

保安湖麦穗鱼种群生物学 V. 生产力

张堂林 崔奕波 方榕乐 谢松光 李钟杰

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 在 1995 年 10 月至 1996 年 11 月, 依据有关种群参数估算了保安湖 1[#] 试验围拦中麦穗鱼的生产力。月平均瞬时生长率的变化与年龄和季节有关, 随着年龄增加生长率降低, 在生活史的早期阶段生长最快, 生长率一般在春、夏季较高。在研究期间, 种群平均生物量为 $18.27\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 周年生产力为 $36.53\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, P/\bar{B} 系数为 2.0。1996 世代对总生产力的贡献为 67.9%。种群月平均生物量及生产力均表现出了较明显的季节变化, 生物量在秋季 (9 月) 出现峰值, 生产力在冬季非常低, 在夏季 (7 月) 出现峰值, 夏季生产力占总生产力的 77.6%。

关键词: 麦穗鱼; 生产力; P/\bar{B} 系数; 种群; 保安湖

中图分类号: Q111 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2001)04-0331-07

鱼类生产力是种群中所有活着的成员在一年中的任何时间生长量的总和, 是种群现存量、补充量、生长和死亡等重要种群参数的综合体现, 不仅可用于评价水体生态系统的变化对种群的影响, 而且可用于估算鱼类种群最适捕捞量^[1]。鱼类生产力的研究, 大约始于 40 年代, 因研究群落代谢和深入研究种群生态学的需要而被提出, 随后得到了迅速的发展。国外许多学者在河流和湖泊广泛开展了鱼类生产力研究^[1-2], 但是, 我国在鱼类生产力研究方面起步较晚, Liang 等^[3-4]、王骥等^[5] 论及了这方面的问题。

在自然生态系统中, 小型鱼类对鱼类群落生产力有较大的贡献^[6], 但是有关小型鱼类生产力的研究资料比较少^[1]。长江中下游湖泊众多, 小型鱼类是鱼类群落的重要组成部分^[7]。开展小型鱼类生产力研究, 能为合理利用小型鱼类资源, 发展食鱼性鱼类增殖提供重要资料。本文在种群密度、生长率、死亡率等重要种群参数的基础上, 估算了麦穗鱼生产力和 P/\bar{B} 系数。

1 材料与方法

选择了保安湖的 1[#] 试验围拦 (3.33hm^2) 作为生产力研究的水体。1995 年 10 月至 1996 年 11 月运用标志回捕法对该围拦中麦穗鱼的种群数量作了 11 次估算, 并统计了各

收稿日期: 2000-04-28; 修订日期: 2000-10-16

基金项目: 淡水生态与生物技术国家重点实验室基金项目 (9604E4); 国家自然科学基金项目 (39670575); 国家“九五”科技攻关项目 (96-008-02-03); 中国科学院“九五”重大课题 (KZ951-A1-102, KZ951-B1-104) 的资助。

作者简介: 张堂林 (1966-), 男, 湖北大冶市人; 助理研究员, 硕士; 从事渔业生态学研究。

龄组的数量和平均体重。有关种群年龄结构、数量和死亡率的详细数据已另文报道^[8]。

瞬时增长率(G)的计算公式为^[9]

$$G = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

式中 W_1 、 W_2 分别为 t_1 和 t_2 时的平均体重, t_1 、 t_2 分别为相邻的取样时间。

生产力(P)的计算采用 Ricker 公式^[9]

$$P = G \cdot \bar{B}$$

上式中 G 为瞬时增长率, \bar{B} 为取样间期平均生物量。为了比较,同时还采用了 Allen 曲线法^[9]计算生产力,当取样间隔($\Delta t = t_2 - t_1$)较短时,生产力的计算公式为

$$P = \frac{N_1 + N_2}{2} (W_2 - W_1)$$

在研究期间,1996 世代的数量估算是从 7 月开始的,实际上该世代在 4 月有部分个体出生。由于麦穗鱼是分批产卵的,依据年轮形成时间与产卵时间,可将 5 月 1 日作为麦穗鱼的出生日。为了估算 1996 世代从出生至 7 月前的生产力,采用了依据成活曲线计算的 5—6 月的种群数量数据^[8],出生时的平均个体重量用成熟卵子的平均重量表示。经测定成熟卵子的平均重量为 0.0011g ($n = 100$ eggs)。

为了比较,在计算生产力时采用了两种数据形式:一种是直接数据,种群数量是用标志回捕法直接估算的,平均个体重量是通过样本直接测定的;另一种是间接数据,取样间隔恰好是一个月,每月开始时的种群数量和平均个体重量是依据成活曲线和生长曲线计算的。

2 结果

2.1 增长率

1[#] 试验围拦麦穗鱼不同龄组的平均个体重量列入表 1。图 1 是依据表 1 的数据用连续的多项式($y = a + bx + cx^2 \dots$)拟合的生长曲线,这里的自变量 X 为取样时间(T),其确定方法同存活曲线^[8]。依据生长曲线计算的每月 1 日的平均体重及由此计算的瞬时增长率列于表 2。

表 1 1[#] 试验围拦麦穗鱼不同世代平均体重

Tab. 1 Mean body weight of *P. parva* calculated from the samples taken from October—1995 to November—1996 in the 1[#] experimental enclosure of the Bao—an Lake.

取样时间 Sampling time	1994 世代 (Year—class)					1995 世代 (Year—class)					1996 世代 (Year—class)				
	n	Mean	Min.	Max.	SE	n	Mean	Min.	Max.	SE	n	Mean	Min.	Max.	SE
1995. 10. 27—11. 3	75	4.45	2.49	13.56	0.26	727	0.99	0.15	3.19	0.02					
1995. 11. 24—12. 3	21	5.32	2.72	12.70	0.34	240	1.20	0.41	3.87	0.04					
1996. 1. 1—9	37	5.88	3.54	10.07	0.34	391	1.33	0.20	4.57	0.04					
1996. 2. 8—14	49	5.83	2.85	10.68	0.35	624	1.40	0.29	5.65	0.03					
1996. 3. 16—25	42	6.25	3.16	13.62	0.28	425	1.74	0.24	6.23	0.04					
1996. 4. 18—25	32	6.04	3.60	8.73	0.16	432	2.06	0.40	6.70	0.05					

续表

取样时间 Sampling time	1994 世代(Year-class)					1995 世代(Year-class)					1996 世代(Year-class)				
	n	Mean	Min.	Max.	SE	n	Mean	Min.	Max.	SE	n	Mean	Min.	Max.	SE
1996. 5. 18- 25*	13	5.84	4.68	7.17	0.15	202	2.82	0.77	5.99	0.08	75	0.018	0.003	0.115	0.002
1996. 6. 5- 8*											53	0.126	0.011	0.335	0.008
1996. 6. 19- 22*											42	0.306	0.015	0.594	0.018
1996. 7. 12- 17						63	4.25	1.64	8.57	0.24	432	0.56	0.06	2.85	0.02
1996. 8. 23- 30						75	4.78	2.85	9.16	0.14	458	1.66	0.18	4.49	0.47
1996. 9. 19- 26						43	5.14	3.22	9.86	0.27	237	2.10	0.43	5.47	0.06
1996. 10. 27- 11. 3						32	5.46	3.11	9.95	0.24	179	2.22	0.64	5.01	0.07

* 5—6月的幼鱼样本通过蹦网取样; The young fish in May and June captured by pop net.

表2 采用 Ricker 公式依据间接数据计算的麦穗鱼的平均生物量(\bar{B} , kg)和生产力(P, kg)*Tab. 2 Mean biomass (\bar{B} , kg) and production (P, kg) calculated by Ricker's formula from indirectly estimated population number (N, ind) and mean body weight (W, g) from 1995 to 1996

时间 Time	1995		1995		1996		1996		1996		1996		1996		Total 合计
	11.1	12.1	1.1	2.1	3.1	4.1	5.1	6.1	7.1	8.1	9.1	10.1	11.1		
1994 世代 Year- class	N	1515	1359	1302	1284	1249	1128	870							49.03 1.96
	W	4.601	5.216	5.692	6.006	6.15	6.156	6.006							
	B	6.97	7.09	7.41	7.71	7.68	6.94	5.23							
	\bar{B}	7.03	7.25	7.56	7.70	7.31	6.04								
	Z	0.109	0.043	0.014	0.028	0.102	0.260								
	G	0.126	0.087	0.054	0.024	0.001	0.025								
	P	0.88	0.63	0.41	0.18	0.01	0.15								
1995 世代 Year- class	N	14431	15215	15265	14683	13731	12334	10766	9060	7456	5984	4839	4175	4084	291.44 37.08
	W	1.235	1.048	1.065	1.263	1.570	2.019	2.534	3.114	3.691	4.272	4.802	5.235	5.568	
	B	17.82	15.95	16.26	18.54	21.56	24.90	27.28	28.21	27.52	25.56	23.24	21.86	22.74	
	\bar{B}	16.87	16.10	17.38	20.01	23.19	26.07	27.75	27.87	26.53	24.38	22.54	22.29		
	Z	-0.053	-0.003	0.039	0.067	0.107	0.136	0.173	0.195	0.220	0.212	0.148	0.022		
	G	-0.164	0.016	0.171	0.217	0.252	0.227	0.206	0.170	0.146	0.117	0.086	0.062		
	P	-2.77	0.26	2.97	4.35	5.84	5.92	5.72	4.74	3.87	2.85	1.95	1.37		
1996 世代 Year- class	N						70089	57097	46386	37243	30057	24966	21631	215.32 82.58	
	W						0.0011	0.060	0.399	1.044	1.731	2.191	2.205		
	B						0.08	3.43	18.51	38.88	52.03	54.70	47.70		
	\bar{B}						0.88	8.94	27.45	45.14	53.35	51.12			
	Z						0.205	0.208	0.220	0.214	0.186	0.143			
	G						3.999	1.895	0.962	0.506	0.236	0.006			
合计 Total	B	24.79	23.03	23.67	26.26	29.24	31.85	32.58	31.64	46.03	64.45	75.27	76.56	70.44	555.79
	\bar{B}	23.90	23.35	24.94	27.71	30.50	32.11	28.63	36.81	53.98	69.52	75.89	73.41	500.74	
	P	-1.89	0.90	3.37	4.53	5.85	5.77	9.24	21.68	30.27	25.67	14.52	1.70	121.61	
	P(%)	-1.6	0.7	2.8	3.7	4.8	4.7	7.6	17.8	24.9	21.1	11.9	1.4	100	

* B= biomass(kg), Z= Instantaneous mortality rate, G= Instantaneous growth rate

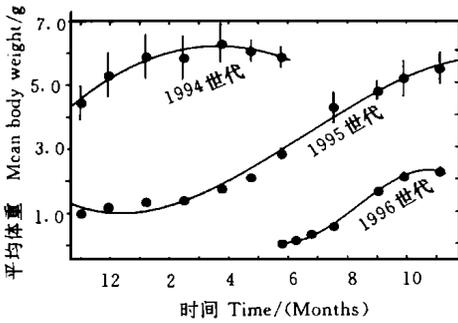


图1 麦穗鱼体重生长曲线
(竖线表示95%的置信限)

Fig. 1 Growth curves in body weight of various year classes for *P. parva*. Vertical lines indicate 95% confidence limits.

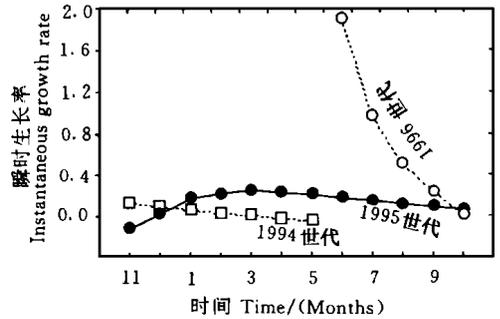


图2 依据生长曲线计算的麦穗鱼
平均月瞬时增长率的变化

Fig. 2 Mean monthly instantaneous growth rate calculated from the fitted growth curves for *P. parva*

图2反映了瞬时生长率的动态。瞬时生长率的变化与年龄和季节有关,随着年龄增加生长率降低,在生活史的早期阶段生长最快,生长率一般在春、夏季较高。1994世代在秋季重量缓慢增长,4月份达到最大值,5月以后逐渐下降,出现负生长;1995世代在春季增长较快,瞬时生长率在4月以后开始下降;1996世代在出生后的5—7月生长率特别高,且各月的降幅较大。此外,不同世代的生长存在较大的差异,1996世代在1996年11月的重量为2.205g,与同期的1995世代的重量(1.235g)相比增长了78.5%,1995世代在1996年11月的重量(5.568g)比同期的1994世代(4.601g)增加了21.0%。

2.2 用 Ricker 公式和 Allen 曲线计算的生产力、平均生物量和 P/\bar{B} 系数比较

表3总结了用两种数据和两种方法分别计算的麦穗鱼生产力、平均生物量和 P/\bar{B} 系数的数据。从表3可知,无论是依据直接数据,还是间接数据,用 Ricker 公式与 Allen 曲线计算的生产力及 P/\bar{B} 系数非常接近。表3还表明,不管是用 Ricker 公式,还是用 Allen 曲线,依据直接数据与间接数据计算的生产力、平均生物量或 P/\bar{B} 系数也非常相似,差异很小。由于间接数据的时间间隔为一个月,依据计算结果,在分析中均用间接数据—Ricker 法计算出的生产力、 P/\bar{B} 系数及平均生物量的结果(表3)。

表3 麦穗鱼生产力($P, \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)、平均生物量($\bar{B}, \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)及 P/\bar{B} 系数

Tab. 3 Production ($P, \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$), mean biomass ($\bar{B}, \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) and P/\bar{B} ratio for *P. parva*.

世代 Year class	直接数据 Direct data				间接数据 Indirect data					
	P		\bar{B}		P		\bar{B}		P/\bar{B}	
	Ricker's Formula	Allen's curves								
1996	24.54	25.45	9.10	2.70	2.80	24.80	25.33	9.35	2.65	2.71
1995	11.82	11.95	6.73	1.76	1.78	11.14	11.18	6.78	1.64	1.65
1994	0.63	0.63	2.02	0.31	0.31	0.59	0.59	2.14	0.28	0.28
混合 All	36.99	38.03	17.85	2.10	2.13	36.53	37.10	18.27	2.00	2.03

2.3 平均生物量

在 1995 年 11 月至 1996 年 10 月, 1996 世代平均生物量为 $9.35\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 1995 世代为 $6.78\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 1994 世代 $2.14\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 整个种群为 $18.27\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。

图 3 显示了麦穗鱼月平均生物量的动态。1996 世代的生物量在秋季出现峰值, 而 1995 世代在春末夏初的生物量较高, 1994 世代在死亡之前, 生物量的季节变化并不明显。从整个种群看, 生物量在夏季急剧增加, 在秋季达到高峰。

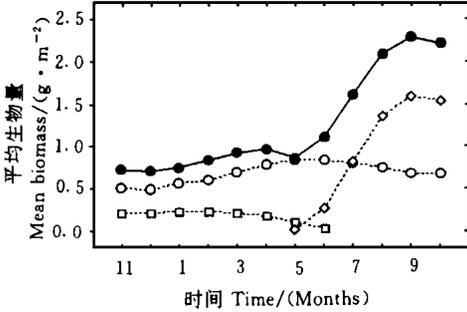


图 3 麦穗鱼平均生物量的月变化
(1995, 11—1996, 10)

Fig. 3 Monthly changes in mean biomass of *P. parva* from November 1995 to October 1996
...◇...1996 世代; ...○...1995 世代;
...□...1994 世代; —●—所有世代

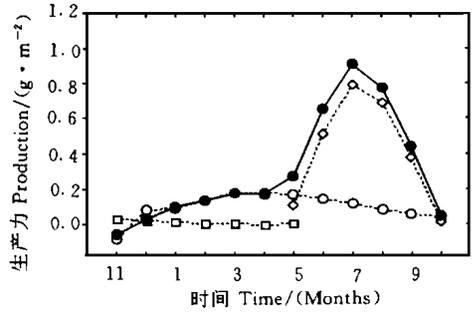


图 4 麦穗鱼生产力的月变化
(1995, 11—1996, 10)

Fig. 4 Monthly changes in production of *P. parva* from November 1995 to October 1996
...◇...1996 世代; ...○...1995 世代;
...□...1994 世代; —●—所有世代

2.4 生产力

整个种群的周年生产力为 $36.53\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 其中 1996 世代为 $24.80\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 占总生产力的 67.9%, 1995 世代为 $11.14\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 占 30.5%, 1994 世代为 $0.59\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 仅占 1.6%。图 4 显示了麦穗鱼生产力的月动态。1996 世代在夏季的生产力较高, 最大值出现在 7 月, 为 $36.4\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。1995 世代在 11 月出现负的生产力, 这可能是由于该月推算重量的偏差引起的, 不是个体重量的损失所致, 因为推算的平均个体重量为 1.235g (11 月 1 日), 而实测值为 0.99g (10 月 31 日); 该世代在春季 (3—5 月) 的生产力最高, 占该世代周年生产力的 47.1%, 在春末生产力开始下降, 这除了与繁殖有关外, 可能还与该世代进入生活史中的最后一年瞬时生长率逐渐下降有关。1994 世代在 3 月的生产力极低, 4 月出现负的生产力, 这可能主要是由于繁殖期间性产物的排出引起的。从整个种群看, 夏季 (6—8 月) 的生产力最高, 占总生产力的 77.6% (表 2)。

2.5 P/\bar{B} 系数

整个种群的 P/\bar{B} 系数为 2.0。1996 世代和 1994 世代均只有 6 个月的生产力, 前者处于生活史中的早期阶段, 生长速度快, 生产力高, P/\bar{B} 系数为 2.65; 相反地, 后者处于生活史中的末期, 生长速度慢, 生产力极低, P/\bar{B} 系数只有 0.28。1995 世代周年的 P/\bar{B} 系数为 1.64 (表 3)。

3 讨论

Ricker 公式和 Allen 曲线是计算鱼类生产力最常用的方法。Hanson^[10]同时使用了这

两种方法, 计算出的结果比较接近。为了比较, 本文也同时使用了这两种方法, 计算结果几乎一致。在许多文献中, 生产力的计算大都采用 Ricker 公式^[11]; 然而 Chapman^[15] 认为 Allen 曲线不需要太多的参数和计算, 较 Ricker 公式简单方便。

在计算生产力时, 本文还同时使用了直接数据和间接数据, 结果表明用这两种数据计算的生产力、平均生物量或 P/B 系数几乎一致。由于间接数据的时间间隔是人为的, 恰好一个月, 用这种数据计算的结果能用于分析生产力、平均生物量的季节动态, 更好地了解生产力形成的特征, 因此在分析中, 运用了间接数据的计算结果。Staples^[11] 在计算短头塘鳢 (*Pilypnodon breviceps*) 的生产力时, 运用的是间接数据, 但他并未比较间接数据和直接数据所得结果的差异。从本文的结果看, 用间接数据计算鱼类生产力是可行的。

在鱼类生产力研究中, 0⁺ 龄鱼早期阶段 (特别是出生后 2—3 个月内) 的生产力难以直接测算, 因为估算起始数量特别困难^[9]。在有关文献中, 0⁺ 龄鱼起始数量是依据种群繁殖力估算的, 一般假定起始数量等于种群繁殖力的 1%, 平均个体重量用成熟卵子的平均重量表示^[12]。在本研究中, 0⁺ 龄鱼 (指 1996 世代) 在出生后的起始数量 (5 月 1 日) 是按该世代成活曲线外推的, 为 70, 089 ind, 约等于种群繁殖力的 1.7%, 这个数量可能并不高, 是个保守的估算^[8], 依此计算的生产力或许比真实值低。0⁺ 龄鱼 5—6 月的生产力为 20.46 kg, 占该世代在研究期间生产力的 24.8%; 如果不包括 0⁺ 龄鱼 5—6 月的生产力, 那么整个种群的 P/ \bar{B} 系数只有 1.37, 而包括了这两个月生产力的 P/ \bar{B} 系数为 2.0, 这表明麦穗鱼在生活史中早期阶段的生产力能否估算, 将对种群的 P/ \bar{B} 系数产生较大的影响, 因为在早期阶段生长速度特别快, 生产力比较高。

在少数文献中对性产物生产力 (Production due to sexual products) 也进行了估算, 性产物生产力是通过繁殖期间排出的性产物重量来估算的^[11]。短头塘鳢性产物生产力约为总生产力的 0.96%^[11], 粘杜父鱼 (*Cottus cognatus*) 则为 0.9—7.5%^[6]。在本研究中, 由于取样间隔较短, 没有单独估算麦穗鱼性产物生产力, 但是雌鱼性产物生产力可能接近 4.46 kg (种群繁殖力 × 成熟卵子平均重量), 约占总生产力的 3.7%。

从 Downing 等引用的数据看, 在湖泊中 14 种小型鱼类 ($W_{\max} < 30\text{g}$) 的生产力变幅为 0.1—397.8 kg · hm⁻² · a⁻¹, 平均生物量变化于 0.02—219.8 kg · hm⁻², P/ \bar{B} 系数变动于 0.11—5, 平均为 1.74, 大部分种类为 1—2.5。麦穗鱼生产力为 36.5 kg · hm⁻² · a⁻¹, 平均生物量 18.27 kg · hm⁻², P/ \bar{B} 系数 2.0, 这三个值均在上述相应指标的范围内。

利用 P/ \bar{B} 系数和平均生物量计算生产力是一条很有希望的捷径^[1]。在河流中, 大部分鲑科鱼类的 P/ \bar{B} 系数变化于 1.0—1.5, 比较稳定, 可以利用 P/ \bar{B} 系数和平均生物量估算鲑科鱼类的生产力^[1]。但是由于小型鱼类生产力的资料非常少, P/ \bar{B} 系数的变化规律还不明显。在长江中下游湖泊中, 小型鱼类多, 选择一些有代表性的种类开展生产力研究, 积累 P/ \bar{B} 系数资料, 这对评价小型鱼类在湖泊中的生态地位, 合理利用小型鱼类资源有着重要的意义。

参考文献:

- [1] Mann R H K, Penczak T. Fish production in rivers: a review [J]. *Pol. Arch. Hydr obiol.*, 1986, **33**: 233—247
- [2] Downing J A, Plante C. Production of fish populations in lakes [J]. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 1993, **50**: 110—

120

- [3] Liang Y, Melack J M, Wang J. Primary production and fish yields in Chinese ponds and lakes [J]. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1981, **110**: 346—350
- [4] Liang Y, Wang J, and Hu C. Hydrobiology of a flooding ecosystem, Lake Chenhu in Hangyang, Hubei, with preliminary estimation of its potential fishery production capacity [J]. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 1984, **6**(1): 1—14
- [5] 王骥、梁彦龄. 用浮游植物的生产量估算武昌东湖鲢鳙生产潜力与鱼种放养量的探讨 [J]. *水产学报*, 1981, **5**(4): 343—350
- [6] Mann R H K. The population, growth and production of fish in four small streams in southern England [J]. *J. Anim. Ecol.* 1971, **40**: 155—190
- [7] 张堂林, 方榕乐, 崔奕波. 渔业发展阶段不同的五个水体鱼类多样性的比较 [J]. *水生生物学报*, 1996, **20**(Suppl): 192—199
- [8] 张堂林, 崔奕波, 方榕乐, 等. 保安湖麦穗鱼种群生物学 IV. 种群动态 [J]. *水生生物学报*, 2000, **24**(5): 537—545
- [9] Ricker W E. Methods for assessment of fish production in fresh waters [M]. Oxford: Blackwell Science Publication, 1971, 199—214
- [10] Hanson D L, Waters T F. Recovery of standing crop and production rate of a brook trout population in a flood-damaged stream [J]. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1974, **103**: 431—439
- [11] Staples D J. Production biology of the upland bully *Philypnodon brevicaeps* Stokell in a small New Zealand lake III. Production, food consumption and efficiency of food utilization [J]. *J. Fish Biol.*, 1975, **7**: 47—69
- [12] Backiel T. Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River [J]. *J. Fish. Biol.*, 1971, **3**: 369—405

POPULATION BIOLOGY OF TOPMOUTH GUDGEON IN THE BAOAN LAKE V. PRODUCTION

ZHANG Tang lin, CUI Yi bo, FANG Rong-le, XIE Song-guang and LI Zhong-jie
(*Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072*)

Abstract: Production by *P. parva* from the 1st experimental enclosure of the Baoan Lake, Hubei province, was estimated during the period of from October 1995 to November 1996. Monthly instantaneous growth rate changed with both age and season. Growth in weight decreased with increasing age, being maximal during the early months of life. The growth rate was generally higher in spring and summer. Mean biomass, annual production and P/\bar{B} ratio of the population were $18.27\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, $36.53\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, and 2.0, respectively. The 1996 year class contributed 67.9% of the total annual production, the 1995 year class, 30.5%, and the 1994 year class only 1.6%. Mean monthly biomass and production of the whole population showed a markedly seasonal variation. Maximum biomass occurred in early autumn (September), while maximum production was observed in mid-summer (July). The summer production (June to August) contributed 77.6% of annual production by the population.

Key words: *Pseudorasbora parva*; Production; P/\bar{B} ratio; Population; Baoan Lake