

海洋渔业生态系统

—— 定量评价与管理

[美] 泰沃·黎瓦斯图 著
赫伯特·阿·拉金



海洋出版社

海洋渔业生态系统

——定量评价与管理

〔美〕泰沃·黎瓦斯图 著
赫伯特·阿·拉金

邱辉煌 周秋麟 译
蔡文 理 校
杨 纪 明 审订

海洋出版社

1992

内 容 简 介

本书试图用定量术语总结生态系统的各种过程，重点为鱼类生物量及其与环境的关系，其主要目的是介绍渔业研究和渔业管理的定量数学模拟方法。

本书可供与海洋生态学，海洋渔业资源和管理，海洋渔业生态学等有关的大专院校师生和科研人员参阅。

Taivo Laevastu and Herbert A Larkins
Marine Fisheries Ecosystem
Its quantitative evaluation and management
Fishing News Books Ltd
Farnham Surrey England
1981

责任编辑 庄一纯

(京)新登字087号

海洋渔业生态系统——定量评价与管理

泰沃·黎瓦斯图 赫伯特·阿·拉金 著

邱辉煌 周秋麟 译

蔡文理 校 杨纪明 审订

*

海洋出版社出版(北京市复兴门外大街1号)

海洋出版社发行处发行 香河印刷厂印刷

开本: 787×1092 1/16 印张: 7.125 字数: 170千字

1992年2月第一版 1992年2月第一次印刷

印数: 1—1000

*

ISBN 7-5027-1966-0/Q·76 定价: 5.70元

前言

近10年来,全世界的海洋渔业发生了许多显著的变化——许多中上层鱼类的资源量(例如北大西洋的鲱鱼、秘鲁外海的鳀鱼等)都在急剧地下降,北半球高纬度海域多种鱼类的渔获量一直徘徊不前,主要的捕捞种类也不断改变等。种种变化说明了世界上大多数主要的渔业资源都处于高度开发状态,其中有些鱼类种群已达到过度捕捞,无论如何,引起70年代渔业生产明显变化的一个原因是,沿海国家扩大了渔业资源的管辖范围,以及他们对距岸200海里海域实施管理。这一变化已从对重要渔场的管理改为由沿海国家各自实施管理,而在这之前是由政府间(和国际间)团体实施对主要渔业资源的管理。这些国际团体在协调水产研究与管理方面目前仍起着重要作用。

沿海国家实施新的管理方法,需要具有多方面的知识,并在此基础上对管辖范围内的渔业资源实施管理。这些知识包括资源的数量、资源的时空变动情况、海洋哺乳动物对资源的影响以及资源对变化中渔业生产的反应等。这些要求也引起了水产应用研究许多研究方向的变化。人们已认识到,由水产部门委托商船收集资料往往是按管理措施的需要行事的,无需按以往资源调查的要求进行。这么一来,有许多事情亟待完成:改进总体资源调查方法,增加捕前幼体的调查,或者采用其它间接的方法诸如采用生态系统定量模拟方法补充各种调查等。

人们业已认识到,本世纪五六十年代使用的单一物种种群动态模型已满足不了现代渔业管理的种种需要了。同时,人们也认识到,捕捞活动不只是对目标种产生影响,还会通过种间的相互作用(主要是捕食作用)而影响到系统中其它非目标种。因此,我们有必要利用所积累的有关知识,全面地考察整个生态系统,并在生态系统的基础上管理海洋渔业。

本书是近4年来设在西雅图的西北与阿拉斯加州渔业中心进行生态系统模拟研究获得的经验与成果的总结。所使用的方法与安德森和厄辛(Andersen & Ursin, 1977)的方法有所不同,他们的方法是目前仅知的另一种著名的渔业生态系统(多种类)模型。之所以会有所不同,部分原因是两种方法都有了新的进展,西北太平洋的主要问题和环境状况与北海各不相同,两地所拥有的资料也有差异。

正如拉德维奇(Radovich, 1976)提出的忠告那样,本书无意“建立具体的概念”。渔业生态系统方法的应用刚刚起步,相信不久这一方法会有新的变化和改善。因此,本书的主要宗旨是,与大家共享经验,使迅速发展和不断变化的水产科学及其应用的若干领域的科学技术知识水平有所提高。

序 言

科学的发展有一个必然的演化过程：缺乏适当的工具，创造力便会受到抑制；一旦有了新的工具，创造力就爆发出力量，就得以发挥。在多数情况下，发明创造所产生的深远影响往往超过工具制造者的预期设想。许许多多领域的进展清晰地反映了这种情况，技术突破使这些领域得以发展，各领域的发展促使大功率大容量计算机的产生。

科学家们终于有了许多工具，使他们有机会提出理论来说明生态系统中物理、化学和生物相互之间错综复杂的关系，并对其进行论证。近10年来，研究生态系统模拟方法已发展成为新的主攻方向，人们提出了许多描述冻土、草地和河口生态系统的模型。我们经历了若干年的失败和挫折后，又开始构造有关海洋被开发生物种类的生态系统模型。

人们务必清醒地认识到，生态系统模型在为人类合理管理海洋生物资源方面提供基本依据具有一定的潜力，但现在还不能说已了如指掌。本书不仅总结了“西北与阿拉斯加州渔业中心”的研究成果，还体现了我们的愿望——使这些成果成为建立“体系”有益的一个结构单元。所谓“体系”指的是可以预测出渔业生产活动和环境受自然和人为破坏的严重后果的这种体系。

对于生态系统的错综复杂性，我们的认识并非今日始，许多水产专家使用的“单一种类”的模型也非天真使然，的确是由于缺乏必不可少的设备和手段而无从使用更加复杂的模型所致。在集成电路技术时代出现之前，我们当中就有许多人长年累月地辛勤工作着，花费相当时日敲打着机械计算器，为的是完成方差、共差的分析，或绘制出范·波达兰菲的生长曲线图（von Bertalanffy growth curve），人们对此仍记忆犹新。我们“懂得”并且不断“懂得”，开发一个种类会影响到系统中的其它种类。在得不到或得到较少资料佐证的情况下，人们只凭直觉相信南大洋的小鲸鲸种群随着须鲸不断被捕捞而日渐增多；相信白令海的海狗属目前的负载重要比主要底鱼捕捞作业实施之前少得多；相信大量捕捞太平洋鳕类会逐渐影响到其它鱼类的补充量和增长率。基于这些信念，人们认为应该终止这些错误的行动并把这些信念实施于资源管理工作之中。目前，由于缺乏对上述种种影响有足够的定量能力，从而使得资源管理者只好采取一些保护性的管理措施，这些措施在本质上只是把限额降低到比从经验总结得出的允许限额以下。

读者切勿受到模型的作用所迷惑，把模型当作真实情况的反映，或以为模拟出的结果会比模型所用的数据和假设更为可靠。诚如肖·那波尔爵士（Sir Napier Shaw）曾经提出的忠告那样：“自然界里事态发展的每一个理论无不需要一定的简化过程作为依据，因而从某个意义上说，这样的理论充其量只不过是神话而已”，对此是不可掉以轻心的。读者马上就要谈到的正文并非神话，也不是已经克臻克善的。本书的出版仅仅聊以表达我们的一个愿望：激励人们乐此不疲地继续完成这一工作，从知识上解开我们对生态系统作用方面的种种疑惑，填补这方面的空白。

今后，我们还需要拥有更多更好的资料，尤其是有关环境因子与海洋生物早期生活史阶

段存活种类相互关系的资料；还需要拥有能用以检验反馈机理的更好的模型。例如，海洋哺乳动物摄食鱼类的同时，大量寄生虫作为传病媒介从另一个角度也影响到鱼类的生长，它们都是以食鱼为生的种类。为了维持大型海洋哺乳动物种群，对捕捞鱼类种群所带来的严重后果仍然是个悬而未决的问题。解决这类问题，以及解决包括油气开发、突然事故和海洋污染等问题在内的海洋资源保护和管理上的种种主要问题，都可以通过生态系统模型的评价和应用得到很好的解决。

西北与阿拉斯加州渔业中心主任

威廉·阿诺思

于华盛顿州西雅图市

目 录

第一章	目的与范围	(1)
第二章	生态系统的过程与鱼类组成的定量模拟	(4)
第三章	初级生产力模型的局限性, 生物量模型与数目模型的比较	(13)
第四章	鱼类种群生物量参数与不同年龄生物量的分布	(20)
第五章	海洋生态系统中鱼类组成的主要过程及其模拟方法	(26)
第六章	渔业生态系统生物量模型——PROBUB的方程与计算方法及网格化模型 ——DYNAMES的注释	(44)
第七章	浮游生物与底栖生物的模拟, 鱼类生物群与它们的相互作用和大洋区域的 总负载量	(48)
第八章	平衡生物量与基本输入数据	(52)
第九章	东白令海平衡生物量的现状与白令海自然状态的生物量	(59)
第十章	环境与生物群和种间的相互影响	(65)
第十一章	海洋生态系统的自然变化	(70)
第十二章	东北太平洋海洋哺乳动物对海洋生物群的消耗	(76)
第十三	生态系统模拟的验证与检验	(81)
第十四章	用海洋生态系统模型模拟捕捞	(85)
第十五章	容许渔获量与估算方法	(90)
第十六章	生态系统模拟在渔业管理和研究中的应用	(96)

附 录

一、	符号表	(98)
二、	主要参考文献	(102)
三、	术语释义	(105)

第一章 目的与范围

沿海各国将渔业管辖权扩展到距岸200海里的海区，这就使世界上大部分水产资源隶属于沿海国家的管理范围。要管好本国专属渔业区的资源，要求人们务必掌握这些资源的数量、时空分布与变化，及其对渔业和人们制定的管理方案的反应。

几乎任何地方都需要更准确的渔业资源情报和提高数据搜集效率，进而也需要新的分析方法和预测方法，使管理方案在付诸实施之前就能得到评定。

生态系统模拟方法是完成上述任务的一种有益的新手段。生态系统的模拟模型也能用来测定由环境因子（如环境反常）而不是由渔业引起的资源长期波动的幅度和周期。本书介绍了我们提出的海洋渔业生态系统模拟和实用的结果。

在过去，大部分水产学及其应用都是依据所谓“单种法”，即只考虑某个单一种类在一段时间内的生活周期和各种生物过程，而不考虑同一海区内还存在有其它种类、以及它们会通过种种途径产生相互影响。虽然人们并没有完全不把整个海洋生态系统看作一个整体，可是海洋生态系统的定量模拟方法的进展一直是缓慢的。尽管我们的主要兴趣是在于了解单一种类的种群情况，但我们已经认识到单种法所具有的优点与不足，也开始考虑特定区域的整个生态系统。

本书试图用定量术语总结生态系统的各种过程，虽然把重点放在鱼类生物量及其与环境的系统上，但主要的目的是，介绍渔业研究和渔业管理的定量数学模拟方法。其中各个过程的生物学与生态学方面的阐述，也只限于解释它们在模拟中的应用。书中提出的大尺度模拟建立模型的原则，是根据经验总结出来的，这些经验不仅来自生态系统模拟研究，而且也来自各种大尺度水文学和海洋学模型研究。大尺度模拟模型采用多种模拟方法，具有多种用途，而为特定用途设计的模型，则注重于过程和条件方面的简化，通常只提出一种特定自然特征的概况。

用生态系统方法解决渔业问题，还处于起步阶段，因此许多有关的背景资料和输入资料有待于收集和研究。根据现有的资料及成果验证的可能性，并且从现有的文献中筛选出适合于生态系统模拟用的定量方法。在科学领域中，很难用一种方法解决某一问题，也很难就解决问题的某种方法取得一致的意见。书中的许多方法可用于许多不同的研究领域，而不同的研究者（模拟者）可采用不同的技术路线。安德森（Andersen）和厄辛（Ursin）（1977）提出并在丹麦应用了一种优秀的大范围渔业多种类模型。稍微不同的其它模型肯定会相继出现（如巴尔肯Balcien, 1980）。类似的模型已在气象学上建立和发展，其中最初的数学模型是正压或斜压的，随后又发展了本原方程模型，以及最近出现的与之不相上下的矢量球形调和模型。在科学技术的发展中，不同方法的应用和验证及其比较都是必要的。

渔业种群动力学习惯上是以尾数为基础的，即依据一个种群内鱼类尾数变动来考虑的，而现在提出的方法则是以生物量为基础的，因为经验证明，就资料残缺的海区来说，生物量的模型，在许多方面要比尾数的方法更臻完善。不过，那些变化或换算不多的方法，对于尾

数的模型或者生物量模型都是适用的。

大多数鱼类种群动态模型的建立，常常是以一种已知的现象、或者重要关系可以用数学方程来描述的设想为依据的。正如拉德维奇 (Radovich, 1976) 所指出的：现在有一种倾向，即人们往往忘记，鱼类种群动态的数学模型并非一定是准确无误的，因为真实而复杂的生物学现象会受到许多变量的影响，的确难以用模型来表达。本书采用许多相对简化而又得到经验证实的公式来表示其实质性过程，因而克服了上述的一些困难，文中对此将详加解释。

作者无意于要求人们非采用本书所介绍的模型不可，我们的目的仅仅在于探讨和提供各种用于建立与评价以渔业为主的复合式生态系统模拟的方法，以及对这些方法的评价。本书的参考文献只列出其中很少的一部分，一般仅引述具有下列内容的参考文献：必要而有效的详细描述；通用的详细描述；对有争议的问题有证实作用。

书中所涉及的内容可以用许多不同的方法组织成文，因此有必要简要介绍本书的篇章结构。

第二章概述了海洋生态系统及其某些特性。简要介绍生态系统定量模拟的发展历史，其中扼要叙述了单种种群动态方法的一般特性及其缺点。本章还阐述了进行复合式海洋生态系统模拟的目的和总体原则。

第三章从初级生产入手，并按照食物链中有机质的传递变化，来评述海洋生态系统定量模拟的难点。并且说明理由，为什么我们的生态系统模拟是从食物金字塔上层开始的，即把金字塔颠倒过来，从塔顶往塔底模拟。再者，本章还概述常用的按尾数构作渔业动态模型所遇的困难，以及本书所采用的按生物量构作模型的原则。

第四章列出主要生物量参数及其分布与不同年龄鱼类种群关系的计算方法和公式，以及这些参数受鱼类种群的内在过程如补充和捕捞等影响而产生的变化。

有些读者也许看过第四章就可以跳到第六章。在该章中我们将模拟所用的公式，汇编成计算逻辑程序。有些读者，尤其是那些想了解以鱼类为主的生态系统诸过程定量研究背景材料的读者，不妨先查阅第五章。第五章仅对鱼类种群各个过程的定量模拟作出评价，它们是构作生物量生态系统模型之关键所在。

第七章阐述了鱼类生态系统中浮游生物和底栖生物所起的作用。

第八章列出鱼类生态系统模型的主要输入量，还介绍了一个特定生态系统生物量的定量计算方法，即鱼类资源的评价。接下来，在第九章中展示了东白令海平衡生物量计算的结果。

第十章举例说明环境与生物量相互影响的模拟方法。第十一章用实例说明海洋鱼类生态系统变化的幅度和周期，重点例举了个体种生物量随时间变化的变动率。第十二章概述海洋哺乳类动物对生物群的消耗量。

第十三章介绍生态系统模拟的验证。第十四章至第十六章评价现代渔业管理工作应用生态系统模拟的情况。

所有公式采用的符号列于附录一。由于数学模拟关系到不同专业的科学家，因此在附录三中对术语加以必要的解释。

许多同事为建立本书介绍的模拟模型化了多年的心血，其中贡献杰出者有以下几位：

菲·法沃莱特博士与帕·利文斯顿女士，他们在评价、验证和结果的表述，以及计算机

化模型的运算等方面贡献尤殊。马·格雷戈里先生为本书及许多有关的技术报告打字，卡·伊·黑斯廷斯女士为本书清绘图版。

尤其要感谢兄弟研究所的诸位专家同好，他们当中有好几位化了数个星期的时间与笔者讨论本书的撰写，提出指导性建议，并审阅了文稿。其中应提及并向他们致以谢意的有：丹麦海洋渔业研究所的科·安德森博士与伊·厄辛博士；荷兰渔业研究所的尼·戴安博士；以及国家海洋渔业署东北渔业中心的伊·亨德森博士等。

本书文稿承麦迪逊市威斯康辛大学的约·麦格纽桑教授，加州萨克里门蒂渔业娱乐部的约·拉德维奇博士以及西雅图市西北与阿拉斯加渔业中心的里·马洛里戈博士的审阅，并提出许多有益建议，对他们的宝贵帮助，谨在此一并诚致谢忱。

第二章 生态系统的过程与鱼类组成的定量模拟

本章概述与海洋渔业生态系统及其模拟有关的四个问题：首先，给海洋生态系统下个简明的定义，列举其中的主要过程，并简要讨论海洋生态系统的不稳定性。其次，扼要介绍这个系统定量模拟的发展史。第三，以北海的开发现状为例，探讨单种鱼类种群动态方法的缺点，以及这一方法在鱼类资源评价上的应用。第四，阐述我们对生态系统作数值模拟的目的与原则，并给出与模拟有关的若干定义。

海洋生态系统，对人类来说很大部分还是未解开的谜，这是由于涉及到系统的种类组成，还与系统中所发生的各个过程都有关系，因而显得错综复杂。海洋生态系统由下列各因子组成：数量不等的各种动植物（即生物群），引起生物群分布、丰度及其它特征改变的各种过程，以及具有时空变化的物理与化学环境。顶极捕食者（如哺乳动物、鸟类和人类等）是这个生态系统的重要组成部分。

虽然本书着重研究的是海洋鱼类的生态系统，但是它不能与海洋生态系统的其余部分完全隔开。我们必须研究浮游植物生产的有机物质，因为它在很大程度上会影响到某个海区的总生产力，即“负载量”（carrying capacity）。浮游动物是许多鱼类，特别是大多数鱼类幼体的饵料。沉积物底上和底内的底栖生物是它们的另一类饵料的来源。海洋哺乳动物、鸟类和人类是鱼类生态系统的“顶极捕食者”，他们捕食一些海区的鱼类，又把部分代谢物和“废物”送到另一些海区而变成营养物质。

海洋生态系统内有许许多多不同的过程在起作用，这些过程以各种各样的方式影响海洋生态系统的生物组成。影响某些物种生物量的主要过程有：（1）生长，生长受到温度和适宜饵料的可获得量的影响，并随生物的年龄而变化；（2）补充量，取决于产卵的成功，它是一个复杂的过程，受产卵群体的大小，以及由各种原因包括被捕食造成的卵子和仔鱼死亡所制约；（3）后期稚鱼和幼鱼或被其它种类捕食，或自相残杀；（4）老化、产卵应力及疾病造成的死亡率；（5）迁徙，包括在某个海区的迁入或迁出；（6）摄食，包括维持生命和生长的食物补充量以及食物成分的时空变化；（7）鸟类、哺乳动物和捕捞一类的顶极捕食。其中，控制生态系统的过程基本上是捕食这一过程，即一个种以其它种为食物的过程。千百年来，大鱼吃小鱼的现象早为人们所熟知，然而对这一过程的作用采用“单种”法是难以充分理解的。

海洋生态系统是不稳定的，许多生物种类的丰度和分布都会发生很大的变化。水产科学家的一项主要任务，就是要确定种类的丰度、种类的变动和分布的变化情况，并且了解控制这些变动的种种因子。但是，海洋生态系统内控制种类丰度的各种错综复杂过程，无论如何都要在长时间内经历一个相对稳定的阶段。这里有个显著的例子，雌狭鳕产卵时排放200000粒左右的卵，经过一段长时间后，平均只有2条鱼（一雌一雄）存活下来，达到“平均产卵龄”，即第四龄。这种存活个体数减少的现象是相当稳定的过程，但其中也会出现偏差，会产生某个种的年组强度比平均数高或低几倍甚至几十倍的变化。诸如青鳉或鳕鱼，其成鱼年

组增强会造成吃掉大量鲱鱼的后果，这样的结果，鲱鱼的种群必然会因青鳉或鳕鱼捕食压力的增强而锐减。生态系统的其它许多因素如环境反常或种群的内在因素（如自相残杀）等，也会造成种类丰度的变动。

虽然随着时间的推移，一些种的种群会减少，另一些种的种群会增加，但是某个海区内鱼类总生物量的资源量变化却相当小。可以通过基本食物即浮游植物、浮游动物和底栖动物的总体可用量测出总生物量，即测出某一海区内的所谓“总负载量”。

捕捞也会引起鱼类丰度的变化，这是显而易见的，不仅捕捞种会受到影响，而且偶然被捕获的其它种以及与被捕捞种结成捕食、被食或竞争者关系的鱼类也会受到影响。

为了定量地认识海洋生态系统的变化与相互作用，我们必须将现有适用的知识汇入模拟模型中，因此这就需要大计算机（即存储器容量在100000个字以上者），才能处理如此大量的数据。生态系统内种种变化的定量计算需要应用大量的显方程，每个显方程都得定量地重现出一定的过程。模拟方法的一些重点和特征，可以用模拟生态系统的综合流程方框图来表示。图1示出由NWAFRC制成的模拟模型中所强调的各个主要过程。粗线方框表示生态系统模拟所力图定量解决的主要状况与过程。其余的方框则表示在生态系统中对主要状况起决定因素的各个过程及其相互作用。箭号表示影响的流动方向，而没有指向方框的箭头表示生态系统中部分生物量可能会被移除。

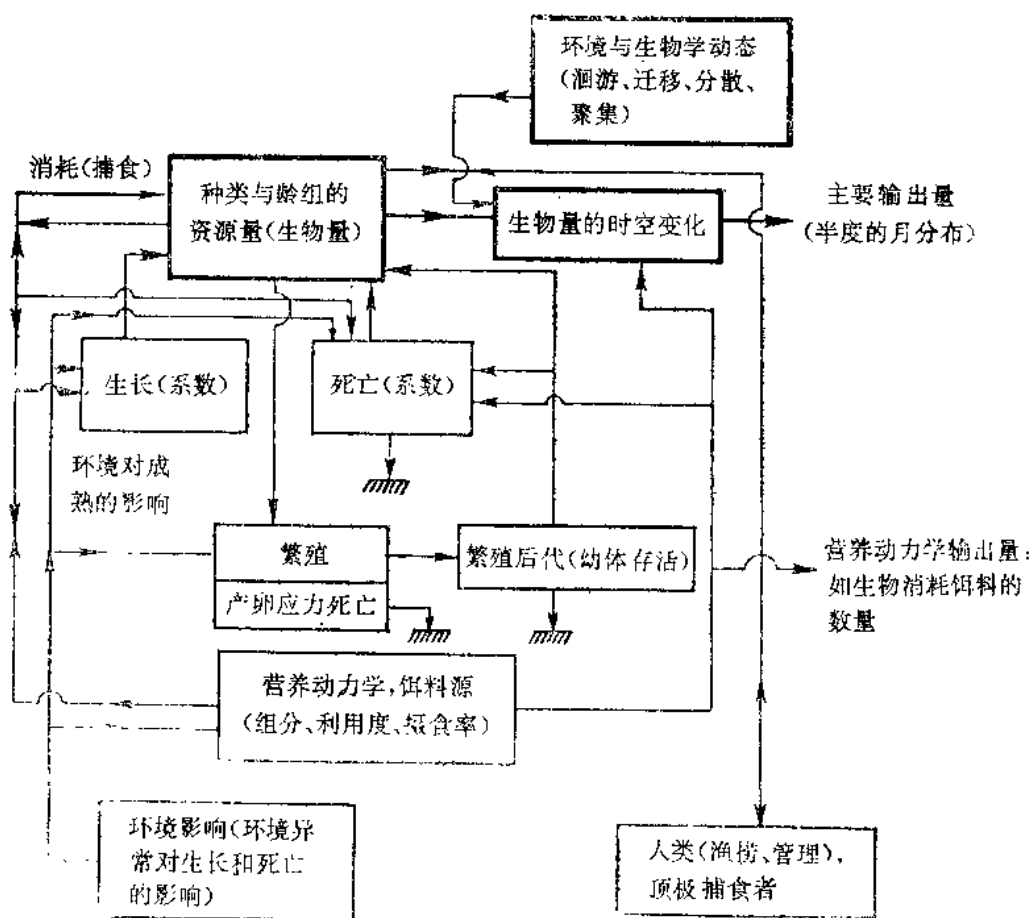


图1 海洋生态系统的主要过程和相互影响的示意图

在1952年以前,阿尔姆(Alm)、巴拉诺夫(Baranov)、罗斯(Ross)和凯夫汀(Kerdin)等人就做过一些开拓性的试验,企图根据捕食与被食关系,构造鱼类种群和其它动物种群的数学模式。简单的浮游生物生产力定量模型,将生态系统中不同的“营养阶”通过食物需求关系联结起来,也在20世纪40年代制作出来了。到了50年代,由于单种种群动态模型的进一步发展,创立了多物种的捕捞理论(贝弗顿Beverton和霍尔特Holt,1957)。当时还没有足以完成这项工作不可或缺的大型计算机可供使用,因此不可能进行更复杂生态系统的模拟。嗣后人们提出了许多建议,对单种模型做些小的更动、改进和补充,其中有些已用作辅助方法,如一股鱼群分析法或者实用种群分析法(cohort or virtual population analysis)。在50年代由于在水产学领域中计算机还没有广泛得到应用,贝弗顿和霍尔特只好权衡各个因子,以确定在建立模型时哪些因子应包括在内,哪些因子不应包括在内。经过权衡,捕食只用一个参数 M 即“自然死亡率”来表示,其原因一是用手工难以详细计算出捕食量,二是因为当时对各个种饵料组分的时空变化还没有充分了解。

贝弗顿和霍尔特(1957年)虽然提出了许多辅助公式,但它们的单种评价模型是基于下列三个基本方程式:

$$dN/dt = (F + M)N(t) \quad (\text{尾数变化}) \quad (1)$$

$$dW/dt = Hw(t)^{2/3} - k_m w(t) \quad (\text{生长}) \quad (2)$$

$$dY/dt = HN(t)w(t) \quad (\text{捕获量}) \quad (3)$$

式中, t 为时间, N 为鱼类的尾数, w 为体重, Y 为捕获量, F 为捕捞死亡率, M 为自然死亡率, H 为生长需求食物量, k_m 为新陈代谢需求食物量。

在单种模型中,每一个种都是单独处理的,而将其它种当作不存在,因此一个种就不会通过捕食影响到其它种的丰度,这是单种模型的一个缺点;另一个缺点是缺乏测定自然死亡率 M 的数据。现在我们知道,自然死亡率在很大程度上随鱼类的年龄和大小而变化,幼鱼的 M 主要是被食,而成鱼的 M 主要是产卵应力以及老死和病死。单种模型也没有将分布的问题考虑进去。此外,洄游的各种效应和环境影响变化的种种效应在单种模型研究中也得不到体现。

北海鲭捕的后果说明了单种模型的成效甚微。在60年代这里的圆体鱼类捕获量虽然增加了不少,而生物量(资源量)却出乎意料地增多了(图2)。单种模型没有也不可能预测出生物量增多的情形,因为按照单种模型,即捕捞量如果增加,生物量就应该减少。

另一方面,挪威对鲭鱼和鲱鱼酷捕的结果使这两种鱼的资源量都同时减少(图3)。因此厄辛(Ursin, 1979)认为,鲭鱼和鲱鱼很可能一直捕食圆体鱼类的幼鱼。由于酷捕使鲭鱼和鲱鱼的资源量减少了,因此存活下来的圆体鱼类的幼鱼就多起来了。

安德森和厄辛(1977)在贝弗顿和霍尔特(1957)的基本方程中增加了一个基本项,构造出一个可用于解决现代渔业管理问题的模型——广延多物种模型(extensive multispecies model):

$$dR/dt = f(t)hw(t)^{2/3} \quad (4)$$

式中, R 为食物消耗量, f 为可变摄食量, h 为系数。例如,他们用这样的模型可以证明,如果北海鲭鱼捕捞活动降低现有捕捞量(1977)的30%(即所谓的以最少的捕捞活动获取最大捕获量,据单种模型——图4,厄辛1979),那么鲭鱼的生物量就会增加4倍(而不是单种模型所预测的6倍),但是总的捕获量实际上并没有任何增加。因为中等大小的群体资源量

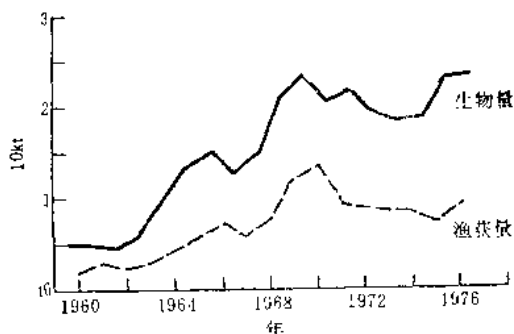


图2 1960年至1976年北海普鲮、绿青鲮、黑斑鲮和牙鲮的生物量与渔获量（据厄辛，1979）

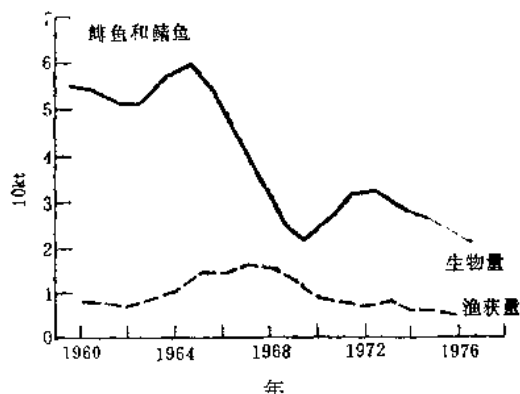


图3 1960年至1976年北海鲷鱼和鲱鱼的生物量与渔获量（据厄辛，1979）

中，像属于经济鱼类的黑斑鲮，主要是由于鲮鱼的捕食量致使现存量锐减了一半。

上述的北海鱼类资源量的变化过程，与常规的渔业种群动态预报大不相同。此外，在过

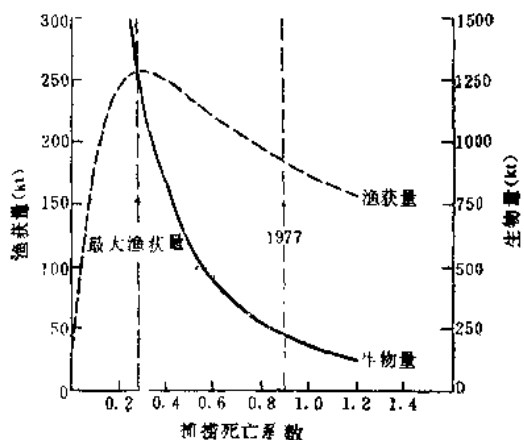


图4 贝弗特和霍尔特对北海鲷鱼的传统估算量（据厄辛，1979）

去的30年内，各洋区许多种中上层鱼类的资源量十分突然地衰退，锐减到相当低的程度。采用“单种”理论来研究这些问题，在许多方面都不能充分地预示这种衰退所隐含的迫在眉睫的危险。现在，多数水产生物学家深信，海洋鱼类生态系统是相当不稳定的，资源量会发生“自然变动”，其中有些变动的幅度相当大，持续期相当长。用单种模型是无法弄清资源量恢复的机理与“速度”，也获取不到有用的恢复速度的定量信息。因此笔者认为，需要有一种综合性的方法，才能评价出海洋渔业资源的种群变动状况。我们定量地总结了现有的海洋鱼类生态系统的知识，采用动力学数学模型进行定量模拟，力图解决这个问题。

安德森和厄辛（1977）作出多物种模型，首创了广延模拟模型，寻求已建立的方程式的数值解。在他们的各种模拟中，共采用14—81种动物、植物和营养物质，由42—308个微分方程式得出联列方程的解。所构作的模型突出了营养动力学，并将各个种的生长率处理为季节和饵料可用量的函数，把自然死亡率细分成若干组成部分：被食死亡率、产卵应力死亡率、缺食死亡率和疾病死亡率等。

第一个大河口区适用的多目的生态系统模型（用于水质管理）是GEMBASE模型，即布里斯托尔海峡与塞文河河口的生态系统综合模型（朗赫斯特，1978；朗赫斯特与雷德福，1975）。这个模型本来是为水质管理而构作的，但据其设计方式以可以用作生态学研究的手

段。这个模型模拟了生态学状态变量中的碳氮流量和7个地理分区，整个过程大约需要含有225个参数值的150个方程。这一模型采用水力学模型表示邻近地理分区间的物质转移，却未充分地涉及到有关鱼类的各种分量。

近些年来有人构造了好几种二维或三维的生态系统数值模型，基本上都把浮游生物作为海洋生产力的基础（如克雷默和尼科松，1977）。但是，营养盐—浮游生物—鱼类的能量转移途径，由于（诸如深海消耗、再矿化作用等）侧向流失严重，时空变化很大，这些侧向流失迄今还不能全面做出定量计算，从而影响到以浮游生物生产力为基础的模型的应用和解释。因为这类模型要求有大量的数据作基础，因此还不可能在那些存在着实际的或潜在渔业问题的许多海区使用，一般说来只能在小的海区应用。

NWAFRC——设于西雅图的“西北与阿拉斯加渔业中心”，面临着最迫切需要解决的东北太平洋现代渔业研究课题，即如何评价鱼类资源现状及其变动趋势。这类研究的成果是“200海里专属经济区”渔业管理，其中包括分配给其它国家资源所需要的。东北太平洋拥有遍布于东白令海、阿拉斯加湾和美国西海岸为数众多的渔业生产区——面积约200万 km^2 。这个区域的渔业开发得较迟（50年代末才开始），对这一广袤海域的渔业研究更是凤毛麟角。近一些年来，已在东白令海，偶尔也在阿拉斯加湾和北美西海岸沿海开展夏季传统的拖网调查。这些费钱的调查只获得易于用底拖网捕获的鱼类的丰度和分布概况。格罗斯莱茵（Grosslein, 1976）指出。总的说来，根据拖网调查结果估算的最高精确度误差范围达50%。

虽然单种资源量评价模型已经应用于东北太平洋的经济鱼类的评价，但是与那些调查和开发得较好的海区，如与北大西洋相比，其应用结果在可靠性方面就差多了。这里有好几个方面的原因，例如实用种群分析法（VPA）就不完全适用于东北太平洋，这是因为：（1）多数国家的水产业缺乏有计划和完整积累的捕获量的统计数字，以及鱼类体长与年龄的频率分布资料；（2）大多数种鱼类都进行大范围季节洄游和“生命周期”洄游；（3）自然死亡率估算值的可靠性相当差；（4）大多数种鱼类没有充分开发；（5）海洋哺乳类动物大量捕食鱼类（在东白令海，海洋哺乳动物捕食鱼类的数量相当于经济鱼类总捕获量的2倍）。

其它类型的单种模型同样也不完全能用来估算东北太平洋的资源量。这是因为：对原始资源的数量一无所知；由于缺乏足够的资料，年组强度的测定不完整；对特定年龄（大小）的自然死亡率知之甚少；捕捞统计数字匮乏等。通过对以往资源评价模型存在缺点的分析〔包括迪基（Dickie）1979年对这些问题所做的分析〕，以及对东北太平洋鱼类和渔业的基本资料的类型、可利用率和可靠性的评述，人们提出要运用现有的大量数据与知识，来探讨用于资源评价的一个综合的整体的生态系统途径。

我们决定构造一种以生物量为基础的模拟模型，供海洋生态系统模拟使用，因为我们认为其优点多于以个数为基础的模型（见第三章）。最初的NWAFRC生态系统模拟模型、总生物量预测模型（PROBUB）以及海洋生态系统动力学数值模型（DYNUMES）（莱瓦斯图与法沃里特，1978a, 1978b），这些模型都是在毫不了解安德森-厄辛的模型的情况下独立构造的。由于这些模型所用的方法既有些差异，也有些雷同，因此，如果将它们用到相同的问题上，并且输入数据的可靠性相同，其结果必定是不相上下的。鉴于安德森-厄辛模型根据单种理论和一股鱼群的分析法获取用个数表示年组强度的初始输入量，然后用这些已知输入量求得定常解，而NWAFRC的PROBUB模型却是用一组输入量求得唯一解，即确定在

一定平衡状态中各个种的生物量的丰度。PROBUB模型是一个预测模型，它能确定由于环境反常以及捕捞造成物种丰度各种变化的情况；而DYNAMES模型具有空间分辨力，可用来模拟季节洄游及其影响和饵料成分的时空变化。

每一种大尺度生态系统模拟，在其系统的概念设计时都要先确立目标和基本原则。生态系统模拟的总目标是，定量地重现海洋生态系统随时间而变化的基本状况和主要过程。

目前NWAFRC的生态系统数值模拟的目标是指导模型的构造，其主要内容有以下两个方面：调查研究与消化，综合管理指导。

调查研究与消化（分析） 目标包括可用于定量确定生态系统现状的基础生态学研究、适用知识的评价、今后研究重点的确立。这些目标要求设计的模拟模型，要以可回顾的方式，综合适用的有关生态系统知识。此外，模拟方法还要成为生态学研究的手段，尤其是成为研究和定量确定种间相互作用、环境及其异常对渔业资源影响的研究手段。

综合管理指导 这个目标包括评价渔业资源、确定捕捞活动对这些资源的影响。要达此目标，要求模拟能测定特定海区中海洋生物资源的数量与现状。还要求模拟可用来定量地评价资源（和整个生态系统）对现在的或计划中的时空变化捕捞的响应；因此要求模拟应是随时间而变化的。

生态系统的模拟必须具备若干基本条件，满足这些条件是逼真地进行模拟所不可或缺的：

- 模拟必须包括生物区系的各个组成部分。这是进行逼真地模拟营养动力学过程（即摄食）以及与摄食相关的各个过程（如生长）的需要。由于受到计算机内存和计算时间的限制，常常将生态上相似的若干个种合并成一个组。模拟还必须包括生态系统的所有基本过程，其中包括影响生物区系的环境过程。
- 模拟应具有诊断阶段（即初始条件分析）和带有适当时间步长的预测阶段。
- 应有适当的时空分辨率，分辨率的大小取决于研究区域的状况和合适的计算机设备。
- 模拟所用的数学方程式应能定量地重现已知的分布与过程（即模拟经证实的已知的分布与过程）。这就是说模拟应是确定型的，并且是以适用的数据和公认的公式为依据的。在模拟过程中，理论概念化是屡见不鲜的，但是，除非所采用的理论已得到经验研究证实过的，应当避免采用。
- 最好采用显式模拟法，力戒人为的数学因素的影响（即模型所用的数学方程式应能重现出已知的各个过程，与数据相一致，并在功能上合乎逻辑，而不是假设用某一数学公式代表某一系统的变化）。
- 要以（包括人类在内的）顶极捕食者作为生物量平衡和营养动力学计算的出发点；这些可以当作系统的“强制函数”。

此外，还有下列的一些要求适用于生态系统的模拟，对于“渔业生态系统”更为突出：

- 模拟应能解决随年龄变化死亡率的主要问题（尤其是被食、产卵应力和捕捞等死亡率问题）。
- 在特定条件下，基本方程组要有唯一解（用以确定“平衡生物量”，即基本合理的资源量）。
- 方程组不应是有条件的稳定（但在特定条件下的唯一解则不在此例），因为海洋生

态系统是不稳定的,并且在各种不同的范围内会有变动。

- 可检验出任一时间步长和任一空间位置上该系统的各个奇异的分量(如状态变量、过程、速率等)。
 - 模拟应包括由各种原因和随机运动引起的迁移,因为这类迁移会随着捕食-被食关系的时空变化而影响生物量。
 - 总负载量应能反映出具有时空变化的浮游生物和底栖生物的生产力(即“缓冲生产力”)。
 - 模拟还应包括有诸如温度、海流等一类重要的环境因素,并且能反映出这些环境因素时空变化的主要特点。
 - 模拟的输出量对预定的时空分辨率内各个参数应是可利用的。
 - 应使模拟经整编可利用当地的适用数据和知识。
- 生态系统模拟工作强烈要求从事模拟研究者和使用者,应具备以下一些条件:
- 对要达到的目标和所需解决的问题应有清醒的认识。
 - 具有广博精深的生物种类、生态学和环境等方面的知识(这就要求有一班“学科齐全”、目标明确的科学家)。
 - 具有应用数学的知识,并了解应用数学的局限性。
 - 具备应用计算机作大型模型的经验。
 - 会使用大计算机(内存10万字以上的)。
 - 具有开展模拟必备的区域及全面资料的所有知识,并能获取之。

营养动力学计算原理的说明见图5所示,图中箭号表示食物的流向,圆形、方块形和三角形符号表示食物源。这些计算结果可用来确定哪些捕食者捕食了哪些种类和捕食的数量,然后再用根据经验确定的生长系数,确定出弥补被食数量所需的每种捕食者(被消耗掉的)数量。

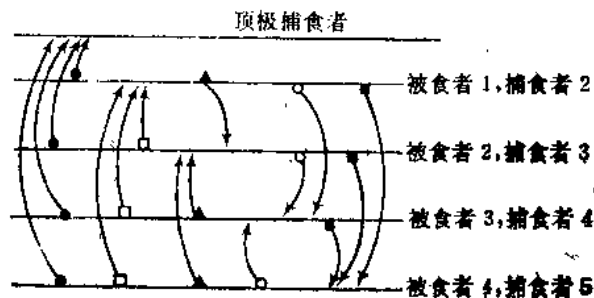


图5 以消耗量为基础的营养动力学计算原理

原理:先确定出哪种捕食者摄食了哪些种类及摄食的数量,再确定摄食数量所需被捕者的数量
优点:可以计算出全部被食者的生产最低值和资源量。可以估算出非经济(及未采样的)物种的数量。可以建立起一种被食者生物量的变化与其它被食者生物量变化的相互关系

在这种模拟方法中,消耗量不是采用时间中心差分方式确定,而必须在前一时间步(即比计算增长率早一时间步)确定。这样,模型必须基于向前和向后的时间步进的相组合的有限差分法。在气象模型化中,采用这种数值技巧,时间步长按其所引起的时间步进法和数据中的误差来估计(既有时间步进法的误差,也有资料方面的误差)。我们发现所采用的最大的