

海洋渔业科学与技术



东海鲈鱼

早期生活史过程的 生态动力学模拟研究

李曰嵩 陈新军 陈长胜◎编著

DONGHAI TAIYU

ZAOQI SHENGHUOSHI GUOCHENG DE
SHENGTAI DONGLIXUE MONI YANJIU



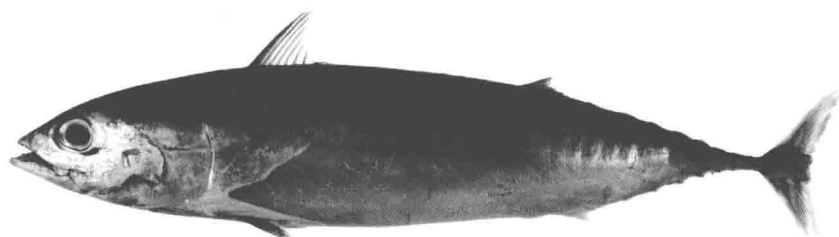
海洋出版社

海洋渔业科学与技术

东海鲈鱼

早期生活史过程的 生态动力学模拟研究

李曰嵩 陈新军 陈长胜◎编著



海洋出版社

2017年·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

东海鲈鱼早期生活史过程的生态动力学模拟研究/李曰嵩, 陈新军, 陈长胜编著. —北京: 海洋出版社, 2017. 1

ISBN 978-7-5027-9654-9

I. ①东… II. ①李… ②陈… ③陈… III. ①东海-鲈-鱼类资源-研究
IV. ①S922.9

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 316480 号

责任编辑: 赵 武

责任印制: 赵麟苏

海洋出版社 出版发行

<http://www.oceanpress.com.cn>

北京市海淀区大慧寺路 8 号 邮编: 100081

中煤 (北京) 印务有限公司 新华书店发行所经销

2017 年 1 月第 1 版 2017 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 787 mm×1092 mm 1/16 印张: 9

字数: 160 千字 定价: 58.00 元

发行部: 62132549 邮购部: 68038093 总编室: 62114335

海洋版图书印、装错误可随时退换

前 言

鲈鱼 (*Scomber japonicus*) 是我国近海重要的中、上层鱼类资源, 也是我国近海海洋生态系统中重要的种类之一。环境对其补充量的影响很大。以往的研究关注于海洋环境与成鱼资源量之间的关系, 但每年的补充量主要是由鱼类早期的存活率及其生活史过程决定的, 因此海洋环境因素的细微变化将对鱼类生命周期中最为脆弱的鱼卵和仔幼鱼的生长、成活直至种群的补充产生影响。

本专著在系统描述 IBM 基本理论基础上, 综合物理海洋学和渔业资源学等学科, 根据鲈鱼生长初期的物理环境, 结合其生长特性, 利用海洋物理模型 (FVCOM) 建立了基于个体的鲈鱼早期生活史过程的物理-生物耦合模型; 利用该模型证实在正常气候下, 台湾东北部产卵场的鱼卵是否向对马海峡海域附近输运, 估计从东海南部产卵场到达对马海峡以及太平洋等育肥场的仔幼鱼比例, 分析产卵场对各个育肥场补充和联通性, 找出影响其输运的动力学因素; 探讨极端气候下以及产卵场变动情况下, 对鲈鱼鱼卵仔幼鱼的输运、丰度分布以及生存等影响, 从而系统分析物理、生物因素对鲈鱼资源种群变动的内在动力学规律; 解释鲈鱼仔幼鱼集群和成鱼渔场形成的动力学因素。

本专著共分 5 章内容。第 1 章为绪论, 对本专著研究的背景, IBM 的基本概况、理论和方法以及在渔业上的应用分类进行了综述, 并对建立东海鲈鱼相关的 IBM 在渔业上的应用研究进行了介绍, 最后提出本专著研究的目标、内容与研究框架。第 2 章是耦合模型的构建, 重点对物理模型、生物模型的特点, 各个子模块的作用和构建方法, 模型中数据来源和处理方法, 模型中各个参数设定和公式

的含义，模型的验证以及耦合方法分别进行详细的介绍。第3章是结果与分析，为本专著的重点章节，在本章中对数值模拟结果进行了详细分析与讨论，包括对物理场模拟结果的描述和分析，一维条件下生物模型的验证和灵敏度分析；着重研究和分析了在正常气候场、台风、产卵场的位置和深度变动情况下，对鱼卵仔鱼的运输、分布、滞留、生存的影响，找出造成其影响的动力学因素。第4章是鲈鱼仔鱼游泳移动对运输和集群的影响，重点是创建游泳移动规则，研究具有游泳能力的仔幼鱼对运输分布和生存的影响，探讨仔幼鱼集群的动力学因素，并应用此规则对产卵区鲈鱼成鱼进行模拟，初步研究渔场形成的动力学因素。第5章是总结和展望，重点对本专著存在的问题与未来研究思路进行总结与展望。

本专著系统性强，将渔业资源学科和物理海洋学科进行交叉研究，为 IBM 在中国近海渔业上的应用提供研究典范，为国内科研工作者更好地了解 IBM 基本理论以及应用该模型提供帮助。本专著将为鲈鱼资源的中长期预报提供研究基础，为该资源的可持续开发与利用提供了科学依据。

本专著得到上海市远洋渔业协同创新中心、上海市高峰学科 II 类以及农业部科研杰出人才及其创新团队等专项的资助。

由于时间仓促，覆盖内容广，国内没有同类的参考资料，因此难免会存在一些错误。望各读者提出批评和指正。

编著者

2015 年 10 月 10 日

目 录

第1章 绪论	(1)
1.1 东海鲈鱼生态模型研究背景及意义	(1)
1.2 基于个体发育的生态模型在渔业上的研究现状	(3)
1.2.1 模型基本概况	(4)
1.2.2 模型的基本理论和方法	(5)
1.2.3 模型在渔业上的应用分类	(10)
1.2.4 与建立东海鲈鱼模型相关的研究	(17)
1.2.5 存在的问题及其展望	(21)
1.3 研究的目的、内容及研究框架	(22)
1.3.1 研究目的	(22)
1.3.2 研究内容	(22)
1.3.3 研究框架	(23)
第2章 基于个体的物理-生态耦合模型的构建	(25)
2.1 物理模型	(25)
2.1.1 东海基本环流	(25)
2.1.2 模型概况和改进	(28)
2.1.3 模型设置	(33)
2.1.4 模型潮汐的验证	(36)
2.1.5 物理场的模拟试验	(37)
2.2 生态模型	(41)
2.2.1 鲈鱼的基本生物学特征	(42)
2.2.2 产卵场、时间和水深	(44)
2.2.3 繁殖力	(45)
2.2.4 生长和死亡	(47)
2.2.5 食物场	(50)
2.3 模型的耦合	(51)
2.4 小结	(53)
第3章 耦合模型模拟结果与分析	(55)
3.1 正常气候条件下物理场模拟结果	(55)

3.2 一维条件下生物模型的验证	(58)
3.2.1 温度、食物对生长的影响	(58)
3.2.2 模拟生长结果与资料的对比	(59)
3.3 正常气候场下仔幼鱼模拟	(61)
3.3.1 输运和分布	(61)
3.3.2 输运速度和滞留	(64)
3.3.3 各育肥场仔幼鱼的比例	(66)
3.3.4 丰度分布和死亡	(66)
3.3.5 仔幼鱼生长和物理环境关系	(68)
3.3.6 连通性和补充关系	(73)
3.3.7 小结	(74)
3.4 物理因素的影响	(76)
3.4.1 对分布和丰度的影响	(76)
3.4.2 输运速度的影响	(77)
3.4.3 产生影响的动力学分析	(79)
3.4.4 加长和提前台风作用时间的模拟	(83)
3.4.5 小结	(87)
3.5 生物因素的影响	(87)
3.5.1 产卵场位置变动的影响	(87)
3.5.2 产卵深度变动的影响	(98)
3.5.3 小结	(103)
第4章 鲈鱼仔鱼游泳移动对输运和集群的影响	(104)
4.1 运动规则	(104)
4.2 模型的设定	(107)
4.3 模拟结果与分析	(108)
4.4 成鱼分布模拟	(114)
4.5 小结	(118)
第5章 总结和展望	(119)
5.1 主要结论	(119)
5.2 存在的问题与分析	(121)
5.3 本专著研究的创新点	(122)
5.4 下一步的研究	(123)
参考文献	(124)

第1章 绪论

1.1 东海鲈鱼生态模型研究背景及意义

我国人口众多,且人均耕地面积只有世界平均水平的40%,到21世纪中叶,人多地少的矛盾将更加突出。但我国海域辽阔,海洋将成为我国优质动物蛋白的主要来源。2014年,我国海洋捕捞总产量约为1 713万t,总产值约1 948亿元(《农业统计年鉴》,2014),可见海洋渔业在我国社会经济中占有重要地位。

鲈鱼(*Scomber japonicus*)是一种中上层鱼类,广泛分布于三大洋的温带、亚热带的大陆架及其邻近海域,其中我国、日本、朝鲜等西北太平洋海域均有广泛的分布(唐启升,2006;Belyaev等,1987;Hernández等,2000;Kiparissis等,2000)。Yamada等(1986)和Watanabe等(2000)认为栖息在中国东海和日本海的鲈鱼包括两个群系,即对马暖流群系和东海群系,其中对马暖流群系为中国(包括台湾省)、日本、韩国的灯光围网等渔业所利用(李纲,2008;李纲等,2011)。

我国近海鲈鱼资源丰富,我国大规模利用灯光围网捕捞鲈鱼始于20世纪60年代,年产量从1970年的4万t增加到1979年的10多万t。20世纪80年代,由于我国近海底层传统经济鱼类资源的衰退,鲈鱼逐渐成为拖网渔业的主要兼捕对象,80年代平均年产量达20多万t。90年代中后期,鲈鱼年产量一度突破30万t,此后基本维持在30万t的水平。鲈鱼已成为我国近海主要的经济鱼种之一,在我国海洋渔业中占有重要地位(唐启升,2006),其中东黄海鲈鱼产量约占全国鲈鱼产量的78%(图1-1)。

鲈鱼同许多中上层鱼类一样,鱼类资源的变动并非完全受捕捞的影响,环境对其补充量的影响也很大(唐启升等,2001),以往的研究较多关注于环境与成鱼资源量之间的关系,Hjort(1914)认为每年资源补充量的多少主要

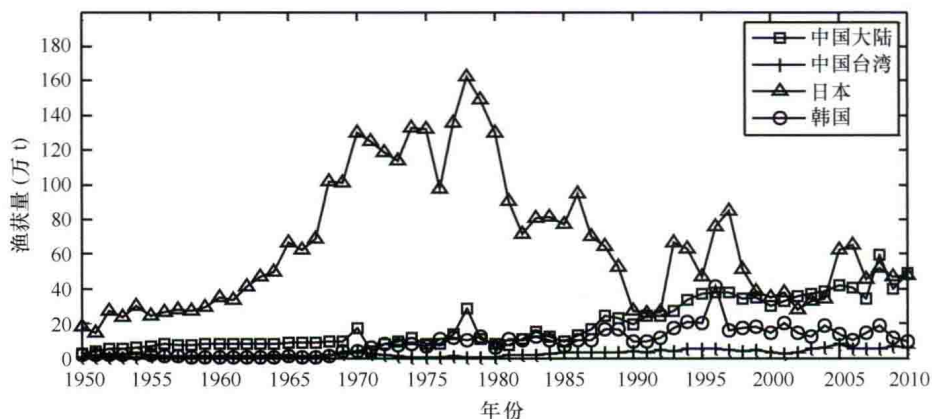


图 1-1 中国大陆、中国台湾、日本、韩国鲈鱼渔获量 (引自李纲等, 2011)

是由鱼类早期存活率决定的, 海洋环境因素的细微变化将对鱼类生命周期中最为脆弱的鱼卵和仔幼鱼的生长、成活直至种群的补充产生严重影响 (Campana 等, 1989; Coombs 等, 1990), 因此, 开展鱼卵仔鱼从产卵场到育肥场的运输机制的研究极为重要, 尤其对育肥场离产卵场较远的鱼类 (万瑞景等, 2006)。由于黑潮和台湾暖流的影响, 使对马暖流群系鲈鱼栖息的水文环境具有很大的复杂性 (Chen 等, 1994), 鲈鱼鱼卵和幼鱼从产卵场到育肥场的详细运输过程至今尚未十分清楚。

随着海洋生物资源可持续开发问题日益受到重视, 海洋生态系统动力学与生物资源可持续利用的研究已成为当今海洋跨学科研究的国际前沿领域 (唐启升等, 2000)。海洋生态动力学是海洋科学与渔业科学交叉发展起来的边缘学科新领域, 环境的变化对生物资源补充量有重要影响, 物理过程与生物过程的相互作用在生态系统中是十分重要的, 因此, 海洋生态系统的研究核心是将物理过程与生物过程相互作用和耦合。由于海洋物理性质的特殊性, 海洋生态系统和陆地生态系统不相同, 海洋的初级生产力主要由浮游植物完成, 次级生产力仍然由很小的浮游动物完成, 这样, 海流等海洋物理过程就成为影响生态系统结构及其变化的关键过程 (唐启升等, 2001)。

鱼类资源是一种可自我更新的持续性资源, 资源的动态和变化并非完全受捕捞的影响, 其更新能力也取决于种群的自我调节能力, 即取决于其世代的强弱, 受到所处生态环境的承载能力的制约, 因为鱼卵和仔幼鱼的存活和数量是鱼类资源补充和渔业资源持续利用的基础, 世代的强弱很大程度上取

决于它们早期生活阶段的补充状态 (Hjort, 1914), 而鱼卵和仔幼鱼阶段是鱼类生命周期中最为脆弱的时期, 它们随海流的漂移性和对海洋环境的敏感性, 海洋环境因素的细微变化将对其发育、生长直至种群的补充产生强烈的影响, 因此, 鱼卵和仔幼鱼的输运机制的研究是渔业资源可持续利用研究中必不可少的首要工作之一。其次, 这一阶段其成活率的高低、剩存量的多寡将决定鱼类补充群体资源量的丰歉 (Coombs 等, 1990; Campana 等, 1989; Van 等, 1990; Hovenkamp, 1992)。另外, 在海洋食物网中, 鱼卵仔幼鱼是主要的被捕食者, 仔幼鱼又是次级生产力的重要消费者, 在海洋营养动力学研究中, 仔幼鱼既是生物能的消费者, 同时鱼卵、仔幼鱼又是生物能量的转换者, 是海洋食物链中的重要环节之一 (万瑞景等, 2006)。因此, 进行与早期仔幼鱼成活有关的温度、海流等物理、生物过程的研究就显得很重要。

由于鲈鱼早期生活阶段营浮游生活, 自成熟鱼卵进入水体至幼鱼加入补充群体, 经历了被动漂流、扩散、生长等过程, 外界环境因素的细微差别都将对其存活以及整个早期生活史阶段的生长直至种群的补充产生重大的影响。这个过程实际上是与海洋生物过程、物理过程和化学过程等的有机耦合, 这样对鲈鱼早期补充机制和补充过程的研究就需要多学科交叉。为此, 本专著将综合物理海洋学和渔业资源学等学科, 根据鲈鱼生长初期的物理环境, 结合其生长特性, 利用海洋物理模型 (FVCOM) 建立基于个体的鲈鱼早期生长的物理-生物耦合模型, 研究东海鲈鱼鱼卵仔幼鱼的生长、输运、洄游以及渔场间的鱼卵仔鱼的连通性以及补充量变化, 同时, 探讨正常气候下、极端气候下以及产卵场的变动等情况下, 对鲈鱼鱼卵仔幼鱼的输运影响进行研究, 从而系统分析鲈鱼资源种群变动的内在动力学规律, 为准确预测鲈鱼资源量和鲈鱼资源的可持续开发与利用提供科学依据。

1.2 基于个体发育的生态模型在渔业上的研究现状

鱼类巨大的资源量、广泛的空间分布和难以准确采样等特点, 使生态学家很难进行现场种群动力学的研究, 为此动力学模型在鱼类资源研究中扮演了重要的角色。生态学家越来越多地使用基于个体模型 (Individual-Based Model, IBM) 来解决生态动力学的问题 (Deangelis 等, 1992; Judson, 1994), 在过去 10 多年中 IBM 在鱼类早期生活史上的应用发展很快 (Miller, 2007), 尤其在鱼类种群动态的定量研究中, 已成为研究鱼类补充量 (Werner

等, 1997) 和种群变动 (Cowen 等, 2006) 一个必要工具, Batchelder 等 (2002) 认为可能是研究鱼类生态过程唯一合理的手段。IBM 考虑了影响种群结构或内部变量 (生长率等) 的大多数个体, 能够使生态系统的属性从个体联合的属性中显现出来, IBM 有助于我们加深对鱼类补充过程的详细理解。

1.2.1 模型基本概况

生态模型从模拟对象角度可分为 IBM 和集合模型。由于生态系统的高度复杂性和非线性, 对其演变机制的理解往往是半经验的, 而且生态监测数据一般比较稀疏, 因此, 最初传统的模型通常以半经验的集和模型式为主, 集合模型以种群为模拟对象, 研究生态系统中种群属性的变化。大多数这种传统生态模型定义种群丰度或基于一些资源补充关系的补偿模型来研究整个资源种群的动态 (Heath 等, 1997), 是在一个种群内综合个体作为状态变量来代表种群规模, 而忽略了个体特征的差异性和局部的相互作用 (Sharp, 1981; Sharp 等, 1983), 不考虑个体的详细情况, 这种种群动力学模型忽略了个体是有差异的和个体会在局部由于环境不同发生相互作用的这两个基本生物学问题 (Deangelis 等, 1992; Judson, 1994; Huston 等, 1988)。因为一个真实的生态系统中的核心单元就是个体, 每个个体在空间和时间上都存在差异, 都有一个独特的产卵地和运动轨迹, 种群的属性并不是所有个体的总和, 种群的动态是来自个体的相互作用结果, 个体的属性决定了系统的属性。自从建立了补充量动力学总体架构后 (Ricker, 1954), Sharp 等 (1981; 1983) 清楚地认识到环境因素不能被忽视, 所以包括复杂时空结构的环境变化、个体对环境有反应的生态模型是必要的, 即把种群看成是个体的集合体, 每个个体有它自身的变量 (年龄、大小、重量等) 表示, 个体又受其他个体及环境影响。Mark 等 (2005) 认为 IBM 可以提高生态模型的仿真性能和实用性。

随着计算机科学和空间数据采集能力的进步, 元胞自动机和 IBM 等计算方法或专家系统得到快速发展。与传统集合模型相比, 这些模型在系统变量、时间域和空间域上以离散为主, 它们以个体或者空间单元为对象, 研究其时间演变和空间运动, 从而获得系统的时空格局。IBM 能够克服传统模型的缺点, 这也是促进 IBM 发展的最主要原因 (Grimm, 1999)。IBM 是海洋生物生态-物理环境耦合和动力学-统计学方法相结合的模型系统, 以个体或空间单元为对象, 用数学物理方程定量描述个体的特征如年龄、体长的变化及其行为如运动、捕食和逃避等, 类似于流体力学中的拉格朗日方法, 研究其时间

演变和空间运动,从而获得系统的时空格局 (Bartsch, 1988; Bartsch 等, 1989)。

20 世纪 70 年代以前,国际上对鱼类早期补充机制的研究多集中在鱼卵、仔幼鱼自然和捕食死亡、种群补充和环境因素对仔鱼存活和种群补充过程影响的研究。1979 年 Deangelis 等 (1979) 第一个提出 IBM 及其在鱼类中应用,20 世纪 80 年代末期 Bartsch (1988; 1989) 开发了第一个鱼类物理生物耦合模型,他将个体作为基本的研究单元,重点考虑了环境对个体的影响。近 10 多年中,IBM 的发展很大程度上也得益于 20 世纪 80—90 年代计算机硬件和软件系统具有很强的处理能力和运算速度,从而允许充分模拟更多个体和属性 (Jarl 等, 1998; Breckling 等, 2005)。使用 IBM 研究早期鱼类的生活史被证明是非常有用的方法,国外主要研究龙虾、贝类、礁岩性鱼类等这些早期幼体具有很强的被动漂移性、成体基本不移动的种类,通过海流漂移到的地方基本上就是它们一生的栖息地,再结合幼鱼的生长发育可以直接研究联通性和补充量的问题 (Bartsch 等, 2004b)。对游泳能力强的鱼类,主要是模拟早期的生长阶段,利用鱼卵仔鱼的被动漂浮特性来研究其运输路径和进入育肥场的情况,间接地研究补充量和连通性问题 (Huse 等, 1999; Kirby 等, 2003)。IBM 模式被认为可能是鱼类生态种群动态研究的唯一合理手段 (Batchelder, 2002),但 IBM 在国内应用比较少,陈求稳等 (2009) 应用 IBM 做了鱼类对上游水库运行的生态响应分析;李向心 (2007) 对基于个体发育的黄渤海鲢鱼 (*Engraulis japonicus*) 种群动态进行了模拟研究。可以预期,IBM 将成为我国渔业生态动力学模型的重要研究方向。

1.2.2 模型的基本理论和方法

理论上讲,当用一套参数化的方程来模拟一个特定生态系统的种群动力学时,这就是 IBM (李向心, 2007)。IBM 以个体为对象,主要是通过参数化描述足够多的过程,如年龄、个体生长及移动、捕食和逃避等,以求提高模式的可预报能力,而不是去追求在生态过程模拟上的深入 (Allain 等, 2003)。

目前建立 IBM 有两种基本方法:个体状态分布 (i-state distribution) 和个体状态结构 (i-state configuration) 方法 (Metz 等, 1986; Deangelis, 1992)。个体状态分布方法主要依靠如 Leslie 矩阵模型和偏微分方程等分析工具来处理种群的特征分布,将个体作为集体看待,所有个体都经历相同的环境,所有具有相同状态的个体都会有相同的动力学。个体状态结构方法是基于对为数

众多的相互作用的有机个体的模拟, 依靠高速的计算机进行计算, 以综合的形式提供结果 (Deangelis 等, 1992)。将每一个个体作为独特的实体看待, 个体遭遇不相同的环境, 使用这种方法的 IBM 可以包含许多不同的状态变量, 在不同时间和空间尺度上捕捉种群动态, 探索更加复杂的过程。最近大多 IBM 都使用个体状态结构这种方法 (Deangelis 等, 1991; Rice 等, 1993; Rose 等, 1993), 但这种方法需要大量的生物数据, 经常被迫使用在种群水平上估计参数, 甚至使用简单的平均 (Pepin 等, 1993)。

Grimm (1999) 研究认为, 使用 IBM 主要有两个原因: ①实用主义 (pragmatic) 原因, 目前研究的问题无法用传统模型来解决, 一般采用物理和生物的耦合模型来计算; ②范例 (paradigmatic) 原因, 研究中使用大部分所知的状态变量模型理论。现阶段大部分研究都是实用主义动机, 原因很简单, 海洋生物都有它们独特的轨迹漂移和进一步发育为完全的游泳能力的生长初级阶段, 这些独特的轨迹研究使用状态变量方法是不能解决的。

生态系统学家长期以来试图在生态学中寻找类似于物理学中牛顿定律那样的基本定律, 然而“混沌现象”使人们发现系统初始值的微小差异, 会导致系统结果的千差万别, 所以 IBM 模型一般趋向于复杂, 以反映复杂真实的有机体, 这些复杂因素会使模型产生新的性质 (Breckling 等, 2005), 此时就出现了 IBM 模型的浮现性质 (Emergent properties)。所谓浮现性质, 就是 IBM 模型强调的个体差异和环境的异质产生新的性质 (Breckling 等, 2005), 相对于传统的集合模型, IBM 模型的浮现性质使得生态模型具有更强大的功能 (李向心, 2007)。浮现性质的本质是个体生命活动的复杂性和个体间关系的非线性使得我们无法简单地推测生态系统的发展规律, 所以也就不可能建立通用所有海域和鱼类的 IBM 模型。

因为海洋生物不同的生长阶段基本在不同的物理环境中, 模型中包括空间要素对研究许多海洋物种是至关重要的。模型中一般都包含隐式或显式的空间 (Werner 等, 2001b), 隐式空间的研究不能精确确定仔鱼 (包括鱼卵) 早期生活阶段在模型区域里的位置, 也就是说, 个体虽然在环境中生长发育但没有具体位置信息, 这类研究不是解决仔鱼卵、仔幼鱼运输的问题, 而是解决鱼类栖息地选择方面的问题 (Lough 等, 2001; Suda 等, 2003; Maes, 2005)。显示空间的研究试图解释或理解鱼类早期生活阶段从产卵场到育肥场过程中鱼类鱼卵、仔幼鱼的运输、滞留的问题 (Berntsen 等, 1994; Shackell 等, 1999; Reiss 等, 2000; Mullon 等, 2002; Hinrichsen 等, 2003)。

大部分海洋生物在海洋环境中都有一个漂浮的生命阶段,在此阶段没有游泳能力去反抗海流,很大程度上是受海流的控制被动输运(Werner等,1997)。IBM模型主要专注生物、生态耦合水动力,研究物理环境(流、温度、盐度、紊动、光等)变化对海洋生物分布、生长和死亡的影响。即把种群看成是个体的集合体,每个个体用它自身的变量(年龄、大小、重量等)表示,某一期的个体又受其他个体及环境影响,这种模型与物理模型相耦合,计算量大,通常被用来模拟某一种类的形态、生长及发展的变化,也可以模拟在物理条件影响下的运动轨迹,有的增加了其他生物种类,用于研究不同种类之间的相互捕食等关系。

渔业IBM的应用一般由物理和生物模型两部分耦合而成(图1-2),即鱼类早期生活史的生物模型和三维水动力模型(Hinckley等,1996)。生物模型中海洋鱼类早期的发育根据体长或年龄分成若干个生长阶段,使用参数化方法描述各个阶段的生长和生存动力学,一般包括生长、死亡、行为。生长包括索饵和新陈代谢,是依靠温度和食物的,如生长是温度和捕食的函数,死亡是被捕食物的函数;水动力模型要能较好地再现中尺度或大尺度海洋环流,并且能够提供温盐场、流场等重要物理参数的时空分布。耦合后模拟个体和非生物环境之间的相互作用,使每个个体在时空上都有独特的轨迹、生长和死亡等。

在渔业IBM中大多数的物理模型是使用二维或三维数值模型,这些模型大部分由M2分潮、风和入流等条件驱动,但也有少量使用一维分析模型。因为物理模型需要提供相应的变量来驱动耦合的物理-生态模型,所以物理模型的质量和精度显得格外重要。许多早期的模型是基于汉堡陆架海洋模式(Hamburg Shelf Ocean Model, HAMSOM),并被应用到不同海域来研究不同的海洋生物(Bartsch等,1997; Gallego等,1999; Hislop等,2001; Hao等,2003)。近期发展的先进复杂洋流模型(Blumberg等,1987; Haidvogel等,1991; Lynch等,1996)使具有空间变化的IBM成为研究大尺度海洋生物与环境相互作用影响十分有用的工具。普林斯顿海洋模型(Princeton Ocean Model, POM)、区域海洋模型系统(Regional Ocean Modeling System, ROMS)及非结构有限体积海洋模型(Finite Volume Coast and Ocean Model, FVCOM)已被用来作为IBM的水动力基础(Parada等,2003; Stenevik等,2003; Adlandsvik等,2004; Tian等,2009a)。水动力模型的水平分辨率影响鱼卵和幼体的轨迹预测,Helbig等(2002)研究水动力模型分析了时空分辨率对预测

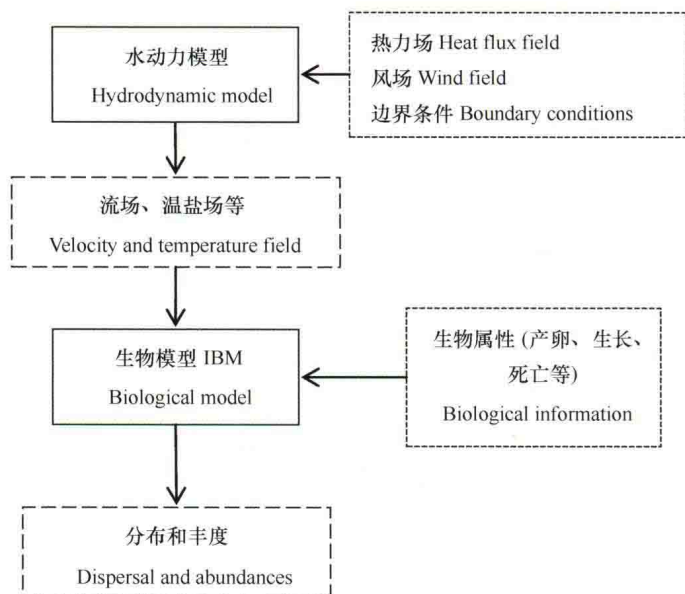


图 1-2 渔业 IBM 流程图

鱼卵分布的影响，他们发现观察和模型预测分布之间有明显偏差，不可能利用水动力模型完全精确地预测输运分布，即使在模型分辨率高达 3 千米的时候。一般说来，模型网格尺寸应该足以满足适当水平的混合过程的需要，即比内罗斯贝半径要小（Hinrichsen 等，2002）。但需要注意的是，现在 IBM 中使用水动力模型的分辨率往往是物理海洋学家根据不同水动力模型或研究海域特点而定，而不是由生物学家为了最适合解决生态问题而选择的（Miller, 2007）。

既然物理空间是异质的，那么个体运动的规则就显得非常重要，因为不同的规则能导致个体处于不同的环境中，进而影响个体的一切活动和状态。在个体行为能力相对不强的情况下（卵、幼体、浮游生物），可以设定个体做某种规则的运动（Huse 等，1999），如在静止的水中不运动，在流动的水中随水流运动。但对于具有强运动能力的游泳动物，如鱼类，就不能如此简单地处理，此时模型中个体的运动规则除了与具体的物种有关外，还有一些基本的理论（生活史理论、最佳摄食理论，理想自由分布理论）和方法（神经网络、遗传算法）。所以大多数的研究都集中在运动能力不强的仔幼鱼阶段。

大多数有空间特性的 IBM 模型都使用质点跟踪算法在模型区域内进行平流和扩散计算（Miller, 2007），预测下一时间步长质点的位置，模拟鱼类早

期生活阶段的移动轨迹 (Hinckley 等, 1996; Werner 等, 1996; Heath 等, 1997; Hermann 等, 2001; Brickman 等, 2002)。确定质点位移的方程为:

$$\frac{d\hat{x}}{dt} = \hat{v}(\hat{x}(t), t) \quad (1-1)$$

式中: $\hat{x}$ 是质点在 t 时刻的位置, $d\hat{x}/dt$ 是质点在单位时间里的位移, $\hat{v}(\hat{x}(t), t)$ 是流场, 公式 (1-1) 一般使用龙格-库塔 (Runge-Kutta) 法进行离散和积分的。然而需要注意的是, 质点跟踪算法都是数值逼近, 不可能捕获小尺度流动特性对仔幼鱼行为 (Fiksen 等, 2002;) 或分布 (Helbig 等, 2002) 的影响作用。个体的时空分布对湍流扩散系数十分敏感, 而这些系数可取范围较大并精度有限, 湍流扩散系数的选取将直接影响个体生长和分布结果。

应用质点跟踪有两个实施途径, 第一个是指定初始条件 (如产卵场和产卵日期), 使模型向前运行, 质点随着时间在流场中漂流, 预测未来的输运轨迹、分布和丰度 (Gallego 等, 1999), 绝大部分 IBM 应用都采用这种方式。第二个是回溯法 (Backtracking) (Batchelde, 2006; Christensen 等, 2007; Kasai 等, 2008), 运行模式以调查到的鱼卵仔鱼分布和发育年龄作为初始条件, 质点在流场中逆时反向移动, 向回追溯鱼卵或仔鱼曾经经过的轨迹, 最后可以找到产卵场位置, 这种方法对于推测鱼类产卵场是一个很好的方法, 另外, 在此类模拟中可以忽略死亡和捕食这些生物细节。

IBM 要求明确地跟踪每个个体的生命历程的模型, 我们在计算每个鱼卵仔鱼移动轨迹位置的同时把它们简单地看成被动漂移质点是不切实际的, 也要计算生物个体根据其所处周围环境的生长和发育, 即将这些生物属性赋给质点, 质点就变成了有生命的个体 (Mullon 等, 2003)。有的在模型中增加了个体的昼夜垂直活动, 来代表个体的自身随海流的垂向运动, 自身运动对模拟结果有影响, 有时影响还可能很大。

由于实际生态系统中的个体数量是很大的, 模型不可能模拟每个生物学意义上的个体, 那样会使计算量变得很大, 因此需要每个模型个体代表一定数量生物学意义上的个体。为了避免全部个体都参与跟踪计算, 在模型个体数上有的采取重取样算法 (Resampling algorithm) 保证模型个体数不变, 便于控制计算量, 当有模型个体死亡时, 把另一个活着的模型个体一分为二, 每个代表的生物个体数为原来一半, 其他属性不变 (Mc demot 等, 2000)。有的采用超级个体算法 (Super individual algorithm) (Scheffer 等, 1995; Bunnell

等, 2005; Tian 等, 2009b), 这个方法允许超级个体表示大量的个体生物(图 1-3), 就是这个超级个体一直活着, 直到预定的(固定)寿命结束, 生物个体的死亡体现在超级个体代表的生物个体数的变化上, 虽然在超级个体内有变异的问题, 但往往还是假设每个超级个体中的个体都具有相同的属性。对于模型个体数量的选择, Brickman 等(2002) 建议如果产卵和育肥场基本一致并且都很大, 那么只有少数质点和少量的模拟就可以。相反, 如果产卵区很大, 育肥场地面积小, 为了保证模拟的精度, 可能需要更多的质点和大量的模拟。

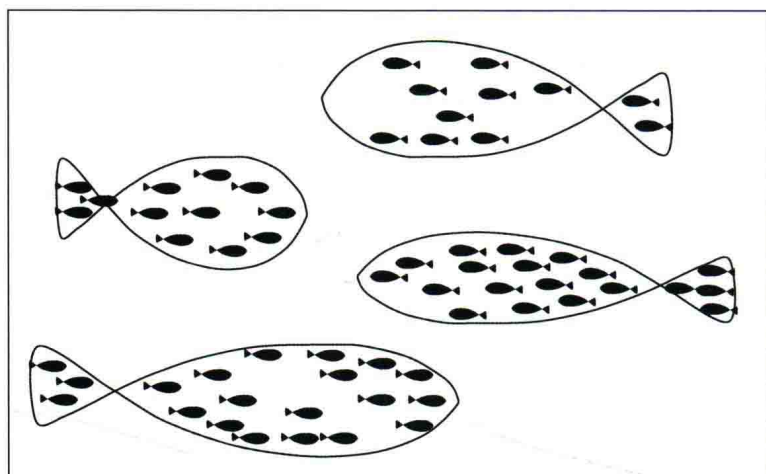


图 1-3 超级个体示意图

1.2.3 模型在渔业上的应用分类

过去的 10 多年中, 使用 IBM 研究早期鱼类的生活史已证明在很多方面非常有用, 主要研究龙虾、贝类、石鱼等这些早期幼体具有很强的被动漂移性、成体基本不移动的种类, 通过海流漂移到的地方基本上就是它们一生的栖息地, 再结合幼鱼的生长发育, 可以直接研究连通性和补充量的问题。对游泳能力强的鱼类, 主要是模拟早期的生长阶段, 利用鱼卵仔鱼的被动漂浮特性来研究其输运方向和进入育肥场的情况, 间接地研究补充量和连通性问题。

从表 1-1 中可以看出, 虽然 IBM 在世界范围内广泛地被应用, 但研究的鱼类大部分是商业价值高的鲑鱼、鲱鱼类, 主要研究区域集中在阿拉斯加陆架、美国东北岸和欧洲北部沿岸 3 个海域。IBM 在渔业上应用的目标是寻求解