模仿實物的原形,按一定的比例縮小製成的樣品稱之為模式。在科學上,模式為系統或過程之簡化描述方式,以便了解複雜之狀態,並加以預測 (Odum, 1975)。其中數學模式 (mathematical model)可廣泛運用於預測生態系之狀況 (May, 1981)。依模式的性質可分為預算模式 (budget model)、過程模式 (process model)、系統模式 (system model)以及偵測模式 (prognostic model) (Jorgensen, 1988)。又依模式之建構方式可概分為:較注重描述觀察值,而不解釋及過程中內涵機制之經驗模式 (empirical model),以及用符號表達其存在系統中調節機制之經驗模式 (conceptual model) (Parysow and Gertner, 1997)。而一個良好的生態系模式 (ecological model) 必須能對生態系有所了解,並作為可對生態系有更深入的認知工具 (Jorgensen, 1992b 1997, Jorgensen et. al., 1995)。

生態系模式必須經由相互比較才能顯現出一個生態系的特性(林和楊,2001)。Baird 與 Ulanowicz (1993)將英國的 Ythan Estuary、荷蘭的 Ems Estuary 及南非的 Swartkop Estuary、Kromme Estuary 等四個河口生態系,利用網絡分析所得的結果資料相互比較,發現表面上這四個雖然同樣是會受潮汐的影響、同樣有鹽分分布的梯度現象、同樣有鹽澤平原存在的河口生態系,但實際上分析結果顯示,在營養階層的構造與傳輸效益、能量流的循環效率及生態系的成熟度等生態特質呈現不相同的狀態。Pranovi 等人

(2003)在義大利 Venice lagoon 建構三個不同時期的生態系模式並加以比較,結果發現此生態系之能量流動為蜂腰控制 (wasp-waist control),即大部分能量的傳輸是由馬尼拉蛤來維持。同時也對當地漁業進行時間動態模擬,結果顯示當地需要一個降低漁獲壓力之經營管理策略來限制目前過多的漁獲量,以維持生態結構之穩定。

國內有數個利用 ECOPATH 軟體建構生態系模式之研究, (Lin et. al., 1999)建構七股潟湖生態系模式,並分析生態結構。結果發現草食性浮游動 物的生物量及能量流最高,且對其它生物群的營養衝擊影響也最大。另外 (Lin et. al., 2001)還使用 NETWRK 軟體進一步分析七股潟湖營養階層的構 造及物質流量的傳輸功能,結果認為高營養鹽的輸入所造成浮游植物高生 產力及短而直接的傳輸路徑,是造成該地區高漁獲量的機制。黃 (1998)利 用 ECOPATH 軟體對淺坪式虱目魚池養殖系統進行平衡狀態之分析,結果 顯示該系統的物質及能量間流動穩定,但能量的利用尚未達到最高點,因 此藉由軟體的模擬,提出進一步提升虱目魚池養殖效能的方法。另外曾 (2000)在北部的翡翠水庫以 ECOPATH 軟體進行生態的模擬,建構水庫之生 態系模式,作為水質保全和監測方面之參考。李 (2003)利用在國聖灣建構 出之生態系模式,來模擬核電廠溫排水對生態系的衝擊,結果發現核電廠 僅影響生態系局部範圍,對生態系整體影響並不大。生態系模式不只應用 於水域生態, 蔡 (2000)亦利用 Ecopath with Ecosim 軟體建構惠蓀林場紅檜 人工林與闊葉樹次生林之森林生態系模式,並比較其生態系特質之變化, 以作為經營管理之參考依據。

潟湖是具有高生產量及高漁獲量的生態系 (Nixon, 1982)。大鵬灣為位 於台灣西南部屏東縣內,與台南七股潟湖並為台灣兩大潟湖。在西元 2002 年前,養蚵及箱網養殖漁業林立於灣內。外圍遍布漁塭之廢水大部分流入 大鵬灣中。西元 1997 年底政府成立「大鵬灣風景區管理處」, 並規劃轉式 為休閒觀光用途。因此,灣內所有漁業活動將被禁止,箱網養殖、蚵架及 水上餐廳等設施也要移除,以便觀光旅遊的開發。由於貝類能改善藻華危 害,吸附顆粒態營養物質 (Dame and Dankers, 1998; Hammer, 1996),及污染 物 (Ressell et. Al., 1983), 可減緩其他漁業及人為活動對水域造成的衝擊, 可視為維護水質的有效方法 (Songsanglinda, 2000; Kaiser, 2001)。但貝類養 殖所增加的底質營養鹽,能促使浮游藻類生長 (Sornin et. al., 1990; Songsanjinda et al., 2000)。而貝類直接經由分泌作用 (excretion)所排出的 NH₄⁺也能直接促進浮游藻類生長 (Dame et. al., 1989; Mazouni et. al., 1996; Pietros and Rice, 2003)及附生藻類生長 (Lapointe et. al., 1981)。因此,拆除 蚵架對於大鵬灣整體的影響是未知的。所以利用宏觀的角度探討能量流動 及生態系結構之變化,可藉由模式來模擬及預測。

本研究之目的如下:

(1). 利用 Ecopath 建構大鵬灣生態系模式,探討生態系物質能量之結構與傳

輸功能。進一步,與國內外河口與潟湖之生態系模式比較,以瞭解生態 系特質與能量循環之差異。

- (2). 利用 Ecosim 與 Ecospace 模擬拆除蚵架後各生物群生物量,及生態系結構與功能之變化。
- (3). 搜尋不同漁獲壓力下,大鵬灣之最佳經營管理策略。

地點與方法

1. 研究地點

大鵬灣位於台灣西南部屏東縣東港鎮和林邊鄉交界處,面積 5.32 km²,水體積 11×10⁶ m³,深度由 1 m 至 6 m 深不等,平均深度為 2.2 m,對外海有一個潮口交換海水 (圖 1)。灣內充滿養殖牡蠣的蚵架,周圍被漁塭所圍繞,漁塭的養殖廢水大部分經由位在潟湖內部的林邊大排排放。氣候明顯分成冬乾夏濕兩季,濕季為五月至九月,平均溫度 32 ℃,平均水體交換時間為 7 天,乾季為十月至隔年四月,平均溫度 22 ℃,平均水體交換時間為 13 天 (Hung and Hung 2003)。水體滯留率由外部(潮口)到內部漸增,水體營養鹽濃度,浮游藻生物量及生產力也呈由內向外增加的梯度分佈,為初級生產力高的優養化水域 (王, 2001)。

2. 大鵬灣生態系模式之建構

Polovina (1984)利用質量平衡觀念發展 Ecopath 軟體,並在美國夏威夷 French Frigate Shoals 建構珊瑚礁生態系模式,一直發展更新到 1990 年代 (Christensen and Pauly, 1992)。Walters (1997)將 Ecopath 之方程式加以微分而 發展出 Ecosim,可對漁業管理管理策略進行時間動態模擬,之後升級的 Ecosim II 更可加入各生物群之生活史條件(Walters et. al., 2000)。在這段期間內, Walters 等人在 1999 年加入海洋保護區 (MPAs)的概念,發展了可模擬

保護區對生態影響與生物分布的 Ecospace。因此,才有現在 Ecopath with Ecosim (EwE)這個整合性軟體。目前 EwE 由英屬哥倫比亞大學漁業中心 (University of British Columbia's Fishery Centre)持續發展。

2.1 Ecopath 之原理

Ecopath 為建構物質能量平衡生態系模式之程式。其原理主要依據獵物生產率等於掠食者攝食率 (式 1),以及生物個體能量收支平衡 (式 5)兩條方程式。將方程式(1)詳述:

$$P_i = Y_i + M2_i \times B_i + E_i + BA_i + M0_i \times B_i$$
 (1)

即生物群 i 的生產速率 (P_i) 等於總漁獲速率 (Y_i) 、被掠食死亡速率 $(M2_i \times B_i)$ 、淨遷移速率 (E_i) 、累積速率 (BA_i) 及其他死亡速率 $(M0_i \times B_i)$ 之總合。其中:

$$M0_{i} = \frac{P_{i} \times (1 - EE_{i})}{B_{i}}$$
 (2)

$$M2_{i} = \sum_{j=1}^{n} \frac{Q_{j} \times DC_{jj}}{B_{i}}$$
(3)

其中 EE_i 為生物群 i 的生態效率, Q_j 為生物群 j 的攝食量, DC_{ji} 為生物群 j 對生物群 i 的攝食比例。

然而在實際野外實驗中,生物量(Biomass, B)、單位生產量(Production/Biomass, P/B)、單位攝食量(Consumption/Biomass, Q/B)以及食

性組成 (Diet composition, DC)為易於直接測得之參數,因此將方程式 (1)轉換為方程式 (4):

$$\frac{P_i}{B_i} = \frac{Y_i + E_i + BA_i + \sum_j Q_j \times DC_{ji}}{B_i \times EE_i}$$
(4)

其中生態效率 (Ecotrophic efficiency, EE)與表能量被其他生物利用之比例。

至於生物個體能量收支平衡方面,生物的攝食量會等於生產量、呼吸量與未消化食物量之總合(圖2)。如方程式(5)所示如下:

Consumption = production + respiration + unassimilated food
$$(5)$$

2.2 生物群、各項參數

建構生態系模式之第一步必須將生態系中各生物種類分群。利用行政院國家科學委員會的國內陸海交互作用 (LOICZ)群體研究計畫中,在西元2000 年高屏海域陸海交互作用之整合研究成果,依各項子計畫研究分類及生物之食性,將大鵬灣分為 17 個生物群加上 1 個碎屑(detritus)群。其中生物群分別為浮游藻類 (phytoplankton)、附生藻類 (periphyton)、藻食性浮游動物 (herbivorous zooplankton)、肉食性浮游動物 (carnivorous zooplankton)、生類 (polychaeta)、螺類 (gastropoda)、二枚貝類 (bivalve)、蔓足類 (cirripedia)、端足類 (amphipoda)、蟹 (crabs)、蝦 (shrimps)、藻食性魚類 (herbivorous fish)、食浮游動物魚類 (zooplanktivorous fish)、食底棲動物魚類 (benthic-feeding fish)、食碎屑魚類

(detritivorus fish)、食魚性魚類 (piscivorous fish)。而生態系中許多生物之食物來源,和大部分生物死亡後之狀態為碎屑,故將它獨立成一群。至於細菌、纖毛蟲及鞭毛蟲所構成之微生物圈 (microbial loop)部分,在營養鹽充足之環境下,微生物圈能量循環佔食物網比重將變的很小 (Legendre and Rassoulzadegan, 1995),因此將細菌扮演生產者之角色忽略而併入碎屑中。

由於 EwE 模式是聯立物質能量平衡方程式建構而成,因此在各生物群的生物量(Biomass, B)、單位生產量 (Production/Biomass, P/B)、單位攝食量 (Consumption/Biomass, Q/B)、生態效率 (Ecotrophic efficiency, EE)與食性組成 (Diet composition, DC)五項參數中可以有一項為未知數,使其藉由模式推算。各項參數值見 (表 1)及 (表 2)。而食性組成方面,目前有關各生物群的食性研究並不多,除了魚類方面,主要由陳靜怡 (2001)有魚食性組成資料,其他主要是參考 Opitz (1996)之食性組成資料 (表 3)。所有生物群之生物量以 g wet weight m⁻² (g WW m⁻²)表示,而各種物質能量傳輸則以 g wet weight m⁻² year⁻¹ (g WW m⁻² yr⁻¹)表示。

由於各領域中常用單位不盡相同,因此在生物量及生產量等資料單位 濕重與乾重、乾重與有機碳重以及碳重與植物葉綠素 a 的轉換,其所需系 數則參考以下公式:

1 g chlorophyll a = 25 g carbon (Parsons et. al., 1977)

1 g carbon = 3.3 g dry weight (Opitz, 1996)

1 g dry weight = 5.71 g wet weight (Opitz, 1996)

2.3 模式驗證與比較

建構之模式合理與否,可藉由生態效率 (Ecotrophic Efficiency, EE)與生長效率 (Gross Food Conversion Efficiency, GE)來檢驗。生態效率是指某生物群的生產量被其它生物群所攝食的比例,而被消耗掉的部分不可能超過本身的生產量,因此首先要檢驗各生物群的之生態效率是否小於 1。而生長效率是指生物攝取食物之能量,利用於自體生長之比例。一般生物而言攝食量約等於 3-10 倍的生產量,所以可檢驗生長效率是否介於 0.1-0.3 之間 (Christensen et. al., 2002)。建構出合理模式後,為了驗證模式是否準確可信,模式必須與野外實驗數據比較。最後,所建構之模式為能顯示其特性,必須與其他生態系加以比較。因此必須收集國內外河口與潟湖之生態系模式資料來比較,以瞭解大鵬灣生態系特質與能量循環之差異。

3. 拆除蚵架之時空動態變化模擬

3.1 Ecosim 之原理

Ecosim 之原理建構於生物量在單位時間內變化狀態 (式 6),以及可被掠食率(vulnerable)之概念 (式 7)。方程式 (6)為 Ecopath 公式之微分,將其詳述:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_j Q_{jj} - \sum_i Q_{ij} + I_i - (MO_i + F_i + e_i) \times B_i$$
(6)

其中分別代表生物群 i 在單位時間 (dt)內生物量變化 (dB/dt)_i,淨生長效率

 (g_i) 加上遷入速率 (Ii),再減去其他死亡速率 $(M0i \times Bi)$ 、被漁獲死亡率 (Fi)、遷出速率 (ei)。其中 (Q_{ji}) 為攝食 j 生物群速率 (Q_{ij}) 為被 j 生物群攝食速率。而易受傷值之概念,是將生物分成可被掠食 (Vi)與不可被掠食 $(B_{i}-V_{i})$ 部份,將其詳述:

$$V_{i} = \frac{vB_{i}}{\left(2v + aB_{j}\right)} \tag{7}$$

其中 (v)為生物群 i 兩部分之交換率, (a_iB_i)為生物群 j 搜尋食物比例 (圖 3)。

3.2 模擬拆除蚵架之設定

利用 Ecosim 程式模擬大鵬灣生態系之時間動態,從西元 2000 年開始, 在第 2 年後拆除蚵架,半年內完成,模擬至第 20 年。可被掠食率之設定由 於沒有相關實驗數據,因此採用系統內定值 0.3,表示此生態系中各生物群 不會受到過高的掠食壓力。另外,蚵架對許多生物扮演保護的角色,使獵 物不可被掠食之部分增加,因此要設定調控 (mediation)參數。所謂調控參 數是指兩生物群之食性關係受第三生物群生物量影響之程度。利用牡蠣生 物量代替蚵架拆除之情形,當蚵架拆除時,設定牡蠣生物量為 0,多毛類、 蔓足類、端足類以及大部分魚類之調控參數為 1,表示生物群處於容易被掠 食的狀態 (圖 4)。另外,先前用來建構 Ecopath 之參數是以年平均為單位, 並沒有相對變化量的資料,因此採用 EwE 建議值:最大相對單位生產力 (Max relative P/B)設為 2.0,表示生產者的單位生產力的變化可達平均值的 兩倍。最大相對掠食時間 (Max relative feeding time)2.0,表示掠食者搜尋食物的時間變化可達平均值的兩倍。

3.3 Ecospace 之原理

Ecospace 為基於 Ecosim 原理之下 (式 6),加上生物群對棲地喜好之選擇、散佈速率以及水流等設定,在自定之生態系空間網格圖中,模擬生態系中各生物群連續變化之分布情形。基於物質能量平衡觀點,在單位時間內網格間之能量流變化要守恆。以水流為例:

$$\frac{dh}{dt} = \frac{V_{uh}}{u} + \frac{V_{vh}}{v} - D_h \tag{7}$$

$$\frac{dv_u}{dt} = k \times W_u - k \times v_u - f \times v_v - \frac{g \times h}{u}$$
(8)

$$\frac{dv_{v}}{dt} = k \times W_{v} - k \times v_{v} - f \times v_{u} - \frac{g \times h}{v}$$
(9)

其中 W_u 與 W_v 表餘流值,h 表海表面異常值,k 表底部磨擦力,f 表科氏力, D 表沉降流/湧昇流之比例,g 表海面傾斜引起之加速度 (Walters et. al., 1999), V_u 與 V_v 表水平水流量。

3.4 模擬棲地及拆除蚵架之設定

利用 Ecospace 程式模擬大鵬灣拆除蚵架後,各生物群之空間分布變化。首先要定義棲地類型。由於大鵬灣水層的光遞減系數顯示,附生藻大

部份分佈在 3m 以上,因此以 3 m 深為界將大鵬灣分成淺水區、深水區、淺水區蚵架、深水區蚵架 4 種棲地類型,並依比例大小繪出大鵬灣各類棲地之示意圖 (圖 5)。各生物群對棲地及漁法之選擇如 (表 4),由於模擬在第 2 年拆除蚵架,因此設定第 2 年後棲地及漁法分布之變化,淺水區蚵架變成淺水區,深水區蚵架變成深水區 (表 5)。另外,由於未有大鵬灣各生物群之散播速率資料,因此參考香港人工漁礁生態系模式之研究設定 (Pitcher et. al., 2002)。而水流則是利用 3個月平均水流代替餘流資料,由于嘉順教授 (個人通訊)提供 (圖 6)。

4. 搜尋最佳經營管理策略

生態系中的漁業行為會帶來經濟價值 (economic value; EV)、社會價值 (social value; SV)及改變生態結構 (ecosystem structure; ES)。利用 Ecosim 對漁獲努力度的改變來搜尋最佳經營管理策略,以達到生態永續經營之目標。收集西元 2000 年漁業年報漁獲價格表 (表 6),表示漁獲對生態系帶來的經濟價值。捕抓單位漁獲所需工人之比值 (表 7),代表漁獲行為對生態系帶來的社會價值。而生態結構則以生態系中各生物群的高生物量表示生態結構穩定。由於大鵬灣將規劃為大鵬灣風景區,因此將模擬重視生態結構的策略,以及模擬兼具經濟價值、社會價值和生態結構的"折衷策略"兩種。在重視生態結構的策略中,將模擬結果的生態結構權重設為 1,經濟價

值與社會價值的權重設為 0.001。而"折衷策略"的模擬結果,則對於經濟價值、社會價值及生態結構三者並重,權重皆設 1(表 8)。

1. 大鵬灣生態系模式

1.1 生態系食物網絡圖

大鵬灣生態系量化後可由生態系食物網絡圖表示 (圖 7)。方格代表各生物群之生物量,線條代表能量流動的路徑。大致上,能量由浮游藻、附生藻及有機碎屑 3 個生物群構成之第 1 營養階層提供,然後流過藻食性浮游動物 (2.00)、牡蠣 (2.04)、多毛類 (2.32)、螺類 (2.28)、二枚貝類 (2.04)、蔓足類(2.05)、端足類 (2.18)、蟹 (2.31)、藻食性魚類 (2.05)、食底棲動物魚類 (2.48)及食碎屑魚類 (2.07)等 11 個生物群構成之第 2 營養階層,最後傳輸到肉食性浮游動物 (2.90)、蝦 (3.01)、食浮游動物魚類 (2.78)及食魚性魚類 (3.19)等 4 個生物群構成之第三營養階層,將大鵬灣生態系分成 3 個營養階層。如果以能量傳輸 (攝食量)的觀點來看,最大生物群為牡蠣 (9437.4 g WW m² yr¹),但其中有 75 %之能量以呼吸方式消耗,有 23 %之能量形成有機碎屑間接被其它生物群利用,最後只剩 1 %能量才是直接被上一層消費者攝食而往上傳遞。

1.2 生物量之變化

大鵬灣蚵架拆除後 20 年生物量變化之結果,由於各生物群生物量變化差異大,故以模擬結果生物量與現有生物量比值取 log 表示 [log

(Biomass End/Start)] (圖 8)。由於設定移除蚵架,因此蚵架上所附生之藻類與二枚貝以及牡蠣生物量減少為設定值。如圖所示,除了底棲食性魚類的 log 值為-0.45 外 (生物量降為 0.35 倍),其他生物群之 (log Biomass E/S) 值皆有明顯增加。其中肉食性浮游動物、蝦類及食浮游動物魚類值將近 1,換言之,這 3 類生物群在 20 年後生物量將成長 10 倍。而碎屑值為 log (0.5),表示拆除蚵架 20 年後碎屑量將變成目前的 3.16 倍。

1.3 生態區位重疊性

生態區位重疊性 (niche overlap)表示各生物群在生態系中所扮演角色之相似性,其中又分為生物群所捕捉獵物角色之重疊性 (prey overlap),與生物群之掠食者角色重疊性 (predator overlap)兩種。數字代表不同生物群種類,不同顏色代表不同生態重疊性的比例 (圖 9)。

1.3.1 蚵架拆除前

以蔓足類 (9)與蟹類 (11)為例,其 prey overlap index 為 0.24 與 predator overlap index 為 0.14,顯示兩生物群之獵物與獵食者的重複性不高,生態區位最不類似。為了大鵬灣移除牡蠣之影響,故將牡蠣 (5)由二枚貝 (8)生物群中獨立出來,因此這兩生物群之生態區位最為類似。多毛類 (6)與牡蠣及二枚貝之間, prey overlap index 為 0.75 與 predator overlap index 為

0.87~0.89, 所以生態區位最為類似 (圖 9a)。

1.3.2 蚵架拆除後

拆除蚵架後的生態區位重疊性大致上較拆除前高。其中變化最大的為蟹類 (11)蝦類 (12), prey overlap index 由 0.35 上升到 0.71, predator overlap index 由 0.51 上升到 0.87。而原先 predator overlap index 高但 prey overlap index 低的類群,如牡蠣 (5)與端腳類 (10)、二枚貝 (8)與端腳類 (10)、端腳類 (10)與蝦類 (12)、藻食性魚類 (13)與碎屑食性魚類 (16)等,在 prey overlap index 都有顯著的升高 (圖 9b)。這表示拆除蚵架後各生物群對於食物的競爭較大。

1.4 綜合營養衝擊圖

綜合營養衝擊 (mixed trophic impact)分析可看出各生物群生物量之消 長對其他生物群生物量之影響 (圖 10)。

1.4.1 蚵架拆除前

當浮游藻生物量增加,會使直接攝食浮游藻之生物群跟著增加,如藻食性浮游動物、蔓足類,同時也使攝食這些生物群的肉食性浮游動物及食浮游動物魚類隨之增長。而牡蠣及二枚貝生物量增加時,會造成藻食性浮游動物、肉食性浮游動物、蔓足類、食浮游動物魚類及食碎屑魚類生物量

下降。在整個生態系中,處於第一階層浮游藻類、附生藻類及碎屑三群生物量之增加,可使生態系大部分生物群之生物量增加。牡蠣的漁獲因為使牡蠣生物量減少的關係,間接造成藻食性浮游動物、肉食性浮游動物、多毛類、螺類、二枚貝類、蔓足類、蝦類、食浮游動物魚類、食底棲動物魚類及食碎屑魚類生物量增加(圖 10a)。

1.4.2 蚵架拆除後

由於各生物群生物量變化不同,綜合營養衝擊也有所變化。由於牡蠣及二枚貝生物量降至極低,對生態系造成之衝擊亦隨之消失。附生藻、藻食性魚類、底棲食性魚類對於生態系其他生物群的衝擊降低,藻食性浮游動物、肉食性浮游動物、蝦類、碎屑食性魚類、食魚性魚類對其他生物群由有更大的衝擊影響,碎屑對其他生物群能有更多的正面影響 (圖 10b)。

1.5 營養階層物質傳輸模式

根據模式網絡分析的結果,利用 (Lindeman 1942)的方法整個生態系之 食物網聚合成單向的食物鏈物質傳輸模式,將大鵬灣生態系之能量流動以 五個營養階層表示。能量由初級生產者 (P)與碎屑 (D)提供傳依序向上傳 遞,未向上傳遞之能量除了各階層呼吸消耗之外,尚有輸出系統外及流回 碎屑兩部分 (圖 11)。

1.5.1 蚵架拆除前

營養階層 II、III 之傳輸效率分別為 4.4 %與 2.8 %,明顯低於營養階層 IV、V 的 13.5 %與 12.4 %。輸出系統外之能量第 II 階為 101.3 g WW m⁻² yr⁻¹,能量再傳回碎屑有 4110.6 g WW m⁻² yr⁻¹,明顯高於其他階層。造成傳輸效率低及高比例能量再流回碎屑,應該與牡蠣的 GE 值只有 0.044 有關。能量來源由碎屑 9825.3 g WW m⁻² yr⁻¹ 大於初級生產者 4980.1 g WW m⁻² yr⁻¹表示較偏向利用碎屑能量 (圖 11a)。

1.5.2 蚵架拆除後

在能量傳輸效率方面,拆除蚵架後的 Lindeman 營養階層能量傳遞模式顯示,第 II、III 營養階之傳輸效率由目前的 4.4 %與 2.8 %變成 22.0 %與 15.7 % ,第 IV、V 營養階之傳輸效率由目前的 13.5 %與 12.4 %變成 13.0%與 11.2% ,第 II、III 營養階之傳輸效率明顯高出許多。食物來源目前偏向利用碎屑(D:H=1.9),而拆除蚵架後初級生產者提供 3467.9 g WW m² yr¹,碎屑提供之能量則降為 325.8 g WW m² yr¹ (D:H=0.1),變成偏向利用初級生產者。至於初級生產者直接流向碎屑的部份,由目前的 10300.0 g WW m² yr¹ 變成 14216.1 g WW m² yr¹ (圖 11b),顯示移除蚵架後初級生產者未被利用的能量更多。

2. 蚵架拆除後的生物群空間分布

根據模擬結果,未拆除蚵架前、牡蠣、二枚貝以及會以蚵架為棲地的 附生藻、蔓足類與端腳類,在蚵架分佈區域的生物量會愈來愈高。藻食性 浮游動物在一般水域生物量提高許多 (圖 12a, b)。模擬拆除蚵架後一年的結 果,牡蠣與二枚貝的生物量較目前下降。藻食性浮游動物生物量增加,使 肉食性浮游動物生物量增加,進一步使食浮游動物魚類生物量增加。蚵架 拆除後,多毛類、蔓足類、端腳類、蟹與蝦在原本蚵架的位置生物量增加, 顯示新空出的棲地有許多生物群進入。碎屑的空間分布方面,則在大鵬灣 周圍慢慢累積(圖 12c)。模擬蚵架拆除後五年的結果,浮游藻生物量在出海 口與潟湖內部變少,因蚵架的拆除使附生藻在潟湖中央的生物量降低。牡 蠣與二枚貝為幾乎沒有生物量。蔓足類與端腳類在潟湖中央顯示生物量變 少。其它生物群幾乎在潟湖內生物量皆明顯上升(圖 12d)。模擬拆除蚵架十 年、十五年與二十年後(圖 12e, f, g), 附生藻、牡蠣及二枚貝在潟湖中央幾 乎不存在。其他生物群大致上呈現潟湖中央生物較少,而沿岸生物量較多 的情形。

3. 經營管理策略

利用不同漁獲壓力比較大鵬灣不同的經營管理策略。要經營成最佳生態結構的管理策略時,大鵬灣幾乎不能有任何漁獲行為。若要經營成折衷

的管理策略,大鵬灣使用待袋網的漁獲量必須為現有漁獲量的 0.81 倍,使用流刺網的漁獲量必須為現有漁獲量的 0.75 倍(圖 13a)。若假設大鵬灣蚵架未拆除來進行管理策略的模擬,用生態結構最穩定的管理策略時牡蠣的漁獲量同樣要降的很低,但在折衷的管理策略方面,牡蠣的漁獲量必須為偽刻架拆除前的 4.7 倍(圖 13b)。

據模擬結果,當經營成最佳生態結構的管理策略,大鵬灣在生態結構的發展性會比未管理時高 1.8 倍,但是在社會價值及經濟價值的發展性將降為未管理時的 0.05 倍。若經營成折衷的管理策略時,大鵬灣在生態結構的穩定性會比未管理時高 1.2 倍,而社會價值及經濟價值的發展性也會微幅上升 0.05 倍 (圖 14a)。若假設大鵬灣蚵架未拆除對於管理策略的影響,在經營成最佳生態結構的管理策略方面,大鵬灣在生態結構的發展性會比未管理時高 2.4 倍,但是在社會價值及經濟價值的發展性將降為未管理時的 0.04 倍。若經營成折衷的管理策略時,大鵬灣在生態結構的穩定性會比未管理時高 1.5 倍,但社會價值及經濟價值的發展性會上升到 2.1 及 1.9 倍 (圖 14b)。就折衷的管理策略來看,未拆除蚵架似乎比拆除蚵架的來的有利,這是只考慮漁業方面的經濟及社會價值。若加入休閒觀光所帶來的經濟收入及社會價值,其結果有待商権。

不同經營管理策略下各生物群生物量的變化(圖 15),以模擬結果 (End, E)與開始 (Start, S)之比值取 log 表示。當經營成最佳生態結構的管理策略

時,螃蟹的生物量增加為 3.17 倍 ($\log E/S = 0.50$),藻食性魚類的生物量增 加為 1.26 倍 ($\log E/S = 0.10$), 食浮游動物魚類的生物量增加為 1.35 倍 ($\log E/S = 0.10$) E/S = 0.13), 食底棲動物魚類的生物量增加為 1.78 倍 ($\log E/S = 0.25$), 食碎 屑魚類的生物量增加為 1.48 倍 $(\log E/S = 0.17)$,食魚性魚類的生物量增加 為 5.01 倍 $(\log E/S = 0.70)$, 而螺類與端腳類的生物量則減少為 0.79 倍 $(\log E/S = 0.70)$ E/S = -0.10), 其他生物群生物量則無明顯變化。當經營成折衷的管理策略 時,螃蟹的生物量增加為 1.38 倍 $(\log E/S = 0.14)$,藻食性魚類的生物量增 加為 1.02 倍 $(\log E/S = 0.03)$, 食浮游動物魚類的生物量增加為 1.12 倍 $(\log E/S = 0.03)$ E/S = 0.05),食碎屑魚類的生物量增加為 1.20 倍 ($\log E/S = 0.08$),食魚性魚 類的生物量增加為 1.62 倍 $(\log E/S = 0.21)$,而螺類與端腳類的生物量則減 少為 0.93 倍 (log E/S = -0.03), 其他生物群生物量則無明顯變化。在兩種經 營管理策略中,各生物群生物量的變化趨勢大致相同,但經營成最佳生態 結構的管理策略使生物量上升的幅度,較經營成折衷策略高。

1. 大鵬灣生態系模式之驗證

根據模式公式之合理性與野外實驗數據兩部分,驗證模式是否為合理可信。在模式公式合理性方面,生物群之 E.E 值小於 1 及 G.E 值介於 0.1-0.3 間,表示各生物群符合質量平衡之條件,與攝食生長的比例合理。(表 10)顯示,建構的大鵬灣生態系模式各生物群之 EE 值小於 1,GE 除了牡蠣 0.044 偏低及食魚性魚類為 0.429 偏高以外,其於生物群都在合理範圍。由此概略驗證,可知所建構之生態系模式屬合理可信。

與野外實驗數據比較方面,由(黃,2004)比較大鵬灣拆除蚵架前後,初級生產力變化之結果顯示,移除蚵架造成潟湖浮游藻類生物量增加 3.9 倍,而模式模擬蚵架拆除後 20 年,浮游藻類生物量增加 1.4 倍(圖 15)。動物性浮游生物方面,依據羅文增教授 (個人通訊)的結果,大鵬灣蚵架拆除前後動物性浮游生物相差約 21 倍 (拆除前為 853.98 ind. m⁻³; 拆除後為 18119.64 ind. m⁻³)。而模式模擬之結果,動物性浮游生物在 20 年後生物量提高 3.2 ~ 8.1 倍 (藻食性浮游動物提高 3.5 倍;肉食性浮游動物提高 10 倍),浮游動物生物量隨年增加而上升,對此結果模式有些誤差。根據(洪,2004)結果顯示,大鵬灣蚵架拆除前後全年平均淨有機碳生成量相差約 2 倍 (拆除前為 5.64 mole C m⁻² yr⁻¹;拆除後為 11.64 mole C m⁻² yr⁻¹),仍為一自營性系統,且淨有機生產力比蚵架拆除前高。而模式模擬之結果為相差 2.7 倍,由拆除前的

21.27 mole C m⁻² yr⁻¹ 變成拆除後的 66.31 mole C m⁻² yr⁻¹, 且 P/R ratio 由 1.5 上升到 4.1,大致上結果趨勢與野外實測值相符。

2. 摘要性指數

摘要性指數可描述大鵬灣能量流動的概括情形以及成熟度的指標(表 9)。系統總流量 (Total system throughput, T)表示系統整體流量的大小 (Ulanowicz 1986), 大鵬灣為 44965 g WW m⁻² year⁻¹。總初級生產量與總 呼吸量的比值 (Total primary production/total respiration, P/R ratio) 趨近 1 時 表示系統趨近成熟 (Odum 1971), 大鵬灣為 1.5。淨系統生產力 (Net system production, NSP)在演替初期值偏大,而系統愈成熟時,系統呼吸量能完全 利用系統生產量,因此值愈趨近0,大鵬灣為4854 g WW m^{-2} yr $^{-1}$ 。總初級 生產力與總生物量的比值 (Total primary production/total biomass, PP/B ratio)意義與 P/R ratio 相反,大鵬灣值為 19.7。總生物量與系統總流量的 比值 (Total biomass/total throughput, B/T ratio)愈大愈趨近成熟 (Odum 1971),大鵬灣為 0.02。而連結係數 (Connectance Index)與系統雜食性系數 (System Omnivory Index)同樣表示生態系能量網絡之複雜性,大鵬灣為 0.4 與 0.1。訊息指數方面,大鵬灣的系統發展能力 (Capacity, C)為 154846 g WW m⁻² vr⁻¹,表示系統受外力影響再恢復程度的經常性開銷 (Overhead, O) 為 106802 g WW m^{-2} yr $^{-1}$ (68.9 %),表示系統健康程度的優勢度

(Ascendency, A)為 48044 g WW m⁻² yr⁻¹ (31.0%)。而 FCI (Finn cycling index) 值代表系統中總能量流再循環利用之比例,值愈高表能量再循環比例愈大,即系統受外在影響之壓力越小 (Odum, 1969)。平均傳輸路徑長(APL, average path length)則是指每單位能量流進入該系統後一直到離開所傳輸過之生物群平均量,數值愈高表流經過愈多生物群,及系統愈成熟 (Christensen, 1995)。(FCI%)與(APL) 分別為 9.45%與 2.97。

3. 生態系健康程度

EwE 軟體亦結合 Ulanowicz (1999)所提出之理論生態觀點,利用網絡分析 (Network analysis)描述生態系在演替過程中結構與功能之改變。Mageau 等人在 1995 表示,生態系的健康性 (health)分為活力 (Vigor)、組織性 (Organization)及抗逆力 (Resilience)三方面 (圖 16), Costanza 和 Mageau (1999)分別對這三個向度的健康性量化。其中以系統總流量 (total system throughput, T)、平均交互資料 (average mutual information, AMI)、系統不確定性 (system uncertainty, H)、系統餘裕度 (system ascendancy, A)、發展量 (development capacity, C)、系統經常性開銷 (system overhead, O)六個系統層級訊息指數 (system-level information indices)代表性最佳。進一步解釋,T 即生態系中所有消化量、輸出量、呼吸量及流向碎屑之總合,可作為系統活力之指標。AMI 即測量系統內物質交換的情報資料,當物質交換發生機

率愈高時,平均交互資料愈低時,資料愈沒有意義,因此可作為系統組織性之指標。H 又稱流量岐異度 (flow diversity),即系統內能量流之數目與複雜度,用來代表系統總能量流之不確定性。A 即 T×AMI,隨生態系之演替發展,T 與 AMI 亦隨之增加,因此用來作為系統綜合的健康指標。C 即 T×H,代表生態系在演替過程中發展能力。O 即 C-A,用來表示系統遭受外力影響之恢復程度,因此可作為系統彈性之指標。

比較蚵架拆除前後生態系特質與能量循環之差異 (表 9)。系統能量方面,拆除蚵架會使系統總流量 (Total system throughput, T)由 44965 g WW m^{-2} yr $^{-1}$ 下降到 40666 g WW m^{-2} yr $^{-1}$ 。但淨初級生產力 (Total net primary production, NPP)由 15280 g WW m^{-2} yr $^{-1}$ 上升到 17430 g WW m^{-2} yr $^{-1}$,淨系統生產力 (Net system production, NSP)也由 4854 g WW m^{-2} yr $^{-1}$ 上升到 13194g WW m^{-2} yr $^{-1}$ 。總初級生產量與總呼吸量的比值 (Total primary production/total respiration, P/R ratio)由目前的 1.5 變成 4.1。一般而言 P/R ratio 大於 1 為自營性生態系,即生態系產生的能量能自給自足,反之 P/R ratio 小於 1 為異營性生態系,即生態系產生的能量不足以供應所有生物群的消耗,必須由外界加以提供能量。雖然同樣屬於自營性生態系,但拆除 蚵架後大鵬灣初級生產者能提供更多。

總初級生產力與總生物量的比值 (Total primary production/total biomass, PP/B ratio)由 19.7 上升到 55.4,總生物量與系統總流量 (Total

biomass/total throughput, B/T ratio)由 0.017 下降到 0.008,系統總生物量 (Total biomass (excluding detritus))來看卻是由 777 g WW m^{-2} 下降到 315 g WW m^{-2} 。由這三項數值來看,發現拆除蚵架後,有系統總初級生產力上升,總生物量變少的情形。

訊息指數方面,拆除蚵架使系統發展能力 (Capacity, C)由 154846 g WW m⁻² yr⁻¹ 下降到 117406 g WW m⁻² yr⁻¹,顯示發展能力降低。經常性開銷 (Overhead, O)由 106802 g WW m⁻² yr⁻¹ (68.9 %)下降到 68784 g WW m⁻² yr⁻¹ (58.5 %),顯示系統受外力影響的恢復程度降低。餘裕度 (Ascendency, A) 由 48044 g WW m⁻² yr⁻¹ 變成 4602 g WW m⁻² yr⁻¹,顯示綜合系統健康程度下降不大。而 (FCI%)由 9.45 %下降到 2.12 %,平均傳輸路徑長 (Finn's mean path length, APL)由 2.96 下降到 2.33,顯示使用過的能量再流向生物群的比例變低,大部分能量幾乎只流過生物群一次。

綜合上述,系統綜合健康程度幾乎不變 (A下降 0.01%),但在三個健康向度方面,系統活力與系統抗逆力降低 (T降低 9.6%, L降低 35.6%),而系統組織性上升 (AMI 上升 13.2%)。大鵬灣蚵架拆除後有偏向活力與抗逆力降低但組織性上升的現象。

4. 大鵬灣特性

為了顯現大鵬灣生態系模式之特性,收集了9個熱帶氣候、3個亞熱帶

氣候及9個溫帶氣候的潟湖及河口生態系模式,與大鵬灣蚵架拆除前作淨初 級生產力 (NPP)、平均傳輸效率 (Mean %)、碎屑與初級生產者提供生態系 能量的比例 (D:H)、能量在生態系中再循環比例 (FCI%)、平均傳輸路徑長 度 (APL)以及總初生產量與總呼吸量的比值 (Total primary production/total respiration, P/R ratio)等六項系統能量方面之比較 (表11)。NPP方面,大堡礁 (Great Barrier Reef) 97,163 g WW m⁻²yr⁻¹最高,位於荷蘭的 (Ems Estuary) 1,409 g WW m⁻²yr⁻¹最低,而大鵬灣為 15,280 g WW m⁻²yr⁻¹在這些沿岸生態 系中屬偏高。表示初級生產者能提供許多能量。平均傳輸效率 (Mean %)方 面,非洲北本吉拉湧升流 (Northern Benguela Upwelling)27.6%最高,非洲 南岸的 (Swartkops Estuary)2.8 %最低,而大鵬灣4.3%在這些沿岸生態系中 屬偏低。表示能量傳輸效率差。D:H方面,南非的 (Sunday Beach)12.0最偏 向利用碎屑,位於荷蘭的 (Ems Estuary)0.5最偏向利用初級生產者,而大鵬 灣1.9雖偏好利用碎屑,但相較於其他生態系而言表現屬中庸。FCI%表示被 生物群利用過的能量,能再透過碎屑而被其他生物群利用的比例。在這21 個生態系中,以非洲南岸的 (Swartkops Estuary)40.0%最高,墨西哥的 (Terminos Lagoon)7.0%最低,而大鵬灣14.0%在這些沿岸生態系中屬偏 低,表示大鵬灣被使用過的能量流入碎屑後,只有很少部分會再被利用。 APL表示某生物群流出的能量在流回來的過程中,會經過幾個生物群。(APL) 愈高,表示能量在生物群間傳輸的效率很高,能量能通過較多的生物群。

在這21個生態系中,以墨西哥的 (Terminos Lagoon)10.0最高,南非的 (Sunday Beach)2.3最低,而大鵬灣 (APL)為3.0,表示在這些沿岸生態系中, 大鵬灣能量在生物群間傳輸效率屬偏低。綜合上述結果,大鵬灣相較於其 他沿岸生態系而言,有淨生產力偏高、能量來源較依賴碎屑、傳輸效率及 能量再循環比例偏低之特性。

結論

模式結果顯示,養殖牡蠣會讓許多生物群生物量下降。相較於其他沿岸生態系,大鵬灣是淨生產力偏高、能量來源較依賴碎屑、傳輸效率及能量再循環比例偏低的生態系。

拆除蚵架後,大部分生物群生物量增加、傳輸效率提高。雖然系統總流量下降,但整體生產力上升使初級生產量與呼吸量之比值 (P/R)升高到4.1。能量再循環指數 (FCI)值下降,碎屑被利用比例減少。整體生態系健康程度不變,但會偏向活力與抗逆力降低與組織性上升。

在經營成最佳生態結構的管理策略下,待袋網與流刺網的漁獲量須減 少為原來的 0.016 倍和 0.009 倍,使魚類生物量上升。在兩種經營管理策略 下,各生物群生物量的變化趨勢大致相同,但經營成最佳生態結構的管理 策略使生物量上升的幅度,較經營成折衷策略高。而模擬未拆除蚵架的管 理策略方面,若單純考慮漁業方面的經濟及社會價值來看,未拆除蚵架比 拆除蚵架有更好的管理空間。但如果考慮到休閒方面的經濟價值,也許結 果會不同。