为 3 类:一是多物种模型 (Multi-species model);二是群落结构模型 (Community model);三是生态系统模型 (Whole ecosystem model)。其中,每个类型中按其模型构建方式分为静态/动态和定性/定量等多个子类型。需要注意的是,该分类并不是绝对化的,因为一些模型可以通过信息简并或具体化以及模型耦合来包容不同生态组分和生态层次。以下简要介绍各类模型的主要特点。

1. 多物种模型

该类模型关注主要物种间相互作用，特别是种间捕食所造成的死亡率。模型一般针对于某些目标种类而构建，涉及对目标种有重要生态影响的有限种类。模型包含的物种数相对较少，一般少于 10 种 (Plagányi, 2007)。这类模型包含多种子类型。

(1) **符号有向图 (Signed directed graph)**。该模型是一种定性的生态模型。这类模型主要考虑到在数据有限的情况下，量化模型难以拟合生态系统不同组分和尺度下的相互作用，并针对该问题提供了一个简化的处理方式，避免了量化过程中对数据精确性的过高要求，因此该方法适用于数据稀缺的海域。符号有向图描述了生态组分间的直接和间接的关联性，以及系统结构的稳定性。Dambacher 等利用符号有向图方法构建了一系列简化的生态模型，包括核心生态系统、杂食性系统、蜂腰型系统、兼捕渔业系统和多目标渔业系统等。这类模型为研究生态系统的反馈机制提供了有效的工具。此外，模型能够包含经济和社会组分，为综合性管理策略的制定提供了参考。符号有向图的缺点是精确度较差，并且模型隐含的假设是生态系统处于平衡态以及生态组分的关系为线性，这些假设条件削弱了模型的真实性和准确性。

(2) **非线性预测模型 (Nonlinear forecasting model)**。又称为非线性时间序列分析 (Nonlinear time series analysis)。该模型利用时间序列数据来解析生态系统内部复杂的动态关系。此类模型不依赖于具体的数学公式，而是利用状态空间重建 (State space reconstruction) 方法，将系统的不同状态变量视为多维空间，利用单个或多个变量的滞后性时间序列体系 (Time-delayed coordinate system) 来重构整个生态系统的吸引子空间，并预测其动态变化 (Takens, 1981)。结合多元变量的系统重构，可为研究整个生态系统的结构机制提供有力工具 (Sugihara et al., 2012)。在渔业中，该方法可以结合捕捞和相对丰度数据来预测渔业动态。模型的优势在于能够处理复杂的、非线性的系统动态，且避免了大部分数学模型中涉及的参数不确定性；缺点在于其预测能力强烈依赖于数据的准确度，仅能进行短期预测 (少于 5 年) (Glaser et al., 2014)，且一般不能预测发生在建模状态空间外的情况。

(3) **多物种 Lotka-Volterra 模型**。该模型是对传统捕食者-被捕食者模型扩展。该类模型以微分/差分方程描述物种间的相互作用以及渔业对种群的影响，利用数学分析和数值积分方法求解各个种群丰度或生物量的动态 (May et al., 1979)。模型的主要假设是物种间的相互作用可以由 Lotka-Volterra 参数表征。Pimm 和 Rice 利用该模型研究了多物种、多生活史阶段的食物网结构

稳定性,分析了多物种模型中生活史杂食性 (Life-history omnivory)、亲体-补充量关系以及食物丰富度对食物网稳定性的影响,其研究与传统模型结果显著不同。多物种 Lotka-Volterra 模型的优势在于结构简单,所需参数较少,对种群资源量和渔业产量的稳态分析较为简洁明了;其缺点在于某些参数,如种间作用强度系数和总容纳量等可能较难获取。

(4) **多种群评估模型**。该模型将物种间的相互作用加入到剩余产量模型、实际种群分析和补充量模型等传统种群模型当中,如多物种实际种群分析 MSVPA 模型 (Multi-Species virtual population analysis)、多物种统计模型 MSM (Multi-species statistical models)、多物种产量模型 (Multispecies production models)、汇总产量模型 (Aggregated production model) 和多物种 YPR 模型 (Multispecies yield per recruitment model) 等 (Brown et al., 1976; Pope, 1976; Murawski, 1984; Sparre, 1991; Jurado-Molina et al., 2005)。此类模型涉及的生物交互作用主要有两方面 (Jennings et al., 2001): 捕捞交互作用也称技术性交互 (Technological interactions), 即同一网具对不同物种的兼捕; 生物交互 (Biological interaction), 主要涉及捕食死亡率以及生长速率的变异性。这类模型一般将自然死亡率区分为被捕食死亡率和其他因素导致的背景死亡率,并将前者与其捕食者种群动态相关联。因此,在模型拟合过程中,除了需要常规的年龄结构捕捞数据外,还需要胃含物分析数据以确定主要种类间摄食关系的强度。多种群评估模型需要较多的数据确定摄食作用关系,且作用强度固定,不涉及食物选择性变化等过程。

(5) **多物种空间结构模型** (Spatial-structured multispecies model)。该模型是将物种的空间分布加入到多种群动态模型当中,模型组分和结构较为复杂。例如, MULTSPEC 是模拟 Barents 海域的一个包含鱼类长度、年龄和空间分布的多种类模型 (Bogstad et al., 1997), 其生态组分包含鳕、鲱等多种鱼类以及海豹和鲸等种类。该模型说明了鲸的种群数量能够控制鲱资源量,而海豹数量则对胡瓜鱼和鳕种群有重要影响。BORMICON (A boreal migration and consumption model) 是模拟极地生态系统一个类似的模型,也包含了年龄结构和生物的洄游习性以及捕捞努力量的空间分布 (Stefansson and Pals-son, 1998)。GADGET (Globally applicable area-disaggregated general ecosystem toolbox) 是在前述两者基础上的继续发展,其结构更为灵活 (Begley and Howell, 2004)。该模型进一步细化了种群的体长和年龄组成,考虑了不同空间和时间尺度,并能够容纳不同类型的生长、繁殖和捕食关系等。该模型在欧洲的多个海域 (如 Celtic Sea, Icelandic waters, southern Benguela and North Sea) 有着较为广泛的应用。这类模型的优势是模拟了某些物种特别是

海洋哺乳类的洄游习性,为研究鱼类资源量变化与渔业活动和哺乳动物分布的时空匹配问题提供了有力的工具;同时建模需要数据量较大,特别是需要的生物空间分布特征数据较难获取。

总体而言,多物种模型在理论上较为简单,对模型参数的不确定性有着较好的控制,能够较为准确地做短期预测;另一方面,模型仅关注目标种类,包含的生态组分较少,忽略了一定的生态真实性,在涉及气候变化等长期预测方面可能效果较差。

2. 群落结构模型

群落结构模型一般包含生态系统内主要的生物种类及其生态关系。与前一类模型相比,该类模型一般涉及更多的物种数(>10 种),包含更为复杂的种间关系,但较少涉及水文、底质环境等非生物因素。模型的理论基础更多地涉及生态学理论而非种群生物学认识。

(1) **多元统计模型** (Multivariate analysis)。该模型是最简单的一类群落结构模型。这类方法在群落结构分析中较为常见,包括聚类分析、多维标度排序、主成分分析、对应分析、冗余分析和典范对应分析等 (Legendre and Legendre, 2012)。这类模型以经验性观测数据描述变量间的相关关系,以及环境变量对各个物种的影响。其特点是,一般不包含物种间的相互作用,主要用来描述和归纳生态模式,一般不用于预测。

近来出现了另一类基于多元统计的群落结构模型,称物种联合分布模型 (Joint species distribution model),可同时分析生物对环境的响应以及物种间的交互作用 (Warton et al., 2015)。该类模型主要通过混合效应模型 (Generalized mixed model) 和隐变量模型 (Latent variable model) 方法实现,目前其理论和方法还处在发展过程之中。这类模型对于了解生物时空分布规律和评估种间作用关系具有重要意义。关于 JSDM 模型结构等细节将在后续章节中进行分析。

(2) **粒径谱模型** (Particle-size models)。该模型是基于群落内个体大小(即粒径),如长度重量组成的规律性而构建的生态模型。该模型将群落内不同物种按个体大小分为粒径组,计算各个粒径组的生物量或者丰度,并分析其分布规律。粒径谱模型的理论基础是食物网的能量传递效率。相关研究表明,丰度或生物量与其所对应的粒径组在对数尺度下能够形成规则的线性关系,即粒径谱或生物量谱 (Sheldon et al., 1972; Blanchard, 2011)。Moloney 和 Field 利用粒径谱模型研究了浮游生物与渔业种群生产力之间的关系,并与该种渔业的实际产量数据做了比较 (Moloney and Field, 1985),并证明粒径谱方法能

够有效估算渔业的潜在产量，其研究建议将此估计值作为渔业管理的底线。该模型的优势在于模型形式简单，所需参数较少，易于构建和使用。因而粒径谱模型能够应用于产量统计、鱼类生物学参数等数据稀缺的海域，并在一定程度上反映渔业活动对生态系统的影响。其缺点在于模型假设群落处于静态平衡，因而模型仅能反映稳定的渔业状况，难以预测捕捞强度变化后的系统动态。

(3) 质量谱模型 (Size-spectrum model)。该模型与粒径谱模型在名称上类似，但在原理和构建机制上截然不同（为便于区别，以下均以 SSM 表示）。这类模型以生物个体大小和能量收支过程为基础，以微分方程的形式描述了新陈代谢、竞争、捕食和生长、繁殖、死亡等具体生理过程。该类模型主要关注个体大小的生态学意义，即个体大小与新陈代谢速度、摄食选择性、营养级以及自然死亡率的关系，而弱化了分类学上的物种特征，这与传统基于物种的生态模型有显著不同 (Andersen et al., 2016)。根据模型的复杂程度和结构细节，该模型大致可以分为三个类型 (Scott et al., 2014)：简化群落模型 (Community model)，将群落中所有物种简化为单一种群并忽略不同物种生活史参数的差异；特征模型 (Trait-based model)，以单一特征，如渐近体长、性成熟体长等体现不同物种的差异，食物选择性仅由个体大小决定；物种模型 (Species-specific model)，使用较多的参数分别描述每个物种的生活史参数和食物选择性。这类模型有着较为广泛的应用。例如，Hall (2006) 构建了基于体长组成的群落结构模型 LeMANs (Length-based multispecies analysis by numerical simulation)，研究了不同生态学指标对于水平的捕捞死亡率的敏感度。Blanchard 等 (2014) 以基于个体重量的群落模型 (mizer) 模拟了欧洲北海鱼类群落，该模型对于实际渔业动态和群落结构有着较好的拟合。Maury 和 Poggiale (2013) 根据类似的理论框架构建了复杂的群落模型，并包含了温度对不同生活史参数的影响，研究探讨了生物多样性和密度制约机制对于群落稳定性的影响。该类模型的特点是以捕食者-被捕食者的相对个体大小来决定摄食选择性，以此描述机会性捕食关系和食性转变等生态过程，这在常规的食物网研究中难以实现。此外，由于渔业中网具选择性也取决于个体大小，因此 SSM 为研究渔业选择性的生态影响提供了便捷的工具。

(4) 基于个体的模型 (Individual-based model, IBM) 或基于主体 (代理) 的模型 (Agent-based model, ABM)。该模型从个体水平构建了一种由底至顶的生态系统模拟方法。这类模型描述了个体的整个生活史动态，并基于一系列简单的个体行为或决策的规则模拟个体行为的变化对整个生态系统的影响。二者在模型构建思路基本上基本一致，其不同之处在于，ABM 以鱼群等超个体结构为模拟单元，其中的主体包含不同的属性特征以及行为模式，如繁殖和