种群生态学理论与可更新资源的科学管理
——关于最大持续收获量

孙儒泳

（北京师范大学生物系）

渔业、狩猎业等生物资源，在利用其一部分后，能通过种群本身的增长和更新，反复地利用，属于可更新资源。历史的经验说明，可更新资源也不是始终不会枯竭的。使可更新资源既提供最多的产量，又不影响长期的利用，这就是所谓的最大持续收获量（maximum sustainable yield）原则，文献上常用 MSY 来代表。

对于有些生物资源，如不去利用它或利用不足，也是白白的浪费。一般情况下动物种群数量过高，对种群本身不利。如果出现种群过剩（overpopulation），还会使死亡增加。种群过剩或过稀，对种群都是不利的，而资源利用不充分或利用过度，同样是不科学的。

资源利用过度或利用不充分，确定MSY，这些都是与实践关系密切的问题，也是种群生态学的理论问题。现将确定 MSY 的种群生态学理论基础——种群增长型、MSY 的原理和资源利用的影响，并以 Schaefer 模型说明确定最优种群水平和最优收获量的方法等介绍如下：

一、种群增长类型

（一）J-型或指数式种群增长模型

假设一个种群初始时有 2 个个体，经过一个时间单位（假定一年），出生 6 个，死亡 2 个；还假定没有迁入和迁出，或迁入迁出彼此互相平衡，那么一年后就成为 6 个。即：

$$2+6-2=6 \text{ 或 } 2\times3=6。$$

也就是种群经过一年增加到 3 倍。如果这种增长率保持不变，那么

$$\text{第 2 年后 } 2\times3^2=18$$
$$\text{第 3 年后 } 2\times3^3=54$$
$$\cdots\cdots$$
$$\text{第 } t \text{ 年后 } 2\times3^t=$$
$$\text{或 } x_0\cdot\lambda^t=x_t。$$

其种群增长曲线型式如图 1 所示呈 J 型，这是一条指

数曲线，其数学模型是：

$$x_t = x_0\lambda^t \quad (1)$$

其中 x_0 代表初始时的种群大小，x_t 代表 t 时刻的种群大小，λ 代表单位时间内的增长倍数，即

$$\frac{x_{t+1}}{x_t} = \lambda$$

如果 $\lambda = 1$，则 $x_{t+1} = x_t$，表示种群稳定；$\lambda>1$，种群增加；$\lambda<1$，种群减少。

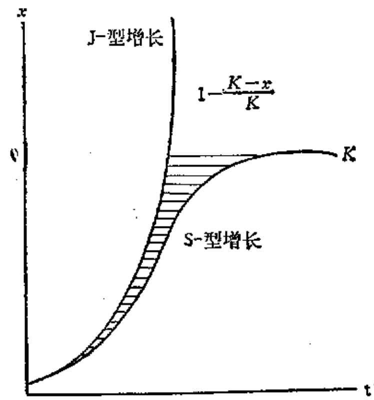

图 1　J 型和 S 型种群增长

如果方程(1)两侧各取对数，则

$$\log x_t = \log x_0 + t\log\lambda \quad (2)$$

这样就成了线性关系。因此，将图(1)的纵座标以对数作标尺，就成为一条直线（图 2)。直线的斜率为 $\log\lambda$，它就是种群增长的速率，在上例中，如果条件不受限制，其种群以每年翻三倍而增长。

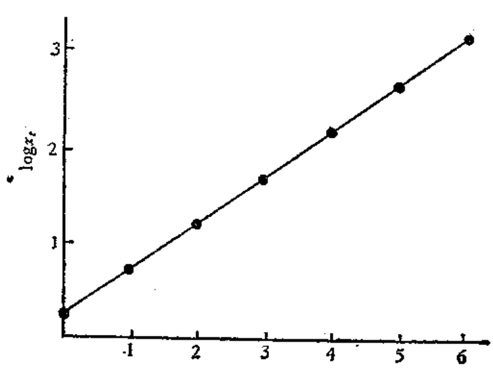

图 2　$\log x_t$ 与 t 的直线关系

微分是表达过程改变率的，方程 (1) 表达的过程，如用微分来表示就是

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad (3)$$

其积分是：

$$x_t = x_0e^{rt} \quad (4)$$

其中 dx/dt 表示种群大小 x 的瞬时增长率，即在时间无限小时，x 的改变值决定于 r 值与 x 值的乘积。x 是变量，r 是常数。在此的 r 与方程 (1) 中 λ 的关系是：

$$r = \ln\lambda \quad (5)$$

r 从其生物学所表示的含义来讲，称为内禀自然增长率 (innate rate of natural increase)，它表示物种固有的潜在的增殖能力，常常称为生物潜能 (biological potential)。按方程(5)，如果 $r>0$，即 $\lambda>1$，种群增加；$r = 0$，即 $\lambda = 1$，种群稳定；$r<0$，种群减少。例如种群以每单位时间三翻而上升时，$\lambda=3$，$r = \ln\lambda=\ln3=1.098$。

这样，方程 (3) 所表达的指数增长模型，就是：种群的瞬时增长率＝内禀自然增长率×种群数量也就是种群数量是按指数而增长的。

（二）S-型或逻辑斯谛（Logistic）增长模型

有些学者估计到种群增长不可能无限制，所以考虑一个极限：假设种群在一个有限的空间、食物……条件下，有一个最大的饱和量 (K)，称为容纳量或负载量 (carrying capacity)，假定这种限制不是在种群增长到 K 值时一下出现，而是随着种群数量 x 的增加而逐渐地按比例增加，这样就会得到一条 S-型的种群增长曲线(图 1)。要满足这个条件，只要在原来的指数增长模型上增加 $\left(\frac{K-x}{K}\right)$ 一项因子（即逻辑斯谛方程式）：

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(\frac{K-x}{K}\right) \quad (6)$$

其积分式为

$$x_t = \frac{K}{1+e^{a-rt}} \quad (7)$$

新增加因子 $\left(\frac{K-x}{K}\right)$ 说明：当 x 由 0 逐渐增大到 K，则 $\left(\frac{K-x}{K}\right)$ 就由 1 逐渐地趋向于 0，即随着种群数量 x 的逐渐增大，种群指数增长实现程度就逐渐变小，直到 $x = k$，增长就成为 0。

因此，方程(6)表示的逻辑斯谛增长模型，即：

种群的瞬时增长率

＝种群的最大可能增长（即内禀自然增长率×种群数量）

×最大可能增长的实现程度

图 1 中 S-型曲线与 J-型曲线中间的面积逐渐随 x 而增大，也就是增长不能实现部分的逐渐扩大。总之，逻辑斯谛增长模型说明，种群增长除了有决定于内禀增长率 r 决定的增长倾向以外，另有一个限制内禀增长率实现的相反的限制力量，它通过这个 $\left(\frac{K-x}{K}\right)$ 因子项来表达。

虽然逻辑斯谛增长模型过分的简单化，但也有许

多实验种群和某些野外种群的确实证据，说明它们表现出接近S-型的增长模式。在实验室条件下，已证实表现出S-型种群增长的种类有酵母菌、草履虫、果蝇、似谷盗等。在自然条件下，尤其当某一个新种引入某个岛上时，能表现出逻辑斯谛增长的情形。

（三）种群增长的各种变型

图3表示种群增长的某些变型，其中A属于J-型，B属于S-型。实际上可以把J-型增长视为环境阻力是突然出现的。正因为如此，也就易于形成剧烈的下降，成为数量波动激烈的类型(如A-1，A-2)。B-1说明

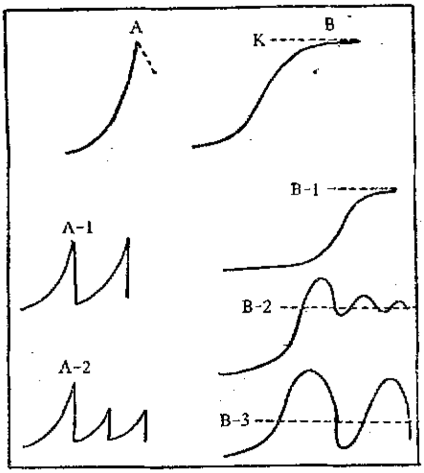

图3 J-型和S-型种群增长的变型

密度的影响是有时滞的，即从幼体产生后到种群增长有明显影响之间有相当时间间隔。因此，种群增长初期很缓慢。因为这种时滞作用，种群数量就容易越过K值而出现所谓“过头现象”(overshoot)。过头之后，又会有降低到低于K值的倾向，从而造成如B-2型的围绕K值作上下波动。

二、MSY的理论基础与资源利用的影响

（一）MSY的理论基础

MSY的理论基础就是逻辑斯谛增长模型。依逻辑斯谛模型，种群开始增加很慢，以后逐渐加快(正加速期)，然后通过一个转折点，种群增长逐渐变慢(负加速期)，最后就稳定在K的水平。这个转折点，代表种群增加最迅速的时期，假如S-型曲线是完全对称的，这个点位于$K/2$处。它可以从方程(6)推导出来，也可以从图1的S-型曲线上升的切线斜率直观地加以确定。

图4以另一种图解表示逻辑斯谛增长型式：纵座标为种群的增长率(dx/dt)，横座标为种群大小(x)。这个图表示种群增长率是种群大小的函数，其关系呈倒钟形，它同样表示：当种群数量由$0\to K/2$时，种群

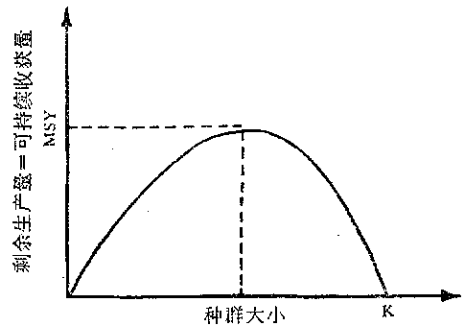

图4 MSY与逻辑斯谛增长

增长逐渐加速，通过$K/2$的转折点，种群增长逐渐变慢，并于$x=K$时停止增长。这样可以把纵座标所表示的种群增长率，看作为“可供捕取而不影响种群原有数量”的剩余生产量部分(即可持续的收获量)。那么，当种群增长率dx/dt为最大时，它就是MSY，这个点相当于种群数量$x=K/2$的时候。例如：据估计，南极的蓝鳁鲸种群，其环境的最大容纳量(K)值为150,000头，而MSY约为每年2,000头。如果将种群能维持在$K/2=75,000$水平，就可以达到每年2,000头的MSY。即75,000头蓝鳁鲸的种群，经过一年单位时间增加2,000头，如果我们捕捞这2,000头，种群还回到原有水平，如此可持续下去。

（二）捕捞的影响

假定有一个按逻辑斯谛方程增长的种群，经受着人工的捕取；设捕捞率(h)为一常数，那么这个模型较方程(6)增多一个新项，即

$$\frac{dx}{dt}=F(x)-h \tag{8}$$

其中$F(x)=rx\left(\frac{K-x}{K}\right)$。按方程(8)经受捕捞的种群，其动态将有三种可能情况：

1. 如果捕捞率大于种群最大增长率，即

$$h>\max F(x)$$

(在此，最大种群增长率$\max F(x)$，就是当种群大小$x=K/2$时的MSY)，那么不管种群大小开始时怎样，种群就会越来越少，并趋向于0，这就是资源过度利用，出现过捕现象(图5a)。

2. 如果捕捞率小于种群最大增长率，即

$$h<\max F(x),$$

就会出现两个平衡点(图5b中的x_1和x_2)，当种群数量$x=x_1$或$x=x_2$时，种群增长率dx/dt正好等于h，种群就能保持平衡。

3. 如果捕捞率等于种群最大增长率，

$$h=\max F(x),$$

那么就有一个平衡点，即在种群数量$x=K/2$之点。这是一种半平衡，即开始种群数量$x>K/2$时，捕捞超

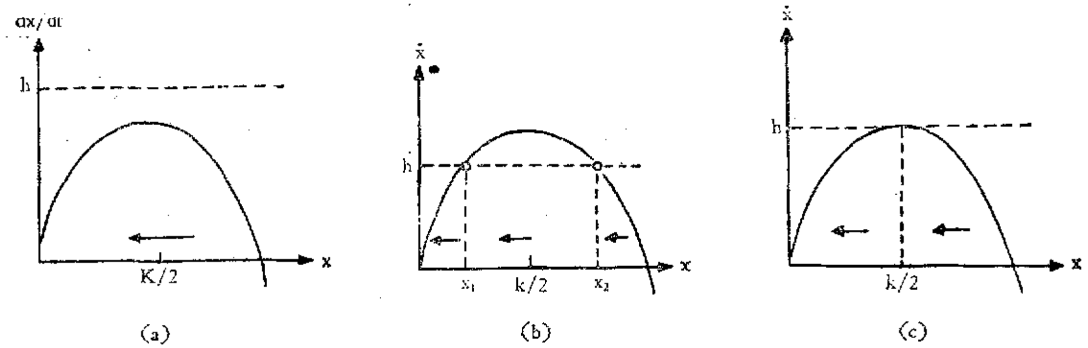

图5 有恒定捕捞率 h 的逻辑斯谛模型

(a) $h > \max F(x)$; (b) $h < \max F(x)$; (c) $h = \max F(x)$

过增长，种群变小，但到 $x = K/2$ 时就能平衡；而当开始数量 $x < K/2$，则种群变小而趋向于灭绝（图5c）。

这个模型虽有很大简化和局限性，但它提供了有关可更新资源利用中的很有价值的预测，即 ① 有一个 MSY，如果实际捕捞率超过 MSY，种群数量就会逐渐下降而趋向于 0；②能提供 MSY 的种群数量 x_{MSY}，不是当种群处于最大容纳量 K 的水平，而是它的一半，即 $x = K/2$ 的水平。 如果种群数量 x 达到饱和水平 K，也就没有可持续收获量可言。

这两点虽然很简单，但缺乏经验的资源利用和保护工作者往往会发生错误。 因为种群处于 x_{MSY} 的水平比种群的"自然平衡"水平 K 低，种群数量不如原有的多了，所以容易被想像为利用过度了。例如蓝鳁鲸的种群从 150,000 头降为 75,000 头，捕捞更困难，易被想像为"过捕"。

不过，当资源种群数量减少的时候，捕取资源也就更加困难，就捕取成本而言可能上升。因此如果同时考虑资源利用的经济学方面，最适种群大小应当要高于 x_{MSY}。

三、MSY 理论的实证

上述的 MSY 理论是根据数学模型从理论上推导的，现介绍一个以实验种群检验 MSY 理论的实例。西里曼 (Silliman) 1969 用虹鳉 (Lebistes reticulatus) 进行捕捞强度对于种群的生物量和收获量的实验研究。他以繁殖期中人为的减少种群的百分率为捕捞强度，观察不同捕捞强度下虹鳉的生物量与收获量的关系。实验分三个日食量水平，结果见图6。因此图 6 与图 4 所表示的是能相对应的，我们看到收获量曲线也是倒钟形的。例如曲线 II（当日食量为 1 时），若不进行捕捞，种群大小可达 26—27 克（相当于 K），可供收获的新增加量等于 0。 如果捕捞种群 50%，则种群保持在 5 克生物量邻近，收获量为 2.2 克。曲线的最高峰，即最大收获量是在捕捞率为 33% 的时候，相当于种群生物量为 11—12 克，它略低于 $K/2$。这个倒钟型曲线并

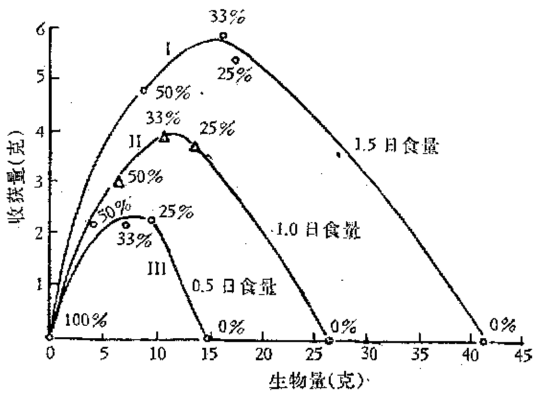

图 6 不同利用率情况下虹鳉实验种群的收获量与生物量

不完全正态，而是略向右偏，所以最大收获量处于小于 $K/2$ 处。实验有力证明了 MSY 的理论。

此外，三种不同日食量，K 值亦有所不同（这反映出环境条件不同，最大容纳量 K 随之改变），但是 x_{MSY} 在略低于 $K/2$ 邻近的情况，则保持不变。三种不同日食量的试验组，在此可视为检验 MSY 理论的实验进行了三次重复。

四、对 MSY 理论的评价

如果以 MSY 作为可更新资源的管理"目的"，那就过于简单化了。MSY 理论还有其缺点。

（一）在生物学上 1.许多生物资源，尤其是鱼类种群，本身具有较大变化，有时还难以预测。当种群升高时，多捕捞一些也无多大问题，但当种群下降时，多捕就难以成为可持续的。因此 MSY 概念中，应该考虑这种波动作一些修正。2.当对几个生态上关系密切的种类同时利用时，往往单个种群的最大收获量是难以孤立地估计，必须权衡几个种的总收获量及其种间关系。 3.种群增长还有一些不完全典型的，例如有时滞的，有"过头现象"(overshoot) 的，也应作相应的修正。

（二）在经济学上 MSY 理论的缺点不亚于生物

学。例如 1.MSY 只考虑资源的收获量，对捕取的成本与收入是完全忽视的。种群数量越少，捕取效率降低，成本也就上升。从成本来讲，一般希望最优管理中种群水平高于 x_{MSY}。2.还可以考虑定期间隔捕取（或脉冲式利用资源），即首先让其出现生物学过捕，然后关闭捕捞使种群恢复，再过捕、再恢复。

虽然 MSY 理论还有不少缺点，但是把 MSY 作为可更新资源科学管理中一个重要约束条件和原理，还是很有价值的。防止生物学过捕是经常需要注意的，如果应用得当，MSY 理论能有效地帮助检验。由于 MSY 概念还有不足之处，所以有学者主张用最优持续收获量（optimum sustainable yield 或 OSY）来替代。

五、资源利用的经济方面

（一）戈登（Gordon）资源经济学原理

戈登(1954)提出了开放性(即不受控制、任何人都可捕取的)渔业的资源经济学原理。在渔捞业统计中，常以单位渔捞努力（fishing effort）（如每网、每船日）的平均捕捞量作为资源种群大小的间接指标。图 7 曲线 TR 称为总持续收入。假定所捕取的资源的每单位生物量(如每公斤鱼)的价格不变，那么总持续收入曲线 TR 就随持续收获量的变化而变化，并呈倒钟形：随着渔捞努力 E 的增加，持续收获量也增加，总持续收入亦随之增加；但当渔捞努力 E 超过了 E_{MSY} 的水平以后 持续收获量反而下降，总持续收入也随之降低。

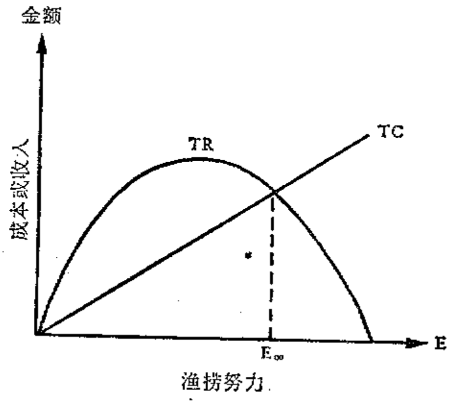

图 7　Gordon 开放性渔业模型

图 7 中的 TC 线，称为总成本曲线，它表示总成本与渔捞努力 E 的关系。假定渔捞成本与所花费的渔捞努力成正比（这个假定是合理的），那么总成本曲线必然是线性的，即随着渔捞努力的增加，总成本呈直线上升。总持续收入曲线 TR 与总成本线 TC 的交叉点，代表总收入与总成本相等(即 $TR = TC$)，称为生物经济平衡(bionomic equilibrium)。在其平衡点上(图 7 中相当于 E_∞ 的水平)，经济收益就等于 0。

因此，所谓 Gordon 资源经济原理就是：当渔捞努力超过了生物经济平衡点的渔捞努力强度(即 $E>E_\infty$)，总成本就要超过总收入，那就会有一些企业离开这个捕捞对象，从而使渔捞努力 E 降低，即 $E>E_\infty$ 的情况是不可能长期存在的。同样，当 $E<E_\infty$，总成本低于总收入，捕捞企业有利益可得，必定吸引更多的渔捞企业，从而使渔捞努力上升。即 $E<E_\infty$ 的情况也是不会长期存在的。这样，开放性资源有向生物经济平衡点（相当于 E_∞ 的渔捞努力水平，而处于该水平下的资源种群大小就可标记为 x_∞）发展的倾向，即达到总成本与总收入相等，收益完全消失的倾向。

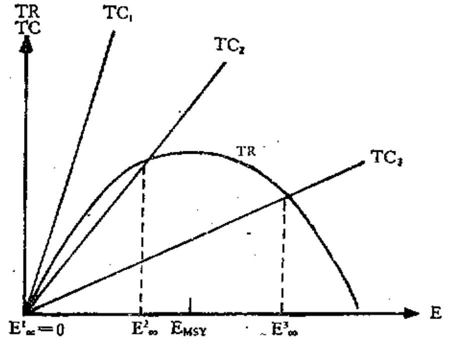

图 8　因成本/价格比值 c/p 降低而出现的生物经济平衡水平 E^1_∞、E^2_∞ 和 E^3_∞

从理论上讲，生物经济平衡出现的情况有几种（图 8）。如果捕捞成本很高，如 TC_1，超过了总收入，那就不会有很多渔捞企业去利用它。如果价格提高（或成本降低），捕捞有利，如 TC_2 那样，在 E^2_∞ 也可能出现生物经济平衡，但此时尚未达到 E_{MSY} 水平，未出现生物学过捕现象。如果成本/价格（c/p）之比还要更低，若生物经济平衡出现在 $E^3_\infty>E_{MSY}$ 之点，即出现了生物学过捕现象。

（二）最优捕捞对策

如果开放性渔业已达到生物经济平衡，并出现严重的生物学过捕现象（$E_\infty>E_{MSY}$）。这就要确定一个最优种群水平 x^*，并利用捕捞来促使种群大小 x 迅速地达到最优种群水平 x^*。这可能有三种情况：当 $x>x^*$

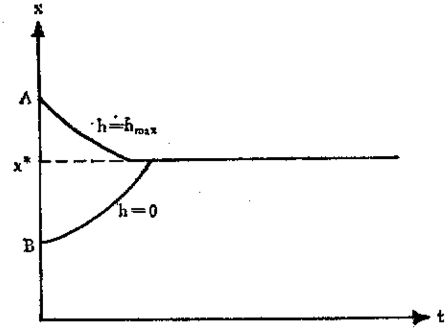

图 9　最优种群水平 x^*

时(即图 9 A),则要尽可能使捕捞率达到最大 ($h_{\max}$),使种群 x 迅速下降到最优水平 x^*; 当 $x<x^*$ (即图 9 B),则要关闭捕捞,使种群 x 迅速上升到最优水平 x^*;而当 $x=x^*$,则正处于最优种群水平。

六、最优捕捞管理的一个实例——Schaefer 模型

根据 Schaefer 模型,种群最优水平 x^* 按下式确定:

$$x^* = \frac{K}{4}\left[\left(\frac{c}{pK} + 1 - \frac{\delta}{r}\right) + \sqrt{\left(\frac{c}{pK} + 1 - \frac{\delta}{r}\right) + \frac{8c\delta}{pKr}}\right] \tag{9}$$

Schaefer 模型是根据 MSY 理论和 Gordon 资源经济学原理而导出的。我们从方程(9)看到,决定最优种群水平 x^* 的有 5 个参数,r, K, c, p, δ。其中 r, K 是决定逻辑斯谛方程的两个参数,因此它是决定 MSY 的;而 c, p 分别代表成本和价格,其关系按 Gordon 模型可以通过生物经济平衡点的种群水平 x_∞ 来估计。余下的是 δ,称为折扣率 (rate of discount),它变化于 0 与 $+\infty$之间,它代表资源利用者在选择最优种群水平 x^* 时,考虑眼前收益与将来收益的比重问题。在表 1,表 2 中的种群最优水平 x^* 随资源利用者选择的折扣率 δ 而改变。折扣率为零 ($\delta = 0$),意味着考虑以将来利益为重,种群最优水平 x^* 就大一些。相反,当折扣率为无限大 ($\delta = +\infty$),意味着考虑目前的利益为重,种群最优水平 x^* 就小一些。可按方程 (9) 计算出当 δ 分别为 0, 0.1, 0.2……$+\infty$ 时一系列的 x^* 值,并由此分别计算出各个相应的最优收获量 Q^*,最后从中选择一个,作为资源科学管理中所要控制的最优种群水平和最优收获量。

以庸鲽 (*Hippoglossus hippoglossus*) 为例,说明最优种群水平 x^* 的估计方法。庸鲽是北太平洋底栖经济鱼类,分布广、食用价值高,仅次于鲑科鱼类。从 1924 年建立太平洋庸鲽委员会后,资源有明显上升,于 1950 年接近于 x_{MSY} 水平。近来苏联、日本拖网渔业的发展,又严重地耗损了资源。当今捕捞上岸的资料说明,资源又低于 x_{MSY} 的水平。根据莫林 (Mohring, 1973) 估计[1],其种群增长参数为:

$$r = 0.71 \qquad K = 80.5 \times 10^6 \text{ 公斤}$$

关于生物经济平衡的种群 x_∞, Mohring 取 1930 年的生物量作为估计量,他考虑在此以前,对资源未很好控制,属完全开放性,因此估计可能处于生物经济平衡,这样:

$$x_\infty = 17.5 \times 10^6 \text{ 公斤}$$

有了这三个数字,就可以按方程(9)估计最优种群 x^*。为了使式子更为简化,现引入下列无维量:

$$Z^* = \frac{x^*}{K}$$

这是把 x^* 除以环境最大容纳量,表示标准化后的最优种群水平 Z^*

$$Z_\infty = \frac{x_\infty}{K} = c/pK$$

标准化后的生物经济平衡时的种群水平 Z_∞,注意它决定于 c/p 比值。

$$\gamma = \frac{\delta}{r}$$

这表示折扣率与内禀自然增长率之比

将上面三式代入方程(9),就得

$$Z^* = \frac{1}{4}\left[1 + Z_\infty - \gamma + \sqrt{(1 + Z_\infty - \gamma)^2 + 8Z_\infty\gamma}\right] \tag{10}$$

今以折扣率为 0.1(10%) 时的庸鲽为例:

$$\gamma = \frac{\delta}{r} = \frac{0.1}{0.71} = 0.1408$$

$$Z_\infty = \frac{x_\infty}{K} = \frac{17.5}{80.5} = 0.2174$$

$$Z^* = \frac{1}{4}\left[1 + 0.2174 - 0.1408 + \sqrt{(1 + 0.2174 - 0.1408)^2 + 8 \times 0.2174 \times 0.1408}\right] = 0.5652$$

$$\therefore x^* = Z^* \cdot K = 0.5652 \times 80.5 = 45.5$$

而年最优收获量估计为

$$Q^* = F(x^*) = rx^*\left(\frac{K - x^*}{K}\right) = 0.71 \times 45.5\left(\frac{80.5 - 45.5}{80.5}\right) = 14.1$$

根据同样方法,分别计算出不同折扣率 δ 时的 x^* 和 Q^*,结果如表 1。

另一个实例是长须鲸 (*Balaenoptera physalus*),艾伦 (Allen 1973) 的研究[2]

$$r = 0.08 \qquad K = 400,000 \text{ 头}$$

至于生物经济平衡时的种群水平,采用

$$x_\infty = 40,000 \text{ 头}$$

多少是有些任意的,根据上述方程 (10) 计算结果如表 2。

通过这两个实例比较内禀增长率相差很大的两个种:庸鲽内禀增长率大,折扣率改变对于最优种群水平 x^* 和最优年收获量影响较小,而内禀增长率小的长须鲸则影响较大。因此对于内禀增长率小的,资源恢复慢的种类,要特别注意折扣率不能选择过高的问

1) 引自 Clarke, 1976。
2) 同上。

表 1 庸鲽的最优种群水平 x^* 和最优年持续收获量 Q^*

折扣率	最优种群水平 $x^*(\times 10^6 K_g)$	最优年收获量 $Q^*(\times 10^6 K_g)$
0	49.0	13.6
5	47.2	13.9
10	45.5	14.1
15	43.9	14.2
20	42.3	14.25
25	40.9	14.3
30	39.6	14.3
40	37.0	14.2
50	34.9	14.0
100	27.9	12.9
$+\infty$	17.5	9.7

题。

但这个模型还是有很大的简化。如资源种群数量变动（即 Schaefer 模型基本上还是静态的、平衡的模型）、年龄组成、多种资源系统……等方面都尚未估计进去。由于科学迅速发展，数学模型越来越复杂，可解决的问题越来越多，尤其是电子计算机的处理数据，模似，控制论和系统分析等的应用，使许多过去难以计算和解决的问题得以逐步解决。

在生物科学中应用数学模型问题，历来就有人反对，认为复杂的、变异很大的生物学现象是不可能用数学来解决的。我们知道，所谓数学模型，就是以数学的方式对于现实世界中某种现象的抽象描述，并对此现象作出预言。在抽象的过程中，必然置某些次要的或关系不大的因素于不顾（例如上述模型始终未考虑种群的迁入与迁出，或假定其相互平衡而有意地加以忽视）；但是这种“忽略（neglect）”或简化，并不是错误，

表 2 长须鲸的 x^* 和 Q^*（头）

$\delta(\%)$	x^*	Q^*
0	220,000	7920
1	200,000	8000
3	163,000	7726
5	133,000	7094
10	86,000	5406
15	67,000	4485
20	59,000	4024
$+\infty$	40,000	2880

相反，由于简化和抽象，如果它是科学地抓住事物的主要实质，往往使问题更为深人。上述的逻辑斯谛模型，由于其抓住种群增长过程中 r, K 两个参数（实际上，这描述了种群增大与阻碍增大的矛盾的两个方面），就使种群增长理论大为深入一步。当初提出这个模型时，同样受到许多批评与非难，但是至今应用逻辑斯谛模型的进展，除了 MSY 理论以外，还有很多：如两个相互作用种群的动态问题，进化理论中的 r–与 K–选择问题等等。事实上，任何科学的发展都是逐步地由简单到复杂，由片面到更全面。应该认识，对于事物或过程的主要方面的那怕是大致的定向性的预言或回答，往往要比对许多非主要的精确的知识重要得多。这对于一个科学工作者来说，是应当经常注意的。

主要参考文献

Clark, C. W. 1976 Mathematical Bioeconomics: The optimal management of renewable resources. John Wiley & Sons.

Smith, R. L. 1974 Ecology and Field Biology. Harper & Row, Publishers.