

两种经验方法估算中国明对虾自然死亡的比较

徐海龙^{1,2}, 陈勇^{3*}, 陈新军¹, 谷德贤⁴, 周文礼²

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 天津农学院水产学院, 天津市水产生态及养殖重点实验室, 天津 300384;

3. 美国缅因大学海洋科学学院, 缅因 04469;

4. 天津市水产研究所, 天津 300171)

摘要: 为掌握不同自然死亡估算方法对资源变动规律和群体结构特征的影响, 以放流中国明对虾渔业为例, 采用2种基于生长参数的经验公式估算自然死亡系数, 并与已报道的基于渔获量数据得到的结果进行比较, 分析3种自然死亡系数随时间的变化规律及对资源的性比结构影响。结果显示: 估算方法理论及依据的数据资料不同对自然死亡系数的估算结果影响显著, 利用叶昌臣等基于渔获量数据得到的自然死亡系数进行放流后至捕捞结束全时段的模拟, 存在低估放流初期个体自然死亡的现象; 利用Chen等提出的经验公式估算的自然死亡系数, 存在高估放流初期幼体自然死亡的可能, 至放流个体生长一周年时性比达4.44:1; 利用Gislason等提出的方法估算的自然死亡系数, 存在低估放流初期和高估稳定生长期自然死亡的可能, 至放流个体生长一周年时性比达2.22:1。在开捕时的BPR和捕捞结束时的累计YPR, 基于叶昌臣等估算的自然死亡系数得到的值分别为23.81和22.02, 分别是利用Gislason等经验公式得到的值的2.42倍和2.87倍, 是利用Chen等提出方法得到的资源量的76.25倍和102.50倍。研究表明, 选择渔业资源自然死亡估算方法应以最谨慎的方法进行审查和对比, 利用经验方法进行自然死亡系数估算时, 为提高估算的准确性、科学性和得到结果具有生物学意义, 应引入性别因子(或系数)。

关键词: 中国明对虾; 自然死亡; 经验方法; 单位放流渔获量; 单位放流生物量

中图分类号: S 934

文献标志码: A

自然死亡系数(M), 也称瞬时自然死亡率, 是指由捕捞以外的所有原因引起的资源数量单位时间的瞬时相对死亡率。对于渔业资源种群评估而言, 尽管自然死亡系数是非常重要的参数^[1], 但估算方法十分有限^[2-3], 且一直未有统一准则^[4]。目前, 估算自然死亡系数的方法主要有2类, 一类是利用放流或渔获数据直接估算, 另一类是基于资源生物学指标建立经验公式间接估算, 尽管直接估算能给出较可信的结果, 但因受到标志死亡、回捕率统计困难、假设捕捞死亡系数为零等因素或条件的限制, 且操作

起来繁琐, 故较少被应用^[5], 与直接估算方法相比, 间接估算方法操作上要简单得多, 不同间接估算方法的理论基础不同, 其中涉及的参数也不一样, 主要有 von Bertalanffy 生长方程参数 (L_{∞}, k)^[6-7]、生活环境因素(水温: T)^[8]、性腺发育指数(GSI)^[9]、种群50%性成熟年龄^[10]、渔获最大年龄(t_{max})^[11-13]、个体干重^[14]等。

中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*), 又称东方对虾, 俗称明虾、大虾、黄虾(雄性)和青虾(雌性)等, 一年生游泳种类, 隶属于节肢动物门(Arthropoda), 软甲纲(Malacostraca), 十足目

收稿日期: 2015-06-09 修回日期: 2015-10-19

资助项目: 天津市应用基础与前沿技术研究计划(15JCYBJC23900); 上海地方高校大文科学术新人培育计划(B5201120003); 农业部北方海水增养殖重点实验室基金(2014MSENCKF09)

通信作者: 陈勇, E-mail: ychen@maine.edu

(Decapoda), 对虾科(Penaeidae), 明对虾属(*Fenneropenaeus*)。是世界上近30种大型对虾^[15]中分布纬度最高、唯一长距离洄游的暖温性种类^[16], 种群的资源数量曾仅次于墨西哥湾的褐对虾(*Penaeus aztecus*)^[17], 个体大小仅次于中国南海和印度——西太平洋热带、亚热带水域的斑节对虾(*Penaeus monodon*)^[18]。野生群体主要分布于我国黄、渤海和朝鲜西部沿海, 具有个体大、集群性强、经济价值高等特点, 曾是辽宁、河北、天津及山东沿海渔业的主要捕捞对象和支柱种类^[19]。随着捕捞力量的不断增加和养殖业的发展, 中国明对虾资源数量迅速下降。20世纪80年代初, 基于工厂化育苗技术的突破, 于1984年开始实施增殖放流^[20], 最终形成5个海域的增殖渔业^[21-25]。为更好地理解中国明对虾放流增殖群体自然死亡特征, 本研究利用2种经验方法估算其自然死亡系数, 并基于年龄结构YPR模型, 对比分析2种方法估算结果下的BPR(单位放流量生物量)和累计YPR(单位放流量渔获量)变动, 也为丰富放流中国明对虾群体变动规律的研究提供新的方法和理论指导。

1 材料与与方法

1.1 模型选择

自然死亡估算 本研究分别采用Gislason等^[6]和Chen等^[7]提出的经验公式进行自然死亡系数(M)估算, 并与叶昌臣等^[26]基于1965-1976年的总死亡系数和捕捞力量资料的2年滑动平均数, 利用公式 $Z = qf + M$ 估算的自然死亡系数进行比较, 该值因包含了雄虾的交尾死亡, 在进行增殖放流评估时被广泛使用^[27]。

Gislason等^[6]提出的经验公式, 基于Pauly的自然死亡系数估算方法^[8]并进行了改进, 对75种资源的163套数据进行分析, 认为自然死亡系数不仅与资源群体的渐进体长(L_{∞} , cm)和生长系数(K/y^{-1})有关, 还是体长(L , cm)的函数, 当从拟合关系式中移除温度因子, 方程总的拟合度基本不变, 只是其他参数的系数发生了变化。

$$\ln M = 0.659044546 + 1.444042278 \ln L_{\infty} - 1.691163861 \ln L + 0.897624850 \ln K$$

式中, L_{∞} , K : von Bertalanffy生长方程参数; L : 估算自然死亡系数时对应的体长。

Chen等^[7]提出的经验公式, 认为渔业资源种

群的自然死亡与大多数动物群体一样, 当绘制自然死亡系数和年龄关系时, 曲线应呈“U”型, 为了描述这个曲线, 使用2个与von Bertalanffy生长方程参数(K , t_0)及生殖年龄有关的方程, k 用来描述资源群体早期自然死亡系数下降, 另 t_0 用来描述生命后期自然死亡系数上升。

$$M = \begin{cases} \frac{K}{1 - e^{-K(t-t_0)}}, & t \leq t_M \\ \frac{K}{a_0 + a_1(t - t_M) + a_2((t - t_M)^2)}, & t \geq t_M \end{cases}$$

其中:

$$\begin{cases} a_0 = 1 - e^{-K(t_M-t_0)} \\ a_1 = K e^{-K(t_M-t_0)} \\ a_2 = -\frac{1}{2} K^2 e^{-K(t_M-t_0)} \end{cases}$$

K/y^{-1} , t_0/y : von Bertalanffy生长方程参数;

t_M/y : 繁育行为结束时的年龄。

放流中国明对虾群体变动规律 为评估不同经验公式估算自然死亡系数对放流中国明对虾群体性比、YPR和BPR的影响, 本研究采用年龄结构YPR模型模拟放流对虾群体的变动规律。

年龄结构YPR模型^[28]

$$\frac{Y}{R} = \sum_{j=1}^n \left[\frac{W_j S_j F}{S_j F + M} (1 - e^{-(S_j F + M)\Delta T_j}) e^{-\sum_{k=1}^{j-1} (S_j F + M)\Delta T_k} (1 - D_j) \right]$$

$$\Delta T_j = (t_{\lambda} - t_r)/n$$

式中, Y (g): 得到的产量; R (尾): 补充量; t_r (d): 放流时间; t_{λ} (d): 资源对渔业有贡献的最大时间; n : 放流至渔业结束时间段被分成的时间份数; ΔT_j (d): 每一间隔的时长; W_j (g): t 龄时个体的平均体重; S_j : 捕捞对第 j 龄组个体的选择系数; F (d): 捕捞死亡系数; M (d): 除合法的捕捞死亡以外的各种死亡系数; D_j : 捕捞 j 龄组个体中被抛弃的比例。

1.2 参数的初始值及模拟方法

参数初始值 关于中国明对虾生长参数的研究已有多篇报道^[29-34], 不同学者的研究因取样的时间和海域不同而存在差异, 但研究对象均属同一种群, 因此本研究中体长与体质量关系式参数 a 、 b 值和VBGF(von Bertalanffy growth function)中 K 分性别取各文献估算值的均值,

L_{∞} 分性别取已报道的最大值,而雌雄个体出生时间理论上一致,故 t_0 不分性别,基于对自然海区中国明对虾幼体变态期(从卵到仔虾)时间的实际观察^[29],取值为 $t_0(d)=25$ 。

根据渤海放流中国明对虾渔业的实际放流和开发策略,本研究模拟放流对虾群体变动规律时,以5月25日放流平均体长1cm中国明对虾苗种,9月1日以捕捞死亡系数0.03/d开捕,捕捞结束时间为10月31日的中国明对虾增殖放流渔业为例,为简化模拟过程,假设放流体长、放流时间、捕捞起始和结束时间均为刀刃型。影响放流中国明对虾群体数量的机械死亡、突然死亡、纳潮死亡、非法捕捞死亡取值参考叶昌臣等^[26]的研究结果,同时考虑被捕食死亡^[26],以及雄性的交尾死亡^[35]和交尾持续时间^[36],利用Chen等^[7]提出的经验公式进行自然死亡估算时, t_M 的取值根据已有的研究结果^[27,35-36]确定。

以往的放流跟踪调查和实际生产资料显示,开捕时放流对虾群体已完全达到商业捕捞规格^[32,37],故而选择性 S 取值为1,抛弃率 D 取值为0,两个参数均与性别无关,同时,数据采取等时间间隔的形式处理, n 取值100。在雄性出现交尾死亡前性比一直约为1:1^[35-36],因此本研究中进行YPR模拟时,假设仅在自然死亡系数影响下,任一时刻雌雄对虾性比均服从均值为1,方差为0.01的正态分布[即Sex Ratio $\in N(0, 0.01)$]。

受自然环境差异、采样及测量误差、模型选择等的影响,不确定性普遍存在于所有渔业资源评估分析中,Kvamme等^[38]认为开展渔业资源评估工作,模型中的参数必须引入不确定性。为提高研究结果的可信度,本研究模拟过程中对部分参数引入不确定性(表1),由于未有关于中国明对虾生长及死亡参数不确定性水平的报道,故参考Chen等^[39]研究兼捕和抛弃对生物学参考点估算影响中引入的不确定性水平。

参数模拟方法 根据参数间的相互关系,使用2种方法进行YPR模型中参数的不确定性模拟。

①模拟对象是独立参数,包括自然死亡系数、突然死亡、纳潮死亡、被捕食死亡、非法捕捞死亡以及交尾死亡,参数的不确定性假设服从对数正态分布。

模拟方法:

$$P_i = x e^{u_x Z_i} (x \neq 0)$$

$$P_i = |e^{u_x Z_i} - 1| (x = 0)$$

式中, x 是定义的参数初始值, P_i 是第 i 次模拟时参数的模拟值, u_x 是 x 的对数误差的不确定水平(表1), Z_i 服从标准正态分布 $N(0, 1)$ 。

②模拟对象是相互间有较高相关性的参数,包括与生长有关的VBGF参数 L_{∞} 、 K 和 t_0 ,以及体长、体质量关系中的参数 a 和 b 。

模拟方法^[39]:

①根据VBGF和体长、体质量关系,利用选定的参数初始值(L_{∞} 、 K 、 t_0 、 a 、 b)(表1)计算给定日龄的 L_t 和 W_t ;

②引入随机误差, $L_t' = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}] e^{\varepsilon_t}$,
 $\varepsilon_t \in N(0, \sigma_L^2)$; $W_t' = aL_t^b e^{\varepsilon_{\delta}}$, $\varepsilon_{\delta} \in N(0, \sigma_W^2)$,
 σ_L 和 σ_W 见表1,产生模拟数据;

③使用最小二乘法估算体长、体质量关系参数 a 、 b ,使用非线性最小二乘法估算VBGF参数 L_{∞} 、 K 、 t_0 ,估算过程由R i386 3.0.2软件完成;

④重复②和③1000次。

从VBGF参数和 $W-L$ 参数各自模拟的1000组数据中随机取样100组用于YPR模拟,平均值用于进一步分析。为确保模拟参数具有生物学意义,在模拟过程中,模拟参数的波动范围被限制在其均值的 $\pm 40\%$ 范围内^[39]。

2 结果

2.1 自然死亡及性比

不同估算方法得到的中国明对虾自然死亡系数差异明显(图1),这种差异不仅存在于方法之间,也存在于性别之间。利用Gislason等^[6]提出的方法估算得到的自然死亡系数恒定,其中雌性为0.011 4/d,雄性为0.013 9/d;基于Chen等^[7]提出的经验公式估算结果显示,中国明对虾生长初期具有较高的自然死亡,随着生长的延续快速下降,生长第10天,自然死亡降至第1天的约10%(雌性:10.7%,雄性:10.8%),之后减小速度逐渐缓慢,生长至约50天,自然死亡趋于稳定(第50天,雌性:0.028/d,雄性:0.030/d)。至交尾前,雄性自然死亡系数出现最小值(0.019/d),其后逐渐增加。

假定雌雄放流时性比为1:1,当仅考虑自然死亡的影响,基于经验公式估算的自然死亡结果计算中国明对虾性比随生长时间的变化(图2)。利用Gislason等^[6]提出的方法估算自然死亡系数得到的性比,是一条随着生长时间线性增加

表1 参数值及其不确定水平
Tab. 1 Parameters and uncertainty used in simulation study

| 参数 parameters | 参数初始值 initial value of parameter | 不确定水平 uncertainty |
|---|-------------------------------------|----------------------|
| 与生长相关的参数 Parameters about growth | | |
| $a_{\text{♀}}$ | 0.000 011 4 | $\sigma_W = 0.05$ |
| $b_{\text{♀}}$ | 3.004 2 | |
| $a_{\text{♂}}$ | 0.000 011 6 | |
| $b_{\text{♂}}$ | 3.015 4 | |
| $L_{\infty\text{♀}}/\text{mm}$ | 216.4 | $\sigma_L = 0.10$ |
| $L_{\infty\text{♂}}/\text{mm}$ | 186.6 | |
| $K_{\text{♀}}/\text{d}^{-1}$ | 0.015 | |
| $K_{\text{♂}}/\text{d}^{-1}$ | 0.018 | |
| t_0/d | 25 | |
| 与死亡相关的参数 Parameters about mortality | | |
| 突然死亡/ d^{-1} abrupt mortality | 0.0397 | 0.05 |
| 纳潮/ d^{-1} intake mortality | 0.0024 | 0.05 |
| 被捕食/ d^{-1} prey mortality | 0 | 0.05 |
| 非法捕捞/ d^{-1} illegal fishing mortality | 0.0035 | 0.05 |
| 交尾死亡/ d^{-1} mating mortality | 0.05 | 0.05 |
| 交尾起始时间 start time of copulation | 10月5日(当 $t = 0$ 为5月25日时) | ----- |
| 交尾持续时间/d duration of copulation | 8 | ----- |
| 放流及渔业参数 Parameters about fishing | | |
| 放流体长/cm size of releasing shrimp | 1 | ----- |
| 放流时间 releasing time | 5月25日 | ----- |
| 开捕时间 start time for fishing | 9月1日 | ----- |
| 结束时间 end time for fishing | 10月31日 | ----- |

的直线, 开捕前、雄性交尾死亡发生前以及捕捞活动结束时的性比分别为1.15 : 1、1.17 : 1和1.32 : 1。而根据Chen等^[7]等提出的经验公式估算自然死亡系数计算的性比在对虾生命初期至交尾行为发生, 随时间缓慢增加, 当雄性交尾死亡发生后, 性比快速增加, 开捕前、雄性交尾死亡发生前以及捕捞活动结束时的性比分别为1.21 : 1、1.24 : 1和1.41 : 1。

2.2 资源生物量变动特征及渔获量

不同方法估算自然死亡系数下的BPR和累计YPR差异显著, 模型中自然死亡系数代入叶昌臣等^[40]研究的结果, 得到的BPR最大, 代入Chen等^[7]方

法估算的自然死亡系数, 得到的BPR最小(图3)。不同方法估算自然死亡系数下的BPR差异呈先增加后减小的趋势, 在开捕时达到最大, 此时间节点, 基于叶昌臣等^[26]估算的自然死亡系数得到的BPR值为23.81, 是利用Gislason等^[6]经验公式得到数值的2.42倍, 是利用Chen等^[7]提出方法得到资源量的76.25倍。基于叶昌臣等^[40]估算自然死亡系数得到的累计单位放流渔获量最大, 基于Gislason等^[6]自然死亡系数计算公式得到的结果次之。至模拟的捕捞时间范围结束时, 基于叶昌臣等^[40]估算自然死亡系数得到的累计单位放流渔获量为22.02, 是基于Gislason等^[6]经验公式自然死亡系数所得到数值的2.87倍, 约是基于

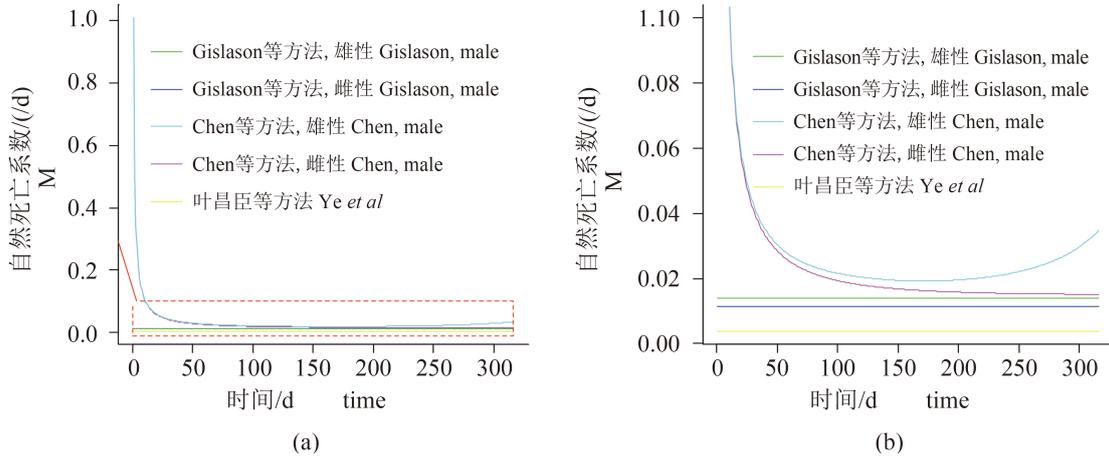


图 1 不同估算方法的自然死亡系数

(a)中红色虚线框部分放大后为(b).

Fig. 1 Trend of M from the different evaluation methods

The figure (b) is the component enclosed by red dashed line in figure (a).

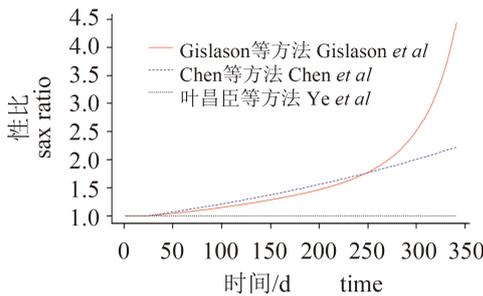


图 2 不同自然死亡估算方法的性比变化趋势

Fig. 2 Sex ratio simulated from different estimated method of natural mortality

Chen等^[7]经验公式自然死亡系数累计单位放流渔获量的102.50倍。

3 讨论

Conides等^[41]研究蝼蛄虾(*Upogebia pusilla*)资源的自然死亡特征时指出, 以长度资料为基础

估算死亡系数是唯一适用于十足目的。Hewitt等^[5]指出当缺少足够的信息进行渔业资源自然死亡直接估算时, 采取间接估算是必要的, 本研究分别利用Gislason等^[6]和Chen等^[7]提出的经验方法, 基于对虾生长参数进行自然死亡系数的估算, 并与叶昌臣等^[40]直接估算的结果进行比较, 不同自然死亡系数估算方法得到的结果不同, 一方面说明利用不同种生物的数据建立的自然死亡估算方法进行同一资源自然死亡估算时会存在差异^[38], 以及不同的自然死亡系数估算方法均存在其适用性^[5,42-43], 另一方面也说明自然死亡系数估算的困难性^[2]和认识不足^[4]。尽管叶昌臣等^[40]估算的自然死亡系数结果中包含了交尾死亡, 但得到的数值仍是最小, 而利用Chen等^[7]等提出的经验公式估算的自然死亡系数最大, 这种差异在个体生命早期尤为明显, 认为产生这种差异的原因主要与3种估算方法建立的理论基础不同有关,

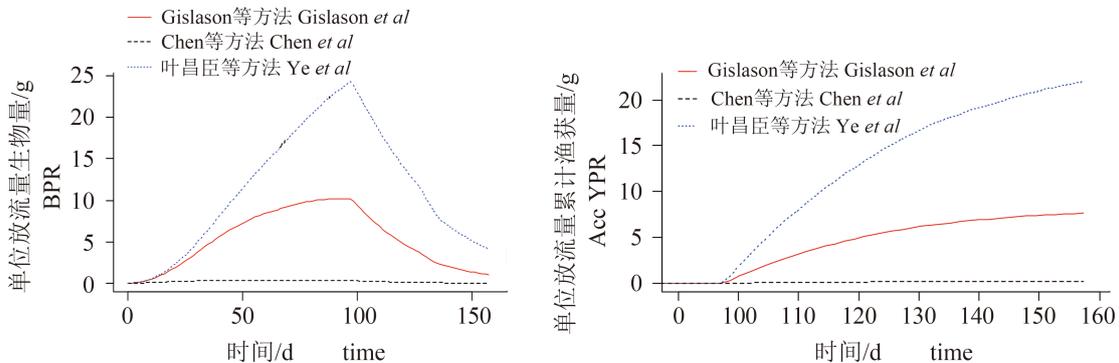


图 3 不同自然死亡系数估算方法对放流群体BPR和累积YPR的影响

Fig. 3 The trend of BPR and acc. YPR based on the indirect estimates of natural mortality

Chen等^[7]提出的自然死亡估算方法,认可了生物生命初期的高自然死亡现象,并随着生命的继续快速下降,在生物的稳定生长期趋于平稳,至生物衰老期(或繁殖行为结束),随生物接近最大年龄(或体能消耗等),自然死亡系数再次增大,而叶昌臣等^[40]基于总死亡系数和捕捞力量资料估算的自然死亡系数,以及Gislason等^[6]基于渐进体长(L_{∞})、生长系数(K)和体长(L)数据提出的估算方法,所用数据均为捕捞阶段资料,因此估算的自然死亡更适用于渔业资源完全开发阶段^[44]。

Kvamme等^[38]认为,当进行渔业研究时,如果群体资源的雌雄结构特征差异显著,则应分性别进行分析。已有的研究显示,中国明对虾成虾个体大小的性别差异明显,雌性个体最大体长可超过20cm^[29,33],而雄性个体最大体长不超过19cm^[33],另有学者指出,雌雄个体生长差异的显著性从体长7~8cm时就已显现,此时雌性个体平均体长比雄性个体长约2mm,随着时间推移,这种差异愈加明显^[33-34]。本研究中基于2种经验公式分性别得到的自然死亡系数用于计算性比,均出现了不同程度大于1:1的现象,且这种程度随对虾生长逐渐加大,至生长一周年时,分别达到2.22:1和4.44:1,这与实际调查和捕捞观测的结果不一致^[35-36],出现该现象的原因可能是经验方法估算自然死亡的先天不足,而这种建立经验公式时未考虑资源生长参数性别差异的不足在其他自然死亡估算经验公式中同样存在^[6-8,11-14]。到目前为止,一直未有针对同一种群不同性别的自然死亡系数估算方法或相关内容报道,根据本研究的结果,作者认为利用经验方法进行自然死亡系数估算时,为提高估算的准确性、科学性和获得结果具有生物学意义,应引入性别因子(或系数)。

自然死亡系数是了解绝大多数鱼类种群变动规律的关键因素之一,是构成许多渔业资源评估模型的重要参数^[45],其准确程度影响着模型的计算结果^[4],只有明确群体的死亡特点才有可能模拟种群数量变动规律和估算开发率及其他管理参数。本研究基于3种估算方法得到的自然死亡系数进行中国明对虾放流群体BPR和YPR模拟,尽管叶昌臣等^[40]得到的自然死亡系数包含了交尾死亡,且交尾死亡仅出现在交尾后的有限时间范围,而利用叶昌臣等^[40]基于渔获量数据得到的自然死亡系数进行放流后至捕捞结束全时

段的模拟,会存在高估交尾死亡影响效果的现象,但在本研究中得到的单位放流量资源量数值仍是最大的,这可能与低估放流初期小个体自然死亡有关。基于Gislason等^[6]提出的经验公式估算自然死亡进行YPR模拟,在捕捞结束时,得到的单位放流量残存尾数约为12.83%,与走访调查过程中一些多年从事中国明对虾增殖放流渔业研究的学者估算数值(10%左右)基本相当,现已证实在资源群体的生命周期内,自然死亡系数并不是一成不变的^[46-47],而基于Gislason等^[6]提出的经验公式估算的自然死亡为定值,因此认为通过该方法得到的恒定值存在低估放流初期和高估稳定生长期自然死亡的现象。而利用Chen等^[7]提出的估算方法得到的自然死亡系数进行模拟,得到的资源量及累计YPR数值均很小,认为造成此现象的可能原因是该方法估算自然死亡系数时存在高估资源幼体阶段自然死亡,也可能与该方法的建立基础为鱼类资源数据,与中国明对虾非相似种,从而造成公式中部分或全部参数不适用,致使估算结果的可信度降低^[44]。

中国明对虾增殖放流工作已进行了30余年,但增殖放流过程并未被完全研究^[51],有学者认为研究的时间范围应该包括放流后至放流群体进入渔业成为补充群体前的阶段^[52],该阶段是影响放流量对资源和渔业贡献的关键^[26],是理解初状态放流数量和终状态放流渔获量之间的关系、判断增殖放流成功与否的重要时期^[19,25]。当前已有的关于中国明对虾资源的自然死亡系数估算,绝大多数建立在渔业意义上的补充群体及更高龄的资源群体渔获数据基础上^[26-27,35-36,40],该阶段资源的自然死亡系数较小,并且相对稳定^[13],而随着科研人员对增殖渔业资源研究的深入,关注资源生命周期范围的扩展,一段时间内还将使用基于渔获数据方法估算的自然死亡系数值进行放流后至放流群体进入渔业成为补充群体前阶段数量变动规律的研究,这将必然出现低估自然死亡在所研究的渔业资源生命阶段初期的作用,从而导致得到错误的研究结果和渔业管理策略,存在着资源被过度开发的危险,而运用经验方法进行自然死亡估算,受估算方法建立的理论基础和适用性限制,存在高估或低估自然死亡对资源影响的现象,甚至产生不具有生物学意义的群体特征参数,因此,

开展放流中国明对虾资源评估工作, 应以所研究的生命阶段为基础, 以谨慎的态度对研究方法进行审查和对比^[5], 辅以跟踪调查数据进行参数修正, 从而提高研究结果的可靠性, 以及避免出现不具有生物学意义群体结构特征的可能性。

参考文献:

- [1] Arreguín-Sánchez F. Catchability: A key parameter for fish stock assessment [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1996, 6(2): 221–242.
- [2] Fu C H, Quinn T J. Estimability of natural mortality and other population parameters in a length-based model: *Pandalus borealis* in Kachemak Bay, Alaska [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, 57(12): 2420–2432.
- [3] 王迎宾. 应用实际种群分析(VPA)求解鱼类自然死亡系数的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.
Wang Y B. Estimation of fish natural mortality coefficients using virtual population analysis [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007 (in Chinese).
- [4] Vetter E F. Estimation of natural mortality in fish stocks: A review [J]. *Fishery Bulletin*, 1988, 86: 25–43.
- [5] Hewitt D A, Hoening J M. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity [J]. *Fishery Bulletin*, 2005, 103(2): 433–437.
- [6] Gislason H, Daan N, Rice J, *et al.* Does natural mortality depend on individual size [C]//International Council for the Exploration of the Sea, ICES Annual Science Conference. Copenhagen: ICES, 2008.
- [7] Chen S B, Watanabe S. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1989, 55(2): 205–208.
- [8] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks [J]. *Journal ICES Journal of Marine Science*, 1980, 39(2): 175–192.
- [9] Gunderson D R. Using *r-K* selection theory to predict natural mortality [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, 37(12): 2266–2271.
- [10] Rikhter V A, Efanov V N. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations [J]. *International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries Research Document*, 1976, 76: 3777.
- [11] Hoening J M. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates [J]. *Fishery Bulletin*, 1983, 82: 898–903.
- [12] Alagaraja K. Simple methods for estimation of parameters For assessing exploited fish stocks [J]. *Indian Journal of Fisheries*, 1984, 31(2): 177–208.
- [13] 詹秉义. 渔业资源评估[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
Zhan B Y. *Fish Stock Assessment* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995 (in Chinese).
- [14] Peterson I, Wroblewski J S. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1984, 41(7): 1117–1120.
- [15] 邓景耀. 对虾渔业生物学研究现状[J]. *生命科学*, 1998, 10(4): 191–194, 197.
Deng J Y. Research status of fishery biology of shrimp [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 1998, 10(4): 191–194, 197 (in Chinese).
- [16] 邓景耀. 中国对虾的渔业生物学研究[C]//甲壳动物学会成立20周年学术研讨会. 北京: 中国动物学会, 2002.
Deng J Y. Study on fishery biology of penaeid shrimp (*Penaeus orientalis* Kishinouye) [C]//Chinese Society for Oceanology and Limnology, Symposium of Abstract for Commemoration of the 20th Anniversary of Crustaceans Society. Beijing: China Zoological Society, 2002 (in Chinese).
- [17] 邓景耀. 美国墨西哥湾对虾资源研究现状[J]. *国外水产*, 1986(1): 36–40.
Deng J Y. Research status of prawn in Gulf of Mexico [J]. *Guowai Shuichan*, 1986(1): 36–40 (in Chinese).
- [18] 邓景耀. 对虾类生物学研究的现状[J]. *国外水产*, 1965(2): 1–8.
Deng J Y. Research status of biology characteristics of shrimp [J]. *Overseas Fisheries*, 1965(2): 1–8 (in Chinese).
- [19] 叶昌臣, 杨威, 林源. 中国对虾产业的辉煌与衰退[J]. *天津水产*, 2005(1): 9–14.
Ye C C, Yang W, Lin Y. The prosperity and decline of *Penaeus orientalis* industries [J]. *Tianjin Fisheries*, 2005(1): 9–14 (in Chinese).
- [20] Wang Q Y, Zhuang Z M, Deng J Y, *et al.* Stock enhancement and translocation of the shrimp *Penaeus chinensis* in China [J]. *Fisheries Research*, 2006, 80(1): 67–79.
- [21] 邓景耀, 叶昌臣, 刘永昌. 渤海的对虾及其资源管理

- [M]. 北京: 海洋出版社, 1990.
- Deng J Y, Ye C C, Liu Y C. *Penaeus orientalis* and fishery management [M]. Beijing: China Ocean Press, 1990 (in Chinese).
- [22] 倪正泉, 张澄茂. 东吾洋中国对虾的移植放流[J]. 海洋水产研究, 1994(15): 47-53.
- Ni Z Q, Zhang C M. Enhancement of *Penaeus orientalis* seedling in Dongwuyang Bay [J]. Marine Fisheries Research, 1994(15): 47-53 (in Chinese).
- [23] 徐君卓, 淮彦, 沈云章, 等. 中国对虾放流群体在象山港中的移动和分布[J]. 水产学报, 1992, 16(2): 137-146.
- Xu J Z, Gui Y, Shen Y Z, et al. The movement and distribution of released *Penaeus orientalis* in Xiangshan Bay [J]. Journal of Fisheries of China, 1992, 16(2): 137-146 (in Chinese).
- [24] 叶泉土. 东吾洋中国对虾移植放流效果的研究[J]. 海洋渔业, 1999, 21(2): 61-65.
- Ye Q T. Study on the effect of transplanting and releasing of chinese shrimp *Penaeus chinensis* in Dongwu Ocean [J]. Marine Fisheries, 1999, 21(2): 61-65 (in Chinese).
- [25] 邓景耀. 我国渔业资源增殖业的发展和问题[J]. 海洋科学, 1995(4): 21-24.
- Deng J Y. The development and problem of marine stock enhancement in China [J]. Marine Sciences, 1995(4): 21-24 (in Chinese).
- [26] 叶昌臣, 孙德山, 郑大宝, 等. 黄海北部放流虾的死亡特征和去向的研究[J]. 海洋水产研究, 1994(15): 31-39.
- Ye C C, Sun D S, Zheng D B, et al. The direction of released shrimp (*Penaeus orientalis*) and their death characteristics in the northern Yellow Sea [J]. Marine Fisheries Research, 1994(15): 31-39 (in Chinese).
- [27] 叶昌臣. 渤海对虾(*Penaeus orientalis*)和对虾渔业[J]. 水产科学, 1982(2): 23-25.
- Ye C C. Penaeid shrimp and fishery in Bohai Sea [J]. Fisheries Science, 1982(2): 23-25 (in Chinese).
- [28] Chen Y. A comparison study of age-and length-structured yield-per-recruit models [J]. Aquatic Living Resources, 1997, 10(5): 271-280.
- [29] 张乃禹. 中国对虾生长的数理分析[J]. 海洋科学, 1985, 9(4): 1-7.
- Zhang N Y. Mathematical analysis on growth of *Penaeus orientalis* Kishinouye [J]. Marine Sciences, 1985, 9(4): 1-7 (in Chinese).
- [30] 徐炳庆. 山东近海中国对虾增殖放流的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2011.
- Xu B Q. Study on the releasing of *Penaeus chinensis* in coastal waters off Shandong [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2011 (in Chinese).
- [31] 张澄茂. 闽东海区中国对虾放流虾的生长特性[J]. 水产学报, 2001, 25(2): 116-119.
- Zhang C M. Growth characteristics of releasing *Penaeus orientalis* in the Mindong waters [J]. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(2): 116-119 (in Chinese).
- [32] 陈宗尧, 刘永昌, 邱盛尧, 等. 黄海中部沿岸放流增殖对虾生长特性初步研究[J]. 海洋学报, 1990, 12(6): 758-764.
- Chen Z Y, Liu Y C, Qiu S Y, et al. Preliminary study on the growth characteristics of released *Penaeus orientalis* in coastal water of Central Yellow Sea [J]. Acta Oceanologica Sinica, 1990, 12(6): 758-764 (in Chinese).
- [33] 浙江省对虾增殖课题组. 浙江象山港中国对虾放流群的生长[J]. 浙江水产学院学报, 1987, 6(1): 13-22.
- Propagation Research Group for Penaeid Shrimp of Zhejiang Province. Studies on the growth of the liberated stock of penaeid shrimp *Penaeus orientalis* in Xiangshan Bay [J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1987, 6(1): 13-22 (in Chinese).
- [34] 邓景耀. 渤海对虾(*Penaeus orientalis* Kishinouye)的生长[J]. 海洋水产研究, 1981(2): 85-93.
- Deng J Y. Studies on the growth of penaeid shrimp (*Penaeus orientalis* Kishinouye) in the gulf of Po-Hai [J]. Marine Fisheries Research, 1981(2): 85-93 (in Chinese).
- [35] 叶昌臣. 渤海对虾(*Penaeus orientalis*)死亡的估算[J]. 动物学杂志, 1981, 16(4): 22-23.
- Ye C C. Estimate the mortality of *Penaeus orientalis* in Bohai Sea [J]. Chinese Journal of Zoology, 1981, 16(4): 22-23 (in Chinese).
- [36] 邓景耀, 韩光祖, 叶昌臣. 渤海对虾死亡的研究[J]. 水产学报, 1982, 6(2): 119-127.
- Deng J Y, Han G Z, Ye C C. On the mortality of the prawn (*Penaeus orientalis* Kishinouye) in Bo Hai Sea [J]. Journal of Fisheries of China, 1982, 6(2): 119-127 (in Chinese).
- [37] 刘永昌, 高永福, 邱盛尧, 等. 胶州湾中国对虾增殖放

- 流适宜量的研究[J]. 齐鲁渔业, 1994, 11(2): 27–30.
- Liu Y C, Gao Y F, Qiu S Y, *et al.* On the optimum released number of prawn larvae for multiplication in Jiaozhou Bay [J]. Shandong Fisheries, 1994, 11(2): 27–30 (in Chinese).
- [38] Kvamme C, Bogstad B. The effect of including length structure in yield-per-recruit estimates for northeast Arctic cod [J]. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 2007, 64(2): 357–368.
- [39] Chen Y, Xu L X, Chen X J, *et al.* A simulation study of impacts of at-sea discarding and bycatch on the estimation of biological reference points $F_{0.1}$ and F_{max} [J]. Fisheries Research, 2007, 85(1–2): 14–22.
- [40] 叶昌臣, 邓景耀, 韩光祖. 用世代分析方法估算秋汛渤海对虾世代数量[J]. 海洋与湖沼, 1987, 18(6): 540–548.
- Ye C C, Deng J Y, Han G Z. Estimate of the stock abundance of the Chinese prawn (*Penaeus orientalis* Kishinouye) in Bohai Sea with cohort analysis [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1987, 18(6): 540–548 (in Chinese).
- [41] Conides A J, Nicolaidou A, Apostolopoulou M, *et al.* Growth, mortality and yield of the mudprawn *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792)(Crustacea: Decapoda: Gebiidea) from western Greece [J]. Acta Adriatica, 2012, 53(1): 87–102.
- [42] Siegfried K, Sansó B. A review for estimating natural mortality in fish populations [R]. Santa Cruz: SEDAR 19 Research Document 29, 2009.
- [43] Lester R J G. A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations [J]. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 1984, 37(1–4): 53–64.
- [44] Hewitt D A, Lambert D M, Hoenig J M, *et al.* Direct and indirect estimates of natural mortality for Chesapeake Bay blue crab [J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2007, 136(4): 1030–1040.
- [45] Ricker W E. Linear regressions in fishery research [J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1973, 30(3): 409–434.
- [46] Quinn T J, Deriso R B. Quantitative fish dynamics [M]. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [47] Jennings S, Kaiser M, Rrynolds J D. Marine fisheries ecology [M]. New Jersey: Wiley Blackwell, 2009.
- [48] Brown S. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: A primer [M]. Rome: Food & Agriculture Organization of the United Nations, 1997.
- [49] Alverson D L, Freeberg M H, Murawaski S A, *et al.* A global assessment of fisheries bycatch and discards [M]. Rome: Food & Agriculture Organization of the United Nations, 1994.
- [50] Botsford L W, Castilla J C, Peterson C H. The management of fisheries and marine ecosystems [J]. Science, 1997, 277(5325): 509–515.
- [51] Cowx I G. An appraisal of stocking strategies in the light of developing country constraints [J]. Fisheries Management and Ecology, 1999, 6(1): 21–34.
- [52] Munro J L, Bell J D. Enhancement of marine fisheries resources [J]. Reviews in Fisheries Science, 1997, 5(2): 185–222.

Comparison of two empirical estimates of natural mortality for Chinese shrimp

XU Hailong^{1,2}, CHEN Yong^{3,*}, CHEN Xinjun², GU Dexian⁴, ZHOU Wenli²

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Department of Fishery Sciences, Tianjin Agricultural University,
Tianjin Key Laboratory of Aqua-ecology and Aquaculture, Tianjin 300384, China;

3. School of Marine Sciences, University of Maine, Maine 04469, USA;

4. Tianjin Fishery Institute, Tianjin 300221, China)

Abstract: Chinese shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) in stocking program was used an example, to illustrate the uncertainty associated with empirically estimated natural mortality on the dynamics and structure of fish populations. Two empirical formulas based on the growth parameters were used to estimate the natural mortality rates which were then compared to the natural mortality estimated based on catch data. The differences in three natural mortalities over time and their impacts on sex ratio were evaluated. Our analyses showed that estimation methods could greatly affect the estimation of natural mortality. Although the mating mortality was included in the natural mortality obtained based on the catch data (Ye *et al.*, 1987), the M of young fish has been underestimated at early releasing stages. The M was overestimated with the empirical formula proposed by Chen & Watanabe (1989), and the sex ratio was 4.44 : 1 at the end of one-year old China shrimp. The M was underestimated at the early releasing and overestimated at the steadily growth stage with the Gislason's method, and the sex ratio was 2.22 : 1 at the same time. At the beginning and end of fishing, the amounts of resources and catches based on Ye *et al* method were over 2.42 and 2.87 times the amounts estimated using the Gislason's empirical formula, and about 76.25 and 102.50 times of the values estimated with Chen and Watanabe's method. These data suggest that the empirical methods selected to estimate the natural mortality need to be based on the most rigorous criterion, and when calculating the natural mortality gender-specifically by empirical methods, sex parameter should be included to ensure that the results are biologically meaningful.

Key words: *Fenneropenaeus chinensis*; natural mortality; empirical methods; YPR; BPR

Corresponding author: CHEN Yong. E-mail: ychen@maine.edu

Funding projects: Tianjin Research Program of Application Foundation and Advanced Technology (15JCYBJC23900); Local Colleges and Universities in Shanghai Liberal Arts Academic Programme (B5201120003); Key Laboratory of Mariculture & Stock Enhancement in North China's Sea, Ministry of Agriculture, China (2014MSENCKF09)