

渔业资源世代分析法原理及其发展动态

吴鹤洲 朱鑫华

(中国科学院海洋研究所)

目前,鱼类种群动态研究中,除了以 Beverton-Holt 为代表的动态综合模式、Schaefer 的剩余产量模式及 Ricker 繁殖模式外,世代分析法原理的发展及其应用提供了一种估计资源量和捕捞死亡系数的方法。当某一鱼种相邻年份世代补充量相对稳定,且该鱼种的自然死亡系数(M)已被估算为某常数时,世代分析法原理具有两种表达形式,一是 Gulland (1965)的实际种群分析法(或称有效种群分析,即 VPA—Virtual Population Analysis),该方法假设年龄组成资料可直接从渔获物抽样得到,并能代表鱼类一生中各世代的数量变化特征,在任一年龄组内,世代数量随时间的变化符合指数函数规律。这样,运用 VPA 可推算不包括由于捕捞和自然原因使种群减少的初始补充资源量。二是 Jones (1981)的体长股分析法 (Length Cohort Analysis),它以 VPA 法为基础,运用 Von Bertalanffy 生长函数,以年为单位将 Pope (1972)的股分析模式中时间间隔 t ,变换成鱼体体长生长 Δl 所需时间 Δt ,直接以渔获取样的长度组成资料取代样本的年龄组成,评估渔业资源的现存资源量和利用状况。

近年来,世代股分析在国内外得到了较为普遍的应用。Pauly (1981),Yap Siawyang (1984)用马来西亚一种骨唇鱼的体长-年龄组成资料,分析了 Bukit Merah 水库该种群资源。施秀帖 (1983)、唐启升 (1985)分别应用 Jones 股分析法和 VPA 方法研究了我国南海北部围网渔业资源及黄海鲱鱼渔捞死亡、资源量,其结果与资源现状几近吻合。J. G. Pope 和杨纪明 (1984)引入多鱼种渔业概念,建立了包括种间捕食作用在内的扩展 Jones 股分析模式——“Phalanx”分析法。另外,J. Lleonart 等 (1985)就某些鱼类种群内的同类相食 (Cannibalism) 类型,把 VPA 法扩展成 CVPA。鉴于捕食与被捕食关系在渔业资源生态学中的重要地位,本文试就世代分析法原理的近期发展作一概述。

鱼类种群动态研究所涉及的内容,除了某一年龄时体长、体重等生长因子和资源补充外,还有若干因素所造成的死亡率对种群资源数量变动的影响。总死亡系数(Z)作为总死亡率的一种表达形式,通常分解为: 1. 渔业利用所致的死亡(F); 2. 种间捕食和种内相食所引起的死亡(Q); 3. 由疾病、寄生、衰老、环境污染、生态环境突变等因素所引起的死亡(M')。

$$Z = F + Q + M' \quad (1)$$

习惯上把 Q 和 M' 合称为自然死亡系数 M 。然而,捕食作用所引起的种间或种内数量变动的负效应(即种群增长方程中的负项),在多鱼种模拟模式中具有重要的价值,已被越来越多的鱼类生态学家所认识。对 Q 死亡系数的估计,多半决定于捕食者与被捕食者之间的相对资源量以及各自的生物量。

Pope (1972) 建立的世代分析法模式为:

$$N_t = C_t e^{M/2} + N_{t+1} \cdot e^M \quad (2)$$

式中, N_t , N_{t+1} 分别为某世代在 t 龄年初和 $t+1$ 龄年初的残存尾数,即该世代年初与年末的资

源尾数, C_t 为 t 龄至 $t+1$ 龄在 t 龄组内渔获尾数, M 为瞬时自然死亡系数(这里假定捕捞活动仅集中于该年年中), 因此, 鱼类种群数量变动周期以年为时序分析单位。如果鱼体从体长 L_1 生长至 $L_2(L_1 + \Delta l)$ 所经历的时间 Δt 为相对时限或非整数年限, 则 (2) 式变成 (Jones, 1974);

$$N_1 = C_{1/2} / 2e^{M\Delta t/2} + N_2 e^{M\Delta t} \quad (3)$$

(3) 式中, N_1 、 N_2 分别表示鱼体体长在 L_1 和 L_2 时的资源尾数, $C_{1/2}$ 表示体长自 L_1 至 L_2 所经历的时间间隔 Δt 内的渔获尾数, M 为该鱼种体长组内的瞬时自然死亡系数。

由 Von Bertalanffy 生长式得:

$$N_1 = C_{1/2} \left[\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right]^{M/2k} + N_2 \left[\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right]^{M/k} \quad (4)$$

式中 K 、 L_∞ 为 Von Bertalanffy 生长参数。

考虑到鱼类群落中肉食性鱼种的存在, 也会引起被捕食者的种群数量减少, 故可认为:

$$N_1 = (C_{1/2} + D_{1/2}) \cdot e^{M_1/2} + N_2 \cdot e^{M_1} \quad (5)$$

这里, $D_{1/2}$ 为该世代鱼在体长 L_1 与 L_2 间被肉食性鱼类吞食尾数, M_1 为剔除被捕食所引起的死亡后剩余的自然死亡系数。

由 (4)、(5) 式可得

$$N_1 = (C_{1/2} + D_{1/2}) \cdot \left[\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right]^{M_1/2k} + N_2 \left[\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right]^{M_1/k} \quad (6)$$

也即 “Phalanx” 或多鱼种股分析法。不难看出, (5)、(6) 式在传统性单种类股分析模式中应用多种类渔业 (Multispecies Fisheries) 捕食与被捕食的种间关系, 揭示鱼类种群数量变动规律和解析生物群落内物质和能流循环, 提供了更为近乎客观实际的理论参数。事实上, 海洋生态系统的成员组成和各成员间的动态过程是相当复杂的。其组成成员数量不断变化, 物种资源量和时间、空间分布的更替以及非生物环境因子的改变, 是它的重要特征之一, 而高级肉食动物如海鱼、鸟以及人类是这个系统内的重要部分 (Laevastu, T. and Larkins, H.A. 1981)。

显然, 鱼类的捕食关系同其它水生生物一样, 存在两种基本类型。其一是种间捕食, 如一种肉食性鱼类吞食另一种鱼类, 其二是种内残食 (Cannibalism), 或称同类相食, 纳米比亚沿岸的一种狗鱼 (*Merluccius capensis*) 成体 (体长大于 60 cm) 胃含物内同种个体数约占 50% (Macpherson, 1980. Prénski, 1980)。顾惠庭 (1981) 曾运用扩展 Beverton-Holt 产量模式, 研究了东海带鱼同类相食对其资源量的影响。

鱼类的同类相食, 在摄食程度上受其年龄级的影响较大, 同时还依赖于它所处的群落中其它捕食者与被捕食者的相对资源量。根据某出生世代连续年份的种群渔获量, 结合胃含物的分析, 推算同种个体各年龄组内摄食的消耗量, 进而估算包括受渔捞和自然死亡诸因素影响的现存资源量。

种群数量变动的一般模式为:

$$\frac{dN_t}{dt} = -ZN_t \quad (7)$$

(7) 式中 N_t 为第 t 世代的尾数, Z 为年总死亡系数。设某一时间间隔 (t_0, t_1) 内总死亡系数 Z 保持恒定, 对 (7) 式积分, 得:

$$N_{t_1} = N_{t_0} e^{-Z(t_1 - t_0)} \quad (8)$$

同样地, 用 $N_{i,k}$ 和 $Z_{i,k}$ 分别表示第 i 个世代 k 年初的资源尾数和总死亡系数, 则由 (8) 式得:

$$N_{i+1,k+1} = N_{i,k} \cdot e^{-Z_{i,k}} \quad (9)$$

分解总死亡系数,将(1)式改写成:

$$Z_{i,k} = F_{i,k} + Q_{i,k} + M' \quad (10)$$

(10) 式中 $F_{i,k}$ 为第 i 世代鱼 k 年间的捕捞死亡系数, $Q_{i,k}$ 为第 i 世代鱼 k 年间被同种高龄鱼吞食所引起的死亡系数, M' 是 $Z_{i,k}$ 中取消 $F_{i,k}$ 和 $Q_{i,k}$ 后的剩余自然死亡系数,当作常数处理。

若以 $D_{i,k}$ 表示第 i 世代鱼 k 年间总死亡尾数,可得到:

$$\left. \begin{aligned} D_{i,k} &= D_{F_{i,k}} + D_{Q_{i,k}} + D_{M'} \\ \text{和} \quad \frac{D_{i,k}}{Z_{i,k}} &= \frac{D_{F_{i,k}}}{F_{i,k}} = \frac{D_{Q_{i,k}}}{Q_{i,k}} = \frac{D_{M'}}{M'} \end{aligned} \right\} \quad (11)$$

在渔业资源学中,常用 $D_{i,k}$ 表示第 i 世代鱼在 k 年间渔获尾数,即 $C_{i,k} = D_{F_{i,k}}$ 。

再假设 $P_{ij,k}$ 表示第 i 世代鱼 k 年间被同一种类第 j 世代鱼吞食尾数。当 $j > i$ 时,即掠食者大于同一种类的被捕食者时, k 年间死于同类相食的第 i 世代个体数为:

$$D_{Q_{i,k}} = \sum_{j>i} P_{ij,k} \cdot N_{j,k} \quad (12)$$

因此,

$$\left. \begin{aligned} F_{i,k} &= C_{i,k} \cdot \frac{Z_{i,k}}{D_{i,k}} \\ Q_{i,k} &= \left(\sum_{j>i} P_{ij,k} \cdot N_{j,k} \right) \cdot \frac{Z_{i,k}}{D_{i,k}} \end{aligned} \right\} \quad (13)$$

将(13)式代入(10)式:

$$Z_{i,k} = \left(C_{i,k} + \sum_{j>i} P_{ij,k} \cdot N_{j,k} \right) \cdot \frac{Z_{i,k}}{D_{i,k}} + M' \quad (14)$$

由种群死亡的一般定义:

$$D_{i,k} = N_{i,k} - N_{i+1,k+1} = N_{i,k}(1 - e^{-Z_{i,k}}) \quad (15)$$

代入(14)式,经整理后得:

$$C_{i,k} + \sum_{j>i} P_{ij,k} \cdot N_{j,k} = (N_{i,k} - N_{i+1,k+1}) \cdot \left(1 - \frac{M'}{\ln(N_{i,k}) - \ln(N_{i+1,k+1})} \right) \quad (16)$$

Lleonart 等(1985)称(16)式为扩展 VPA 模式,即 CVPA。当 $P_{ij,k}$ 取零时, M' 即通常的自然死亡系数,(16)式即与标准 VPA 模式(17)相同。

$$\frac{N_{i+1}}{C_i} = \frac{(F_i + M) \exp\{-(F_i + M)\}}{F_i [1 - \exp\{-(F_i + M)\}]} \quad (17)$$

已知 1 至 m 年间第 1 至 n 世代的渔获尾数和同类残食量,运用(16)式在 $i < s$ 、 $k < t$ 和所有 $N_{s,t}$ 均已知时,用 $N_{i+1,k+1}$ 去除(16)式,确定相应的资源尾数 $N_{i,k}$ 。

$$\left(C_{i,k} + \sum_{j>i} P_{ij,k} \cdot N_{j,k} \right) / N_{i+1,k+1} = (X - 1) \cdot \left(1 - \frac{M'}{\ln X} \right) \quad (18)$$

在(18)式中, $X = N_{i,k}/N_{i+1,k+1}$ 。当 $X > e^{M'}$ 时,用反复迭代法取得唯一解。

为解得连续各年间各个世代的资源数量 $(N_i, k)_{k=1, n}^{i=1, m}$, 按 VPA 方法,由逐年各世代渔获量表的右下角,估计各年中最高龄项 $N_{n,k}$ 和最后一年间各世代数量 $N_{i,m} (i=1, n)$ 依次代入(18)式中,顺向左上方逆推。

假设连续各年间最高龄鱼的捕捞死亡系数 $(F_{n,k})_{k=1,m}$ 已知, 并令 $Q_{n,k} = 0$ 代入 (10) 和 (14) 式得:

$$N_{n,k} = \frac{C_{n,k}}{F_{n,k}} \cdot \frac{Z_{n,k}}{1 - e^{-Z_{n,k}}} \quad (19)$$

对最后一年各世代资源尾数 $N_{i,m}$ 的估算, 类似于 $N_{n,k}$ 处理方法:

$$N_{i,m} = \frac{C_{i,m}}{F_{i,m}} \cdot \frac{Z_{i,m}}{1 - e^{-Z_{i,m}}} \quad (20)$$

设 $(F_{i,m})_{i=1,n}$ 为已知, 但此时 $Q_{i,m}$ 不必为零。由 $Q_{i,m} = \sum_{j>i} P_{i,j,m} \cdot N_{j,m} \cdot \frac{Z_{i,m}}{D_{i,m}}$ 及 $\frac{Z_{i,m}}{D_{i,m}} = \frac{F_{i,m}}{C_{i,m}}$ 得到

$$Q_{i,m} = \sum_{j>i} P_{i,j,m} \cdot N_{j,m} \cdot \frac{F_{i,m}}{C_{i,m}} \quad (21)$$

经 (19) 和 (20) 两式的计算得到当 $j > i$ 时的 $N_{i,m}$ 和 $N_{n,k}$ 有关各项后, 重复应用 (18) 式得到连续年份各年龄级的资源数量。

本文介绍的两种世代分析法扩展模式, 都是以简单的鱼类种群的捕食关系为基础建立的, 它包括死亡参数的估算以及这些死亡因子在多世代多种类渔业中的影响。正如同类相食现象引起种群数量的负效应, 对于进一步解析这类鱼种的种群资源动态, 提高其估测精度, 具有重要的理论研究和实际应用价值。

主要参考文献

- [1] 顾惠庭, 1981. 自食性鱼类种群动态的分析模式. 水产学报 5(3): 199—207.
- [2] 唐启升, 1986. 应用 VPA 方法概算黄海鲱鱼的渔捞死亡和资源量. 海洋学报 8(4): 476—486.
- [3] Lieonart, J., J. Salat and E. Macpherson, 1985. CVPA, an expanded VPA with cannibalism, application to a hake population, Fish. Res. No. 3: 61—79.
- [4] Laevastu, T. and H. A. Larkins, 1981. Marine fisheries ecosystem. Its quantitative evaluation and management. Fishing News Books Ltd, Farnham. Surrey. England. p. 162.
- [5] Jones, R., 1981. The use of length composition data in fish stock assessment (with notes on VPA and cohort analysis). FAO Fisheries Circular No. 734.
- [6] Jones, R., 1986. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using composition data. FAO Fisheries Technical Paper No. 256.
- [7] Pope, J. G., 1972. An investigation of accuracy of virtual Population analysis using cohort analysis. Res. Bull. ICNAF. (9): 65—74.
- [8] Pope, J. G. and Yang Jiming, 1985. Phalanx analysis: an extension of Jones length cohort analysis to multispecies cohort analysis (in press).