

自食性鱼类种群动态的分析模式

顾 惠 庭

(上海市海洋渔业公司)

提 要

自食性鱼类是一些捕食同种幼鱼的鱼类,在补充时期自食性鱼类的幼鱼大量被同种鱼作为饵料而捕食。自食性鱼类一般在长到一定年龄(t_n 龄)后才开始捕食自己同种幼鱼,所以这种鱼类在补充时期的自然死亡和本种群的 t_n 龄以上鱼的数量有关。如果 t_n 龄以上鱼的残存量愈大,补充群体被捕食死亡部分就愈多。本文分:(I) $t_n = t'_0$; (II) $t_n > t'_0$; (III) $t_n < t'_0$ 三种情况,推导出单位补充量产量方程如(3)、(4)、(5)和(6)、(7)、(8)等式。

应用东海群带鱼各参数计算的结果,用自食性鱼类模式得出的最高产量出现在 $t'_0 = 1$ 龄左右,而用 Beverton-Holt 模式得出的最高产量出现在 $t'_0 = 3$ 龄左右。显然自食性鱼类模式计算的结果比较符合现实情况。

前 言

补充量、种群的个体生长量、个体的自然死亡和捕捞死亡等因素是决定任何一个捕捞种群资源量平衡的主要因素。如果在一定时间内死亡量等于增长量,则捕捞种群的数量能保持稳定。分析模式就是根据上述四个因素对捕捞种群数量的影响而导出的模式。利用分析模式得出的资源量、捕捞强度和可能渔获量之间的关系,可以计算出在一定条件下渔获量随其中某一条件变化而变化的情况,从而进行对捕捞种群资源状况的分析判断,达到通过合理利用鱼类资源来提高渔获量的目的。

关于一般的鱼类种群动态分析模式, Beverton 和 Holt (1957) 利用 von Bertalanffy 生长公式推导出的分析模式,目前还是作为一种通用模式相当广泛地用于分析研究渔业资源。在 Beverton-Holt 模式计算方面, Wilimovsky 和 Wicklund (1963), Beverton 和 Holt (1966), Gulland (1969), Royce (1972), Everhart 等 (1975) 均曾提出过各种简化方法。费鸿年⁽¹⁾ (1977) 曾对比了这几种简化方法的效果,并提出对短寿命的鱼类在简化计算时要慎重。事实上由于计算技术的发展, Beverton-Holt 模式的繁琐计算目前已不成

(1) 费鸿年, 1977。在动态综合模式中采用不同性质的补充量或最大年龄参数所引起的影响。广东省水产研究所。

问题。最近,叶昌臣⁽¹⁾(1978)提出利用鱼类生长的实测资料 and 用累加办法导出的一个简易数学模式。在模式的性能方面与 Beverton-Holt 模式完全相同,但计算方法简单方便。

在推导分析模式的过程中,为了简化,常常是以一定的假设为基础。Beverton-Holt 模式和简易数学模式都假设捕捞种群的历年补充量稳定,自然死亡系数不变,各世代的生长情况不变,而且一个世代一生中提供的数量相当于任何一年的各年龄组的总数量。但是由于这些假设条件与某些鱼类种群的实际情况往往不能完全相符,因此对这些鱼类种群,上述模式计算的结果与实际观察的结果就会产生较大的出入。例如“自食性鱼类”是一种捕食同种幼鱼的鱼类。这种鱼类的幼鱼在补充时期大量被同种鱼作为饵料而捕食。对于这种鱼类的自然死亡系数作为常数处理就显然不很妥当。鱼类的自然死亡一般是由于捕食者引起或是较多因素综合作用的结果。在一定时间内,鱼类死亡的概率是与很多偶然的自然原因有关,因此可以允许在时间上和空间上将这概率看成为定数。将自然死亡系数作常数处理有利于简化捕捞种群的数理模式。但是对自食性鱼类,由于上述原因,就不宜把自然死亡系数作为常数处理。自食性鱼类一般在长到一定年龄后才开始捕食同种幼鱼,所以这种鱼类在补充时期的自然死亡是和种群的一定年龄以上鱼的数量有关。在设计自食性鱼类种群动态的分析模式时,必须考虑这一特殊因素。为了简化模式,现将这种鱼类的自然死亡分为二部分,一部分是作为常数处理的正常自然死亡系数,另一部分是与捕食它的鱼类种群数量有关的变数。本文根据上述在自然死亡方面的修正假定,推导了自食性鱼类种群动态的分析模式⁽²⁾。

模式的推导

设某一自食性鱼类在年龄 t_p 时进入渔场成为补充部分,数量为 R 尾。在年龄 t'_p 时成为捕捞对象,数量为 R' 尾。在成为捕捞对象前,有一部分是被本鱼种的 n 龄以上高龄鱼作为饵料吃掉,作为饵料被吃掉的幼鱼平均体重为 \bar{W} , 该鱼类的正常自然死亡系数为 M , 捕捞死亡系数为 F , 则该鱼类某一代第一年的渔获量为

$$Y_{t'_p} = W_{t'_p} \cdot R' (1 - e^{-F})$$

该世代第二年年年初的资源尾数等于第一年年末的资源尾数为 $R'e^{-(F+M)}$ 。则该鱼类某一代第二年的渔获量为

$$Y_{t'_{p+1}} = W_{t'_{p+1}} \cdot R'e^{-(F+M)} \cdot (1 - e^{-F})$$

同理,到该鱼类最高年龄 t_λ 那一年的该世代渔获量为

$$Y_{t'_{p+1}} = W_{t'_p} \cdot R'e^{-(F+M)(t_\lambda - t'_p)} \cdot (1 - e^{-F})$$

该世代一生中的总渔获量应等于该世代从 $t'_p \rightarrow t_\lambda$ 年龄期间各年渔获量的总和。即

$$Y = R' \sum_{i=t'_p}^{t_\lambda} W_i \cdot e^{-(F+M)(t_\lambda - t'_p)} \cdot (1 - e^{-F}) \quad (1)$$

(1) 叶昌臣. 1978. 一个简易数学模式. 辽宁省海洋水产研究所报告, 32:11.

(2) 在本文完成以后,费鸿年教授介绍给我 Anderson 和 Ursin 1977 年的新著。他们把用于多鱼种模式的自然死亡 M 分为 $M = M_1 + M_2 + M_3 + \dots$, 提出应把自然死亡分离为几个变量来补充分析模式的不足。这些设想与本文有部分相似之点,但本文的自食性鱼类模式分离出在特种情况下的捕食性自然死亡变量更为具体。

在一般鱼类的补充期间只有正常自然死亡,即 M 为常数。则

$$R' = R \cdot e^{-M(t'_p - t_p)}, \text{ 即 } R = \frac{R'}{e^{-M(t'_p - t_p)}}.$$

代入式(1)得

$$Y = R \cdot e^{-M(t'_p - t_p)} \sum_{i=t'_p}^{t_n} W_i \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1 - e^{-F})$$

移项

$$\frac{Y}{R} = e^{-M(t'_p - t_p)} \sum_{i=t'_p}^{t_n} W_i \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1 - e^{-F}) \quad (2)$$

式(2)为一般鱼类的单位补充量产量方程。

而自食性鱼类的补充期间除了正常自然死亡外,还有一部分补充群体是被本鱼种 t_n 龄以上鱼所捕食,这一捕食死亡部分是与该鱼种 t_n 龄以上的资源残存量有关。如果残存量愈大,补充群体被捕食死亡部分就愈多。 t_n 龄以上的资源残存量有以下三种情况:

(一) $t_n = t'_p$ t_n 龄以上鱼受正常自然死亡和捕捞死亡二者影响。残存量等于 $t'_p \rightarrow t_n$ 年龄的残存量总和,即等于

$$R' \sum_{i=t'_p+1}^{t_n} W_i \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)}$$

(二) $t_n > t'_p$ t_n 龄以上鱼受正常自然死亡和捕捞死亡二者影响(图1)。残存量等于 $t'_p \rightarrow t_n$ 年龄的残存量总和减去 $t'_p \rightarrow t_n$ 年龄期间的残存量。即等于

$$R' \sum_{i=t'_p+1}^{t_n} W_i \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} - R' \sum_{i=t'_p+1}^{t_n} W_i \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)}.$$

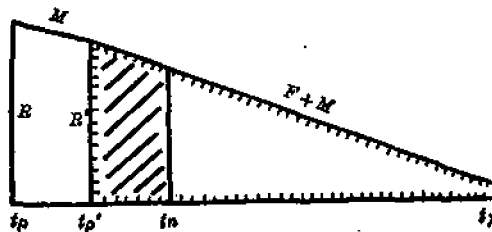
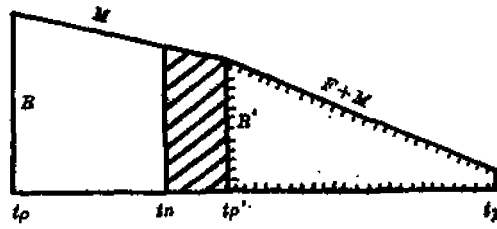


图1 $t_n > t'_p$ 时资源特征值模式图。

(三) $t_n < t'_p$ t_n 龄以上鱼在 t'_p 龄以前仅受正常自然死亡影响,而在 t'_p 龄以后才受到正常自然死亡和捕捞死亡二者影响(图2)。残存量等于 $t'_p \rightarrow t_n$ 年龄的残存量总和加上 $t_n \rightarrow t'_p$ 年龄期间的残存量。即等于

$$R' \sum_{i=t'_p+1}^{t_n} W_i \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} + \frac{R'}{e^{-M(t'_p - t_n)}} \sum_{i=t_n+1}^{t'_p} W_i \cdot e^{-M(t-t_n)}$$

根据池田(1957)报导, Maisky 对亚速海食鱼性鱼类的调查结果,食鱼性鱼类一年中的摄饵量相当于本身体重的七倍。如果自食性鱼类的饵料中本鱼种幼鱼占饵料量的比重为 k 时,则自食性鱼类一年间被 t_n 龄以上鱼吃掉部分尾数为 $t_n \rightarrow t_n$ 年龄残存量的 $7 \times \frac{k}{W}$

图2 $t_n < t'_p$ 时资源特征值模式图。

倍。所以自食性鱼类补充量应为正常自然死亡时的补充量加上这被吃掉的部分尾数。即在 $t_n = t'_p$ 时为

$$R = \frac{R'}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \cdot R' \sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)}$$

$$R' = \frac{R}{\frac{1}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)}}$$

代入式(1), 则得

$$\frac{Y}{R} = \frac{\sum_{t=t_0}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t_p)} \cdot (1-e^{-F})}{\frac{1}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)}} \quad (3)$$

式(3)为自食性鱼类在 $t_n = t'_p$ 时的单位补充量产量方程。

同理可得在 $t_n > t'_p$ 时的单位补充量产量方程为

$$\frac{Y}{R} = \frac{\sum_{t=t'_p}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1-e^{-F})}{\frac{1}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \left[\sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} - \sum_{t=t'_p+1}^{t_n} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} \right]} \quad (4)$$

在 $t_n < t'_p$ 时的单位补充量产量方程为

$$\frac{R}{Y} = \frac{\sum_{t=t'_p}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1-e^{-F})}{\frac{1}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \left[\sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} + \frac{1}{e^{-M(t'_p - t_n)}} \sum_{t=t_n+1}^{t'_p} W_t \cdot e^{-M(t-t_n)} \right]} \quad (5)$$

如果产量是以尾数(C)计, 则(3)、(4)、(5)三式可改写为

$$\frac{C}{R} = \frac{\sum_{t=t'_p}^{t_A} e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1-e^{-F})}{\frac{1}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)}} \quad (6)$$

$$\frac{C}{R} = \frac{\sum_{t=t'_p}^{t_A} e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1-e^{-F})}{\frac{1}{e^{-M(t'_p - t_p)}} + \frac{7k}{W} \left[\sum_{t=t'_p+1}^{t_A} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} - \sum_{t=t'_p+1}^{t_n} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} \right]} \quad (7)$$

$$\frac{C}{R} = \frac{\sum_{t=t'_p}^{t_\lambda} e^{-(F+M)(t-t'_p)} \cdot (1 - e^{-F})}{\frac{1}{e^{-M(t'_p-t_0)}} + \frac{7k}{W} \left[\sum_{t=t'_p+1}^{t_\lambda} W_t \cdot e^{-(F+M)(t-t'_p)} + \frac{1}{e^{-M(t'_p-t_0)}} \sum_{t=t_n+1}^{t'_p} W_t \cdot e^{-M(t-t_0)} \right]} \quad (8)$$

渔获物的平均体重可由 $\frac{Y}{C}$ 求得。自食性鱼类种群动态的分析模式即由式 (3)、(4)、(5)、(6)、(7)、(8) 等组成。

应用实例

东海的带鱼是典型的自食性鱼类。三栖、最首等人(1955)曾指出带鱼在体长超过 32 厘米时,就以吃鱼类为主。而且还有吃同种的现象,主要是吃 1 龄以内的幼鱼。王复振⁽¹⁾(1964)分析了 1960 年 3 月到 1961 年 2 月周年收集的带鱼饵料后指出,带鱼吃小带鱼很多,而且终年继续不断的吃,6 月份吃得最多,4 月份吃得最少。根据王复振的资料求得带鱼自食带鱼占饵料生物量比重为 11%,即 $k=0.11$ 。由于吃的主要是不到 1 龄的幼鱼,现假定平均体重 $\bar{W}=50$ 克。带鱼年龄的主长参数根据三栖(1964)发表的东海群带鱼的各轮体长,即 $L_1=171.9$ 毫米, $L_2=269.3$ 毫米, $L_3=327.2$ 毫米, $L_4=369.5$ 毫米, $L_5=406.2$ 毫米。按 $W=0.00018L^{2.6466}$ 的体长—体重关系式,换算体重。并以假定 6 月 1 日发生,明年 2 月 1 日形成一轮为条件(即不存在理论轮),求得东海群带鱼的生长方程为

$$W_t = 1092.7[1 - e^{-0.4165(t+0.68)}]^3$$

即带鱼生长参数为 $K=0.4165$ 、 $t_0=-0.68$ 、 $W_\infty=1092.7$ 克。并按带鱼的正常自然死亡系数 $M=0.36$ 、 $t_p=0.25$ 、 $t_n=1$ 、 $t_\lambda=8$, 用上述模式计算的结果如表 1。用表 1 数据绘制的等产量曲线图如图 3。

表 1 东海群带鱼用自食性鱼类模式计算结果

Y/R / t'_p / F	0.5	1	2	3	4	5	7
0.0	0	0	0	0	0	0	0
0.1	6.5	6.5	5.7	4.5	3.3	2.3	0.9
0.5	28.9	28.9	22.1	15.9	11.1	7.6	3.1
1.0	49.4	51.1	33.4	22.3	15.1	10.2	4.5
1.5	61.5	68.4	39.4	25.4	16.8	11.3	5.1
2.0	66.7	81.1	42.7	26.9	17.6	11.9	5.4
2.5	67.9	90.1	44.7	28.7	18.1	12.1	5.5
5.0	62.3	104.9	47.3	28.9	18.9	12.5	5.7

(1) 王复振, 1964. 浙江近海重要经济鱼类食性研究. 浙江近海渔业资源调查报告, 70--90.

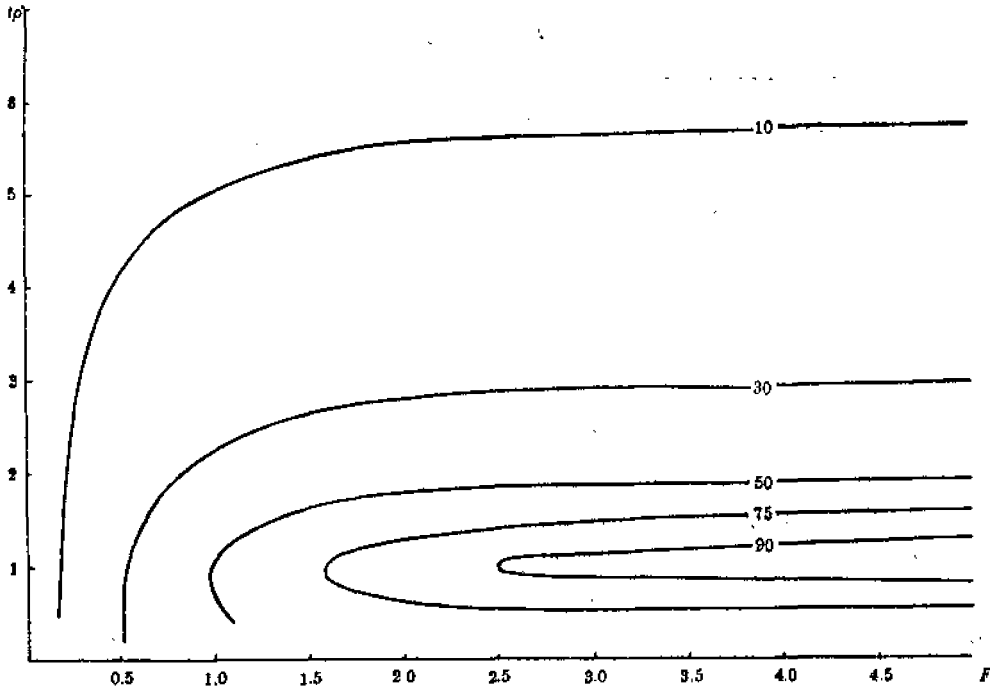


图3 自食性鱼类模式等产量曲线图。

用同样的参数，按 Beverton-Holt 模式计算的结果如表 2。用表 2 数据绘制的等产量曲线图如图 4。

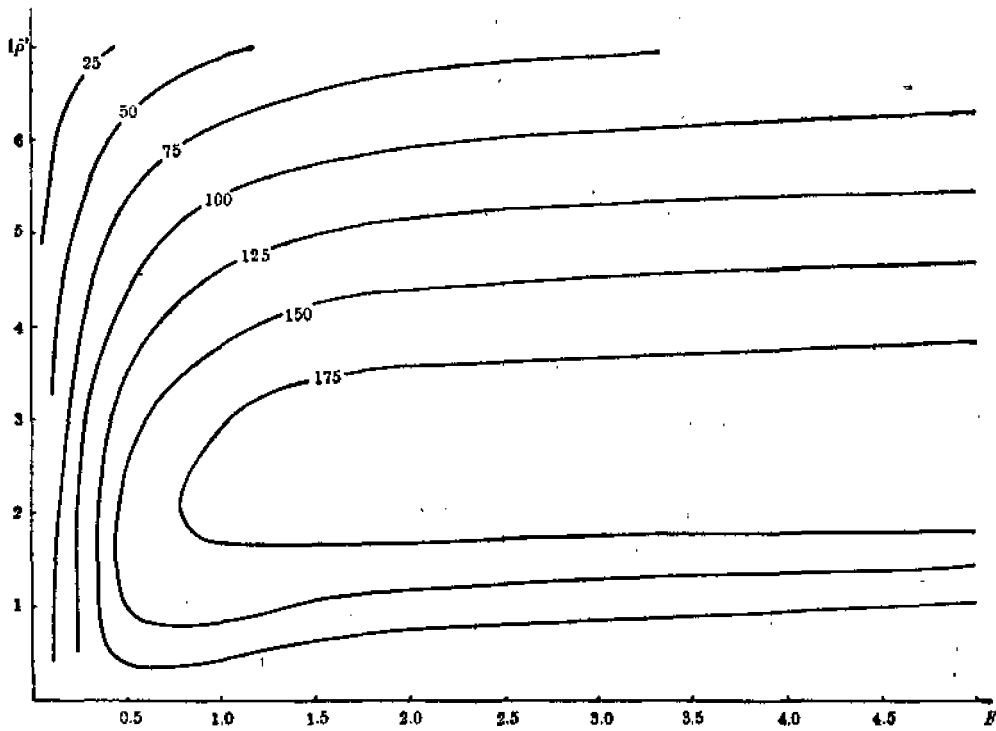
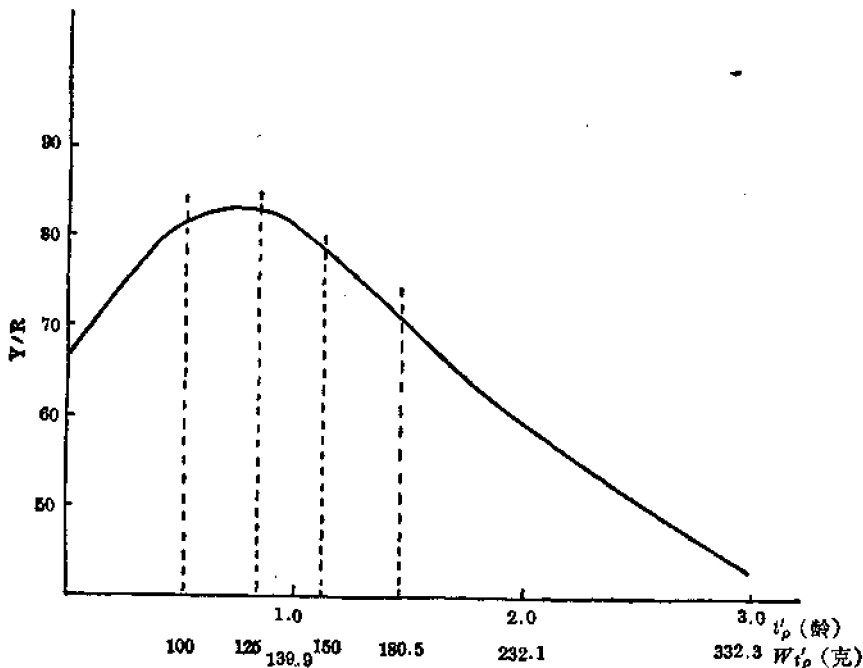


图4 Beverton-Holt 模式等产量曲线图。

表 2 东海群带鱼用 Beverton-Holt 模式计算结果

Y/R F	t'_p	0.5	1	2	3	4	5	7
0.0		0	0	0	0	0	0	0
0.1		74.7	74.3	66.9	53.9	39.7	26.6	7.0
0.5		138.8	155.1	163.0	145.8	117.2	86.4	29.1
1.0		126.3	155.9	183.4	174.5	146.9	114.0	47.3
1.5		112.1	148.3	187.0	183.7	157.8	124.9	53.8
2.0		101.7	141.5	187.3	187.9	163.2	130.5	66.2
2.5		94.9	136.6	186.8	190.2	166.5	133.7	70.9
5.0		77.9	123.4	183.9	194.1	172.8	140.4	79.6

比较一下用这一种模式计算的结果,可以明显看出用自食性鱼类模式得出最高产量时的 t'_p 大大比用 Beverton-Holt 模式得出的 t'_p 小。前者在 $t'_p=1$ 附近,而后者在 $t'_p=3$ 附近。首捕年龄 t'_p 是资源管理上的重要参数。就东海群带鱼来说即使在资源开发利用不足而接近原始种群的五十年代,也没有出现过渔获物普遍大于 3 龄(体重为 526.7 克)的现象。因此, $t'_p=3$ 作为出现最高产量时的参数,显然不妥。历史上带鱼最丰产的 1974 年,当时捕获的带鱼也绝大部分是 1 龄(机轮产卵群体 1 龄占 91.6%,群众冬汛 1 龄占 88.7%)。因此用自食性鱼类模式计算的结果,显然比较符合现实情况。再以同一首捕年龄,各种捕捞死亡系数对产量的影响来比较,在 $t'_p=0.5$ 时,用自食性鱼类模式得出的最高产量出现在 $F=2.5$ 附近。而用 Beverton-Holt 模式是出现在 $F=0.5$ 附近。二者相差也很悬殊。事实上在最丰产的 1974 年,按年龄组成计算的总死亡系数在机轮产卵

图 5 $F=2.0$ 时, $\frac{Y}{R}$ 与 t'_p 关系图

群体为 2.47, 捕捞死亡系数 $F = 2.11$ 。在群众冬汛, 总死亡系数为 2.64, 捕捞死亡系数 $F = 2.28$ 。都与用自食性鱼类模式计算的结果比较吻合。目前带鱼的捕捞死亡系数 F 已超过 2, 今以 $F = 2$ 为参数(接近最丰产的 1974 年)计算了首捕年龄与产量关系如图 5。从图 5 可以看出最高产量出现时的首捕年龄 $t_p = 0.9$, 即相当于体重 122.5 克。比现在试行的带鱼可捕标准 125 克(2.5 两)略偏小一些。如果将可捕标准放大到 150 克(3 两), 产量要下降 4.7%。将可捕标准缩小到 100 克(2 两), 产量亦要下降 1.6%。因此, 现行标准 125 克(2.5 两), 在 $F = 2$ 的情况下是合适的。

结 语

从上述东海群带鱼按自食性鱼类种群动态的分析模式和 Beverton-Holt 模式计算结果来看, Beverton-Holt 模式显然不适用于自食性鱼类, 这主要是因为 Beverton-Holt 模式只是考虑了生长、死亡二个因素。而自食性鱼类种群动态的分析模式则在补充部分加上了自食部分的变量因素。因此比较能更好地反映自食性鱼类的客观情况。但是上述的自食性鱼类种群动态的分析模式, 也只是增加了自食部分的变量因素, 如果 t_p 龄以上剩余群体的数量太小, 亦必然会给补充量带来不利的影响。为了进一步完善鱼类资源的动态模式, 有必要再将这一变动因素给予考虑。当然这有待于今后进一步的探索。

参 考 文 献

- [1] 三栖宽, 最首光三, 檀本義正, 小島喜久雄, 1965. 东海、黄海における底魚の食性について。东海、黄海における底魚資源の研究 296—106。西海区水产研究所。
- [2] 三栖宽, 1964. 东シナ海、黄海产タチウオの漁業生物学的研究。西海区水产研究所報告, 32:1—57。
- [3] 池田郁夫, 1967. 食の性問題, 东海、黄海における底魚資源的研究 4:70—79。西海区水产研究所。
- [4] Anderson, K. P. and E. Ursin, 1977. The partitioning of natural mortality in a multispecies model of fishing and predation, in *Fisheries mathematics*, ed. by J. H. Steele, 87—97. Acad. Press, London.
- [5] Beverton, R. J. H., and S. J. Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish population. *U. K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2)* 19:533.
- [6] Beverton, R. J. H., and S. J. Holt, 1966. Manual of methods for fish stock assessment, Part 2, Tables of yield function. *FAO Fish. Tech. Pap.* 38 (Rev.1).
- [7] Everhart, W. H., A. W. Elpper, W. D. Youngs, 1975. Principles of fisheries sciences, 351 Acad. Press.
- [8] Gulland, J. A., 1969. Manual of methods for fish stock assessment. Part 1. Fish population analysis. *FAO Man. in Fish. Sci.* 4. 154.
- [9] Royce, W. F., 1972. Introduction to the fishery sciences, 351. Acad. Press.
- [10] Wilimovsky, N. J., and F. C. Wicklund, 1963. Tables of the incomplete beta function for the calculation of fish population yield, 291. Univ. British Columbia.

THE ANALYTIC MODEL OF POPULATION DYNAMICS FOR CANNIBAL FISHES

Gu Huiting

(Shanghai Marine Fishing Company)

Abstract

Beverton-Holt Model is used in fish population dynamics. It is based on some assumptions, such as, fish population recruit into an exploitable phase when they reach a certain age, the recruitment of the year class spreads evenly over the year, the abundance of recruitment is constant regardless of the spawning amount, the natural mortality keeps constant, the growth pattern of each year class is same and the yield over the lifespan of a certain age class is equal to the total yields of each age class in one year. But these assumptions sometimes do not conform to some fish population and the result of Beverton-Holt Model may be inappropriate, for example the cannibal fishes prey on their own juveniles. So the natural mortality coefficient treated as a constant is not suitable. The cannibal fishes begin to prey on their own juveniles at the age t_n . During the time of recruit, their natural mortality is related to the abundance of the cannibal fishes over the age t_n . If the number of survivors over the t_n age is large, then the mortality of predators also becomes large correspondingly. Under the condition (I) $t_n = t'_p$, (II) $t_n > t'_p$, (III) $t_n < t'_p$, the author has developed the equations for yield of each recruitment: as (3) (4) (5) and (6) (7) (8).

Notation:

Y—yield by weight

C—yield by number

R—number of recruits

t_n —the end of life-span

t'_p —age of recruitment

t_p —the average age at which they enter to fishing ground

F—fishing mortality coefficient

M—normal natural mortality coefficient

W_t —weight of fish at t age

\bar{W} —average weight of juvenile fish during predation

k—ratio of juvenile fish to feedstuff

The equation was examined for the hairtail fish population of Dong Hai. The result proved that the equation was closer to the actual situation than to the Beverton-Holt Model.