

POPULATION
ECOLOGY OF
FRESHWATER
FISHES

淡水鱼类种群生态学

李思发 编著



农业出版社

封面设计

马 遥

Q959.4/140

ISBN 7-109-00621-2/S·470

定 价：5.80 元

202-210

淡水鱼类种群生态学



李思发 编著

农业出版社

淡水鱼类种群生态学

李思发 编著

责任编辑 陈力行

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850 × 1168mm 32 开本 9.5 印张 219 千字

1990 年 2 月第 1 版 1990 年 2 月北京第 1 次印刷

印数 1—930 册 定价 5.90 元

ISBN 7-109-00621-2/S·470

序



自从100多年前出现生态学这个术语起,生态学的研究已经取得了很大的进展,随着社会生产的发展,生物与非生物环境相互关系的不断变化,生态系统这一概念也在半个多世纪以前得到确立。近20年来,这两个名词又像新生事物一样时兴起来,并引起人们广泛的关注。这是人类活动对自然界的影
响日益扩大,对社会生活带来的消极或积极后果日益明显的必然结果。

多年来,随着人们对鱼食不断增长的需要,渔业也有很大的发展,这就要求能够最大限度地利用天然水体中的鱼类资源,而又能保持资源的丰盛和长期稳定。从此,鱼类种群数量变动规律的研究就自然地提到日程上来,并成为鱼类学工作者当前和今后的一个重要研究课题,其主要内容就是鱼类种群生态学。

当然,鱼类生态学的发展,是从个体生态学开始的。个体生态学是进行种群生态学研究的基
础。

不从个体水平上了解鱼类的生活习性，种群生态的研究将无从进行。实际上，在进行个体生态学研究的同时，也不可避免地涉及某些有关群体生态的内容。

在自然界开展对种群的研究，就其规模来说，要比个体生态的研究繁博得多，而自然条件又极其复杂多变，观察的困难和局限性使所得到的结果往往仅是可能的解释。如是数学模拟的方法应运而生，它用比较简捷的推理方法，把有关的参数纳入一个数学公式，通过计算来表达种群变动规律。当然，从生物学研究的角度来看，就会认为是一项缺少现场观察和大量数据的方法，结果可能脱离实际。这也是一个问题。但是，如果把这种推理的结果在实践中加以检验，也可能使两者达到相互补充的效果，进一步做到既能从数学上对种群变动的现象进行表达，也可从生物学的角度阐明其变动的原因，逐步把理论与实际统一起来。人类对知识的积累总是渐进的，任何时候不会十全十美。

作者是一位勤奋工作的同行，与国内外的渔业学术界有着广泛的接触。他在教学和科研之余，编著了《淡水鱼类种群动态学》一书，概括了当前国外在鱼类种群生态学研究方面的一些动态和发展趋势，并结合我国鱼类生态学研究方面的成果，用自己的语言，作了简明新颖的介绍。这对推动我国鱼类种群生态学研究的深入开展，将起到良好的作用。回顾我国鱼类学工作者很少自己写书这一不正常的现象，此书的出版，也是一个良好的征兆。读者或可从中吸取远比从为数不多的译作中可

获得信息，更为现实有用。

我有幸在此书出版前浏览了书稿的前七章，获益匪浅。作者请我在书前写点短文，原想是没有必要的，读者自会作出客观的评价。但是，作为一个同行，由此看到共同热爱的科研事业将会在鱼产丰盛的祖国大地上进一步兴旺起来，感到十分欣喜，如是仍写下了这些无关紧要的话。

易伯鲁

1986, 12, 29于华中农业大学

前 言



生态学，是当代最活跃的前沿学科之一。在鱼类和渔业领域内，个体生物学的静态描述的研究已不能满足需要，群体生物学的动态的定性、定量研究正在兴起。不同型式地渔业利用的池塘、湖泊、水库以及江河等，都是水域环境、鱼等水生生物以及人类三者相互作用的渔业生态系统。在这些渔业生态系统中，人们感到鱼类的存在并引起巨大兴趣的，主要的并非物种这一分类单位，而是种群这一实体。鱼类种群生态知识在鱼类资源的科学利用和渔业生态系统的科学管理中起有重要的作用。

种群生态学是一门多样性的范围广泛的学科。在这本书中，作者不打算包罗万象，只准备集中于自己长期涉足的淡水鱼类，主要介绍国内外淡水鱼类种群生态的基础理论和应用实践，旨在帮助读者了解鱼类这一可更新资源的数量变动规律，从而对鱼类资源的有效而合理的利用，有一个比较全面和深刻的认识，并获得有关调查研究方法。

种群生态学是跨学科的应用科学，引用边缘学科的新成就最快。尤其突出的是，早在30年代就开始用数学方法表示所研究的因素或变量之间的关系，用数学模型来概括某些生态现象或过程。后来，由于电子计算机的广泛应用和解决复杂生态现象的生产实践与理论发展的需要，这方面的工作与日俱增，标志着种群生态学进入了定量分析的发展阶段。可以说，没有数学，就没有现代的生态学，对于种群生态更是如此。

本书主要为淡水渔业科技人员、水产院校及设有生态学课程的大专院校有关师生写的，亦可供海洋鱼类资源、生态学、生物学、环境保护学等工作参考。考虑到生物学工作者的数学基础比较薄弱，故在阐述时力求深入浅出，使只具一般微积分与数理统计知识的读者也可理解全书。

鱼类种群生态是一门新兴的发展中的学科，有些基本原理与模式尚待检验与完善。作者虽然早在1979—1981年在加拿大访问研究期间就开始准备撰写此书，近几年，书稿又经过了研究生与本科生的使用实践，但限于作者水平，存在错误与缺点恳请读者指正，以便修正、补充。

本书承蒙华中农业大学易伯鲁教授审阅第1—7章，并赠序，上海水产大学伍汉霖研究员审阅部分绪论，詹秉义副教授审阅第6—8章，邢华良副教授审阅第一章部分数学内容。谨此致以衷心的感谢。

李思发

1987年元月

目 录



绪论	1
一、种群生态学与普通生态学	1
二、鱼类种群生态学的由来与发展	5
三、淡水鱼类的定义、分布及经济价值	8
第一章 鱼类种群的增长	18
一、鱼类的个体生长	19
二、鱼类的群体增长	42
三、鱼类种群消长变化的定量描述	52
第二章 鱼类种群的增殖	65
一、繁殖力	66
二、影响鱼类早期发育阶段成活率的生理 生态问题	72
三、鱼类种群的生存对策	87
第三章 种群生态能量学	95
一、食物利用的能量原理	96
二、鱼类的消化率与摄食量	104
三、自然条件下鱼类耗饵量的估计	112
四、饵料保障—需饵量—鱼产量	122
第四章 种群内种群间关系	125

一、种群内关系	125
二、种群间关系	134
第五章 鱼类种群数量变动的研究方法	155
一、鱼类种群数量变动的主要参数	155
二、资源量的估算	156
三、死亡率的估算	162
第六章 鱼类种群的资源评估和生态管理	179
一、鱼类种群生产量与资源量的数理评估模式	180
二、鱼类种群的生态管理	203
第七章 鱼类种群生态遗传	213
一、种群变异	215
二、鱼类种群的遗传多态现象	225
三、地理渐变群	233
四、鱼类种质资源的保护	233
第八章 鱼类种群生态研究若干数理方法	238
一、曲线拟合	239
二、数学模型	259
参考文献	269

绪 论



一、种群生态学与普通生态学

自然界的各种生物，从单细胞到多细胞，从低等到高等，都有不同的结构与功能，都由多层的系统构成，如细胞、组织、器官及其系统，个体、种群、群落及生态系统等层次。Odum (1971) 提出的生物组织层次的概念可用图0—1表示：

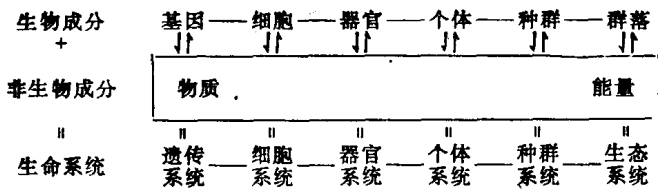


图 0—1 生物组织层次的概念

种群、群落、生态系统是生物作为物种或类群而生存的结构形式。

1. 种群 (population)

种群是生活在一定空间里的同一种类的所有个体的总和。由于地理的或地形的屏障，一个种群往往与同种的另一种群有着某

种程度的分隔。例如，生活在长江的草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 是其长江草鱼种群；生活在珠江的草鱼则是珠江草鱼种群；生活在黑龙江的又是黑龙江草鱼种群，它们在形态、生理生态乃至遗传上均有一定差异。但有时这种屏障也可能来自繁殖或生态习性的不同，例如滇池的鲫鱼 (*Carassius auratus*) 有土著的低型鲫鱼和外来的高型鲫鱼 (云南省水产研究所, 1981)。方宗熙 (1975) 对种群所作的简单定义是：“种群是由同一物种的若干个体组成的，种群是生活在同一地点，属于同一物种的一群个体”。作者认为，种群是在年龄组成、性别比率、出生率、密度、数量消长、空间分布、行为习性、遗传性状等方面具有一定结构与功能，个体间相互依存，互相制约的有机整体，它占有一定的空间，其数量随着时间的迁移而变化。

鱼类种群的研究主要围绕着以下 8 个属性：

(1) 资源量 (abundance) 种群在某一时某一体里的个体的绝对数量。

(2) 密度 (density) 单位面积或体积水体中种群的数量或生物量的相对大小 (尾数/ m^2 , g/m^2 , 尾数/ m^3 , g/m^3 等)。

(3) 补充 (recruitment) 通过繁殖，新个体增补入种群的数量。

(4) 死亡 (death) 由于自然原因或人为原因，种群中个体损失的数量。

(5) 年龄组成 (age composition) 种群中不同年龄个体的比例。

(6) 分布 (distribution) 种群所有个体在水体里的分布方式。

(7) 增长 (growth) 种群数量由于补充、死亡、个体

生长及从群体中迁出或移入的净结果。

(8) 遗传结构 (genetic structure) 共享同一基因库 (gene pool) 的一个种群的全部个体的基因频率。

不同种群的上述属性或特征是不同的。这种差异可能来自遗传, 可能来自环境, 更可能两者兼俱。

种群是物种在自然界中存在的实际单位。因为, 在自然界中, 同一物种的个体并不总是彼此在邻近的空间里生活的, 而是集合成群体而生活, 从而形成生产意义与经济价值。

鱼类资源学也常常使用“群体”(stock) 这一术语。群体的定义不太严格, 在一般情况下, 群体相当于种群 (Gulland, 1971), 但多指渔业开发利用的群体而言, 一个种群也可分为几个或更多的群体。

2. 群落 (community)

群落是占据同一空间的所有种群的总和。如滇池的鱼类群落包括鲫鱼、大白鱼 (*Anabarilius polylopes*)、小白鱼 (*A. alburnops*) 等近 30 个种群, 青海湖的鱼类群落则含有青海湖裸鲤 (*Gymnocypris przewalskii*) 等 6 个种群。阐述群落的结构与组织, 是生态学的又一项主要任务。群落的结构不仅指构成群落的各个种的种群, 而且包括它们在时间与空间上的资源量与分布格局; 群落的组织, 则指种群之间的相互关系, 如掠食、竞争、共生、共栖等。对于鱼类, 则以研究竞争与掠食这两个属性最为重要。

3. 生态系统 (ecosystem)

也叫生态系。它指由生物环境与非生物环境这两个基本组成部分构成的相互依存、互相制约、完成物质与能量循环的开放系统。生态系统小至池塘, 大至海洋, 依特定的物质与能源流程, 范围可大可小。

从完成能源和物质流程的结构来说，任何生态系统都由以下4个阶层（水平）组成。

（1）非生物物质与能源 无机物质（如C、N、O₂、CO₂、P、K、H₂O、岩石等）、有机物质（如蛋白质、糖类、脂类及腐植质等）及太阳能等。

（2）生产者 自养生物，如浮游植物等初级生产者。

（3）消费者 异养生物，根据其在物质传递和食物链中的位置，可依次分为：初级消费者、次级消费者、终级消费者等。

（4）分解者 如细菌，把死亡的有机体分解，使营养物质释放回水体或土壤中，从而完成营养物质的循环。

由上述可知，生态学所研究的自然层次包括种群、群落及生态系统。种群生态学可说是生态学的一部分。种群生态学是以种以下类群为研究对象，群落生态学则是以种以上类群为研究对象。

鱼类种群生态学（fish population ecology）是以种群这一层次为单位来论述鱼类群体生态的科学。由于近年来统计学、行为学、遗传学、演化学等学科的进展，种群生态学已逐渐形成一门独立学科，但它与生态学的关系仍然最为密切。

鱼类种群生态学研究种群内各成员之间，它们与其它种群的成员之间，以及它们与周围环境中各种生物与非生物成分之间的相互关系。

本书以淡水鱼类为对象，重点论述3个问题：

（1）鱼类种群的生、死、消、长规律及其描述。种群数量变动是种群生态学的核心。

（2）鱼类、环境及人类的相互作用对于鱼类种群数量的影响，即鱼类种群数量变动的原因和研究方法。

（3）鱼类种群的生态管理。

二、鱼类种群生态学的由来与发展

种群生态学是从人口统计学 (demography)、应用昆虫学 (applied insectology) 和渔业生物学 (fisheries biology) 等发展而来的。

1. 世界人口的激增, 是种群研究日趋发达的启动器

Malthus(1798, 《人口论》) 认为, 人口呈几何级数增加, 而其食物生产量则是呈算术级数增加的。由于人口的骤增, 加剧了人类社会的紧张, 若不予以禁欲, 便会导致厄运。Darwin与Wallace从生存斗争观点, 认识到一切物种呈几何级数的增加, 将导致所需物质的缺乏, 引起生存斗争。达尔文在他1859年发表的《物种起源》一书中, 深刻地论述了这一问题。比利时人Verhurlt(1838) 最早提出了Logistic方程式, 它至今仍然是种群生态学的奠基石之一。但Verhurlt于1849年55岁时早逝, 他的论文曾被一度遗忘, 直到1920年才被美国社会学家Pearl等再次发现。

2. 应用昆虫学研究以其丰富的材料和大量的试验为种群生态学的发展奠定了厚实的基础

在许多国家, 对为害农作物的昆虫曾有过详尽的计数与统计, 因而有许多连续世代的资料可供分析。昆虫既适于野外调查, 也适用于实验室研究, 短期内就能廉价地人工繁殖出许多世代的昆虫和进行大量的重复试验, 是种群生态研究的上好材料。

苏联学者Gause是实验种群研究的杰出代表之一, 他的试验结果和发现被后人系统地补充、提高、总结为高斯原理, 至今仍广泛应用。

3. 鱼类资源的巨大经济价值及鱼类种群数量变动的特性, 把鱼类和昆虫、鸟类一起推上了动物种群生态研究的高峰

1889年丹麦水产学家 Petersen 对海底鱼类个体数量进行了系统的调查。1886年他最早试放一部分标志鱼,然后再捕获,从所捕获的标志鱼的百分率推算出个体数量,提出了沿用至今的使用标志法推算群体数量的基本公式。

1925年,意大利数学家 Volterra 根据渔业生物学者 D'Ancona 的渔获量变动资料引导出了著名的捕食者与被捕食者关系方程式和种间竞争方程式。

20世纪初,挪威渔业生物学家 Hjort 采用渔获量统计方法,分析挪威沿海鲑鱼与鲱鱼渔获量变动的原因,认为数量众多的丰产世代与数量稀少的贫产世代的出现,是渔获量波动的主要原因,而饵料数量及非生物学因子则是影响仔幼鱼成活率,从而影响世代大小的主要原因。

长期以来,人们曾误认为鱼类资源是取之不尽、生生不绝的,人类只是索取了其中微不足道的一部分。

1918年,苏联 Баранов 发表了《关于渔业的生物学基础问题》,论述了捕捞对资源的影响特点与程度,提出了捕捞过度问题。由于种种原因,他的观点在当时未能引起人们的注意,直到40年代,该文由加拿大学者 Ricker 和美国学者 Schaefer 分别译成英文,才受到了重视,其基本观点也得到了进一步的发展,特别是英国学者 Russell (1931) 提出,鱼类种群的数量变化取决于四个因素,即补充、生长、捕捞死亡及自然死亡,为以后鱼类种群数量变动分析提出了一个定量分析的框架。

Никольский 是苏联杰出的鱼类生态学家之一,他留下了《黑龙江流域鱼类》、《鱼类生态学》及《鱼类种群变动理论》(均有中译本)等著作。但他把数学应用到鱼类生态学领域里来较少,这不免阻碍了他的学术发展,使之始终停留在描述性阶段。