

文章编号: 1000-0615(2018)08-1263-10

DOI: 10.11964/jfc.20170410778

基于年龄结构的中华鲟资源量估算方法

王鲁海, 黄真理*, 任家盈, 李海英

(中国水利水电科学研究院, 北京 100038)

摘要: 根据长江中的中华鲟亲鱼捕捞数据的年龄结构, 推算不同年龄段中华鲟亲鱼进入长江参与繁殖的占比, 首次将长江和海洋中的中华鲟同时纳入估算模型进行计算, 构建了一套估算中华鲟资源量的新方法。稳态计算结果显示, 在葛洲坝截流前, 长江中每年有效补充量为1 882尾, 长江和海洋中育龄(雌: 13~34龄, 雄: 8~27龄)总资源量为32 260尾, 其中雄鱼15 310尾, 雌鱼16 950尾, 每年在长江中参与繁殖的中华鲟新老股群之和(1 727尾)占总资源量的比例约5%。计算得出葛洲坝截流后长江中的中华鲟产卵繁殖容量仅为截流前的6.5%, 1981年葛洲坝截留造成68%~80%的1980年老股群被阻隔在上游。结合葛洲坝截流后的捕捞数据推算了1981年后长江和海洋中的中华鲟资源量变迁过程。计算结果与捕捞数据反映的趋势一致, 证明模型可靠有效。研究表明, 葛洲坝截流后, 随着捕捞量的减少, 长江中的繁殖群体数量上升, 1990年左右达到峰值(约2 200尾), 随后迅速下降, 2010年为170尾左右。葛洲坝截流后中华鲟产卵繁殖环境容量的大幅下降是近年来中华鲟资源量急剧下降的重要原因。

关键词: 中华鲟; 种群变动; 年龄结构; 葛洲坝

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

中华鲟(*Acipenser sinensis*)是我国长江中特有的江海洄游鱼类, 国家一级保护动物。伴随着葛洲坝和三峡大坝的相继投入运行, 长江中的中华鲟繁殖群体数量急剧下降, 2013—2015年, 多家单位对葛洲坝下游中华鲟产卵场的繁殖情况进行了监测, 未能监测到产卵繁殖迹象^[1], 引发了社会各界对野生中华鲟保护的关注。估算中华鲟种群资源量, 分析其数量变化的原因, 对于保护这一濒危物种有着极为重要的意义。现有研究^[2-3]表明, 葛洲坝等长江大型水利工程对中华鲟的产卵繁殖环境有着巨大的影响。通过资源量变化定量评估这些工程对中华鲟种群的影响效果对该物种的保护有着重要意义。

葛洲坝截流前, 中华鲟在长江上游(冒水至万州)800 km江段的19处产卵场繁殖产卵, 幼鱼出生后降河洄游到东海及其临近海域中育肥成

长, 待其性腺达到III期后洄游到长江中产卵。目前国内不少学者利用标记—回捕和遥测技术研究长江中的亲鱼数量。柯福恩等^[4]根据1983和1984年标记回捕试验估算得出1984年繁殖群体资源量为2 176尾。这是迄今针对中华鲟亲鱼标记放流重捕试验规模最大的一次, 可以认为这次估算是比较准确的。1998年, 中国科学院水生生物研究所开始采用声纳探测的方法对葛洲坝下游亲鱼资源量进行估算, 该方法仅对密集分布区域有效, 无法估算全江段的资源量^[5]。针对葛洲坝下游的产卵场, 危起伟^[6]采用江底捞卵, 陶江平等^[7]采用食卵鱼解剖统计的方法来估算产卵繁殖群体数量。黄真理^[8]利用捕捞数据建立模型估算了在葛洲坝截流前长江中中华鲟数量约为1 727尾, 资源补充量为1 009尾。

以往研究中, 学者多是针对长江中的中华

收稿日期: 2017-04-05 修回日期: 2017-10-23

资助项目: 国家自然科学基金(51379281); 中国水科院基本科研业务费(SS0145B362017); 中国三峡建设管理有限公司科研项目(JGJ/0272015)

通信作者: 黄真理, E-mail: zhluhuang@263.net

鲟种群, 海洋中的种群尚未知。中华鲟是一种长寿命鱼类, 当年产卵繁殖情况变化造成的影响, 多年之后才会显现, 且影响机制复杂。因此, 欲综合分析造成中华鲟资源量变化的深层机制, 需要构建涵盖长江和海洋中的种群变化系统性模型。

对于鲟类长寿命个体, 其多年资源量年际变化多采用基于年龄结构(age-structured)方法构建模型进行计算。Beamesderfer等^[9]、Bajer等^[10]和Wildhaber等^[11]分别基于年龄结构构建了中吻鲟(*A. medirostris*)、密西西比铲鲟(*Scaphirhynchus platyrhynchus*)和密苏里铲鲟(*S. albus*)的种群模型。这些模型均以不同年龄存活率为核心构建年际间年龄结构的变化关系。目前尚未有针对中华鲟的年龄结构模型。对于中华鲟来说, 其稀少的数量和江海洄游的特性导致缺乏不同年龄存活率数据, 因此, 构建中华鲟的年龄结构模型需另辟蹊径。

本研究利用长江中的中华鲟多年捕捞数据和年龄结构, 建立了一套长江和海洋中中华鲟繁殖群体资源量的估算理论模型。利用此模型, 计算了葛洲坝截流前至今中华鲟资源量、亲鱼年龄结构、性比、股群比等参数变化情况。

1 材料与方法

中华鲟亲鱼在东海育肥后, 每年6—8月进入长江, 沿江上溯, 抵达葛洲坝下游(葛洲坝截流后)或宜宾江段(葛洲坝截流前)的产卵场进行繁殖。在长江中的亲鱼有两个股群, 一个是当年10—11月份完成产卵繁殖的群体, 为上一年度进入长江的老股群; 另一个是当年6—8月进入长江, 当年不产卵繁殖的新股群。根据已有长期捕捞数据的分析结果, 得知长江中的繁殖群体的年龄为8~27龄(雄鱼)、13~34龄(雌鱼)^[12]。本研究以历史上捕捞的年龄结构数据作为基础构建理论模型。

由于雌、雄性中华鲟有着不同的成熟年龄, 在研究种群年龄结构特征时将雌雄性分开分析, 分别构建时刻(以年为单位)的雌、雄种群向量:

$$\vec{F}(t) = [F_1(t) \cdots F_n(t)]^T \quad (1)$$

$$\vec{M}(t) = [M_1(t) \cdots M_n(t)]^T \quad (2)$$

式中, $F_i(t)$ 和 $M_i(t)$ 分别代表 t 时刻 i 龄雌鱼和雄鱼个体数量; n 为中华鲟最高寿命。

在假定死亡率为0的情况下, 不同年际间中华鲟个体数量满足:

$$F_{i+1}(t+1) = F_i(t), \quad M_{i+1}(t+1) = M_i(t) \quad (3)$$

常剑波^[5]通过对中华鲟年龄结构分析, 认为长江中繁殖群体年龄结构符合对数正态分布。假定对于不同年龄段的亲鱼捕捞的强度一致(即被捕捞的概率相同), 则长江中参与繁殖活动的两个股群年龄结构均为对数正态分布。即长江中 i 龄雌、雄亲鱼占比满足:

$$pf_i = \frac{1}{ib_f\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\ln i - a_f)^2}{2b_f^2}}, \quad i = 13 \sim 34 \quad (4)$$

$$pm_i = \frac{1}{ib_m\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\ln i - a_m)^2}{2b_m^2}}, \quad i = 8 \sim 27 \quad (5)$$

式中, pf_i , pm_i 分别代表雌、雄鱼在 i 龄的占比; a_f 、 b_f 与 a_m 、 b_m 分别为针对雌、雄鱼年龄结构的拟合系数。通过对已有数据^[5, 12]的拟合可得, $a_f=3.02$ 、 $b_f=0.1816$ 、 $a_m=2.605$ 、 $b_m=0.2311$ 。

图1反映了中华鲟年龄结构和拟合曲线的匹配程度, 尽管个别年份有一定程度的偏差, 但整体趋势是一致的。可以认为, 本模型采用的对数正态分布拟合曲线符合亲鱼在长江中的年龄结构。

中华鲟分布在长江、东海和邻近海域中, 仅繁殖时洄游至长江上游产卵, 未繁殖时在海洋中生活育肥。假定雌、雄性中华鲟亲鱼一生平均进入长江参与繁殖的次数(重复产卵的次

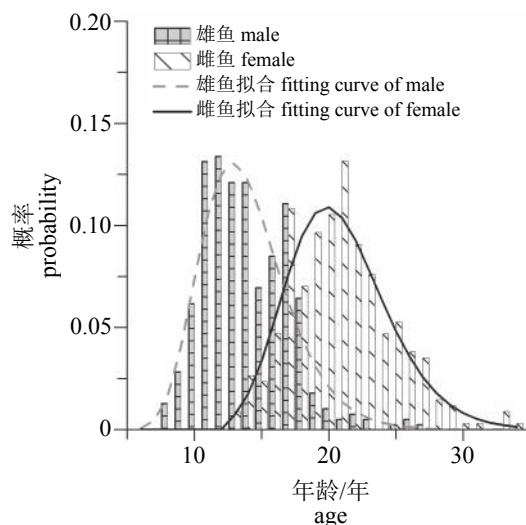


图1 中华鲟繁殖群体年龄结构拟合情况

Fig. 1 Age structure of *A. sinensis* spawners in the Yangtze River

数)分别为 n_f 和 n_m 。由于中华鲟进入长江完成一次繁殖过程需要2年左右时间, 则由长江中的中华鲟亲鱼年龄结构和当年的种群向量可以获得当年进入长江参与繁殖的雌、雄中华鲟数量:

$$YF_1(t) = 0.5n_f \sum_{i=13}^{34} [pf_i \cdot F_i(t)] \quad (6)$$

$$YM_1(t) = 0.5n_m \sum_{i=8}^{27} [pm_i \cdot M_i(t)] \quad (7)$$

式中, $YF_1(t)$ 和 $YM_1(t)$ 分别代表 t 年进入长江的雌、雄性亲鱼。在不考虑捕捞且没有自然死亡的情况下, 通过连续2年进入长江的资源量(新股群和老股群)相加即可计算 t 时刻长江中的总资源量 $S(t)$:

$$S(t) = YF_1(t) + YM_1(t) + YF_1(t-1) + YM_1(t-1) \quad (8)$$

式中, $YF_1(t-1)$ 、 $YM_1(t-1)$ 分别为 $t-1$ 年进入长江的雌鱼和雄鱼数量(即 $t-1$ 年的新股群数量)。

由式(6)(7)可知, n_f 和 n_m 对计算长江中资源量和中华鲟资源总量之间的关系有着重要的作用, 本研究采用一种简单的方式对 n_f 和 n_m 进行估算。葛洲坝修建前, 从长江上游的同一产卵季节和同一产卵场内捕得的中华鲟其卵巢发育的周期变化不是每年重复1次, 而是2年甚至更长时间^[12]。陈细华^[13]观察到1尾中华鲟的产卵间隔时间只有2年。据邓中彝等^[14]的研究, 20世纪80年代初期中华鲟的繁殖群体结构: 84%的雄鱼和78%的雌鱼为初次性成熟的补充群体, 即中华鲟繁殖群体以初次性成熟的群体为主。以此推算, $n_m=1.19$ 、 $n_f=1.28$, 大部分中华鲟一生仅进入长江繁殖1次。

未禁止商业捕捞之前, 中华鲟作为经济鱼类, 捕捞主要发生在四川江段和湖北江段, 四川江段捕捞个体主要是老股群, 湖北江段为新股群。葛洲坝截流后禁止商业捕捞, 科研捕捞一直持续到2000年, 捕捞群体中包含新老两个股群。因此, 定义参数 k 为捕捞强度, 随时间 t 变化:

$$k(t) = N_k(t)/S(t) \quad (9)$$

式中, $N_k(t)$ 为 t 年捕捞量。长江中存在新、老两个中华鲟亲鱼股群, 老股群数量为上一年新股群经过捕捞损失后的数量(假设无自然死亡), 因此, 对于 t 时刻, 老股群的数量:

$$YF_2(t) = [1 - k(t-1)] \cdot YF_1(t-1) \quad (10)$$

$$YM_2(t) = [1 - k(t-1)] \cdot YM_1(t-1) \quad (11)$$

式中, $YF_2(t)$ 、 $YM_2(t)$ 分别为 t 年老股群雌鱼和雄鱼数量。

因此, 在 t 年发生捕捞前, 长江中的中华鲟资源量 $S(t)$:

$$S(t) = YF_1(t) + YM_1(t) + YF_2(t) + YM_2(t) \quad (12)$$

定义长江中的中华鲟雌、雄亲鱼年龄结构向量:

$$\vec{f}(t) = [f_1(t) \cdots f_n(t)]^T \quad (13)$$

$$\vec{m}(t) = [m_1(t) \cdots m_n(t)]^T \quad (14)$$

式中, $f_i(t)$ 和 $m_i(t)$ 分别代表 t 时刻长江中 i 龄中华鲟雌鱼和雄鱼个体数量。假定长江中中华鲟数量损失仅由捕捞造成, 可以对式(3)进行修正:

$$\begin{aligned} F_{i+1}(t+1) &= F_i(t) - k(t) \cdot f_i(t), \\ M_{i+1}(t+1) &= M_i(t) - k(t) \cdot m_i(t) \end{aligned} \quad (15)$$

通过式(15)即可对总资源量的年龄结构向量的年际演化进行计算。

需要特别说明的是, 本模型关注的繁殖年龄段中华鲟亲鱼属于其生命周期中的壮年, 自然死亡率较低, 在本研究的估算中忽略不计。同时在本模型计算中所定义的 t 年的资源量均为该年的捕捞发生前的资源量。

葛洲坝截流前, 中华鲟产卵场的繁殖群体雌、雄亲鱼比例约为1:1, 这是自然进化的结果, 可认为是自然状态下高效繁殖的雌雄比例^[12]。本模型中定义能够存活至性成熟并参与繁殖的幼鱼为有效补充量, 假定每次繁殖所产生的有效补充量中雌、雄性别比为1:1, 在无环境容量限制情况下, 有效补充量与繁殖群体数量呈正比, 由此可以计算 t 年有效补充量(即 $t+1$ 年1龄有效幼鱼数量):

$$\begin{aligned} F_1(t+1) &= F_0(t) = M_1(t+1) \\ &= M_0(t) = 0.5bC(t) \end{aligned} \quad (16)$$

$$C(t) = \min\{YF_2(t) \cdot [1 - k(t)r], YM_2(t) \cdot [1 - k(t)r]\} \quad (17)$$

式中, b 为繁殖系数, 指无环境容量限制时1对亲鱼每次的繁殖生产的有效补充量。 $C(t)$ 为 t 年参与繁殖的雌、雄亲鱼数量中的较小值, r 为老股群被捕捞的群体中未繁殖亲鱼的比例。

葛洲坝截流前的调查表明, 每条雌鱼的产卵量平均为64万枚^[12], 仔鱼、稚鱼死亡率极高, 以中华鲟卵为食物的敌害鱼类导致卵苗损失率

达到85%以上^[15]。中华鲟属于大型鱼类，产卵繁殖需要较大的空间，因此，产卵场的大小必然限制当年的繁殖产生的有效补充量。当繁殖群体数量小于最佳环境容量时，中华鲟繁殖亲鱼数量增加与有效补充量成正比，但是超过最佳环境容量后，繁殖群体增加带来的有效补充量增长受到较大的抑制，这是环境制约带来的结果。

在鱼类资源量变动研究中，通常采用Logistic模型来反映环境容量对鱼类资源量变化的影响^[16]。针对中华鲟，其成鱼群体主要生活在海洋中，长江中的产卵场环境容量是对其产卵繁殖活动的限制，而非整个生活史。当繁殖群体数量超过产卵场容量时，单一亲鱼的繁殖效率会下降。中华鲟是R对策者，繁殖所带来的补充量主要取决于环境容量。对于繁殖群体超过环境容量时，本研究仿照Logistic方程的特解^[16]构造函数，描述在产卵场环境限制下有效补充量与繁殖群体数量的关系：

$$F_1(t+1) = F_0(t) = M_1(t+1) = M_0(t) = 0.5b \cdot \frac{C(t)N_c}{N_c + [C(t) - N_c]e^{-\gamma}} \quad (18)$$

式中， N_c 为产卵场的产卵亲鱼环境容量； γ 为无量纲因子，反映超出产卵场环境容量部分的繁殖效率，通过参数敏感性分析， γ 取值对最终计算结果影响较小，本模型暂定 $\gamma=0.2$ 。

采用上述修正后，随着繁殖群体的增加，有效补充量与之呈线性关系。但当繁殖群体超过产卵场环境容量后，过载部分对有效补充量的增加极为有限。

2 结果

在葛洲坝截流前，中华鲟是长江重要经济鱼类，20世纪70年代有相对稳定的渔获量，且种群年龄结构和性比基本稳定，10年内每年平均捕捞517尾^[12, 17]。可认为此时，中华鲟的渔获量未超过其最大可持续渔获量(MSY)，资源量保持相对稳定。

基于理论模型，本研究先计算了葛洲坝截流前多年中华鲟资源量稳定的情况，进而利用稳定情况结合捕捞数据计算葛洲坝截流后长江和海洋中资源量的变化过程。

2.1 葛洲坝截流前稳定状态

据黄真理^[8]估算，在葛洲坝截流前(1970—

1980年)，长江中中华鲟的资源量保持稳定，为1 727尾。此时，中华鲟年龄结构向量不随时间变化，且长江中的中华鲟年龄结构向量也不变，由此可获得稳态条件下中华鲟种群演化方程组：

$$\begin{cases} F_{i+1} = F_i - k[0.5n_{fp}f_iF_i + (1-k)0.5n_{fp}f_{i-1}F_{i-1}] \\ M_{i+1} = M_i - k[0.5n_{mp}m_iM_i + (1-k)0.5n_{mp}m_{i-1}M_{i-1}] \\ \sum_{i=13}^{34} 0.5n_{fp}f_iF_i + \sum_{i=8}^{27} 0.5n_{mp}m_iM_i + (1-k) \left(\sum_{i=13}^{34} 0.5n_{fp}f_{i-1}F_{i-1} + \sum_{i=8}^{27} 0.5n_{mp}m_{i-1}M_{i-1} \right) = 1727 \\ F_1 = M_1 \\ k = 517/1727 = 0.299 \end{cases} \quad (19)$$

求解方程组(19)，可得 $F_1=M_1=941$ ，即每年雌、雄有效补充量各941尾，共计1 882尾。在此条件下，每年长江中的雌、雄中华鲟亲鱼年龄结构如图2所示。

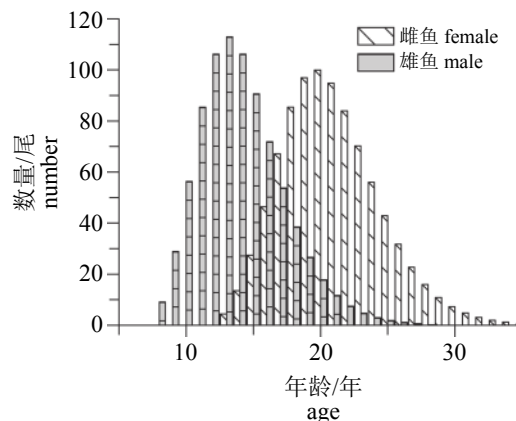


图2 长江中年龄结构稳态计算结果

Fig. 2 The calculated result of age structure in the Yangtze River under the steady condition

对比图1和图2，模型计算结果与捕捞数据中雌、雄鱼的年龄结构趋势一致，说明该模型计算结果可靠。依据模型计算，雌、雄鱼的性别比为1.06，而历史数据为1.1^[17]，二者相当。通过稳态计算也可获得长江中新老股群年龄结构和数量(图3)。由于受进入长江后第一年被捕捞的影响，老股群数量低于新股群，二者年龄结构类似。通过计算，可知老股群数量占总量的0.412，与黄真理等^[18]估算结果一致。

通过对比上述参数，模型计算结果与实际捕捞情况均符合较好，说明本模型对稳态的计算较为可信。因此利用本模型，可以获得所有

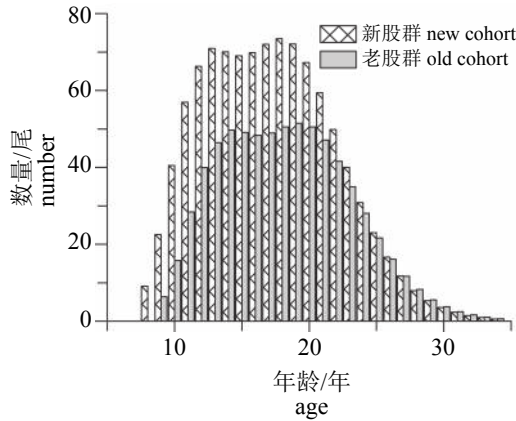


图 3 长江新老股群年龄结构稳态计算结果

Fig. 3 The calculated results for the new and old cohorts in the Yangtze River under the steady condition

中华鲟(长江和海洋中)的年龄结构, 进而计算其总量。计算结果如图4所示, 需要说明的是当雄鱼鱼龄超过27、雌鱼鱼龄超过34后失去繁殖能力, 在本模型计算中不再考虑。

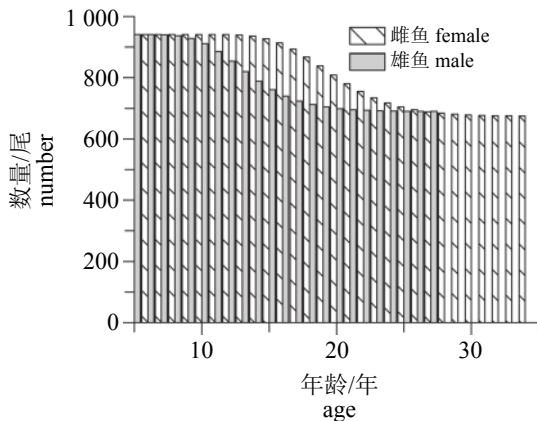


图 4 长江和海洋中稳态条件下中华鲟总体年龄结构

Fig. 4 The calculation result of age structure in total under the steady condition

由于捕捞的影响, 雌、雄中华鲟分别在其繁殖年龄段数量逐年下降, 超过繁殖年龄段后数量保持稳定。繁殖年龄段长江和海洋中中华鲟亲鱼(雌: 13~34龄, 雄: 8~27龄)总资源量为32 260尾, 其中雄鱼15 310尾, 雌鱼16 950尾, 每年在长江中参与繁殖的亲鱼约占繁殖年龄段总资源量的5%。

被捕捞的老股群中未产卵比例对计算结果影响较小。考虑到葛洲坝截流前(1970—1980年)在四川江段捕捞中华鲟的目的主要是为了获得鱼子酱, 因此, 捕捞大部分发生在产卵之前,

加之亲鱼产卵后会迅速洄游至海洋, 因此在此后的计算中, 本模型采用90%作为被捕捞老股群个体未产卵比例, 由此计算得繁殖系数 $b=7.45$, 即参与繁殖的1对亲鱼会产生7.45尾有效补充量。

2.2 葛洲坝截流产生的影响

1981年葛洲坝大江截流对中华鲟的产卵繁殖活动和种群资源产生了重大影响。一方面, 由于葛洲坝阻隔了中华鲟的洄游路线, 使其无法抵达原有产卵场, 因而产卵繁殖活动的环境容量发生重大变化; 另一方面, 截流当年一部分繁殖群体被阻隔在葛洲坝上游不再产生有效补充, 对于中华鲟种群而言, 这部分亲鱼相当于捕捞损失。利用本模型设定不同参数可对这两方面影响进行定量评估。

为分析产卵场容量变化造成的影响, 本研究提出剩余容量系数的概念, 也就是在葛洲坝新形成的产卵场环境容量占原金沙江产卵场环境容量的比例。假设新形成的产卵场环境容量为 \tilde{N}_c , 则定义剩余环境容量系数 α , 使得

$$\tilde{N}_c = \alpha N_c, \alpha = 0 \sim 1 \tag{20}$$

分析 α 对中华鲟结构的影响, 可以推算葛洲坝截流造成的中华鲟资源量变化。中华鲟雌、雄性成熟时间有差异, 雌性成熟年龄较雄性更晚。因此, 有效补充量的急剧变化会造成10年后雌、雄鱼性别比例的失调, 在补充资源量下降过程中, 雌鱼会多于雄鱼。在1970—1990年间, 中华鲟雌、雄鱼比例在1:1上下波动, 说明在葛洲坝截流前中华鲟种群资源量保持不变, 随后该比例显著上升, 表明葛洲坝截流后有效补充量显著下降。因此, 假定葛洲坝截流前稳定状态下长江中繁殖群体资源量恰好处于最高效状态, 即 $N_c=C\approx 253$ (对)。

图5反映了剩余环境容量对于中华鲟最大性别比的影响。综合而言, 随着剩余环境容量的减少, 长江中的亲鱼最大性别比急剧增大, 出现时间延后。现有捕捞的数据表明^[19], 中华鲟最大性别比为5.86, 出现在2003—2004年。基于此数据, 反演推算, 葛洲坝截流影响导致中华鲟的产卵场环境容量缩减为截流前的6.5%。

在葛洲坝大江截流(1981年1月4日)时, 1980年夏季进入长江的股群仍处于沿江上溯洄游过程中, 葛洲坝的截流必然导致该股群中一部分群体被隔绝在长江上游。定义葛洲坝阻隔系

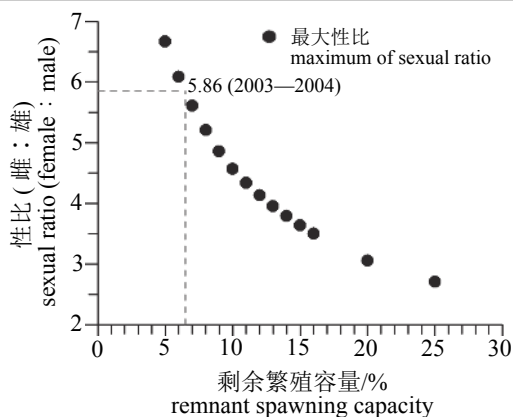


图 5 剩余环境容量系数对中华鲟最大性别比的影响
 Fig. 5 The influence of remnant spawning capacity on the maximum of sexual ratio

数 λ ($\lambda=0\sim 100\%$)表示被隔绝在葛洲坝上游的数量占1981年老股群总量的百分比。

λ 的取值对1981年和1982年中华鲟老股群占比有着显著的影响(图6)。随着 λ 的升高,1981年和1982年的老股群占比同步迅速下降,其中1982年数据始终低于1981年数据。捕捞数据显示,1981年和1982年葛洲坝下老股群占比分别为0.135和0.125^[8],对比计算结果, λ 在68%~80%时,该估算与黄真理等^[18]估算的65%相近。综上所述,本模型此后计算中,葛洲坝阻隔系数 λ 取70%。

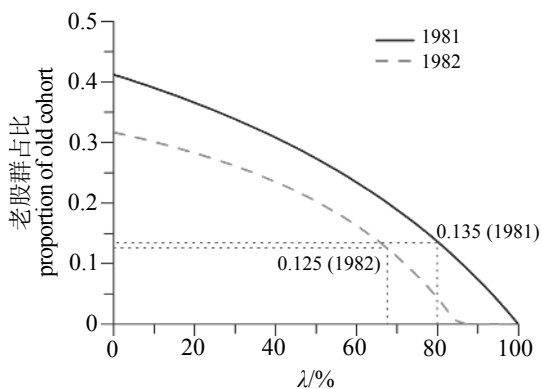


图 6 λ 对中华鲟老股群占比的影响
 Fig. 6 The influence of λ on the proportion of mature stock

2.3 葛洲坝截流后资源量年际变化

基于上述分析,以计算获得的稳定状态下中华鲟年龄结构向量为初值,计算1970年—2020年中华鲟种群数量变化。其中1981—1998

年渔获量采用实际记录^[5, 18],1999—2001年、2001年以后分别假设20尾和5尾作为中华鲟误捕量(即长江中的中华鲟亲鱼损失量)。本研究中的逐年资源量包含当年的捕捞量。

图7显示了本模型估算的中华鲟总资源量和长江中繁殖群体数量在1970—2020年间变化趋势。计算结果显示,葛洲坝截流后,繁殖群体数量变化经历了3个阶段:(1)在葛洲坝截流后,随着两年的过量捕捞,繁殖群体剧减,在1983年禁止商业捕捞后,繁殖群体数量逐步上升,1984年即超过截流前资源量,至1990年左右达到峰值约2 200尾;(2)1990年至2010年,繁殖群体数量迅速下降,由2 200尾逐步降至170尾左右,环境容量下降的影响在此时显现;(3)如果不考虑2003年以后三峡等梯级水坝的叠加影响,2010年后,资源量维持在170尾左右,总资源量稳定在约2 900尾。

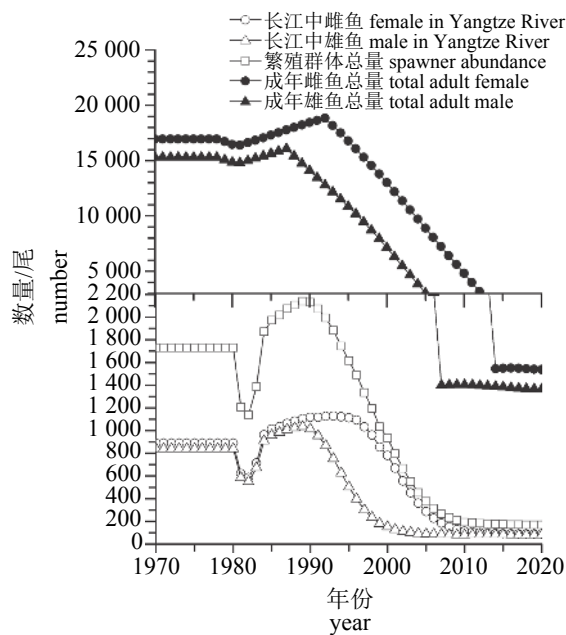


图 7 中华鲟总量和繁殖群体数量年际变化趋势
 Fig. 7 Population dynamics of total adults and spawners

3 讨论

柯福恩等^[4]根据放流回捕结果估算1984年葛洲坝下游繁殖群体数量为2 176尾,95%置信区间为996~5 933尾。通过本数学模型计算,1984年繁殖群体数量为1 873尾,在柯福恩等^[4]估算的置信区间范围内,略低于其估算值。陶江平等^[7]通过声学探测方法,估算2005—2007年葛洲坝下游

产卵场繁殖群体数量分别为235、217和203尾, 该值为老股群与部分已到达产卵场的新股群之和, 略低于长江中的总量, 高于老股群数量。本模型估算得2005—2007年繁殖群体总量为383、320和272尾, 其中老股群数量分别为205、169和141尾, 与陶江平等^[7]的估算基本相当。常剑波等^[20]报道了长江口中华鲟幼鱼的误捕量, 侧面反映了前一年繁殖群体(老股群)数量的变化过程。1982—1983年的幼鱼误捕量为历史最低值, 1982—1989年在波动中上升, 1989—1993年较为稳定, 1993年后开始明显下降, 与本研究估算结果趋势一致, 1990年左右长江中中华鲟亲鱼数量达到最大值。

本模型也可以估算葛洲坝截流后长江中中华鲟的性比、老股群占比和雌、雄亲鱼平均年龄的年际变化过程(图8, 9, 10)。该计算结果与捕捞数据^[5, 19]记录趋势相符。在葛洲坝截流后, 中华鲟逐渐出现性比失调问题, 雌鱼数量逐步增加, 至2000年左右达到高点, 雌、雄比超过5; 在截流之后的3年内, 长江亲鱼老股群占比显著偏低, 随后逐步恢复至0.5左右, 即新老股群数量相当; 1981年之后长江中的中华鲟, 雄鱼在1990年后出现明显的高龄化现象, 雌鱼在2000年后出现明显的高龄化。

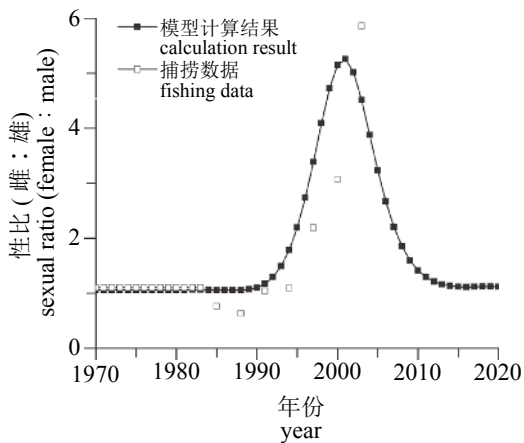


图8 长江中中华鲟性比年际变化

Fig. 8 Dynamics of sexual ratio in the Yangtze River

通过分析, 1981—1982年在葛洲坝下游对中华鲟的过度捕捞对此后中华鲟资源量的影响较小, 禁捕后资源量可以逐步得到恢复; 葛洲坝下游产卵场环境容量的显著减少是1990年后繁殖群体数量剧减的重要原因。

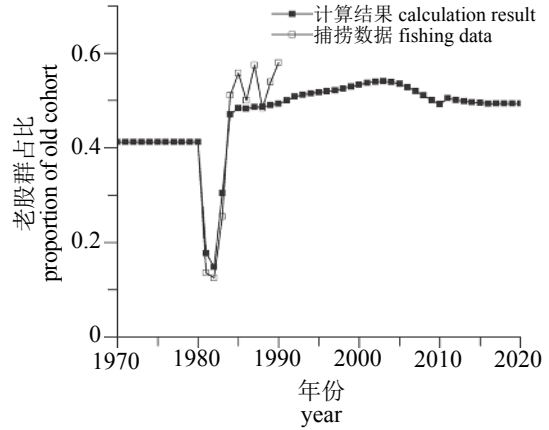


图9 长江中中华鲟老股群占比年际变化

Fig. 9 Dynamics of mature stock proportion in the Yangtze River

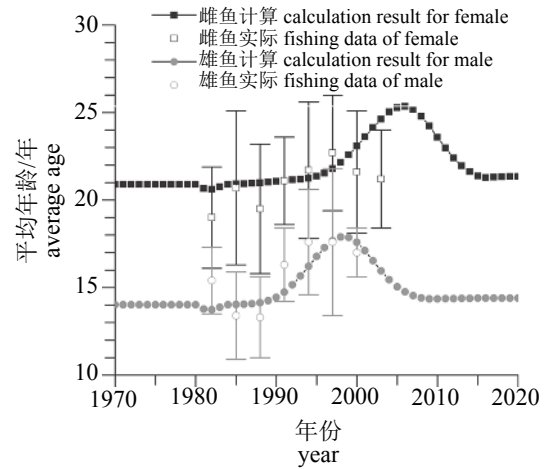


图10 长江中中华鲟繁殖群体平均年龄变化

Fig. 10 Dynamics of average age of spawners in the Yangtze River

本模型没有考虑葛洲坝阻隔导致中华鲟繁殖群体性腺退化的影响, 也没有考虑三峡等梯级电站叠加效应对中华鲟产卵条件(如水温变化)的影响。实际上这些影响已经被观测或证实^[3, 21]。因此, 将来会进一步研究和完善本模型。

4 结论

本研究基于历史上中华鲟捕捞结果的年龄结构和资源量, 构建了一套估算中华鲟资源变迁的理论模型。通过计算得出, 葛洲坝截流前, 每年中华鲟的有效补充量为1 882尾。葛洲坝截流后, 中华鲟的产卵场容量缩减为截流前的6.5%, 长江中的资源量经历了先上升后下降的过程。

利用本模型,可以估算中华鲟总资源量(包括海洋中)及其年际变化,得到不同年份、不同性别、不同股群的年龄结构。通过调整模型中的参数也可以深入分析长江和海洋中的中华鲟资源变迁的原因。这种利用年龄结构建立洄游种群和所有种群关系的方法也可以推广到其他江海洄游鱼类资源量计算中。

参考文献:

- [1] 吴金明,王成友,张书环,等.从连续到偶发:中华鲟在葛洲坝下发生小规模自然繁殖[J].中国水产科学,2017,24(3):425-431.
Wu J M, Wang C Y, Zhang S H, *et al.* From continuous to occasional: small-scale natural reproduction of Chinese sturgeon occurred in the Gezhouba spawning ground, Yichang, China[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(3): 425-431(in Chinese).
- [2] 杨德国,危起伟,陈细华,等.葛洲坝下游中华鲟产卵场的水文状况及其与繁殖活动的关系[J].生态学报,2007,27(3):862-869.
Yang D G, Wei Q W, Chen X H, *et al.* Hydrology status on the spawning ground of *Acipenser sinensis* below the Gezhouba dam and its relation to the spawning run[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(3): 862-869(in Chinese).
- [3] 杜浩,危起伟,张辉,等.三峡蓄水以来葛洲坝下中华鲟产卵场河床质特征变化[J].生态学报,2015,35(9):3124-3131.
Du H, Wei Q W, Zhang H, *et al.* Changes of bottom substrate characteristics in spawning ground of Chinese sturgeon downstream the Gezhouba dam from impounding of three gorge reservoir[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9): 3124-3131(in Chinese).
- [4] 柯福恩,危起伟,张国良,等.中华鲟产卵洄游群体结构和资源量估算的研究[J].淡水渔业,1992,22(4):7-11.
Ke F E, Wei Q W, Zhang G L, *et al.* Investigations on the structure of spawning population of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis* Gray) and the estimate of its stock[J]. Freshwater Fisheries, 1992, 22(4): 7-11(in Chinese).
- [5] 常剑波.长江中华鲟繁殖群体结构特征和数量变动趋势研究[D].武汉:中国科学院水生生物研究所,1999.
Chang J B. Structure and dynamics of the spawning stock of Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*, in the Yangtze River[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, CAS, 1999 (in Chinese).
- [6] 危起伟.中华鲟繁殖行为生态学与资源评估[D].武汉:中国科学院水生生物研究所,2003.
Wei Q W. Reproductive behavioral ecology of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis* Gray) with its stock assessment[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, CAS, 2003 (in Chinese).
- [7] 陶江平,乔晔,杨志,等.葛洲坝产卵场中华鲟繁殖群体数量与繁殖规模估算及其变动趋势分析[J].水生态学杂志,2009,2(2):37-43.
Tao J P, Qiao Y, Yang Z, *et al.* Estimation on the spawning population and spawning sizes of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) and trend analysis of their change in recent years[J]. Journal of Hydroecology, 2009, 2(2): 37-43(in Chinese).
- [8] 黄真理.利用捕捞数据估算长江中华鲟资源量的新方法[J].科技导报,2013,31(13):18-22.
Huang Z L. A new method of estimation on populations of Chinese sturgeon in the Yangtze River by using existing fishing data[J]. Science & Technology Review, 2013, 31(13): 18-22(in Chinese).
- [9] Beamesderfer R C P, Simpson M L, Kopp G J. Use of life history information in a population model for Sacramento green sturgeon[J]. Environmental Biology of Fishes, 2007, 79(3-4): 315-337.
- [10] Bajer P G, Wildhaber M L. Population viability analysis of Lower Missouri River shovelnose sturgeon with initial application to the pallid sturgeon[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2007, 23(4): 457-464.
- [11] Wildhaber M L, Albers J L, Green N S, *et al.* A fully-stochasticized, age-structured population model for population viability analysis of fish: Lower Missouri River endangered pallid sturgeon example[J]. Ecological Modelling, 2015, 359: 434-448.
- [12] 四川省长江水产资源调查组.长江鲟鱼类生物学及人工繁殖研究[M].成都:四川科学技术出版社,1988.
The Changjiang Aquatic Resources Survey Group, Sichuan Province. The Biology of the Sturgeons in Changjiang and their Artificial Propagation[M]. Chengdu: Sichuan Scientific and Technical Publishing Press, 1988 (in Chinese).
- [13] 陈细华.中华鲟胚胎发育和性腺早期发育的研究[D].

- 广州: 中山大学, 2004.
- Chen X H. Studies on the developments of embryo and gonad at early stages of Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*[D]. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 2004 (in Chinese).
- [14] 邓中舜, 余志堂, 许蕴珩, 等. 中华鲟年龄鉴别和繁殖群体结构的研究[J]. 水生生物学报, 1985, 9(2): 99-110.
- Deng Z L, Yu Z T, Xu Y G, *et al.* Age determination and population structure of spawning Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis* Gray)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1985, 9(2): 99-110(in Chinese).
- [15] 柯福恩. 论中华鲟的保护与开发[J]. 淡水渔业, 1999, 29(9): 4-7.
- Ke F E. Conservation and exploit of *Acipenser sinensis*[J]. Freshwater Fisheries, 1999, 29(9): 4-7(in Chinese).
- [16] 李思发. 淡水鱼类种群生态学[M]. 北京: 农业出版社, 1990.
- Li S F. Population Ecology of Freshwater Fishes[M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 1990 (in Chinese).
- [17] 柯福恩, 胡德高, 张国良. 葛洲坝水利枢纽对中华鲟的影响-数量变动调查报告[J]. 淡水渔业, 1984, 14(3): 16-19.
- Ke F E, Hu D G, Zhang G L. The influence of Gezhouba project on the population of Chinese sturgeon[J]. Freshwater Fisheries, 1984, 14(3): 16-19(in Chinese).
- [18] 黄真理, 王鲁海, 任家盈. 葛洲坝截流前后长江中华鲟繁殖群体数量变动研究[J]. 中国科学: 技术科学, 2017, 47(8): 871-881.
- Huang Z L, Wang L H, Ren J Y. Study on the spawning population fluctuation of Chinese sturgeons around the closure of Gezhouba Dam[J]. Scientia Sinica Technologica, 2017, 47(8): 871-881(in Chinese).
- [19] 危起伟, 陈细华, 杨德国, 等. 葛洲坝截流24年来中华鲟产卵群体结构的变化[J]. 中国水产科学, 2005, 12(4): 452-457.
- Wei Q W, Chen X H, Yang D G, *et al.* Variations in spawning stock structure of *Acipenser sinensis* within 24 years since damming of Gezhouba Dam[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(4): 452-457(in Chinese).
- [20] 常剑波, 曹文宣. 中华鲟物种保护的历史与前景[J]. 水生生物学报, 1999, 23(6): 712-720.
- Chang J B, Cao W X. History and prospect of conservation on Chinese sturgeon in the Yangtze River[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1999, 23(6): 712-720(in Chinese).
- [21] 曹俊. 水温过程对中华鲟自然繁殖的影响[D]. 武汉: 湖北工业大学, 2016.
- Cao J. The effect of water temperature process on natural reproduction of Chinese sturgeon[D]. Wuhan: Hubei University of Technology, 2016 (in Chinese).

An age-structured population model of the Chinese sturgeon(*Acipenser sinensis*)

WANG Luhai , HUANG Zhenli * , REN Jiaying , LI Haiying

(China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100038, China)

Abstract: The estimation of the abundance of Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*, is of great significance to its conservation and the assessment of the ecological impact of hydropower construction. Based on its age-structure of the historical fishing data in the Yangtze River, we calculated the age-specific proportion of the adults, and then constructed an age-structured population model to estimate the abundance dynamics of *A. sinensis*, including the population sizes in the Yangtze River and the sea. Under the steady-state condition (prior to the Gezhouba river closure), we calculated that the amount of effective recruitment was 1 882 individuals every year, and the total number of the adult *A. sinensis* (female: 13–34 year old, male: 8–27 year old) was 32 260 individuals, with 15 310 of the male and 16 950 of the female. The numbers of adults in the Yangtze River (1 727 individuals) was 5% of the total in the Yangtze River and the sea. Using the sex ratio and old cohort proportion of historical fishing data, we estimated that the remnant spawning capacity of *A. sinensis* was only 6.5% after the river closure of the Gezhouba Dam, and 68%–80% of the old cohort was obstructed by Gezhouba Dam in the upper river. Then we estimated the dynamics of *A. sinensis* in the Yangtze River or/and the sea after 1981. The results show that after the river closure of Gezhouba Dam, the number of spawners in Yangtze River increased with the decrease of harvest number, and reached its peak in 1990 (about 2 200), then decreased rapidly, and was about 170 in 2010. The reduction of the spawning ground environmental capacity after the river closure of Gezhouba Dam was one of the reasons for the sharp decline of population size of *A. sinensis*.

Key words: *Acipenser sinensis*; population dynamics; age structure; Gezhouba Dam

Corresponding author: HUANG Zhenli. E-mail: zhluang@263.net

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (51379281); IWHR Research & Development Support Program (SS0145B362017); Research Project of China Three Gorges Projects Development Co., Ltd. (JGJ/0272015)