

文章编号: 1674-5566(2023)06-1245-10

DOI: 10.12024/jsou.20230204097

头足类资源评估模型及其影响因素的研究进展

李 纲^{1,2,3}, 曹洋铭¹, 陈新军^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306)

摘 要: 头足类是海洋生态系统的重要组成部分,也是目前世界上最具开发潜力的渔业资源之一,对该资源进行科学评估是实现其可持续利用的关键。不同于传统的鱼类种群,头足类具有生命周期短、生长速度快、种群结构复杂等生物学特点,且其资源量极易受到海洋环境波动的影响,使得头足类种群动力学和资源评估研究与传统鱼类资源相比面临着更多困难和挑战。本文总结了头足类的生活史特征及其资源与海洋环境因子的关系对资源评估的影响,并梳理了主要评估模型对头足类资源评估的适用性。分析认为,当前经过改进的衰减模型和剩余产量模型应用最为广泛,但仍无法制定出具有时效性的渔业管理措施。为此,文章从提高输入参数的准确度和可靠性、开展长期系统的资源环境调查和开发新的评估模型等方面提出了优化头足类资源评估研究的建议。

关键词: 头足类; 资源评估模型; 影响因素

中图分类号: S 932 **文献标志码:** A

头足类隶属软体动物门(Mollusca),是海洋生态系统中承上启下的组成部分。全球头足类约有 800 种^[1],其广泛分布于太平洋、大西洋、印度洋及各国沿岸等海域^[2]。头足类被联合国粮农组织(FAO)认为是最具开发潜力的渔业资源之一^[3],其中柔鱼、枪乌贼、乌贼和蛸类的经济价值较高且资源量丰富。作为优质动物蛋白质的来源,头足类在世界海洋捕捞业中的地位越来越重要^[4],在被大规模商业捕捞的同时支撑了沿海手工渔业。1960 年以来,世界头足类捕捞产量以及占全球海洋捕捞总产量的比重呈现持续增长的趋势,并在 2014 年达到历史最高水平,为 485.9 万 t,占世界海洋捕捞产量的 5.2%^[5]。但受到捕捞和环境因素等影响,东南太平洋茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)和阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)两大经济物种的产量减少^[6-7],导致头足类总产量自 2015 年起呈现波动下降态势,于 2020 年降至 374.4 万 t^[5]。为确保头足类资源的可持续利用,如何对其进行科学评估与管理受到了世界各国学者的广泛关注。

渔业资源评估是基于生物学信息、渔业数据和调查数据等,利用数学模型和统计方法估算与种群相关参数,以回溯种群动态并预测不同管理策略下的资源动态、量化管理风险^[8]。但多数资源评估模型是基于鱼类开发的^[9],通常需要连续多个世代的样本数据,且以维持最大可持续产量(Maximum sustainable yield, MSY)作为管理目标。而头足类具有特定的生活史及生物学特征:生长速率快、生命周期短、繁殖后亲体死亡、种群结构复杂且资源极易受到环境影响^[10],这使得头足类资源评估中的不确定性增加。相比鱼类的资源评估模型的发展,头足类评估模型的开发及应用依旧有限,且缺乏系统地总结。为此,本文将对头足类资源评估研究产生影响的因素进行回顾,归纳与讨论目前国内外应用于头足类的资源评估方法,并根据不足提出今后研究的发展方向。

1 影响头足类资源评估的因素

头足类属于短生命周期物种且生长迅速。

收稿日期: 2023-02-24 修回日期: 2023-04-28

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD0901404)

作者简介: 李 纲(1978—),男,副教授,研究方向为渔业资源评估。E-mail: g-li@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

大多数商业开发种类的寿命约1年^[11],其中大型茎柔鱼(胴长>750 mm)个体的寿命可达2年^[6]。这给传统的以年为步长的年龄或体长结构资源评估模型带来了挑战。头足类的生长过程可基于 von Bertalanffy 方程、Logistic 方程、Schnute 方程等进行描述,但由于头足类生长速率受发育阶段和环境因素的影响,此类方程在进行体长-年龄转化时可能存在偏差^[10]。此外,角质颚、耳石和内壳等硬组织作为信息载体,被广泛应用于头足类年龄的准确鉴定^[12],但该方法成本较高,不适宜用于大批量的种群年龄鉴定研究。

头足类的种群结构复杂。从不同角度划分种群,如根据不同的产卵季节,可以将太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)划分为秋生群、冬生群和夏生群^[13];以空间分布和洄游路线为基础,阿根廷滑柔鱼可分为宜诺斯艾利斯-巴塔哥尼亚群(Bonaerensis-Northpatagonic Stock, BNS)、南巴塔哥尼亚种群(South Patagonic Stock, SPS)和南巴西群(Southern Brazil Stock, SBS)^[14];东南太平洋茎柔鱼可以依据性成熟体长,可分为3种表型组,赤道附近渔场为小型群体,智利专属经济区和外海以大型群体为主,秘鲁专属经济区和外海为3种群体混合分布^[6]。在实际生产作业中,各个群体可能同时被捕捞且群体组成比例存在显著年际变化^[6],对资源评估模型的构建造成了阻碍。

头足类具有明显的洄游行为。现有研究已初步掌握了剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*)、太平洋褶柔鱼和北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)的洄游路径^[13,15-16]。海流和环境变化是引导洄游的主要因素,比如黑潮流量和路径会导致柔鱼仔鱼的育肥场和索饵场的改变,亲潮势力的强弱也会对柔鱼产卵地点产生影响^[16]。目标物种洄游导致的迁入与迁出可能引起渔场内单位捕捞努力量渔获量(Catch per unit effort, CPUE)变动,对利用基于封闭种群假设的模型构成了限制。

头足类是典型的机会主义捕食者且具有明显的同种残食现象^[11],这是头足类捕食活动中一个突出的特点。当资源量上升时,因自食导致的密度制约死亡率会随之升高^[17],与传统资源评估模型中恒定自然死亡率的假设不相符,进而造成评估结果的偏差。

头足类资源量极易受到环境的影响。头足类主要分布于各个大洋的大陆架海域、高流速的西部边界流以及大尺度的沿岸上升流等区域性的重要大洋性生态系统中^[2]。虽然独特的海洋环境特点为头足类提供了适宜的栖息地和丰富的饵料,但它们对海洋环境极其敏感。ARKHIPKIN等^[6]指出,茎柔鱼对环境变化的响应是即刻的,不需要经过代际的积累。微弱的环境变化都会通过影响头足类的生活史过程来改变其补充量,而终生一次繁殖产卵策略又使得补充量直接决定了种群资源量。因此研究者们为探究资源量与海洋环境的关系,应充分考虑各环境因子对头足类各阶段资源量变动的的影响机制。当前普遍认为厄尔尼诺-南方涛动(ENSO)、太平洋年代际振荡(Pacific Decadal Oscillation, PDO)和北大西洋涛动(North Atlantic Oscillation, NAO)等大尺度气候因子会通过改变局部的海洋环境,继而影响头足类的资源量^[1]。在研究尺度扩大的同时,模型的应用也在不断地深入,以便达到更精准地预测头足类资源随环境及气候动态变化的目的(表1)。

2 头足类资源评估模型

1983年,FAO发表了有关头足类生物学、生态学和种群评估的研究报告^[26]。此后,随着头足类渔业的快速发展,其资源评估与管理越来越得以重视。目前,对于头足类资源评估的研究主要集中在经济性柔鱼类和近海蛸类,其他种类研究仍然处于起步阶段。应用于头足类资源的评估方法可分为两类:利用调查数据进行资源量估算,如扫海面积法、标志重捕法和声学调查法;利用渔业统计数据建立资源评估模型来得到资源状况和捕捞动态^[27]。本文对适用于头足类的资源评估模型进行总结归纳(表2)。

2.1 剩余产量模型(Surplus production model)

剩余产量模型又称生物量动态模型(Biomass dynamic model),特别适合对不易鉴别渔获物年龄或不易区分渔获物组成的渔业资源进行评估^[28]。该模型结构简单,仅需要一定时间序列的渔获量和捕捞努力量或CPUE的渔业统计数据即可得到生物学相关参数和渔业管理参数,但在数据缺乏下的渔业评估效果往往不亚于复杂模型^[8]。剩余生产模型的另一大优势体现在可以纳入各种形式的辅助信息以实现模型的改

进^[28]。当前头足类资源评估对数据的要求较低,能够通过动态地模拟出资源的总体趋势,因此被广泛且通过对非平衡剩余产量模型进行不断优化后,地应用于头足类资源评估研究中^[29-41]。

表 1 主要海洋环境因子对不同头足类资源量的影响

Tab. 1 Influence of mainly environmental variability on abundance of different kinds of cephalopod

种群 Species	环境因子 Environmental factors	研究方法 Research method	环境因子对资源量的影响 Impact of environmental factors on resources	文献 Reference
阿根廷滑柔鱼 SPS <i>Illex argentinus</i> SPS	产卵场海表面温度(SST)	线性模型	产卵场 SST 与资源补充量呈显著正相关	[18]
阿根廷滑柔鱼 SPS、BNS <i>Illex argentinus</i> SPS、BNS	索饵场和产卵场 SST	广义线性模型 (GLM)	SST 在 12~16 °C, 资源量随温度的升高而增加	[19]
中国枪乌贼 <i>Uroteuthis chinensis</i>	SST、叶绿素 a 质量浓度 (Chl.a)、海表面盐度 (SSS)	广义加性模型 (GAM)	对资源量的影响程度: SST>SSS>Chl.a	[20]
西北太平洋柔鱼 冬春生群 <i>Ommastrephes bartramii</i> winter-spring cohort	SST、SSS、海平面高度 (SLH)	贝叶斯算法	SST 和 SSS 是影响资源量的主要因素	[21]
西北太平洋柔鱼 <i>Ommastrephes bartramii</i>	SST、海表面高度 (SSH)、SSS、Chl.a	地理加权回归	资源量与环境因子存在空间异质性, 其中 SST 与资源量呈正相关, Chl.a 无显著影响, SSH 和 SSS 与资源量呈负相关	[22]
西北太平洋柔鱼 冬春生群 <i>Ommastrephes bartramii</i> winter-spring cohort	SST、海表面高度异常 (SSHA)、光合有效辐射 (PAR)	栖息地适宜性指数模型	资源量与 SST、PAR 呈正相关, 与 SSHA 呈负相关; 厄尔尼诺年的资源量水平较低, 中性年和拉尼娜年的资源量水平较高	[23]
东南太平洋茎柔鱼 <i>Dosidicus gigas</i>	索饵场和产卵场 SST、SSH、Chl.a、最适表层水温范围占总面积的比例	神经网络	温度偏高, 形成产卵场 P ₀ 比例大, 下一年的温度偏低, 则形成索饵环境较好, 使得资源量较高; SST、Chl.a、SSH 的变化均是资源补充量的“指示因子”	[24]
太平洋褶柔鱼 冬春生群 <i>Todarodes pacificus</i> winter-spring cohort	产卵场 Nino3.4 距平、PDO、SST、Chl.a、黑潮强弱指数 (KCA)	灰色系统模型	PDO 相较于其他环境因子对资源量影响的程度更强: 从暖期转为冷期, 资源量下降, 而从冷期转为暖期, 资源量回升	[25]

表 2 各模型所需数据及其应用于头足类的局限性

Tab. 2 Data requirements of models and limitations in application to cephalopods

模型名称 Models	所需数据 Data requirements	局限性 Limitations
剩余产量模型 Surplus production model	渔获量、资源丰度指数	头足类大多为一年生, 没有剩余群体, 评估得到的 MSY 存在不确定性 ^[57] 。
延迟差分模型 Delay-difference model	渔获量、资源丰度指数、增长率、补充量、自然死亡率	自然死亡率与日龄、捕食、温度等因素相关, 恒定自然死亡率的假设不适用于头足类。
衰减模型 Depletion model	渔获量、捕捞努力量、平均体重、自然死亡率	目前大多数头足类较难获得连续序列或长时间序列的个体体重数据。
年龄/体长世代分析 Cohort analysis/Length based Cohort Analysis	渔获量、自然死亡率、年龄/体长组成、生物学模型及其参数	头足类年龄鉴定的操作复杂, 成本较高 ^[10] 。且生长速率在不同环境和生命阶段存在差异, 体长-年龄转换存在不确定性。
胴长结构模型 Mantle length structured model	渔获量、资源丰度指数、自然死亡率、成熟度、体长-体质量关系	同一体长的头足类个体可能来自不同产卵季节的群体, 从而影响补充量的估计 ^[64] 。
生态通道模型 Ecopath with Ecosim	渔获量、生物量、生产量与生物量比例、生态营养级效率、食物构成的比例	海洋生态系统的复杂性使得头足类基础调查资料缺乏, 直接限制了模型的应用 ^[66] 。

分段生物量动态模型 (Two-stage biomass dynamic model) 所需的数据为渔获量、丰度指数和体长分布频率数据^[29], 其分别考虑了剩余产量

中的生长、自然死亡以及资源补充对种群数量的影响, 将种群动态模拟分为 0+ 和 1+ 两个不同年龄组的生物量来描述^[30], 可以充分反映补充和开发

使资源产生的潜在变化。分段生物量动态模型最初应用于欧洲枪乌贼(*Loligo vulgaris*)^[30],而后GRAS等^[31]利用该模型对英吉利海峡乌贼(*Sepia officinalis*)进行评估,发现补充量与产卵种群生物量无关,而是由于早期生活史过程中受到了海洋环境的影响,且与实际种群分析法(Virtual population analysis, VPA)的评估结果具有一致性。但该模型的假设限制于完全两年的生命周期,今后应予以修正以考虑到不同生命周期群体共存的情况^[29]。

基于环境因子的剩余产量模型(Environmentally dependent surplus production model, EDSP)最早于2005年由加拿大学者JACOBSON等^[32]提出。在头足类资源评估中,国际海洋考察理事会(ICES)最先利用该模型对加的斯湾真蛸资源进行研究,将降雨量代入产量模型中,极大地提高了模型拟合度^[33]。国内学者汪金涛^[34]则假设产卵场和索饵场的最适宜SST空间占比分别与环境容纳量 K 和内禀增长率 r 成正比,建立基于产卵、索饵和综合环境因子的剩余产量模型评估了3种大洋性柔鱼(柔鱼、阿根廷滑柔鱼、茎柔鱼),并再次证实EDSP模型优于传统剩余产量模型。该模型显著的特点在于充分考虑了海洋环境变化对资源量的影响,获得动态的生物学参考点使评估结果更符合实际渔业。然而,以往的研究中均只考虑了单一环境因子对资源量的影响,如何耦合多种环境因子以及最适宜环境的空间范围与 K 、 r 之间的关系利用何种数学模型来表达则需进一步研究。

渔获量-最大可持续产量(Catch-MSY)模型是Schaefer剩余产量模型的延伸,由MARTELL和FROESE于2013年设计开发并利用^[35]。Catch-MSY模型属于数据缺乏方法中仅渔获量模型(Catch-only methods, COMs),能有效地综合生物学和资源状况信息,例如起始年和终止年相对资源比率(B_{FYR}/K 和 B_{LYR}/K)^[36]。URÍAS-SOTOMAYOR等^[37]对1974—2012年墨西哥西北部茎柔鱼进行资源评估得到MSY,研究认为捕捞因素相较于厄尔尼诺等现象对生物量的影响更大。Catch-MSY模型基于平衡性假设,即捕捞力量的增加总能使资源达到新的平衡,但 K 的上限难以估计,导致该方法受到争议。

CMSY模型采用蒙特卡罗方法对Catch-MSY

模型的系统偏差进行修正,解决了资源相对较低的规模($B < 0.25B_0$)下会高估生产力的缺点^[37]。与Catch-MSY模型相比,CMSY模型能依据参数 r 的相关信息,限制 K 的先验分布,同时提出使用更为稳定的几何平均数描述模型的输出结果^[38],以得到各生物学参考点。WANG等^[39]利用CMSY模型评估1988—2017年对马暖流区域的剑尖枪乌贼,结果发现该资源量持续下降,已处于严重过度捕捞,且在REN等^[40]研究中采用该模型发现了相同的结果。而CMSY模型通常无法给予头足类准确的管理建议与资源变动的原因,如受环境影响或捕捞努力量下降等,并且对于资源量正在恢复的物种,更高的渔获量会被解释为捕捞死亡率增加。因此,当数据仅有渔获量时间序列的情况下,可以采取集合模型,即结合多个COMs获得更加完整的资源评估^[41]。

2.2 延迟差分模型(Delay-difference model, D-DM)

延迟差分模型被认为是剩余产量模型和年龄结构模型之间的“桥梁”,在剩余产量模型的基础上增加自然死亡率、生长率和补充量等参数,并且通过对生长率、存活率、繁殖力和选择性进行条件设定从而避免了年龄结构模型需要复杂的数据结构^[42]。传统的D-DM模型建立在离散型的时间序列数据上,在假设自然死亡率不变的同时将补充年龄以上群体的捕捞死亡率看成独立的,即补充年龄及以上的个体有相同的年存活率,未充分考虑生物过程的时间延迟效应^[29]。连续型延迟差分模型(Continuous delay-difference model, CTD-DM)弥补了这一不足,尤其在对一些时间上连续繁殖、具有高捕捞死亡系数或者在空间站点上呈现出不断混合的种群进行评估时更具优势^[43]。LIAO等^[44]评估了西北太平洋柔鱼冬春生群体的资源状况,并发现CTD-DM相较于剩余产量模型更佳。该模型对头足类资源评估具有一定的可行性,但当前应用较少,仍需做进一步研究与探讨。

2.3 衰减模型(Depletion model)

Delury衰减模型属于闭合系统模型,只涉及了种群丰度和自然死亡系数,能够估算出初始资源量和可捕系数,在数据有限的情况下是评估头足类资源较为成功的方法^[45],但该模型存在一定的缺陷:无法计算生物学参考点、对自然死亡率极

其敏感且没有考虑环境因子对资源量变动的影
响^[46]。Delury 衰减模型必须满足以下假设条
件^[46]:种群是封闭的,迁入和迁出均可忽略不
计;捕捞渔获率和CPUE呈线性关系;捕捞会导致资源
量出现明显的下降;自然死亡率和可捕系数是恒
定的。在模型假设条件均不能满足时,可以建立
贝叶斯层次 Delury 衰减模型进行资源评估并提高
参数估计的精度^[47],CAO等^[48]和DING等^[49]对西北
太平洋柔鱼冬春生西部群体进行了评估,研究表
明该模型比非层次模型结果更加可靠,2010年资
源受到过度捕捞后始终处于相对较低的水平。

然而,头足类种群通常不满足封闭种群的假
设。已有研究表明,连续脉冲式的补充会导致渔
季后期的CPUE上升,因此PAYÁ^[50]将衰减模型
推广到开放系统,开发了具有连续补充脉冲的衰
减模型。随后ROA-URETA在此模型基础上纳入
平均体质量数据,提出了广义衰减模型^[51],考虑
开放种群的同时还修正了渔获量与捕捞努力量
和种群数量之间的非线性关系,从而考虑了
hyper-stability等现象。广义衰减模型允许同时
对多个船队分为年内和多年的数据进行建模,前
者是基于单个捕鱼季内每天或每周的数据,而后
者是基于长时间序列内每月的数据开展资源评
估^[51]。MAYNOU^[52]应用多年度广义衰减模型评
估西地中海乌贼,结果表明2000—2013年期
间的捕捞死亡率较低,但生物量下降。此类模型
可通过计算逃逸率以确定可持续资源量的阈
值^[45],但由于无法得到生物学参考点,当前科
学家致力于将其与剩余产量模型相结合来弥
补这一缺陷。

2.4 年龄结构模型

年龄结构的世代分析(Cohort analysis, TCA)
是POPE对VPA的改良^[53],提出了有关年初和
年末资源残存尾数之间关系的近似方程,大大
简化了迭代计算。模型需要假设自然死亡系数
及每个世代最大龄个体的捕捞死亡系数或资源
量^[28],从而利用逆推的方式反演种群演化历史,
使得由于捕捞死亡系数初值而引起各估计值的
相对误差会一直减少,这是与以顺算方式的VPA
最大不同之处。当累计死亡系数特别大时,TCA
具有较好的评估效果,但其忽略了渔获量数据
的误差,并且需要先估算开发率来设置最大年
龄组的捕捞死亡系数和资源量^[54],头足类短
时间序列的数据会增加模型参数估计难度。为
此,ROYER

等^[55]尝试对该模型进行改造,将年龄转变为
月龄成功评估了福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*)
和欧洲枪乌贼资源。

为了得到生物学参考点,TCA常与单位补
充量渔获量(Yield per recruitment, YPR)和
单位补充量产卵量(Egg per recruitment, EPR)
模型相结合。YPR模型可以估计开捕年龄与
开发率对产量的影响,但其忽视了亲体量与补
充量关系的存在,当亲体量下降到一定程度时,
补充量也会随之下降,甚至可能出现补充失败
从而导致资源崩溃^[56]。产卵量直接与补充量
相关,因此在具有相关生物学数据的条件下,即
可采用EPR模型。曹杰等^[57]基于TCA和YPR
模型的西北太平洋柔鱼冬春生西部群体资源
评估结果显示,若维持 M 为0.06/10 d时的捕
捞死亡系数,至2020年该资源都能处于稳定状
态。

2.5 体长结构模型

体长结构的世代分析(Length based cohort
analysis, LCA)是将TCA模型中,考查资源数
量变动的单位改变为各个体长间隔所历经的
时间,即以体长来代替TCA中的年龄,从而有
效地利用渔获体长测定的数据^[58]。FRANCISCO
等^[59]利用LCA以及Thompson和Bell模型评
估了墨西哥玛雅蛸(*Octopus maya*)的种群动
态,发现该资源于20世纪90年代中期已被充
分开发。

胴长结构模型(Mantle length structured
model/size-structured model)用于估计资源
丰度、补充量和死亡率^[60],能充分体现头足
类资源动态随胴长的差异性。利用生长方程
或作为参数由模型直接估计来构造生长矩阵
(Growth matrix)^[61],以此更新种群胴长组的
分布,并通过设置胴长权重系数还可以得到不
同胴长时的自然死亡率^[62]。胴长结构模型目
前更多地应用于茎柔鱼^[61-63],XU等^[63]通过
以月为时间步长提高了该模型对赤道海域茎
柔鱼资源评估的适用性。

相对于年龄,头足类体长数据便于获取且
准确性更高,但是同一体长的个体可能来自
于不同产卵季节的群体,从而影响资源补充量
的估计^[64]。因此目前在头足类资源评估中,
体长结构模型比年龄结构模型的应用要少,还
有待深入研究。

2.6 基于生态系统的模型

生态通道模型(Ecopath with ecosim, EwE)
通过输入各功能组生物学和捕捞的关键数据
构建

生态系统的物质平衡模型来估算物种生物量,可用于分析生态系统结构、渔业管理政策和环境干扰对生态系统的影响^[65],并量化其动态变化。鉴于海洋生态系统的复杂性,此类模型所需数据往往会缺失,固有误差远高于单物种评估模型^[66],较难实现综合生态系统评估(Integrated-ecosystem-assessment, IEA),所以应用较少。BĂNARU等^[67]利用Ecopath模型的研究认为地中海西北部海洋生态系统已被集中开发,其中章鱼类的生物量为0.04 t/km²,乌贼和鱿鱼类生物量为0.02 t/km²。

3 总结与展望

综上所述,目前应用于头足类的资源评估模型主要为经过改进后的衰减模型和剩余产量模型,其中衰减模型能基本描述头足类的种群动态,估计的资源留存率其资源管理有一定指导意义,而剩余产量模型可以非常方便地融入各种额外信息以实现模型优化,并估算生物学参考点对资源开发状况做出判断^[10]。此外,其他评估模型也在不断完善发展,但其研究水平和应用情况仍然落后于有鳍鱼类,主要原因有:(1)头足类的生活史模式不同于长生命周期鱼类,现有资源评估模型的假设大多数与头足类生物学实际不符,所需数据难以满足;(2)头足类相关研究发展起步较晚,生活史过程、洄游分布规律和产卵场调查等研究尚不深入;(3)头足类多为一年生且终生一次繁殖产卵,种群资源量完全取决于补充量,而其早期生活史阶段极易受到环境的影响,当前仍缺乏对该阶段影响机制的研究;(4)声学调查作为新的评估方法已逐渐应用于头足类,但由于头足类无鳔使得声波辐射强度较弱,其准确性受限于目标强度和噪音剔除的影响^[27]。

鉴于上述问题,为了更加科学地开展头足类资源评估,今后应从以下几个方面进行研究:(1)提高输入参数的准确度和可靠性。考虑到实际生产作业中,传统渔捞日志瞒报、误报等现象时有发生,且数据的反馈存在迟滞性,而通过推行实施电子渔捞日志系统,有助于提高渔获量等数据的实时获取并提高准确性;由于各国不同的作业时间、区域以及船舶特性等因素,CPUE标准化结果可能存在差异,因此,应通过区域渔业管理组织推进与各国建立数据交换平台,并优化

CPUE标准化方法,减少资源丰度指数的误差;加强对目标物种的生长、摄食、繁育、洄游路线等的科学研究,从而在生物学参数估计中提供更加准确的先验信息;(2)开展长期系统的资源环境调查。头足类资源丰度、补充量和空间分布极易受到海洋环境的影响^[18-25],特别是在最为脆弱、敏感的早期生活史阶段,同时,大洋性经济头足类往往存在远距离洄游,涉及到更加多变的环境条件。为此,在今后的研究中,可以结合物理海洋学等多学科对头足类与环境的关系进行全面的调查研究,充分了解海洋水动力学以及水文理化因子对头足类生活史过程的影响;(3)开发新的评估模型。针对头足类的种群动力学过程,未来可将环境因子综合纳入评估模型中,例如在对美洲螯龙虾的资源评估时利用了基于栖息地适宜性指数的体长结构模型^[68];构建时空评估模型框架可以确定种群动态以及空间分布,当前已成功应用于雪蟹和北极甜虾两个不同生活史特征的物种^[69],而头足类存在不同海区种群间的洄游交换,未来要考虑在资源评估模型中引入空间异质性相关参数;以年尺度的水平对头足类资源进行评估与管理,其时效性严重滞后且对指导渔业管理的作用有限,因此,应考虑从提高模型时间精度入手对模型进行改进。同时,充分探究头足类对整个生态系统的影响,开发基于经济和生态系统相结合的模型以达到综合评价资源现状的目的,从而制定出科学且动态的渔业管理计划,实现头足类资源的可持续开发利用。

参考文献:

- [1] RODHOUSE P G K, PIERCE G J, NICHOLS O C, et al. Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries [J]. *Advances in Marine Biology*, 2014, 67: 99-233.
- [2] NESIS K N. Distribution of recent Cephalopoda and implications for Plio-Pleistocene events [J]. *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*, 2003, 3: 199-224.
- [3] 陈新军, 韩保平, 刘必林, 等. 世界头足类资源及其渔业 [M]. 北京: 科学出版社, 2013: 65-68.
CHEN X J, HAN B P, LIU B L, et al. World cephalopod resources and fisheries [M]. Beijing: Ocean Press, 2013: 65-68.
- [4] 陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策 [J]. *上海海洋大学学报*, 2019, 28(3): 321-330.

- CHEN X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 321-330.
- [5] FAO. Food and agriculture organization of the united nations' fisheries database: global production statistics 1950-2019 [DB/OL]. https://www.fao.org/fishery/statistics-query/en/global_production.
- [6] ARKHIPKIN A, ARGÜELLES J, SHCHERBICH Z, et al. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2015, 72(3): 400-409.
- [7] CHEMSHIROVA I, HOVING H J, ARKHIPKIN A. Temperature effects on size, maturity, and abundance of the squid *Illex argentinus* (Cephalopoda, ommastrephidae) on the Patagonian shelf [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2021, 255: 107343.
- [8] 官文江, 田思泉, 朱江峰, 等. 渔业资源评估模型的研究现状与展望 [J]. 中国水产科学, 2013, 20(5): 1112-1120.
- GUAN W J, TIAN S Q, ZHU J F, et al. A review of fisheries stock assessment models [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(5): 1112-1120.
- [9] 陈新军, 曹杰, 田思泉, 等. 鱿鱼类资源评估与管理研究现状 [J]. 上海海洋大学学报, 2009, 18(04): 495-501.
- CHEN X J, CAO J, TIAN S Q, et al. Review on stock assessment and management of the squids [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2009, 18(04): 495-501.
- [10] ARKHIPKIN A I, HENDRICKSON L C, PAYÁ I, et al. Stock assessment and management of cephalopods: advances and challenges for short-lived fishery resources [J]. ICES Journal of Marine Science, 2021, 78(2): 714-730.
- [11] BOYLE P, RODHOUSE P. Cephalopods: ecology and fisheries [M]. Oxford: Wiley-Blackwell, 2008: 1-6.
- [12] 刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 利用角质颚研究头足类的年龄与生长 [J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(6): 930-936.
- LIU B L, CHEN X J, FANG Z, et al. Study of age and growth of cephalopod using their beaks [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(6): 930-936.
- [13] KIYOFUJI H, SAITOH S I. Use of nighttime visible images to detect Japanese common squid *Todarodes pacificus* fishing areas and potential migration routes in the Sea of Japan [J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 276: 173-186.
- [14] ARKHIPKIN A I. Age and growth of the squid (*Illex argentinus*) [J]. Frente Marítimo, 1990, 6: 25-35.
- [15] YAMAGUCHI T, KAWAKAMI Y, MATSUYAMA M. Migratory routes of the swordtip squid *Uroteuthis edulis* inferred from statolith analysis [J]. Aquatic Biology, 2015, 24(1): 53-60.
- [16] CHEN X J, CAO J, CHEN Y, et al. Effect of the Kuroshio on the spatial distribution of the red flying squid *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean [J]. Bulletin of Marine Science, 2012, 88(1): 63-71.
- [17] 韩飞, 陈新军, 林东明, 等. 东太平洋赤道海域茎柔鱼体征生长及生殖投入 [J]. 水产学报, 2019, 43(12): 2511-2522.
- HAN F, CHEN X J, LIN D M, et al. Body condition and reproductive investment of *Dosidicus gigas* in the equatorial waters of eastern Pacific Ocean [J]. Journal of Fisheries of China, 2019, 43(12): 2511-2522.
- [18] 王越, 汪金涛, 陈新军, 等. 福克兰海域阿根廷滑柔鱼资源丰度年间变化与其栖息地海表温度的关系 [J]. 海洋湖沼通报, 2021, 43(5): 109-114.
- WANG Y, WANG J T, CHEN X J, et al. Interannual change of *Illex argentinus* abundance and its relationship with sea surface temperature in Falkland Waters [J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2021, 43(5): 109-114.
- [19] 陆化杰, 陈新军, 曹杰, 等. 中国大陆阿根廷滑柔鱼鱿钓渔业 CPUE 标准化 [J]. 水产学报, 2013, 37(6): 951-960.
- LU H J, CHEN X J, CAO J, et al. CPUE standardization of *Illex argentinus* for Chinese Mainland squid-jigging fishery in the southwest Atlantic Ocean [J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(6): 951-960.
- [20] WANG D L, YAO L J, YU J, et al. The role of environmental factors on the fishery catch of the squid *Uroteuthis chinensis* in the Pearl River Estuary, China [J]. Journal of Marine Science and Engineering, 2021, 9(2): 131.
- [21] CAO J, CHEN X J, CHEN Y, et al. Generalized linear Bayesian models for standardizing CPUE of *Ommastrephes bartramii* for Chinese squid-jigging fishery in northwest Pacific Ocean [J]. Scientia Marina, 2011, 75(4): 679-689.
- [22] FENG Y J, LIU Y, CHEN X J. Modeling monthly spatial distribution of *Ommastrephes bartramii* CPUE in the northwest Pacific and its spatially nonstationary relationships with the marine environment [J]. Journal of Ocean University of China, 2018, 17(3): 647-658.
- [23] YU W, CHEN X J, ZHANG Y, et al. Habitat suitability modelling revealing environmental-driven abundance variability and geographical distribution shift of winter-spring cohort of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean [J]. ICES Journal of Marine Science, 2019, 76(6): 1722-1735.
- [24] 汪金涛, 陈新军, 高峰, 等. 基于环境因子的东南太平洋茎柔鱼资源补充量预报模型研究 [J]. 海洋与湖沼,

- 2014, 45(6): 1185-1191.
- WANG J T, CHEN X J, GAO F, et al. Fish recruitment forecasting for *Dosidicus gigas* based on multi-environmental factors in the Southeastern Pacific [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2014, 45 (6) : 1185-1191.
- [25] 解明阳, 陈新军, 汪金涛. 基于灰色系统的太平洋褶柔鱼冬春生群资源丰度变化研究[J]. *海洋渔业*, 2018, 40 (6): 641-648.
- XIE M Y, CHEN X J, WANG J T. On changes of abundance index of winter-spring cohort of *Todarodes pacificus* in the Northwest Pacific based on grey system theory[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(6): 641-648.
- [26] CADDY J F. The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks [M]//CADDY J F. *Advances in Assessment of World Cephalopod Resources*. Rome: FAO Fisheries Technical Paper, 1983: 416-449.
- [27] ARKHIPKIN A I, RODHOUSE P G K, PIERCE G J, et al. World squid fisheries[J]. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2015, 23(2): 92-252.
- [28] HILBORN R, WALTERS C. *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty*[M]. New York: Chapman & Hall, 1992: 67-69.
- [29] ALEMANY J, RIVOT E, FOUCHER E, et al. A Bayesian two-stage biomass model for stock assessment of data-limited species: An application to cuttlefish (*Sepia officinalis*) in the English Channel [J]. *Fisheries Research*, 2017, 191: 131-143.
- [30] ROEL B A, BUTTERWORTH D S. Assessment of the South African Chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii*: Is disturbance of aggregations by the recent jig fishery having a negative impact on recruitment?[J]. *Fisheries Research*, 2000, 48(3): 213-228.
- [31] GRAS M, ROEL B A, COPPIN F, et al. A two-stage biomass model to assess the English Channel cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) stock [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2014, 71(9): 2457-2468.
- [32] JACOBSON L D, BOGRAD S J, PARRISH R H, et al. An ecosystem-based hypothesis for climatic effects on surplus production in California sardine (*Sardinops sagax*) and environmentally dependent surplus production models [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2011, 62(8): 1782-1796.
- [33] ICES. Report of the Working Group on Cephalopod Fisheries and Life History (WGCEPH)[R]. Lisbon: ICES Document CM, 16-19 June 2014, Portugal. 2014.
- [34] 汪金涛. 大洋性经济柔鱼类渔情预报与资源量评估研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- WANG J T. Fishery forecasting and stock assessment for commercial oceanic ommastrephid squid [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015.
- [35] MARTELL S, FROESE R. A simple method for estimating MSY from catch and resilience [J]. *Fish and Fisheries*, 2013, 14(4): 504-514.
- [36] SHI Y C, HUA C X, ZHU Q C, et al. Applying the Catch-MSY model to the stock assessment of the northwestern Pacific saury *Cololabis saira* [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2020, 38(6): 1945-1955.
- [37] URÍAS-SOTOMAYOR R, RIVERA-PARRA G I, MARTÍNEZ-CORDERO F J, et al. Stock assessment of jumbo squid *Dosidicus gigas* in northwest Mexico[J]. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 2018, 46 (2) : 330-336.
- [38] FROESE R, DEMIREL N, CORO G, et al. Estimating fisheries reference points from catch and resilience [J]. *Fish and Fisheries*, 2017, 18(3): 506-526.
- [39] WANG Y C, LIANG C, WANG Y B, et al. Stock status assessments for 12 exploited fishery species in the Tsushima Warm current region, Southwest Japan and East China, using the CMSY and BSM Methods[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 640.
- [40] REN Q Q, LIU M. Assessing northwest Pacific fishery stocks using two new methods: the Monte Carlo Catch-MSY (CMSY) and the Bayesian Schaefer model (BSM) [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 430.
- [41] FREE C M, JENSEN O P, ANDERSON S C, et al. Blood from a stone: performance of catch-only methods in estimating stock biomass status [J]. *Fisheries Research*, 2020, 223: 105452.
- [42] PUNT A E, HUANG T, MAUNDER M N. Review of integrated size-structured models for stock assessment of hard-to-age crustacean and mollusc species [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2013, 70(1): 16-33.
- [43] 张魁, 许友伟, 廖宝超. 基于连续型时滞差分模型的南大西洋长鳍金枪鱼资源评估[J]. *海洋湖沼通报*, 2020 (1): 115-123.
- ZHANG K, XU Y W, LIAO B C. Stock assessment of southern Atlantic albacore fishery based on the continuous time delay-difference model [J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2020(1): 115-123.
- [44] LIAO B C, LIU Q, WANG X H, et al. Application of a continuous time delay-difference model for the population dynamics of winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*, Lesueur 1821) in the Northwest Pacific Ocean [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2016, 96(7): 1527-1534.
- [45] CHEN X J, CHEN Y, TIAN S Q, et al. An assessment of the west winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean [J]. *Fisheries Research*, 2008, 92(2/3): 221-230.

- [46] MORALES-BOJÓRQUEZ E, HERNÁNDEZ-HERRERA A, CISNEROS-MATA M Á, et al. Improving estimates of recruitment and catchability of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico [J]. *Journal of Shellfish Research*, 2008, 27(5): 1233-1237.
- [47] MCALLISTER M K, HILL S L, AGNEW D J, et al. A Bayesian hierarchical formulation of the De Lury stock assessment model for abundance estimation of Falkland Islands' squid (*Loligo gahi*) [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2004, 61 (6) : 1048-1059.
- [48] CAO J, CHEN X J, TIAN S Q. A Bayesian hierarchical DeLury model for stock assessment of the west winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwest Pacific Ocean [J]. *Bulletin of Marine Science*, 2014, 91(1): 1-13.
- [49] DING Q, CAO J, CHEN X J. Stock assessment of the western winter-spring cohort of *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean using a Bayesian hierarchical DeLury model based on daily natural mortality during 2005-2015 [J]. *Scientia Marina*, 2019, 83(2): 155-166.
- [50] PAYÁ I. Fishery Report, *Loligo gahi*, Second Season 2009 [J]. *Fishery Statistics, Biological Trends, Stock Assessment and Risk Analysis*. Falkland Islands Fisheries Department, Stanley, Falkland Islands, 2009: 48.
- [51] ROA-URETA R H. Modelling in-season pulses of recruitment and hyperstability-hyperdepletion in the *Loligo gahi* fishery around the Falkland Islands with generalized depletion models [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2012, 69(8): 1403-1415.
- [52] MAYNOU F. Application of a multi-annual generalized depletion model to the assessment of a data-limited coastal fishery in the western Mediterranean [J]. *Scientia Marina*, 2015, 79(2): 157-168.
- [53] POPE J G. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis [J]. *ICNAF Research Bulletin*, 1972, 9(10): 65-74.
- [54] MAGNUSSON A, HILBORN R. What makes fisheries data informative? [J]. *Fish and Fisheries*, 2007, 8 (4) : 337-358.
- [55] ROYER J, PÉRIÈS P, ROBIN J P. Stock assessments of English Channel loliginid squids: updated depletion methods and new analytical methods [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2002, 59(3): 445-457.
- [56] 张畅, 陈新军. 澳洲鲭太平洋群系的资源评估与管理策略 [J]. *水产学报*, 2020, 44(2): 206-212.
ZHANG C, CHEN X J. Management and assessment of spotted mackerel (*Scomber australasicus*) biomass in the Pacific Ocean [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44 (2): 206-212.
- [57] 曹杰, 陈新军, 田思泉, 等. 基于世代分析法的西北太平洋柔鱼冬春生西部群体资源评估 [J]. *中国海洋大学学报 (自然科学版)*, 2010, 40(3): 37-42.
- CAO J, CHEN X J, TIAN S Q, et al. Assessment of western winter-spring stock of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific ocean based on cohort analysis [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2010, 40(3): 37-42.
- [58] JONES R. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data (with notes on VPA [Virtual Population Analysis] and cohort analysis) [J]. *FAO Fisheries Technical Paper (FAO)*, 1984, 256.
- [59] ARREGUÍN-SÁNCHEZ F, SOLÍS-RAMÍREZ M J, DE LA ROSA M E G. Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of Mexico [J]. *Revista de Biología Tropical*, 2000, 48(2/3): 323-331.
- [60] SULLIVAN P J, LAI H L, GALLUCCI V F. A catch-at-length analysis that incorporates a stochastic model of growth [J]. *Canadian journal of Fisheries and aquatic Sciences*, 1990, 47(1): 184-198.
- [61] MORALES-BOJÓRQUEZ E, NEVÁREZ-MARTÍNEZ M O. Catch-at-size analysis for *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California, Mexico in 1996-2002 [J]. *Fisheries Research*, 2010, 106(2): 214-221.
- [62] MORALES-BOJÓRQUEZ E, PACHECO-BEDOYA J L. A mantle length structured stock assessment model for the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, fishery of the Ecuadorian Pacific: a limited data approach [J]. *Marine Biology Research*, 2017, 13(4): 417-428.
- [63] XU L L, LI G, WANG J Q, et al. Using a size-structure model to assess the Jumbo flying squid in the equatorial waters [R]. *La Havana: The seventh Scientific Committee Meeting of SPRFMO, 7-12 October 2019, Cuba*. 2019.
- [64] ARKHIPKIN A, JEREB P, RAGONESE S. Growth and maturation in two successive seasonal groups of the short-finned squid, *Illex coindetii* from the Strait of Sicily (central Mediterranean) [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57(1): 31-41.
- [65] 冯慧丽, 朱江峰, 陈彦. 基于 Ecopath 的热带东太平洋生态系统模型构建及其比较 [J]. *上海海洋大学学报*, 2019, 28(6): 921-932.
- FENG H L, ZHU J F, CHEN Y. Construction and historical comparison of ecosystem structure of the eastern tropical Pacific Ocean based on Ecopath model [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(6): 921-932.
- [66] LINK J S, IHDE T F, HARVEY C J, et al. Dealing with uncertainty in ecosystem models: the paradox of use for living marine resource management [J]. *Progress in Oceanography*, 2012, 102: 102-114.
- [67] BĂNARU D, MELLON-DUVAL C, ROOS D, et al. Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem

- (north-western Mediterranean Sea) and fishing impacts [J]. *Journal of Marine Systems*, 2013, 111-112: 45-68.
- [68] TANAKA K R, CAO J, SHANK B V, et al. A model-based approach to incorporate environmental variability into assessment of a commercial fishery: a case study with the American lobster fishery in the Gulf of Maine and Georges Bank[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2019, 76(4): 884-896.
- [69] CAO J, THORSON J T, PUNT A E, et al. A novel spatiotemporal stock assessment framework to better address fine-scale species distributions: development and simulation testing[J]. *Fish and Fisheries*, 2020, 21(2): 350-367.

A brief review of stock assessment methods for cephalopod and related influencing factors

LI Gang^{1,2,3}, CAO Yangming¹, CHEN Xinjun^{1,2,3}

(1. *College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China*; 2. *Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China*; 3. *National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai 201306, China*)

Abstract: Cephalopod holds significant importance in marine ecosystems as it occupies a wide range of trophic level in the marine food web and has a high production to biomass ratio. As a source of high-quality animal protein, cephalopod has become one of the world's most exploitable fishery resources, landings of which have increased rapidly in recent decades. In contrast to traditional fish stocks, cephalopod has a variety of special biological characteristics, including short life cycle, rapid growth rate, and complex population structure. Furthermore, the biomass of cephalopod is highly susceptible to fluctuations in the marine environment, making the study of cephalopod population dynamics and stock assessment more difficult and challenging than for traditional fish stocks. That is because most assessment models assume the existence of multiple year classes and population dynamics associated with iteroparity. This paper provided an overview of the life history characteristics of cephalopod and the relationship between its resources and marine environmental factors; teased out the suitability of stock assessment models applied to cephalopod, such as the surplus production model, delay-difference model, depletion model, age structure model, etc.; and pointed out the problems and limitations of the current research on cephalopod stock assessment. Therefore, based on the comprehensive analysis conducted, it can be concluded that the research is still in its preliminary stage. The improved depletion model and surplus production model are the most commonly used, but neither is able to develop time-sensitive fisheries management measures. We finally proposed the development direction for optimizing the research on cephalopod stock assessment from the following three aspects: improving the accuracy and reliability of input parameters, conducting long-term systematic investigations of environment and resources, and developing new assessment models.

Key words: cephalopod; stock assessment models; influencing factors