

中国海洋大学

博士学位论文

基于个体发育的黄渤海鲱鱼种群动态模型研究

Study on Individual-based Model of Anchovy Population

Dynamics in the Huanghai Sea and Bohai Sea

专业名称： 环境科学

作者姓名： 李向心

指导老师： 孙文心；魏皓

基于个体发育的黄渤海鳀鱼 种群动态模型研究

学位论文完成日期: 2007 年 4 月 日

指导教师签字: _____

答辩委员会成员签字: _____

独 创 声 明

本人声明所呈交的学位论文是本人在导师指导下进行的研究工作及取得的
研究成果。据我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其
他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含未获得_____或
其他教育机构的学位或证书使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的
任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示谢意。

学位论文作者签名： 签字日期： 年 月 日

学位论文版权使用授权书

本学位论文作者完全了解学校有关保留、使用学位论文的规定，有权保留并
向国家有关部门或机构送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅。本人
授权学校可以将学位论文的全部或部分内容编入有关数据库进行检索，可以采用
影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。（保密的学位论文在解密后
适用本授权书）

学位论文作者签名： 导师签字：

签字日期： 年 月 日 签字日期： 年 月 日

学位论文作者毕业后去向：

工作单位： 电话：

通讯地址： 邮编

基于个体发育的黄渤海鲢鱼种群动态模型研究

摘 要

我国人口众多，而耕地相对较少，但我国海域辽阔，陆架宽广，海岸线长，海洋蕴藏着丰富的生物资源。当前近海已成为我国高蛋白海洋食物的主要供应地。深入研究和认识近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理对于持续健康的开发利用其生物资源，对保障我国的食物安全具有十分重要的意义。

鲢鱼是一种生活在温带海洋中上层的小型鱼类，广泛分布于我国的渤海、黄海、和东海，是其它经济鱼类的饵料生物。在我国，上世纪八十年代中期以来，随着主要经济鱼类资源的衰退，鲢鱼由过去的兼捕对象逐渐转变为主捕对象，产量大幅上升。但由于过度捕捞，鲢鱼资源已经严重衰退。现在我国近海鲢鱼已几乎绝迹。由此可见加强渔业管理，对鱼类资源既要充分开发利用，又要维持其生态平衡，防止资源的衰竭，是十分必要的。此项研究的主要目的是通过建立以鲢鱼为主的生态模型，认识鲢鱼生态系统的变化规律。为建立我国近海可持续发展的生态系统、合理的渔业管理体系和捕捞制度提供科学依据。

近年来基于个体发育的生态模型得到广泛研究和应用。基于个体发育的模型以众多的生物个体为模拟对象，考虑个体之间的差异、环境条件的时空变化对个体发育的影响，在此基础上统计出种群水平的属性。前人的研究表明，考虑个体的差异和环境的异质对种群动力学模型具有重要意义。所以本项研究中鲢鱼采用基于个体发育的模型。

本模型采用二维无结构三角网格讨论鲢鱼的空间分布和变化。鲢鱼的环境因素在三角单元上计算，环境包括物理因子和低营养级生物。本模型中直接影响鲢鱼的物理因子只考虑了水温，未包含其它动力因子的影响。鲢鱼摄食浮游动物，浮游动物的供应由NPZ模型计算。NPZ模型考虑了光辐射、水温等对营养盐、浮游植物、浮游动物生物量的作用。

在本文所建鲢鱼种群动态模型中，从45天鲢鱼幼鱼开始模拟，模拟了鲢鱼的摄食、代谢、游泳、产卵、死亡和卵的孵化。鲢鱼个体的游泳取决于自身条件和环境条件。针对每个鲢鱼个体综合环境温度和食物（浮游动物）密度，并结合自身特性得出所在环境及邻域的适合度并计算适合度梯度。适合度梯度、自身游泳能力（与全长相关）和两个随机数决定鲢鱼游泳的方向和速度。

鳊鱼个体的差异不仅仅是表型上的差异，例如全长体重的差异，运动能力的差异，产卵量的差异等等，也包括（甚至更重要）个体内禀的差异，也即基因的差异，从生物学角度说，是个体的基因和环境共同决定了个体的表型。前人的研究中积累了大量的数据和经验公式，公式描述了个体身体的状态和发展规律，在这些公式中存在许多参数。模型中，终生不变的参数类比于生物学基因，定义为模型基因。而随个体年龄、状态或季节变化的参数定义为半基因，假设半基因是年龄、季节或全长的连续函数。把确定这个连续函数的参数定义模型基因，半基因就能根据需要随时计算。基因由亲体继承并产生一定程度的变异。模型中，个体之间无差异的参数定义为种群参数。

随着时间的推移，个体表型逐步更新，一些个体由于食物竞争而被饿死、由于所处环境水温过低被冻死、因表型异常死亡。在产卵季节，年龄、全长、丰满度达到一定标准并且在产卵场的鳊鱼产卵。

通过生存选择、生殖选择和遗传变异模型能够模拟鳊鱼的进化。模型利用温度场和食物密度场驱动鳊鱼游泳，再现了鳊鱼的洄游。改变环境温度和捕捞努力量实验，得到了在这些改变下鳊鱼种群分布、生物量、年龄结构和各龄全长动态过程。结果与观测值接近或基本一致。

研究表明温度的升高可以使鳊鱼的产卵洄游提前，使其越冬洄游滞后，其分布也会随之改变。温度的变化变不大时，对生物量几乎不产生什么影响，但当温度变化较大将会导致鳊鱼资源量的下降。

模拟结果显示，当捕捞努力量较小时，随着努力量的增加，可持续渔获量增加。可持续渔获量达到最大值后，继续增加捕捞努力量，渔获量有一小段平稳的下降，之后资源量和渔获量急剧的减小，甚至种群灭绝。这提示我们对捕捞努力量必须有所控制，本模型可对这一控制提供参考值。

关键词： 鳊鱼；基于个体发育的模型；种群动态；洄游；黄渤海

Study on individual-based model of anchovy population dynamics in the Huanghai Sea and Bohai Sea

Abstract

There is a large population and relatively little arable land in China. But we have vast adjacent sea, broad continental shelf and a long coastline. The coastal sea of China is rich in biological resources. Now the coastal zone became a major supplier of high quality protein and sea food. Further study and understand of the key process and sustainable mechanism in coastal ecosystems is necessary because it's important to the sustained exploitation of sea biological resources, and thus to the country's food safety.

Anchovy is a kind of small pelagic fish live in temperate sea, widely distributed in the Bohai Sea, Yellow Sea and East China Sea. It's the food for many commercial fishes. In China, since the mid-1980s, as resources of major commercial fishes declined, anchovy is no longer a subordination object of fishery but become a main object. The output increased obviously. However, due to overfishing, anchovy resources have declined. Recent years, anchovy have almost disappeared in adjacent sea. This shows it is extremely necessary to strengthen fisheries management. Fish resources should be fully utilized while its ecological balance should be maintained. The main purpose of this study is to establish an ecological model of anchovy, study the mechanism of changes in anchovy population, provide the scientific basis for the sustainable development of China's coastal ecosystems and a responsible fisheries and fishing management system.

In recent years, individual based model (IBM) has been widely studied and used. A large number of individual objects are simulated in IBM while the differences between individuals and the influence of spatio-temporal changes of environment are considered. Based on the statistics, the population level attributes are got. Previous studies show that it is of great significance to consider individual differences and environmental heterogeneity in a population dynamics model. Therefore, IBM is used in this study.

2D unstructured triangular grids are used in this model. Environment factors for anchovy are calculated in triangular cells. Environment includes physical factors and low trophic level organisms. In this model, water temperature is the only physical factors which directly affect anchovy's behavior. Anchovy prey on zooplankton. The biomass of zooplankton is supplied by NPZ model. NPZ model takes the nutrients, phytoplankton and zooplankton as the variables and considers the influence of solar radiation and water temperature.

In this IBM model we established, length, weight of individual anchovy and abundance are the variables. The ingestion, metabolism, swimming, spawning, death of anchovy and hatching of eggs are considered. The simulation starts when an anchovy is older than 45 days. The swimming of anchovy depends on their individual behavior and environmental conditions. Each anchovy individual integrates environmental temperature and the density of food (zooplankton), and in light of its own characteristics, the fitness of the environment where it lives and that of the surrounding environment are calculated. Fitness gradient, swimming ability (related to body length) and two random numbers decide the direction and speed of anchovy swimming.

For anchovy, the individual difference not only include phenotype differences, such as difference in body length, body weight, swimming ability and spawning ability, but also include the intrinsic differences (genetic difference), which is even more important. From the biological perspective, the individual genes and the environment decide the individual phenotypes together. Previous studies have accumulated large amounts of data and empirical formulas, these formulas describe the individual's physical condition and the rule of growth. There are many parameters in these formulas. In the model, parameters which are constant during the life are defined as gene. Parameters which varies with individual age, state or season is defined as semi-gene. It is assumed that semi-genes are continuous piecewise linear functions of age, season and body length. The value of the semi-gene on the section nodes is defined as gene and the value of the semi-gene can be calculated real-time. Genes are inherited from parents, while some variation takes place. In the model

parameters which are same between individuals are defined as population parameter.

With the passage of time, individual phenotypes renew. Some individual starved to death as a result of competition, some frozen to death as a result of low environment temperature, some others are forced to death because of abnormal phenotype. In spawning season, anchovies with certain age, length and fullness and in spawning grounds lay eggs.

Through survival choice, reproductive choice and genetic variation and heredity, evolution of anchovy is simulated in this model. Appropriate use of the model can optimization many parameters which are difficult to identify

In this model, temperature field and food density field are used to driven anchovy swimming, reproduced the migration of anchovy. Experiments were made by changing environment temperature and fishing effort. The population distribution, biomass, age structure and body length of anchovy under these conditions are studied. The results are close to or in qualitative agreement with the observed values.

The study shows that when the temperature rises, the spawning migration will be advanced, while the wintering migration will be delayed, the distribution will be changed in the same time. As long as the change of temperature is not too much, its impact on biomass will be little. But when it changes too much, the stock of anchovy will decrease.

Simulation results show that when fishing effort is small, sustainable catch will increase with fishing effort, when sustainable catch reaches its maximum, when fishing effort increases, catch will first slowly decreases ,then reduces sharply, even results in the extinction of species. This told us when catch don't increase with fishing effort, fishing effort should be reduced properly.

Key word: anchovy; individual-based model; population dynamics; migration; the Huanghai and Bohai Sea

目 录

第 1 章 前 言	1
1.1 黄渤海鳀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研究现状	2
1.3 黄渤海鳀鱼研究现状	8
1.4 浮游生物模型	12
第 2 章 模型设计	14
2.1 鳀鱼环境的设计	14
2.2 鳀鱼的生命活动	25
2.3 基因方法的引进	30
2.4 模型流程简要说明	32
第 3 章 模型参数的调整	35
3.1 鳀鱼种群的驯化过程	35
3.2 几个重要参数的调整	37
3.3 模拟结果分析	41
第 4 章 模型数值实验	50
4.1 温度对鳀鱼种群的影响实验	50
4.2 捕捞实验	72
第 5 章 结论与展望	91
5.1 主要结果和结论	91

5.2 本文的创新点.....	91
5.3 模型中存在的不足.....	92
5.4 问题与展望.....	92
参 考 文 献	94
附录 1 表型异常的确定	98
致 谢.....	99

第 1 章 前 言

1.1 黄渤海鲚鱼生态模型研究背景及意义

我国人口众多，而耕地相对较少，人均耕地面积只有世界平均水平的 40%，到本世纪中叶，我国人口将达到 16 亿，人多地少的矛盾将更加突出，保证我国的食物安全将是一个艰巨的任务。我国海域辽阔，陆架宽广，大陆海岸线长达 18 000 km，拥有 300 万 km² 可管辖的海洋国土。海洋蕴藏着丰富的自然资源，包括丰富的生物资源。

党的十六大提出了“实施开发海洋”的战略部署，近海已成为我国高蛋白海洋食物的主要供应地。虽然我国广阔的近海海域具有巨大的生物生产潜力，但对海洋食物的大量需求使我国近海生态系统直接面临着两个重大问题：“如何才能产出更多的海洋食物”和“如何保证可持续产出”。深入研究和认识近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理对于持续健康的开发利用其生物资源，对保障我国的食物安全具有十分重要的意义(唐启升,2005)。

鲚鱼是一种生活在温带海洋中上层的小型鱼类，广泛分布于我国的渤海、黄海和东海，俗称“鲚鱼食”，是其它经济鱼类的饵料生物，目前还广泛用于网箱养殖鱼类的饲料，是我国近海高营养级中的食物基础。在我国，上世纪八十年代中期以前，因其经济价值较低，未被充分利用，但随着主要经济鱼类资源的衰退，鲚鱼的价值逐渐被人们认识。鲚鱼由过去的兼捕对象逐渐转变为主捕对象，产量大幅上升：1991 年全国产量 11.3 万吨，1996 年达 60 万吨，1997~1998 达到最高产量 100 万吨，但这是靠增加捕捞力量实现的，实际上此时鲚鱼资源已经严重衰退，主要表现是渔获物群体组成低龄化、小型化、群体密度小、网次产量低、渔场不稳定，1999 年在捕捞力量继续加大的情况下鲚鱼产量下跌 20% 多。1991~1994 年，荣成市 136kw 双拖网船，一般网产 3000~5000kg，对船日产量 2 万~3 万 kg。1995~1998 年，荣成市 184~221kw 双拖网船，一般网产量 1500~2000kg。对船日产量 8000~10000kg。到了 1999~2000 年，一般网产量 1000~2000kg。对船日产量 4000~5000kg(唐明芝，2001)。目前我国近海鲚鱼已几乎不能形成渔汛，它被更小型的玉筋鱼取代。

由此可见加强渔业管理，对鱼类资源既要充分开发利用，又要维持其生态平

衡,防止资源的衰竭,是十分必要的。此项研究的主要目的是通过建立基于鳊鱼个体发育的生态模型,认识近海生态系统的变化规律,特别是在外界强迫变化的情况下,鳊鱼种群资源量、内部结构的响应规律。外界强迫的变化包括捕捞努力量、捕捞制度等人为因素的改变和气候的自然变化等。研究鳊鱼资源的主要控制因素,是什么在控制鳊鱼资源的短期波动和长期变化。这些研究成果可以为建立我国近海可持续发展的生态系统、合理的渔业管理体系和捕捞制度提供科学依据。

1.2 基于个体发育的生态模型研究现状

生态模型从模拟对象角度可分为基于个体发育的模型(individual-based model,简称IBM)和集合模型。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,这是传统的方法。自然种群的动态是个体相互作用的结果。大多数传统生态模型定义种群丰度,而忽略他们的局部相互作用(Mark J. Butler, 2005),不考虑个体的详细情况,这就意味着,如果种群的大小和增长之间具有负反馈,这个反馈是由种群密度驱动的,而不是被个体性质所驱动。然而,这个“数值驱动”种群动力学忽略了这样一个事实:个体是有差异的(D. J. T. Sumpter, 2005),环境也是有内部结构的。所以包括复杂空间结构的、环境条件变化的、个体对环境质量有反应的生态模型是必要的,它可以提高生态模型的仿真性能和实用性(Mark J. Butler, 2005)。基于这样的认识,也由于计算机技术的迅速发展,计算能力迅速提高,IBM模型得到广泛的研究和应用(Broder Brecklinga 2005, Jarl Giske, 1998)。IBM模型可以帮助我们认识种群发展变化的内在机制

(Antonios D. Mazaris,2005; Shane A.Richards,1999; Morten Omholt Alver,2006)、也可以模拟栖息地的变化(Eva M. Griebeler, 2001; Heather L. Haas, 2004)、气候变化(Eva Maria Griebeler, 2007; M. E. Clark, 2001)、人为控制和干扰(Joanna S. Jaworska, 1997; Dennis McDemot, 2000)等对种群或群落的影响。

Heather L. Haas(2004)构建了一个IBM模型用来模拟路易斯安娜(Louisiana)沼泽地幼虾生长发育过程,得出栖息地的破碎和幼虾的生存率的关系。该模型模拟了湿地环境中棕虾的运动、生长和死亡。模型利用实际地图把模拟区域划分为矩形单元,单元分为水域和植物两大类,又根据距离边界的远近各分为4小类。

根据观测资料，水温回归成日期的三角函数。潮阶段分为涨潮、高潮、落潮和低潮四个阶段。模型每星期引进一批后期仔虾，每次引进的数量由观测平均值给出。然后追踪幼虾个体从进入湿地到死亡或移居到近海（长到一定长度即有能力进入近海）的过程。个体的运动跟自身的运动能力、潮汐相位有关，还与它所处的位置有关。死亡率跟个全长度、运动和栖息地的类型有关。实际生长率受温度、栖息地类型和栖息地个体密度影响。模型预测个体特性和种群的生存率，个体特性主要有个体的生长速度、所经历的单元类型和时间长短等。其预测值和观测值是相近的或定性一致的。Heather L. Haas 根据模拟结果给出了管理建议：不应只注意对产卵的保护，还应保护和修复幼虾栖息地。

Franz Holker(2005)结合贝劳湖欧鲤（Lake Belau Roach）的稚鱼和成年鱼的生活史，构建了 IBM 模型。模型把欧鲤以外的条件统称为环境。环境包括光条件、温度、能见度、食物丰度。环境随时间变化，数据由观测给出。鱼的属性主要包括生物能参数、生物能的分配规则、运动规则、生理活动规则。这些规则用于决定个体对内部条件和外部环境的响应，规则也指定了特定个体对其它个体的响应。通过选择游泳方式（游泳速率的大小和方向转换的强度），个体偏好停留在最适宜环境中。游泳方式由环境、自身条件、和其它个体决定。消费考虑的因素有食物密度、温度对摄食的影响和体长对摄食种类的影响。能量的消耗跟游泳速度、体重和温度有关。基础代谢由体重和温度决定，消耗跟温度呈指数关系。特殊动力活动假定跟消费呈线性关系。排泄和分泌是消费的函数。鱼的能量除了消耗之外存储于内脏、碳水化合物、脂肪、蛋白质之中，它们之间的转换有一定的规则。产卵活动由光和温度条件决定。综合摄食和消耗计算了生长。持续的能量不足会影响鱼的丰满度，如果丰满度低于临界值，鱼就会因饥饿死亡。模拟结果表型特征如生长率和平均长度作为互动的属性符合观测值。模型能使各种因素结合在一起，如行为、空间分布、生物能等。能够解释某些生态性质是怎样从基本因素之间的相互作用中浮现出来，如年龄结构、营养瓶颈的因果关系、湖的形态对鱼表型的影响、冬天死亡率对体长的依赖和产卵后的死亡率等。并进一步扩展生态理论的整体能力、理解生态对象和环境的关系。Franz Holker 最后指出模型的局限性：它更适合作为一个工具，回答种群和环境异质的关系，而不是作为一个预测的工具。它能够回答在一个新的环境中，种群怎样响应或者当某些细节特

征改变时，相关因素怎样变化。

Dennis McDermot & Kenneth A. Rose(2000)提供了一个 IBM 模型，用来模拟美国威斯康星州的 Lake Mendota 湖的鱼类食物网。这个模型在三个箱子里追踪六个物种多代个体。模型是一个普通鱼类食物网模拟器，能很容易的适应其它湖泊。湖的环境被分成三部分，分别为：湖滨、上层、下层。环境变化包括每部分的每天的温度和溶解氧。水温随日期和水深而变化（由观测值回归出公式），溶解氧由温度和水深决定。鱼可栖息的最大水深由溶解氧决定，并通过水深与温度的关系影响个体所在位置的水温。在每个空间单元中，食物包括浮游动物、底栖生物、食草鱼、一龄内幼鱼、所模拟的六个物中的一龄个体。个体发展通过以下几个阶段：卵、卵黄囊仔鱼、仔鱼、一龄内幼鱼、一龄鱼、成年鱼。一个成年鱼达到发育成熟是一个产卵者。卵和卵黄囊仔鱼作为一个团产生于每个产卵者。而能摄食的鱼则作为个体贯穿一生。在模型中，对于每个个体每天计算它们的摄食、生长、繁衍、死亡和运动，追踪他们的长度、湿重、生长阶段、年龄、所在位置（箱子）。Dennis McDermot 实验了不同人工控制（放养食鱼性鱼以控制浮游植物生物量）策略下，生态系统的响应。结果显示：不论是连续的放养还是周期性的放养，从长期看，都不会只是引起期望的变化而不引起系统的其他变化。放养食鱼性鱼要么对浮游植物的影响很小，要么导致食鱼性鱼平均长度显著的变化。从而改变鱼类群落的整体构成。

研究表明个体变量在许多情况下对于种群动力学是重要的(Mark J. Butler,2005)。可以预期，IBM 将成为生态模型的重要研究方向。

理论上，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，IBM 模型就被决定了。IBM 模型趋向于复杂,虽然模型应当反映真实有机体的复杂性，但这些复杂性使得我们理解个体与种群的关系变得困难(D. J. T. Sumpter, 2001)，此时就出现了 IBM 模型的浮现性质(Emergent properties)。所谓浮现性质，第一它不存在于亚系统中；第二它在高水平系统上作为亚系统相互作用的结果浮现出来；第三它是在高水平系统上新出现的性质，不能通过观察低水平系统推断出来（Broder Breckling，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了更强大的功能。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的推测生态系统的发展规律。D. J. T.

Sumpter 做了一个寄生于蜜蜂身上的螨虫的 IBM 模型和集合模型，并导出了个体参数和种群参数的关系，将对应的参数分别带入两个模型，结果显示他们是一致的。模型分析了控制个体行为的参数及其变化将怎样影响整个种群的动力学和各种平衡。种群参数将不再是象过去那样用时间序列数据拟合出的可调整的量，而是与更基础的参数相关，这些参数可以通过测量个体的行为得到，这些行为是可重现的（因而是可靠的）（D. J. T. Sumpter, 2001）。虽然 D. J. T. Sumpter 只是分析了一种简单的情况。但说明了个体和种群参数的因果关系，说明 IBM 模型是合理的。

IBM 模型允许我们在个体水平上定义种群（Geir Huse, 1999）。模型追踪记录个体的生长、生存、产卵和其它个体行为（Dennis Mcdermot, 2000）。表现环境的空间异质性和个体的差异是 IBM 模型总的原则，要具体的建立模型，还必须建立在对模拟对象的了解上。既然空间是异质的，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。在个体行为的方向性不重要的(卵、幼虫、浮游生物)的情况，可以强迫个体作某种规则的运动（Geir Huse, 1999）。如在静止的水中不运动，在流动的水中随水流运动。但对于运动能力强的游泳动物，如鱼类，就不能如此简单的处理。此时模型中个体的运动规则除了跟具体的物种有关外，还有一些基本的理论。

这些理论中最重要的是最佳摄食理论（optimal foraging theory，简称 OFT），是 1966 年由 Emlen 提出的，这个理论认为个体所采取的行为保障个体获取最大的净能量（Jarl Giske, 1998）。这一理论得到进一步发展，最佳摄食改为最佳的适合度（fitness）（Steven F. Railsback, 2005），适合度具有更丰富的内涵，主要是两个方面，生存和生殖，后者是核心，即生存是为了生殖。适合度是个体对具体环境的适合度，不能脱离环境讨论个体的适合度。在这一理论中，假定个体能够有效的感知外界和身体内部的信息，能够利用这些信息计算当前适合度，也能预测自身在相邻适环境中的适合度，进而决定下一步的行为。在决定行为时主要考虑摄食得益和被掠食的危险，有时两者是矛盾的，如对于主要依靠视觉的鱼，强光照有利于发现食物，但也增加了被掠食者发现的危险，这时就需要权衡（Nicholas F. Hughes, 2000；Steven F. Railsback, 2005）。

生活史理论 (Life history theory, LHT)具有类似的思想, 生活史理论的核心是把个体的有效繁殖率作为适合度, 并采取某种战略(摄食, 迁移, 产卵等规则), 使适合度最大 (Jarl Giske 1998)。即在具体的环境中生产能够成活的后代数最大的策略。生活史理论强调整个生活史是一个整体, 而不是仅仅考虑当前利益。如鱼的产卵, 是一次产卵, 还是多次产卵? 这就需要综合考虑, 如果成年亲鱼的死亡率较高, 则采取一次性产出所有的卵。相反, 则在很长一段时间生产后代(多次产卵)(麦肯齐, 1999)。这是因为如果死亡率高的成年鱼多次产卵, 第一次产卵后, 有可能还没有第二次产卵就已死亡, 降低了适合度。而寿命较长的鱼采取多次产卵, 在产卵间期能够摄取食物, 增加能量, 从而增加总的产卵量, 比一次产卵提高了适合度。

理想自由分布(IFD)理论认为: 当栖息地包含资源量不同的斑块时, 动物的分布与资源的分布成比例。IFD 假设每一个个体具有相同的竞争能力, 并且能完全掌握关于资源分布和竞争者的信息, 能够自由的移动到适合度更大的斑块。IFD 在实验室里得到证实, 但野外验证几乎没有。(Nicholas F. Hughes & Tamara C. Grand, 2000)

人们发现个体的许多量, 跟状态而不是年龄关系密切 (Jarl Giske, 1998)。例如生殖、生长、能量分配方式等都是跟生长状态相关的, 因此生活史理论由年龄相关转变到状态相关。

IBM 模型可以和许多理论和方法相结合, 如和生活史理论、最佳摄食理论, 理想自由分布(IFD)理论相结合。这些模型长于分析, 保证了对潜在的逻辑和通用性的把握。但当增加生物的某些更多的方面时, 往往缺乏灵活性 (Geir Huse, 1999)。Geir Huse 等利用神经网络和遗传算法构建了一个基于个体的生态模型 (individual-based models using neural networks and genetic algorithms , ING), 模拟了穆氏暗光鱼 (*Maurolicus muelleri*) 的垂直迁移和分布。神经网络 (neural networks) 和遗传算法 (genetic algorithms) 都是基于生物理论发展的算法。但用于生态方面尚不多见 (Jarl Giske, 1998; Geir Huse, 1999)。

拥有神经的生物具有学习的能力, 给生物输入信息, 生物就会加工这些信息并输出结果 (作出反应), 同时生物的神经网络的某些部分就得到加强, 于是形成了记忆。再次输入信息, 生物对信息的处理就会依赖于原有的记忆。人工神经

网络模仿了生物神经的这些功能。遗传算法是基于生物进化理论的一种优化方法。在稳定环境中，生物通过遗传、变异和自然选择，会不断的进化，结果其适合度不断提高。遗传算法模仿这一过程。

Geir Huse 把每一个个体做成一个神经网络，然后采用遗传算法优化神经网络。使个体的适合度不断提高。Geir Huse 方法的优点正如他所说，是灵活的，不必考究个体迁移等活动的具体细节，如鱼是如何感知外部信息的，又是如何对此作出反应的等。Geir Huse 模型的缺点也正在于此，因为模型中神经网络的参数虽然也冠以基因、染色体等名称，但实际上只是对这些生物名词的借用，并没有任何生物学上的意义。探讨这些参数和整个生态系统的关系即困难，也没有多大的意义。

前文中 Dennis McDermot & Kenneth A.Rose(2000)提供的鱼类群落 IBM 模型不仅详细描述了鱼的生理活动和环境之间的相互关系，特别的，还介绍了模型个体的具体实现方法。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，因此需要每个模型个体代表一群生物学意义上的个体。为叙述方便，这里用“生物个体”表示生物学意义上的个体，是相对于“模型个体”而言。Dennis McDermot 采用固定的模型个体数，但生物个体不断的死亡，这就需要采取特别的技术保证这一点。每年的产卵季节，加入预定（固定）数目的模型个体。对于一龄内鱼，采取重取样算法（resampling algorithm）保证模型个体数不变，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，其它属性不变。用其中一条代替刚死亡的模型个体。对于二龄及以上的模型个体，采用超级个体算法（super individual algorithm），所谓超级个体，就是这个个体一直活着，直到预定的（固定）寿命结束。生物个体的死亡体现在模型个体代表的生物个体数的变化上。个体从一龄变到二龄时，根据每个模型个体代表的生物个体数随机选取预定数目的个体，将其升级为二龄鱼，每个二龄模型个体代表的生物个体数相同，根据原一龄鱼总生物个体数算出，没有选中的一龄模型个体被废弃。

采用固定模型个体数的好处是便于控制计算量。但从直觉上看，似乎也有不妥之处。各项数据相近的模型个体应该有相似的影响（对环境，对其它个体），但由于它们代表的生物个体数可能不一样，它们的影响也就可能不一样。这对整

个生态系统的模拟是否产生影响, Dennis McDermot 没有谈及。

模型要实现就需要编计算机代码。基于个体发育的生态模型的初次尝试利用了面向对象的概念 (Broder Breckling, 2005)。面向对象是当前非常流行的编程思想, 它相对于面向过程的编程, 具有思路自然、直观, 编程效率高的优点。利用面向对象思想编写基于个体发育的生态模型的基本思路是: 首先把每一个个体定义为一对象, 对象包含状态变量 (体重、位置、年龄等) 和行为规则 (运动、摄食、呼吸、生长、产卵、孵化、死亡等规则)。定义了生物个体, 还要定义环境。做了生物个体和环境的定义, 生物和环境就可以在相互作用中共同发展变化了。这个变化过程做成循环, 在每一次循环中, 需要做的工作有: 更新环境、利用个体的行为规则更新每一个个体的诸状态变量、做必要的统计和输出。(Broder Breckling, 2005)。

1.3 黄渤海鳀鱼研究现状

建立鳀鱼模型最基础工作是鳀鱼的生理学实验和生态学调查。鳀鱼的生理学研究主要包括鳀鱼生活史, 形态学、生物化学的研究, 这是研究的最基础的部分; 鳀鱼生态学调查研究包括鳀鱼的分布, 洄游, 年内和年际变化等。中国鳀鱼研究大约始于上世纪六十年代阮洪超 (1984)、叶懋中 (1965)。七十年代陈介康 (1978) 研究了黄海北部日本鳀鱼生殖习性。八十年代中末期朱德山 (1990)、李富国 (1987), 马绍赛 (1989) 等对鳀鱼的洄游、分布、生殖习性进行了研究。九十年代庄兴福等 (1997) 对成年鳀鱼的体形作了详细报道。下面介绍前人的研究成果, 包括鳀鱼的洄游、摄食、生殖、生长和死亡。

1.3.1 洄游习性

据朱德山等 (1990) 的调查黄海鳀鱼的洄游习性如下:

1 月为鳀鱼越冬期, 其分布的北界位于 7°C 等温线附近, 西界位于 40 米等深线附近, 西南界位于苏北沿岸冷水的北测冷风区, 水温 8°C 附近。东南部的鳀鱼继续向东海北部扩展, 其东界在水温 13°C 附近。密集区在 $33^{\circ}15'\sim 34^{\circ}15'\text{N}$, $123^{\circ}10'\sim 124^{\circ}20'\text{E}$ 。

2 月黄海中南部水温继续下降, 鳀鱼继续向东南移动, 部分进入东海, 主要分布

在 $124^{\circ}30' \sim 126^{\circ}30'E$, 水温 $9 \sim 13^{\circ}C$ 的狭窄水域。

3 月黄海中部鲢鱼北界位于 $36^{\circ}30'N$, $7^{\circ}C$ 等温线附近。黄海南部,随着西部沿岸水域的温度回升向西扩展,进入水深 40 米以内水域。东南部零界线位于济州到西南 $13^{\circ}C$ 等温线附近。

4 月黄渤海区各海湾相继增温。4 月中旬以前,鲢鱼分布的西界位于 20 米等深线附近,东南界位于济州岛以西 $125^{\circ}30'E$,即 $13^{\circ}C$ 等温线附近。4 月下旬,鲢鱼相继进入环渤海各湾的近岸产卵场。同时,黄海中南部的广大水域仍幼稀疏的鲢鱼分布。

5 月上旬,鲢鱼已经大批进入渤海。在黄海北部,5 月初,北上的鲢鱼大批达到大连至庄河、海洋岛一带沿海;中旬抵达东沟沿海,另一支在烟、威外海。在成山头以南的黄海中西部,集中于海州湾沿岸的鲢鱼在日照、胶南沿海形成密集群;5 月下旬,随着东部水温的升高,逐渐东移。同时黄海东南部仍有鲢鱼广泛分布。

6 月下旬,黄海东南部近岸的大部份鲢鱼结束产卵并向较深水域移动,与外海的鲢鱼汇合。广泛分布域 $32^{\circ}00' \sim 37^{\circ}30'N$ 之间水深 20 之 60 米水域。

7~8 月,渤海鲢鱼大部分已结束产卵,分布于渤海中部及辽东湾口、秦皇岛沿海及莱州湾进行索饵。黄海北部,产卵盛期后,7 月初开始移向东南较深水域索饵。主要分布区在海洋岛以南即园岛东南一带。同时烟、威外海的鲢鱼向北移动,分布于威海东北和隍城岛以东水域,进而与北部南移的鲢鱼汇合于北黄海的中西部。黄海东南部大部分鲢鱼进入索饵期,广泛分布于 20~80 米水深的水域内。相对密集分布在石岛东南,海州湾东部和 $32^{\circ}00' \sim 34^{\circ}00'N$,水深 50~60 米之间的水域。

9~10 月,渤海鲢鱼主要分布于渤海中部各湾口及海峡一带,数量明显少于 7、8 月份。部分鲢鱼已经外返。黄海北部主要分布区逐渐东移,10 月份已移至海洋岛至成山头一线。黄海东南部,9 月鲢鱼陆续由 20~40 米水深区域向 40 米以深水域移动。10 月份海州湾及牛岛以南水深 40 米以内水域的鲢鱼已大部分移至水深较深水域,分布范围为 $34^{\circ}00'N$ 以北, $121^{\circ}30'E$ 以东。相对密集区在石岛东南 $36^{\circ}00' \sim 37^{\circ}00'N$, $123^{\circ}00' \sim 124^{\circ}00'E$ 水域。

11 月渤海水温下降,鲢鱼较前一个月更趋近于海峡并开始大批游出渤海。黄

海北部, 由渤海外返的鲢鱼与本区的鲢鱼汇合。在 $122^{\circ}15'\sim 123^{\circ}00'E$, $38^{\circ}00'N$ 附近形成密集群。11 月中旬前后, 密集群向东南移至成山头以东, 60 米等深线与 $124^{\circ}00'E$ 之间水域。11 月下旬继续南移并集成小群。黄海西南部, 11 月中旬以后。栖息于黄海北部和渤海的鲢鱼集结南下, 到达黄海中部开阔水域后鱼群比较分散, 在石岛东南 60 米等深线附近形成范围较小的密集群。

12 月, 鲢鱼基本上游离渤海, 仅有少量残留。黄海北部, 大部分鲢鱼已经绕过成山头, 进入黄海西南部, 部分滞后鲢鱼栖于 40 米以深水水域。黄海西南部, 12 月初, 水温骤降, 40 米以深水水域广为分布的鲢鱼迅速向深水移动, 由黄海北部南下的鲢鱼也迅速通过 $37^{\circ}00'\sim 35^{\circ}00'N$ 水域, 与南部鲢鱼汇集于在 $35^{\circ}00'N$ 以南, 水深 60~80 之间水域。12 月中下旬, 鲢鱼主要集中于 $123^{\circ}00'\sim 123^{\circ}30'E$, $34^{\circ}00'\sim 34^{\circ}45'N$ 之间。

鲢鱼分布与水温关系密切。当水温发生变化时, 鲢鱼密集区也随之发生变化。越冬鲢鱼的适温范围大约 $7\sim 15^{\circ}C$, 最适温度为 $11\sim 13^{\circ}C$ 。黄海西南部产卵盛期水温 $12\sim 19^{\circ}C$, 最适水温 $14\sim 16^{\circ}C$ 。黄海北部产卵盛期最适水温为 $14\sim 18^{\circ}C$ 。但最适温度的水域不一定形成密集区, 在最适温度条件下, 鲢鱼密集区的形成与流系和温度的水平梯度有密切的关系。鲢鱼密集区多形成于最适温度水平梯度最大的冷水或暖水舌锋区。

1.3.2 摄食习性和摄食量

鲢鱼主要以浮游生物为食, 有关其摄食习性的研究, 国内外学者均有报导。研究表明, 黄海西南部及东海北部鲢鱼的饵料组成约 50 余种, 以浮游甲壳类为主, 按重量计占 60% 以上, 其次为毛颚类的箭虫、双壳类幼体等。饵料组成具有明显的区域性和季节变化, 突出表现为饵料组成与鲢鱼栖息水域的浮游生物组成相一致 (朱德山, 1990)。

一天摄食量为 (孙耀, 2003):

$$C_{24} = 24 \times W_{24} \times R \quad (1-1)$$

W_{24} 为 24 小时平均胃含物重量, $R (h^{-1})$ 为排空率, 刘勇 (2003) 拟合结果为 $R = 0.0253e^{0.0908T}$, T 为温度 ($^{\circ}C$)。孙耀 (2005, 2006) 拟合鲢鱼胃排空率和

温度的关系为 $R = 0.0354e^{0.0766T}$ 。

1.3.3 生殖习性和排卵量

黄海北部鲢鱼 5 月中下旬开始产卵，6 月份为产卵盛期，之后产卵减少，一般 9 月份产卵结束（陈介康，1978）。最适产卵水温为 $14\sim 18^{\circ}\text{C}$ （朱德山，1990）个体分批排卵，一般分 2、3 次排卵，怀卵量约 11000 粒，第一次产卵 40%，第二次产卵 24%，之后排卵很少，残存的卵被卵巢吸收（陈介康，1978）。

黄海西南部产卵期为 5 月上旬至 10 月上中旬，5 月中旬到 6 月下旬为产卵盛期。排卵期长，没有明显分批现象，为多峰连续排卵型（李富国，1987）。产卵盛期水温 $12\sim 19^{\circ}\text{C}$ ，最适水温 $14\sim 16^{\circ}\text{C}$ （朱德山，1990）。平均生殖力为 5500 粒。

李富国（1987）给出的生殖力和叉长、体重的关系为： $E = 1.061W - 5.2216$ ， $E = 2.335L - 20.42$ ，E 为繁殖力（千粒），L 为叉长（cm），w 为纯鱼体重（g）。

焦燕等（2001）给出了莱州湾体重和叉长生殖力的关系。繁殖力与叉长的关系为：

$$E = 2.5451 \times 10^{-15} L^{7.646} \quad (1-2)$$

$$E = 1.3462W - 0.4543 \quad (1-3)$$

其中 E 为繁殖力（千粒），L 为叉长（mm），w 为纯鱼体重（g）。

产卵期间大量性腺样品观察结果证实，黄海鲢鱼 1 龄即达性成熟，最小叉长为 6.0cm，纯体重为 1.8 克（朱德山）。

1.3.4 全长、体重和年龄的关系

根据耳石轮纹确定年龄，黄东海鲢鱼最高可达 4 龄。前人根据观测数据拟合了全长和年龄（日龄）、全长和体重的关系。

朱德山（1990）拟合结果为：

$$L_s = 16.3 \left(1 - e^{-0.8(Age+0.2)} \right) \quad (1-4)$$

$$W = 4.0 \times 10^{-3} \times L_s^{3.09} \quad (1-5)$$

其中，

Age (年) 为年龄, L_S (cm) 为全长, W (g) 为体重。

焦燕 (2001) 拟合结果为:

$$L_f = 129.9940(1 - e^{-1.10(t+0.42)}) \quad (1-6)$$

$$W = 5.0 \times 10^{-6} \times L_f^{3.1067} \quad (1-7)$$

其中,

L_f (mm) 为叉长, t 为年龄。体重 W (g)。

孟田湘 (2004) 拟合了幼鲢的生长:

$$L = 3.45 + 0.32I \quad (1-8)$$

其中,

I 为轮纹数, L (mm) 为全长。

庄兴福 (1997) 的结果为:

$$W = 2.15 \times 10^{-4} \times L_f^{2.3326} \quad (1-9)$$

其中,

体重 W (g), 叉长 L_f (mm)。

1.3.5 死亡率

从卵到成年, 鲢鱼群体不断有个体死亡。黄海南部鲢鱼死卵占总卵量的 55% 左右。(万瑞景, 2002) 在孵化后具有摄食能力的时间仅为 3~4 天, 得不到食物的个体将很快被饿死(万瑞景, 2004)。山东半岛南部鲢鱼产卵场仔、稚鱼摄食率平均仅 16.2% (孟田湘, 2001)。这说明饥饿将导致大量仔、稚鱼死亡。朱德山等认为黄东海 1 龄鱼到 3 龄鱼的自然死亡率分别为 24%、75%、98% (朱德山, 1990) 王迎宾等对黄海鲢鱼的估计的结果是 1 龄鱼到 3 龄鱼的自然死亡率 15%、58%、95% (王迎宾, 2005)。

1.4 浮游生物模型

鲢鱼主要摄食浮游动物。因此包括浮游动物 (Z)、浮游植物(P)、营养盐 (Z) 和碎屑 (D) 在内的 NPZ 或 NPZD 低营养级生态模型是鱼类生态模型的基础。

因为浮游生物数量庞大，所以在以鱼类为主模型中，浮游生物采用集合模式较为合适。

低营养级生态模型已经有了比较成熟的理论。高会旺（1998），Peter J. S. Franks（2002）详细总结了 NPZ 和 NPZD 模型。NPZ 模型由营养盐、浮游植物、浮游动物构成，再添加碎屑构成了 NPZD 模式。模型中物理因子包括光、温度、盐度等。

模型的主要任务是写出浮游植物的生长与光辐射、温度、营养盐的函数关系，浮游动物的生长同温度、浮游植物的关系，碎屑的生成和分解，营养盐的输入，最后利用物质质量或能量守恒写出方程组。模型中浮游植物、浮游动物、营养盐、可以不止一种。前人对此提出了众多的经验和半经验公式。

1.5 小结

国外已经发展了许多 IBM 模型，这些模型结合最佳摄食理论、生活史理论、自由理想分布理论在生态学的许多领域取得了丰富的成果。但这些模型大多还只能进行一些机制性的研究。研究生态系统变化的影响因素，这些因素的变化导致生态系统演变的过程，以及这些因素的相对重要性。这些模型尚不能象天气预报那样较为准确预测生态系统的演变，这一方面由于生物学基础研究的不足，另一方面是由于生命活动的高度复杂性。

前人对我国黄海鲢鱼已经做了很多的研究，这些研究能可以为模型的建立提供丰富的数据和公式。但这些研究主要是种群水平上的调查结果，如鲢鱼的分布，平均怀卵量，平均摄食率等。但这些对于 IBM 模型中的个体来说只是结果，而非原因，要建立 IBM 模型需要的是导致这些结果的详细过程，这些理论和数据目前是较为缺乏的。

第 2 章 模型设计

本模型包括鳃鱼的环境和鳃鱼的生活史两大部分，如图 2.1 所示环境就是一个 NPZ 模型，以浮游植物浮游动物为主体，从外界输入温度、光辐射和营养盐，营养盐除了从外界输入外，还通过浮游植物的吸收、浮游动物摄食浮游植物、浮游植物的代谢和死亡、浮游动物的代谢和死亡进行循环。没有考虑微生物对有机物分解的具体过程。

本文的重点是鳃鱼，所以浮游生物选用较为简单的 NPZ 模型。模型没有根据观测的浮游动物生物量值直接供给鳃鱼部分，观测值可能比模拟值准确，但详尽的观测较为资料缺乏，并且增加了 NPZ 的模型能够提供更多的信息。

环境提供给鳃鱼温度场和食物（浮游动物）。鳃鱼的生理活动包括摄食、基础代谢、游泳、游泳代谢、产卵和死亡。在每个鳃鱼个体的生活史中，必须完成产卵洄游和越冬洄游才有可能繁殖后代。

从机制上看，IBM 模型较之传统的集合模型更接近于真实，因为生物是以个体形式存在，种群只是人们的一种抽象。所以 IBM 模型比集合模型，能为人们逼近真实生态系统提供更大的空间。所以本文选用 IBM 模型模拟鳃鱼。当然，在当前阶段，IBM 模型还有一些不足：由于基础研究不足，数据缺乏，个体的许多生理过程不得不做大量的简化，所以其结果可能还不如集合模型。但 IBM 模型逐步完善，它就会逼近真实，并且具有许多集合模型不具备的功能，使我们能够从中得到更多的信息。

2.1 鳃鱼环境的设计

2.1.1 计算网格

本模型采用二维无结构三角网格。常用的构造三角网格的方法有阵面推进法和 Delaunay 三角化法(B. Yu, 1999; Lawrence Ward Spradley, 1999; R.C. RIPLEY, 2004; 韩海燕, 2003; 尹幸愉, 1998; 祁明旭, 2001) 本文采用 Delaunay 三角化法,这一方法需要预先配置节点。一旦全部节点的位置确定了,用 Delaunay 三角化法生成的网格就唯一确定了,王学德(2003)给出了生成方法。所以关键是节点的配置。

网格的质量由两方面决定。(1)网格单元的尺度是否符合要求。单元尺度要尽量接近预定的尺度函数,可以用实际单元尺度(本文定义为三角单元的外接圆半径)和单元三个顶点尺度函数的平均值之比来衡量,定义此指标为 Q_{SC} ,最理想情况 Q_{SC} 为 1。(2)网格的形状要尽量接近正三角形。可以用三角形的内切圆半径和外接圆半径比值的 2 倍来衡量,定义此指标为 Q_{SH} ,取 2 倍是为了使正三角形的 Q_{SH} 等于 1。

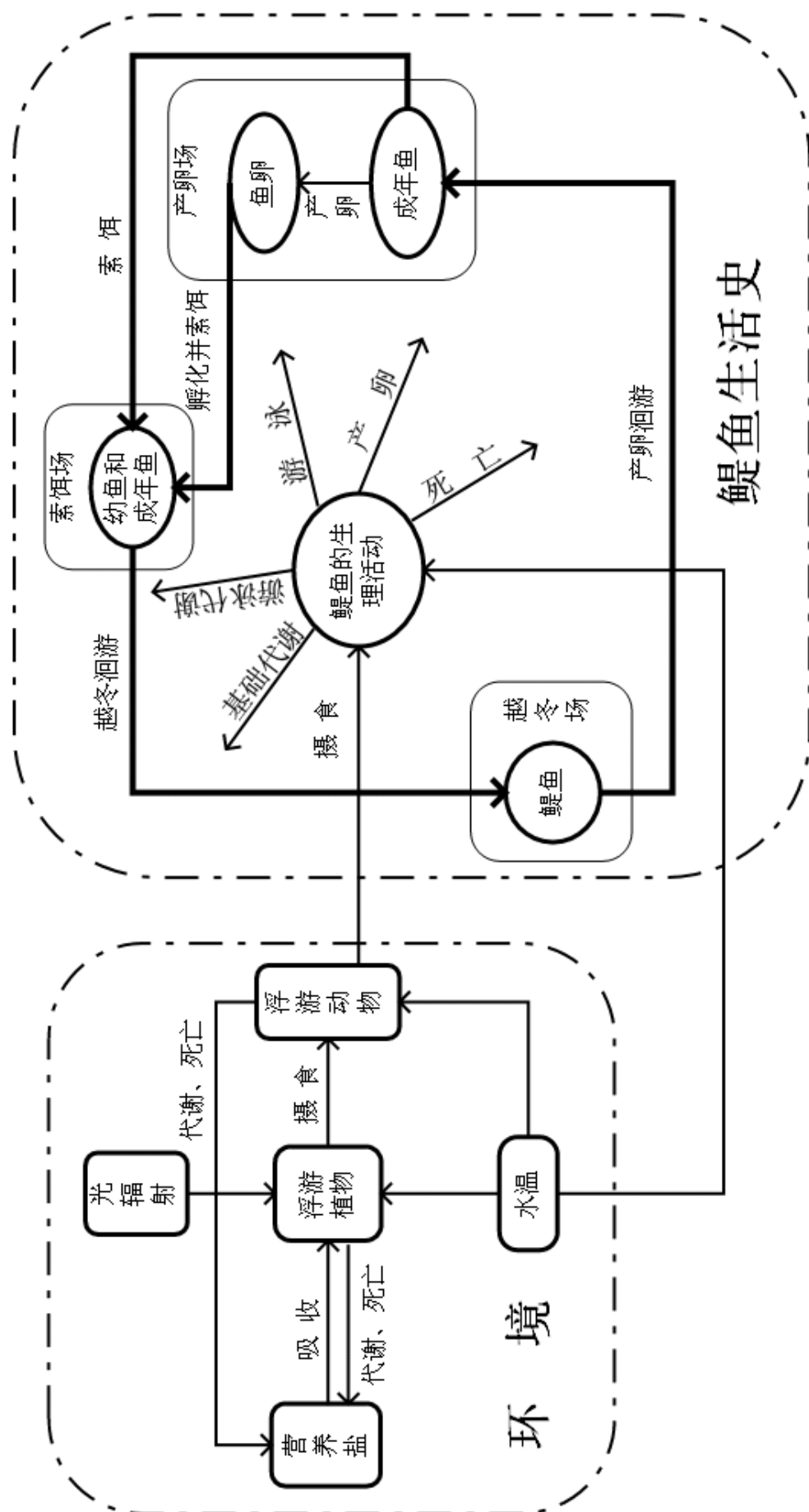


图 2.1 模型结构框图

节点的配置也要从这两方面入手，对节点的要求是：(1)从计算域尺度来看，网格点依尺度函数有疏有密。(2)从网格尺度看，网格点要配置均衡。只有均衡分布，即从局部看没有出现有些点拥挤在一起，另一些点又过于分散，才能使所有的三角形接近正三角形。

为了达到这两个目标，做两个基本设想：(1)设想节点之间存在斥力，节点可以运动。随时间的推移，原来拥挤在一起的节点就会分散开来，达到局部分布均衡的目的。(2)斥力和尺度函数正相关，这样，斥力小的地方节点分布密，斥力大的地方节点分布疏，使得整体上节点依尺度函数疏密有致。

为了得到有意义的结果再做如下补充：(1)为了消除计算域边缘和中部节点受力状况的差别。在计算域外配置虚节点，虚节点固定不动。(2)计算域内充满了介质，节点运动时和介质之间存在摩擦。摩擦的作用是使整个系统的势能和动能不断消耗，最终使节点的运动停止。(3)节点遇到边界会被弹回计算域内。

其具体步骤如下：

(1)在计算域上格上配置的尺度函数。

(2)配置计算域外虚节点。沿边界积分，初步计算边界上的节点数

$$N_1 = \oint_l \frac{dl}{\sqrt{3}S} \quad (2-1)$$

式中 S 为尺度函数， l 为边界， dl 为线元。

把临时边界节点均匀或随机配置在边界上，然后在力的作用下沿边界滑动。按 4.5 节方法计算相邻节点之间的力（只计算相邻节点）。边界节点在力的作用下由静止开始运动。边界节点运动达到平衡后。所有的边界节点相连就会得到一个多边形，计算每一个顶点的外角。设某外角为 θ ， $3\theta/\pi$ （取整）为在此顶点附近配置的虚节点数。虚节点在外角 θ 内均匀配置，离相应顶点的距离为左右边长的平均值。删除进入计算域的和距离边界节点太近的虚节点，合并靠的太近的虚节点。以上已在计算域外配置了一层虚节点，用相同方法在第一层虚节点外再配置一层。配置时把第一层虚节点当作边界节点。虚节点配置好以后，废除临时的边界节点。

(3)确定节点数。在确定节点数之前，先计算所需的单元数，不妨先假定所有单元都是正三角形，尺度函数指的是三角形的外接圆半径，依此算出的单元

数为:

$$M' = \int_{\Omega} \frac{4d\sigma}{3\sqrt{3}S^2} \quad (2-2)$$

式中 M' 为计算出的单元数, Ω 为计算域, $d\sigma$ 为面积元, S 为尺度函数。

实际上不可能有所有的单元都是正三角形, 所以事实上的单元数需要乘以一个大于 1 的因子 ξ , 即

$$M = \xi M' \quad (2-3)$$

利用临时边界节点数 N_1 , 三角单元数 M , 计算内部节点数 N_2 :

$$N_2 = \frac{1}{2}(M - N_1) + 1 \quad (2-4)$$

总节点数为 $N = N_1 + N_2$

(4) 配置节点的初始位置。节点的初始位置可随机配置, 也可在规则的格点上配置。

(5) 计算节点的运动。每个节点在相应的空间位置根据尺度函数获得表现质量。每个节点都产生力场, 同时受到其它节点力场的作用。节点产生的力场和受到的场力因各自的表现质量不同而存在差异。由式 5~10 计算表现质量, 力场, 和受力情况。

$$\text{表现质量:} \quad m = m_0 \left(\frac{S}{\bar{S}} \right)^{\frac{\gamma_1}{2}} \quad (2-5)$$

$$\text{节点产生的力场:} \quad \bar{E}_i = \frac{\kappa m_i \bar{n}_R}{(|\bar{R}|/\bar{S})^{\gamma_1}} \quad (2-6)$$

$$\text{任意空间点的力场:} \quad \bar{E} = \sum \bar{E}_i \quad (2-7)$$

$$\text{节点受到的场力:} \quad \bar{F}_1 = m\bar{E} \quad (2-8)$$

$$\text{摩擦力:} \quad \bar{F}_2 = -\mu m V^{\gamma_2} \bar{n}_v \quad (2-9)$$

$$\text{每个节点所受和力:} \quad \bar{F} = \bar{F}_1 + \bar{F}_2 \quad (2-10)$$

$$\text{节点的运动:} \quad \frac{d\bar{V}_i}{dt} = \frac{\bar{F}_i}{m_i}, \quad (2-11)$$

$$\frac{d\bar{X}_i}{dt} = \bar{V}_i \quad (2-12)$$

γ 、 κ 、 μ 为系数。 \bar{R} 为所求点相对于产生力场的节点的位置矢量。 \bar{n}_R 为 \bar{R} 方向上的单位矢量。 S 为产生力场的节点处的尺度函数。 \bar{S} 尺度函数在计算域内的平均值。 \bar{V} 为任意节点的速度。 \bar{n}_v 为速度方向上的单位矢量。 m_0 为质量, 所有的节点质量 m_0 都相同。 \bar{V}_i 、 \bar{F}_i 、 m_i 、 \bar{X}_i 分别为节点 i 的速度、所受合力、表现质量和位置矢量。

(6) 边界对节点的反弹, 节点在运动中遇到边界时定义边界将其弹回, 边界实际上是一个多边形, 所以反弹分两种情况: 第一, 节点遇到多边形的顶点, 这种情况定义节点按原路径弹回; 第二, 节点遇到多边形的边, 这时就象光的镜面反射一样弹回。

(7) 构造网格。当所有节点仅在平衡位置做小幅度震动时停止节点力和运动的计算。用 **delauney** 方法形成初步的网格。找到网格的边界和边缘单元, 检查网格的边缘单元, 删除下列单元: 极狭长的单元, 形心在计算域外的单元, 但如果因为删除某单元使得某个节点成为孤立节点 (即不与任何节点一起构成单元), 则不删除此单元。

本模型使用尺度均匀的网格如图 2.1 所示。网格分辨率为 30km。整个计算域被划分为 543 个三角形单元。每个单元的面积大致相等。所有关于环境的计算是在三角单元上进行的, 包括光辐射的计算、温度场的插值、营养盐的补充、浮游植物的生长、浮游动物的生长等。计算中需要确定单元的位置, 以其形心位置代表单元位置。

2.1.2 温度场

温度场采用郭新宇 (2003) 模拟结果, 共模拟了五年 (1994 年 1 月 1 日 ~ 1998 年 12 月 31 日)。鳊鱼存在昼夜的垂直移动, 白天一般栖息于中层或近底层, 晚上分散于表层, 在较浅水域分散于整个水层 (叶懋中, 1965; 朱德山, 1990; 林德芳, 1997)。由于网格是二维的, 不能表达温度的垂直结构, 单元所代表的水柱在特定时刻只能有一个温度, 研究表明鳊鱼密集区跟 20 米层水温的

关系密切（马绍赛，1989；Chen Jufa & Ma Shaosai，1999），所以当海底深度大于 40 米时取深度 20 米处水温作为当地水温，当海底深度小于 40 米时，取中间位置的水温作为当地水温，进行日平均。春夏秋冬的典型日期的温度场如图 2.3~2.6 所示。

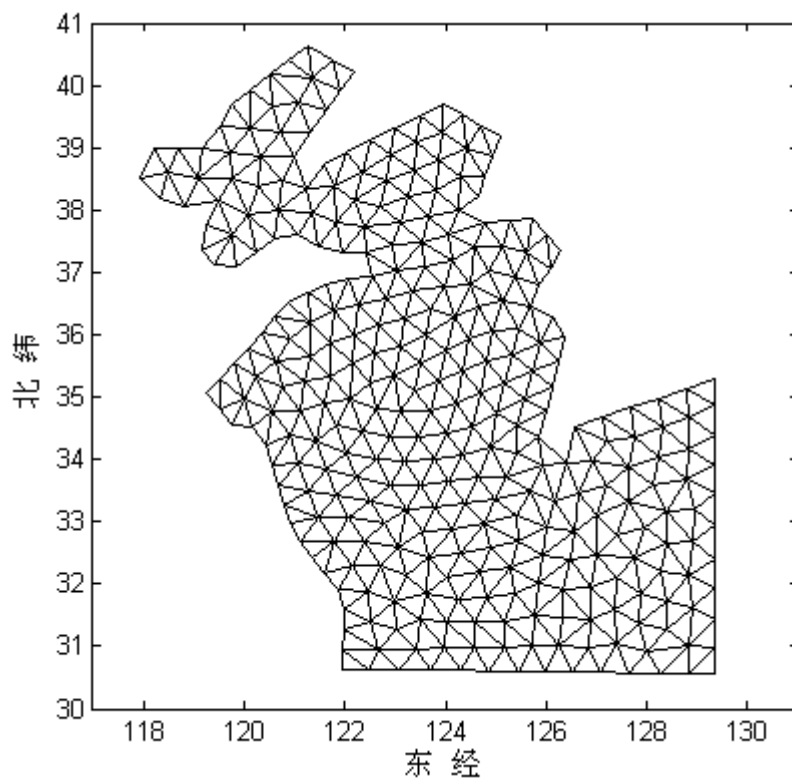


图 2.2 模型所用网格

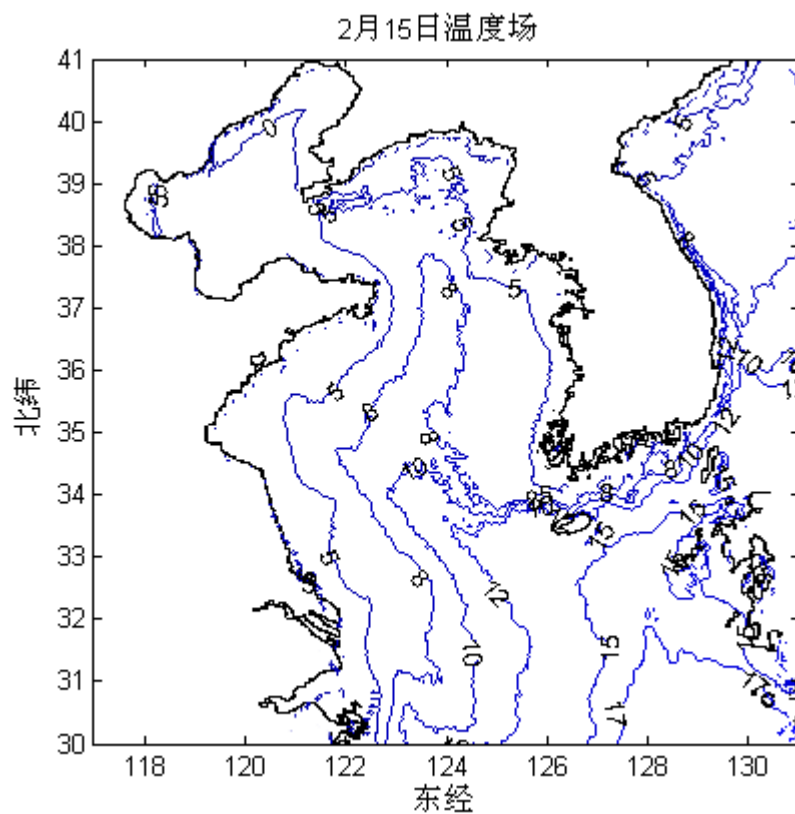


图 2.3 2 月 15 日温度场

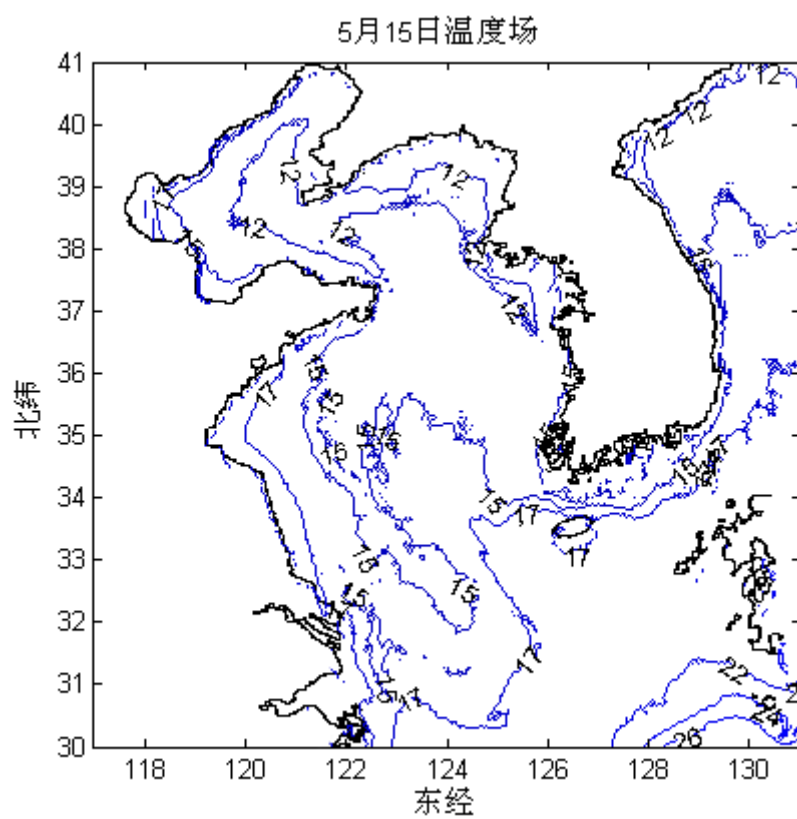


图 2.4 5 月 15 日温度场

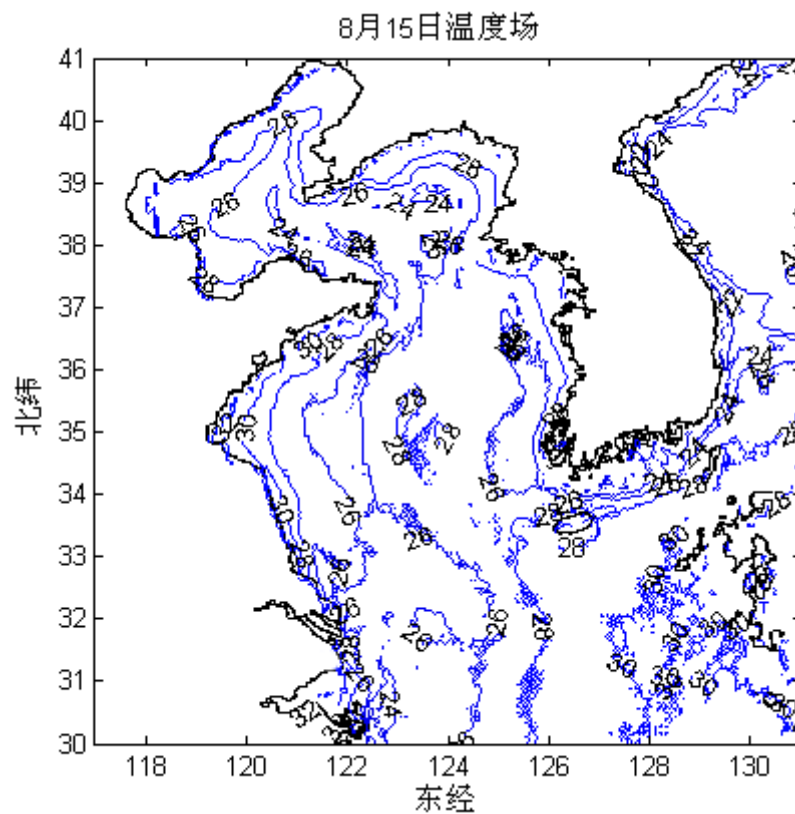


图 2.5 8 月 15 日温度场

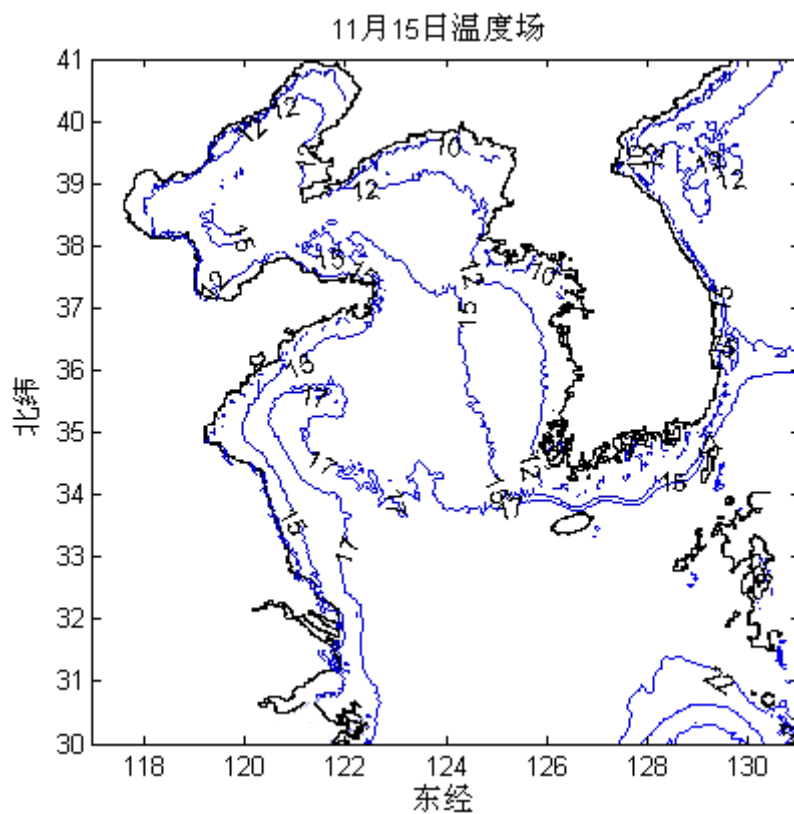


图 2.6 11 月 15 日温度场

2.1.3 太阳辐射

光辐射的计算采用如下公式(曹丰, 1996; 张法高, 1995):

$$I_s = 0.81(1 - 0.08)(1 - 0.62C)I_\infty \quad (2-13)$$

$$I_\infty = \begin{cases} I_0 d^2 (\sin \theta \sin \delta + \cos \theta \cos \delta \cos \omega) & -\Theta < \omega < \Theta \\ 0 & \text{else} \end{cases} \quad (2-14)$$

式中,

I_s 为到达海面的光强。 C 为总云量, 在本文中只引进了一个黄渤海的平均值 0.6 (周舜武, 1992)。

I_∞ 为到达大气层顶的太阳辐射。 θ 为纬度。

$\delta = 0.4093 \sin[2\pi(J - 79.75)/365]$ 为太阳赤纬。 J 为儒略日期。

$\cos \Theta = -\tan \theta \tan \delta$, Θ 为半日长(角度)。

$\omega = \frac{2\pi t}{24} - \pi$, $0 \leq t < 24$, ω 为太阳时角。 t 为当地时间(小时)。

$d = [1 - 0.01673 \cos(2\pi J/365)]^{-1}$ 为地日之间的瞬时距离和平均距离之比。

$I_0 = 1365 (Wm^{-2})$ 为太阳常数。

2.1.4 低营养级模型

低营养级采用 NPZ 模式。方程中的主要变量: 营养盐(氮 N), 浮游植物(P), 浮游动物(Z)。生物量均以湿重计量。控制方程为:

$$\frac{dN}{dt} = -P(GrowP - RespP - MortP)RatN_p + Z(ExcrZ + MortZ)RatN_z + Rc_N(X, t) + \zeta \quad (2-15)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(GrowP - RespP - MortP) - ConsZ \cdot Z + \zeta \quad (2-16)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z(GropZ - ExcrZ - MortZ) - \sum RF_i(X) ConsF_i + \zeta \quad (2-17)$$

式中,

$GrowP = g_{PM} \cdot e^{r_{PG}(T-10)} \cdot \frac{N}{N + K_N} \cdot f(I)$ 为浮游植物生长率。

$f(I)=\frac{1}{H}\int_{-H}^0\frac{I}{I_0}e^{\left(1-\frac{I}{I_0}\right)}dz$ 为光对浮游植物生长的影响系数在垂向上的平均值。

H 为单元的深度。 z 为纵坐标，原点在海平面，向上为正。

$I=I_0e^{k_{ext}z}$ 为光在 z 处的光强。 $k_{ext}=\frac{1.51}{S}$ 为消光系数（Tian Tian, 2005）。

$S=7.459Ch^{-0.7325}$ 为透明度（m）（李宝华，1999）。

$Ch=\frac{1}{50}RatC_p\cdot P$ 为叶绿素浓度。 $RatC_p$ 为浮游植物碳含量（占湿重）。

$RespP=g_p\cdot e^{r_{pr}(T-10)}$ 为浮游植物呼吸消耗率。

$MortP=d_p\cdot e^{r_{pd}(T-10)}\cdot\frac{P}{P+\alpha}$ 为浮游植物死亡率。

$ConsZ=g_{zm}\cdot e^{r_{zc}(T-10)}\left(1-e^{-\lambda\cdot P}\right)$ 为浮游动物消费（浮游植物）率。

$GropZ=a\cdot ConsZ$ 为浮游动物生长率。

$ExcrZ=g\cdot a\cdot ConsZ$ 为浮游动物排泄率。

$MortZ=d_z\cdot e^{r_{zd}(T-10)}\cdot\frac{Z}{Z+\beta}$ 为浮游动物死亡率。

$RatN_z$, $RatN_p$, 分别为浮游动物，浮游植物的含氮量。

Rc_N 为营养盐从外界补充速率。

$ConsF_i$ 为鱼摄食浮游动物的速率。

$RF_i(X)$ 为第 i 条鱼的消费对 X 处的影响系数，在离散后的模型中，当某条鱼位于某单元，则对应的系数为 $1/V(V$ 为单元体积)，否则为 0。

α , β 为常数, 引入此项是为了修正浮游生物生物量较低时的死亡率, 修正后比较符合观测结果（高会旺，1999）。

ζ 为平滑算子。

方程中参数如表2-1所示。

表 2-1 NPZ 模型中的参数值

参数	说明	参数值
g_{PM}	10℃浮游植物最大生长率	2.0/day
r_{PG}	浮游植物生长温度系数	0.073

K_N	浮游植物吸收氮的半饱和常数	0.014mg/l
I_0	最优光强	150W/m ²
g_P	10℃时浮游植物的呼吸率	0.062/day
r_{PR}	浮游植物呼吸温度系数	0.070
d_P	10℃时浮游植物死亡率	0.082/day
α	浮游植物死亡率修正系数	0.90mg/l
r_{PD}	浮游植物死亡温度系数	0.050
d_Z	10℃时浮游动物死亡率	0.050/day
r_{ZD}	浮游动物死亡温度系数	0.11
β	浮游动物死亡率修正系数	0.40mg/l
g_{ZM}	10℃时浮游动物摄食浮游植物的最大速率	0.30/day
r_{ZC}	浮游动物捕食温度系数	0.04
λ	浮游动物 Ivlev 捕食常数	0.31 (1/mg)
a	浮游动物捕食同化率	0.70

续表2-1

参数	说明	参数值
g	排泄占同化量的比率	4/7
$RatN_z$	浮游动物氮含量（湿重）	0.0155
$RatN_p$	浮游植物氮含量（湿重）	0.0216

注：表中大部分数据参考高会旺（2004）和田恬（2005）文献，部分做了调整，并做了必要的换算。

2.2 鳀鱼的生命活动

鳀鱼的生命活动主要包括摄食、代谢、生长、游泳、产卵和死亡。状态变量主要包括全长和体重。另外，个体所处位置虽然不是它本身的状态，但位置决定个体所处环境，这对于个体的生理活动有重要影响，所以列为状态变量。

2.2.1 摄食速率与环境 and 自身条件的关系

鳀鱼的饵料有许多种，如 1.3.2 节所述。在存在多种饵料的情况下，鳀鱼对各种饵料的偏好是不同的，鳀鱼的摄食量不仅受饵料总生物量影响，也受期组成的影响。但为了简化模型，模型假定鳀鱼仅摄食浮游动物，并且本文 NPZ 模型只提供了浮游动物总的生物量，没有提供其具体的组成，所以鳀鱼的饵料也就简化为“浮游动物”，而没有内部结构。

个体的摄食速率由下式计算（刘勇，2003；Kenneth A. Rose, 1999；孙耀，2005）：

$$Con_F = W \cdot Con_{FMax} \cdot r_{ZF} \cdot r_{TFC} \quad (2-18)$$

其中， W 为个体体重。 $r_{ZF} = \frac{Z}{Z + K_{ZF}}$ 为浮游动物生物量对鳀鱼摄食的影响因子。 $r_{TFC} = e^{K_{TFC}(T-T_0)}$ 为温度对鳀鱼摄食的影响。 Con_{FMax} 为鳀鱼在温度为 T_0 下最大摄食速率。

2.2.2 代谢速率与环境 and 自身条件的关系

鳀鱼个体的基础代谢速率由下式计算(Dennis Mcdermot & Kenneth A. Rose, 2000)：

$$Res_{FB} = W \cdot r_{TFR} \cdot Res_{FBT_0}, \quad (2-19)$$

其中， $r_{TFR} = e^{K_{TFR}(T-T_0)}$ 为温度对基础代谢的影响， Res_{FBT_0} 为鳀鱼在基准温度 T_0 下的基础代谢率。

游泳消耗体能的速率设定为全长和游泳速度的幂函数：

$$Res_{FS} = \lambda L^{\gamma_1} v^{\gamma_2} \quad (2-20)$$

其中， $v(m/s)$ 为个体的游泳速率。 $L(cm)$ 为个体的全长。

使用这样一个函数是考虑当一个物体在水中运动时，阻力 f 通常为速度 v 的幂函数 $f \propto v^{\gamma_2}$ ，另外阻力的大小与物体横截面积成正比，在物体形状不变时 $f \propto L_C^2$ ，其中 L_C 为物体特征长度。在紊流状态下，指数 γ_2 通常取 2。所以

$f \propto L_c^2 v^2$ 。这个物体克服摩擦力做功的功率为 $w = fv \propto L_c^2 v^3$ 。为了简化模型，假定鳃鱼游泳时其身体在前进方向上的投影面积不随游泳速度改变，游泳时利用能量的效率为常数。游泳代谢速率为： $Res_{FS} = \eta w = \lambda L^2 v^3$ ，其中常数 λ 包含了能量利用效率，有机物的质量和能量转换关系、全长和游泳时横截面转换常数。

2.2.3 生长的计算

体重的变化由下式计算：

$$\frac{dW}{dt} = Con_F \cdot r_{AsF} \frac{Ra_{NF}}{Ra_{NZ}} - Res_F, \quad (2-21)$$

其中, r_{AsF} 为鳃鱼的同化率。 Ra_{NZ} 为浮游动物氮含量。 Ra_{NF} 为鳃鱼氮含量。

$Res_F = Res_{FB} + Res_{FS}$ 为基础代谢和游泳代谢之和。

全长和体重的关系由以下方程表达(庄兴福, 1997; 焦燕, 2001; 黄亮, 2004):

$$L = \kappa W^\gamma \quad (2-22)$$

其中 κ , γ 为常数。当个体的体重下降时，其长度不会下降。当其体重恢复时，只有恢复到其历史最高值，全长才会继续增加。

2.2.4 游泳和适合度

鳃鱼随着季节的变化越冬洄游和产卵洄游。鱼类迁移的外在原因是环境的变化（叶懋中, 1965; Nicholas F. Hughes, 2000; 万瑞景, 2002)。内在原因是个体的游泳能力和游泳愿望。游泳方式分为随机的游泳和定向游泳（殷名称, 1995)。模型中，在每一个时间步，个体随机的采用其中一种方式游泳。鳃鱼个体游泳速度由下式计算：

$$\frac{d\bar{X}}{dt} = \bar{Sp}_{Sw} \quad (2-23)$$

其中，

$$\overline{Sp}_{Sw} = \begin{cases} Ab_{Sw} \frac{\nabla Fi}{|\nabla Fi|}, & \text{当 } Ra < \frac{|\nabla Fi|}{K_{Fi} + |\nabla Fi|}, \quad \text{定向游泳} \\ Ab_{Sw} \bar{n}_{rand}, & \text{当 } Ra \geq \frac{|\nabla Fi|}{K_{Fi} + |\nabla Fi|}, \quad \text{随机游泳} \end{cases}$$

Ra 为一随机数, $0 \leq Ra \leq 1$ 。 \bar{n}_{rand} 为随机游泳方向的单位向量。

$Ab_{Sw} = K_{Sw} \cdot L + C_{Sw}$ 为游泳能力。 L 为个体全长, K_{Sw} , C_{Sw} 为与游泳能力有关的参数。

$Fi = (Fi_T^{r_{FiT}} \cdot r_{ZF})^{\frac{1}{r_{FiT}+1}}$ 为个体在相应环境中的适合度。

$$Fi_T = \begin{cases} e^{-r_{FiT1}(T-T_{Opt})} & T \geq T_{Opt} \\ e^{r_{FiT2}(T-T_{Opt})} & T < T_{Opt} \end{cases} \quad \text{为温度对适合度的影响。 } T_{Opt} \text{ 为最适温度。}$$

r_{FiT1}, r_{FiT2} 为参数。

r_{FiT} 为权, 用来调节温度和食物密度的对适合度的相对重要性。

适合度是一个相对的概念, 一般指为生物在环境中生存和繁衍后代的能力。适合度尚未有公认的定义 (JARL GISKE, 1998; 聂海燕, 2005; 闫德龙, 2003)。本文构造的适合度函数结合了环境温度和食物密度。判断环境的适合度既能够指导鳊鱼获得更多食物, 利于当前的生存; 也能够指导鳊鱼进行洄游, 到达适当的场所产卵和越冬, 从而在生活史水平上表达了适合度。

2.2.5 产卵的条件和过程

陈介康 (1978)、李富国 (1987)、朱德山 (1990) 等研究了黄海鳊鱼的生殖习性。不同的产卵场中鳊鱼的产卵行为是不同的, 但 DNA 分析表明黄海鳊鱼自然群体属于同一个群体, 没有群体之间的遗传分化 (郭天慧, 2002), 因此一定有复杂的原因影响了鳊鱼的产卵行为, 但黄海鳊鱼在个体水平上的产卵过程尚没有相关报道。所以本文只好对此作一些简化。

当下列条件全部满足时个体产卵: 第一, 当前时间为产卵季节 (5 月 15 日 ~ 9 月 15 日); 第二, 个体在产卵场 (北纬 35° 以北); 第三, 个体全长达到一定标准 (8cm) 并且相对丰满度超过一个阈值 (Th_{Sp}); 第四, 如果在同一个产卵季节已经产过卵, 距上次产卵有足够的间隔 (15 天)。个体一次产出的能够孵化的卵数由下式计算:

$$Num_{Egg} = Ra_{hat} \cdot W \cdot Ra_{Egg} / W_{Egg} \quad (2-24)$$

产卵前后体重的变化为：

$$\Delta W = W \cdot Ra_{Egg} \quad (2-25)$$

其中， Ra_{Egg} ，一次产卵的卵重占体重的比例。 W_{Egg} ，单个卵重。 Ra_{hat} 为孵化率。

前人的研究提供了鳊鱼怀卵量的经验公式，但怀卵量并不就是一次产卵量，所以没有使用那些公式，而是使用了一个较为简单的参数 Ra_{Egg} ，这以参数在第三章中另有讨论。

2.2.6 鳊鱼个体的死亡

模型中有五种原因导致个体死亡：表型异常死亡、饿死、冻死、达到预定寿命死亡和捕捞死亡。一个个体的基准全长用下面函数计算（朱德山，1990）：

$$L_S = 16.3 \left(1 - e^{-0.8(Age+0.2)} \right) \quad (2-26)$$

当个体的长度在 $\mu_1 L_S \sim \mu_2 L_S$ 被认为是正常的，否则认为是异常的并强迫其死亡。强迫死亡实际上是对各种复杂原因导致死亡的简化，如疾病、其它生物的捕食等。由于当前基础研究的不足，这些因素本文不能详细讨论。

根据朱德山（1990）的调查取 $\mu_1 = 0.8$ ， $\mu_2 = 1.2$ ，详见附录。

如果个体的体重和其历史最高体重的比值降低到某一阈值（ Th_{st} ），这个个体就会饿死。当环境温度低于个体的耐受温度（ Th_{Tem} ），个体就会冻死（马绍赛，1989；朱德山，1990）。最后，个体的寿命到了预定的寿命也会死亡。

2.2.7 卵的孵化

鳊鱼卵产出后两三天内即可孵化，之后经历仔鱼期、稚鱼期、幼鱼期到达成年（阮洪超，1984）。为了简化模型，从45天幼鱼开始模拟，省略之前状态的演变。即卵在产出45天时直接孵化出幼鱼。孵化出的幼鱼具有相同的全长和体重。

2.3 基因方法的引进

IBM 模型强调个体的差异和环境的异质，并且认为考虑这些因素模型会产生新的性质，这就是所谓的浮现性质（emergent properties）。个体的差异不仅仅是表型（外在特征）上的差异，例如全长体重的差异，运动能力的差异，产卵量的差异等等，也包括（甚至更重要）个体内禀的差异，也即基因的差异，从生物学角度说，是个体的基因和环境共同决定了个体的表型。

2.3.1 基因的定义

生物学上的基因即 DNA 的某些片段，特定的基因决定着特定蛋白质的合成，并进而决定有机体的某些性状和功能。因为在生物的生长过程中，细胞发生基因突变的概率很小，并且个别细胞的基因突变基本不影响生物的性状，所以可以认为生物个体的基因终生不变。高等生物一般采用有性繁殖，有性繁殖加上性细胞的基因突变使得每个个体的基因是不同的。

我们直接关心和观测到的是生物个体的表型，在以往的研究中积累了大量的数据和经验公式，如前所述。这些公式描述了个体身体的状态和发展规律，在这些公式中存在许多变量和参数。有些参数适用于个体的一生并且个体之间存在差异。把这些参数类比于基因，定义为“模型基因”，在本文中简称“基因”。生物学意义上的基因称为“生物学基因”。

在这些经验公式中有一些参数是随个体年龄、状态或季节变化的，例如

$$P = \phi(a, b, c, Age),$$

其中， P 为经验公式中参数； Age 为年龄； a 、 b 、 c 为用来确定 P 的参数， a 、 b 、 c 终生不变，符合对基因终生不变性的要求，定义为基因， P 定义为“半基因”，由基因和年龄（或状态、季节）随时更新。模型中 ϕ 取为自变量的分段连续线型函数。

模型中，另有一些参数是属于整个种群的，这样做是为了模型的稳定，如果把所有用到的参数都归入基因，则个体变异时可变因素增加而可利用的约束条件有限，不利于驯化出稳定的、符合实际的种群。其中有些参数前人已经研

究的较为详细，因此本文不再进一步讨论。另一些则设置几个层次进行测试，并从中选出一个作为基准。

以下对方程中参数进行总结：

- 1, 直接归入基因的参数有： K_{TFC} , K_{TFR} , K_{Fi} , K_{Sw} , C_{Sw} , Ra_{Egg} , Th_{Sp} , r_{FiT} , r_{FiT1} , r_{FiT2} 。
- 2, 需要更新的半基因有： K_{ZF} , Con_{FMax} , Res_{FBT0} , T_{Opt} 。
- 3, 种群参数有： T_0 , λ , γ_1 , γ_2 , μ_1 , μ_2 , W_{Egg} , Ra_{hat} , Ra_{NZ} , Ra_{NF} , r_{AsF} , κ , γ , Th_{St} , Th_{Tem} 。

2.3.2 基因的遗传和变异

遗传和变异是生物学基因的基本特征，遗传保持了物种的稳定，变异使生物进化，保证了物种对环境的适应。模型基因也具有这两个特征，鳃鱼本来是有性繁殖，但为了简化模型，改用无性繁殖，后代基因自母体继承，并且有某种程度的突变。

在模型中，有两个地方存在基因的突变。第一，程序运行开始，初始化一个模板鳃鱼，然后复制一批，复制后使每一个个体基因突变，形成原始的种群。另一个是在生殖过程中，后代的基因自母体继承，继承后使之突变。

个体基因的突变是随机的，所以不是每一个个体都能适应环境生存下来并生产后代。逐步更新个体的表型，使表型异常者死亡，通过竞争，部分个体饿死。劣势基因携带者不能或产生较少的后代，而优秀的或适合环境的基因携带者得到繁衍，这一过程称为种群的驯化。

在生殖时，大部分后代的大部分基因只有很小的突变率，只有小部分具有较大的突变率。某个基因突变时：

$$P' = P \cdot (1 + Abe) \quad (2-27)$$

其中，

P 为任意基因， P' 为突变后的基因。

$Abe = Abe_{Max} \cdot e^{\ln 0.5 \left(\frac{x}{Fre_{Abe}} \right)^2}$ 为突变率。 x 为在区间 $[-0.5, 0.5]$ 上均匀分布的随机数。 Abe_{Max} 为最大突变率。 Fre_{Abe} 为突变频率。

大的基因突变率和突变频率有利于形成一个性状多样的群体，在这样的群体中存在能够适应环境的个体的可能性大，但个体间的差别过于大，则看起来不象一个种群。相反，在小的基因突变率和突变频率下运行一段时间后，经过生存和生殖选择，优秀的（或适应环境的）基因得以流传，其他则被淘汰，模型中诸个体的差别不是很大，看起来更像是一个种群。

2.3.3 引进基因的好处

(1) 模拟了生物的进化，尽管进化的速度不易掌握，但能够模拟进化的机制和进化的方向。(2) 虽然在以往的研究中积累了大量的数据，并形成了一些经验公式，但这些都是具体的，而非普适的，公式中的参数因时因地而异，所以模型就很难得到一套完整准确的参数。基因的进化解决了这一问题，初始种群中个体的基因不必作过多精细的安排，经过一段时间的训练，不适应环境的个体被淘汰，留下来的形成了适应环境的种群。

2.4 模型流程简要说明

要实现以上描述的模型需要编写计算机程序，程序流程如图 2.7 所示。如 1.2 节所述，采用面向对象的思想比较容易实现基于个体发育的生态模型。所以使用了功能强大的支持面向对象程序设计的 C++ 语言编写程序。

在面向对象编程中所谓的对象就是一个事物，这个对象具有的静态特征称为属性，动态特征称为行为。任何一个对象都要有这两个要素，它能根据外界的信息进行相应的操作。在 C++ 中这两个要素对应于对象的数据和函数。通过继承和组合，简单的对象可以构成复杂的对象。

程序首先定义环境、鲢鱼和鱼卵容器。所谓容器就是可以容纳其它对象的对象，其函数可以对容纳其中的对象进行一定的操作，如增加、删除、修改等，这些操作的设置随不同的设计目的而异。

环境容器包含一个网格、若干参数和函数。参数包括网格中单元数目、物理环境有关参数、浮游生物的生理活动参数等。函数有温度的更新（每天从文件中读取一次）、光辐射更新、浮游植物的生长、浮游动物的生长等。网格包含一个单元数组和对其中数据存取的函数。单元的数据除了包含基本的几何数据外还包含营养盐浓度、浮游植物、浮游动物。

鳀鱼容器包含一个鳀鱼的链表和插入、删除、存取其中数据的函数。鳀鱼容器使用链表是因为模型中鳀鱼个体的数目随时在变动，链表结构对其中对象数目的变化适应性强。鳀鱼中包含的数据分为两类：一类是基因数据；另一类是表型数据。函数主要有基因变异函数和各种生理活动函数，生理活动如摄食、基本代谢、游泳、产卵、死亡等。

鱼卵容器和鳀鱼容器类似。卵（对象）的数据有被产出时间，空间位置、基因数据。函数只有一个孵化函数。

除此之外，程序中还有一些其它参数和函数，如一个模型个体代表的生物个体数 Num_{MB} 、最大突变率 Abe_{Max} 、突变频率 Fre_{Abe} 、捕捞面积 A_{Fs} 、捕捞效率 E_{Fs} 等参数。函数如温度场的插值函数、渔业活动函数、用于计算的 Runge-Kutta 函数和一些统计、输入输出函数等。

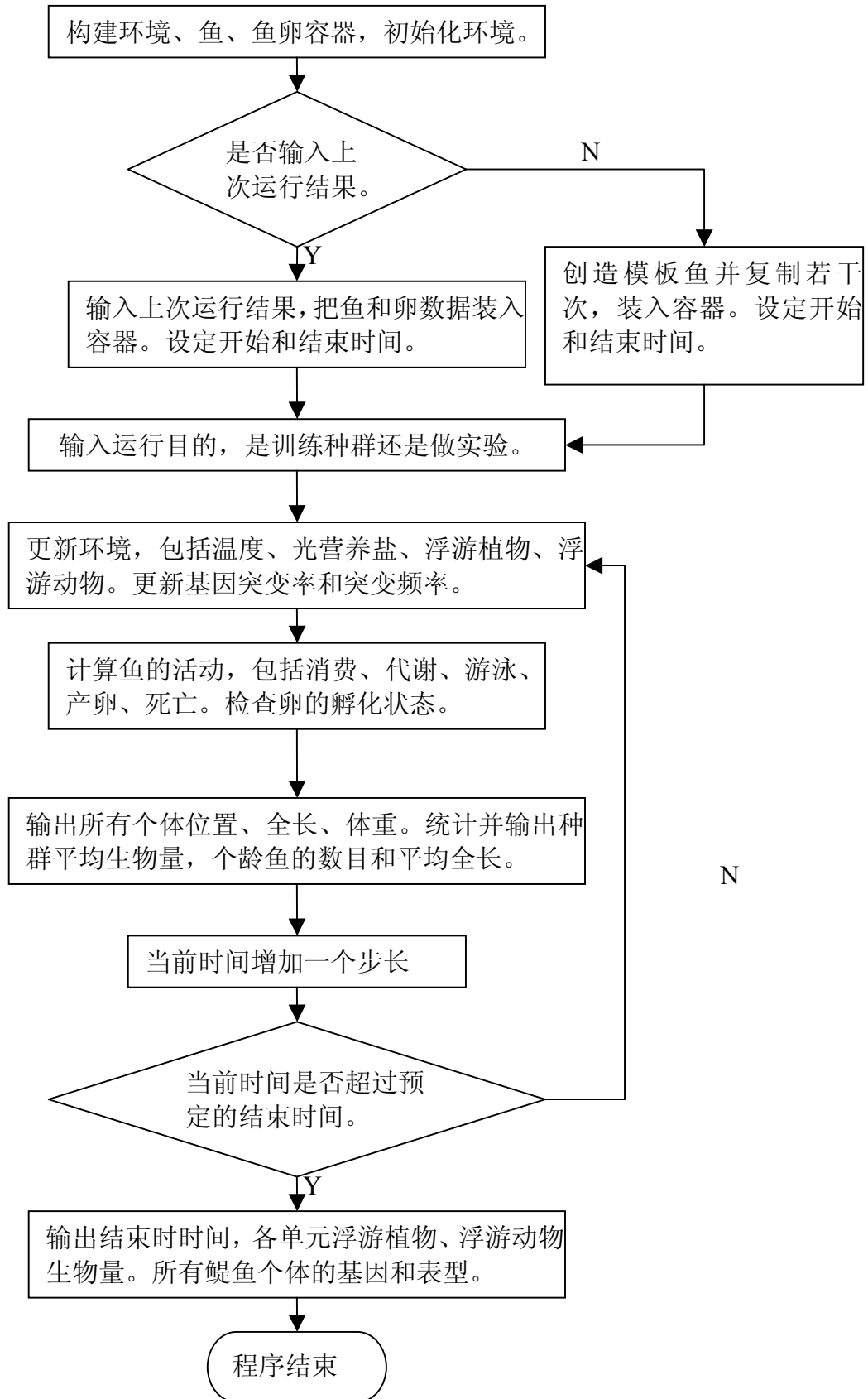


图 2.7 程序流程

第3章 模型参数的调整

3.1 鳊鱼种群的驯化过程

在使用模型做相关实验时，必须先驯化好一个种群。这个种群能够在正常环境中稳定的存在和繁衍。一个原始种群，在较为苛刻的约束下可能不会生存和繁衍，所以这一阶段的主要工作不是侧重于“驯化”，而是侧重于“培养”，采取各种措施使这一种群能够在环境中生存。具体的办法有放宽因表异常而强迫死亡的条件，使个体能忍耐更大的温度范围，扩大产卵场，提高孵化率。然后由“培养”逐渐转化为“驯化”，即在保证种群能够存在的情况下，逐步加强各种约束。

驯化不必在一次运行中完成，可以较为随意的设定运行年数。每次程序运行结束后，查看驯化过程和结果。根据种群的生存状态调整约束条件，再次运行，选择“输入上次结果”就会从保存的文件中读入上次运行结束时环境和鳊鱼种群的状态，继续驯化。约束条件达到预定目标而种群仍然稳定存在时即可结束驯化。

在种群驯化之初宜使用较大的突变率和突变频率，随着驯化的进行，采用较小的突变率和突变频率。实际驯化过程为：

第一次运行1年，一个模型个体代表的生物个体数 $Num_{MB} = 1.0 \times 10^7$ ；最大突变率 $Abe_{Max} = 0.5$ ，突变频率 $Fre_{Abe} = 0.3$ ；产卵场为整个计算域；饥饿不可逆转点取 $Th_{St} = 0.3$ ；孵化率 $Ra_{hat} = 5.0 \times 10^{-3}$ ；强迫死亡条件参数 $\mu_1 = 0.8$ ， $\mu_2 = 1.2$ （在整个驯化过程中，此条件没有放宽，其确定见附录1）。模板个体基因见表3-1，其它种群参数见表3-2。

在其后数次的训练中，逐步调整 Th_{St} 至预选值（见表3-3），产卵场暂时不变。在这一过程中如果存活的个体数太少（冬季只有几个或几十个），则调高孵化率；反之，如果个体数不少（如冬季有数千个），则减小孵化率。当 Th_{St} 为预选值， Ra_{hat} 不变而每年平均个体数持续的增大时，调高 Num_{MB} ，最后调定的

$$Num_{MB} = 1.0 \times 10^8。$$

逐步调节产卵场，使其逼近预定产卵场。在这一过程中也需要根据个体的多少调整孵化率。当产卵场调整为预定产卵场，种群都能生存时，进入下一步。

在前面的驯化中，最大突变率和突变频率都较大，这时大多数的后代不能适应环境，所以较高的孵化率才能保证后代中存在足够数量的适应环境者。逐步减小最大突变率和突变频率，最后形成的种群 $Abe_{Max} = 0.123$ ，

$Fre_{Abe} = 0.0375$ 。稳定以后逐步调整 Ra_{hat} 至预选值（见表 3-3）

表 3-1 鳃鱼基因

参数	说明	值
K_{TFC}	摄食温度系数	7.0×10^{-2}
K_{TFR}	代谢温度系数	7.0×10^{-2}
K_{Fi}	与游泳有关的参数	$1.0 \times 10^{-11} (m^{-1})$
K_{Fi}		$5.0 (s^{-1})$
C_{Sw}		$0.1 (m/s)$
r_{FiT}	与适合度有关参数	1.1
r_{FiT1}		7.0×10^{-2}
r_{FiT2}		14.0
Ra_{Egg}	每批卵占体重的比值	3.0×10^{-2}
Th_{Sp}	与产卵有关的丰满度阈值	0.85
$K_{ZF}(1) \sim K_{ZF}(5)$	消费半饱和常数	1.0, 1.0, 1.0, 1.0, 1.0 (mg/l)
$Con_{FMax}(1) \sim Con_{FMax}(5)$	基准温度下的最大消费率	$1.0 \times 10^{-6}, 7.0 \times 10^{-7}, 7.0 \times 10^{-7},$
$Res_{FBT0}(1) \sim Res_{FBT0}(5)$	基准温度下的基础代谢率	$8.0 \times 10^{-8}, 8.0 \times 10^{-8}, 8.0 \times 10^{-8},$
$T_{Opt}(1) \sim$	每月的 1 日最适温度。	$12^{\circ}C$

表 3-2 鳃鱼种群参数

参数	说明	值
T_0	基准温度	10℃
λ	与游泳代谢有关的参数	4.0×10^{-7} , 5.0×10^{-7} , 6.0×10^{-7}
γ_2		2.0
γ_2		3.0
μ_1	定义表型异常的参数	0.8
μ_1		1.2
W_{Egg}	每个卵的重量	2.0×10^{-4} (g)
Ra_{Hat}	孵化率, 在本模型中, 指 45 天幼 鱼和卵数目的比值	1.0×10^{-3} , 1.5×10^{-3} , 2.0×10^{-3}
Ra_{NZ}	浮游动物(湿)含氮率	1.5×10^{-2}
Ra_{NF}	鳃鱼(湿)含氮率	2.9×10^{-2}
r_{AF}	鳃鱼同化率	0.8
κ	全长体重关系方程中参数	5.97
γ		0.324
Th_{St}	饥饿不可逆转点	0.4, 0.5, 0.6
Th_{Tem}	耐受温度下界	8.0℃
$Len(1) \sim Len(5)$	全长分界点	3.7, 4.5, 6.0, 12.0, 17.0(cm)

注: Th_{St} , Ra_{Hat} 和 λ 的值在 3.2 节中确定

3.2 几个重要参数的调整

模型中使用了大量的参数, 其中 NPZ 模型的参数大部分来源与相关文献, 个别做了调整, 参见第二章。鳃鱼部分参数如前所述, 其中一部分为基因, 这一部分无需仔细考虑, 只需给出一个初始模板的基因, 而最终鳃鱼种群中个体的基因并不依赖于初始模板的基因。模板的基因见表 3-1。另一部分参数为半基因, 可由基因得到更新。第三部分为种群参数, 其中有些前人已经做了较为

详尽研究，所以不再讨论，只就其中三个参数分设置三个水平进行测试，从中选出最适当的值。这三个参数分别为孵化率 Ra_{hat} ，饥饿不可逆转点 Th_{St} ，游泳代谢参数 λ 。这三个参数分别测试的值见表 3-3。测试参数前已经使用预选值驯化了种群，如 3.1 节所述。驯化好种群以后逐个测试参数，一个参数测试后即选用选定值代替预选值进行下一个参数的测试。

确定最终选定值的原则是使种群的特征值（例如生物量）保持稳定。这样是为了能够在下一步的实验中更容易寻找出规律。取舍的依据不是种群特征值标准差的大小，而是依据其在整个过程中的周期性是否明显及其变化趋势。因为驯化过程物理环境没有年际变化，所以在测试种群参数时，能使生物特征值以年为周期者为首选，这样容易在今后的实验中观察有年际变化的物理环境对生物的影响。

表 3-3 几个种群参数的测试

参数	预选值	测试值	平均生物量	平均生物量	最终选定值
Ra_{hat}	1.5×10^{-3}	1.0×10^{-3}	0.0728		
		1.5×10^{-3}	0.0793	0.1311	1.5×10^{-3}
		2.0×10^{-3}	0.0780		
Th_{St}	0.5	0.4	0.0808		
		0.5	0.0777	0.1802	0.6
		0.6	0.0802		
λ	5.0×10^{-7}	4.0×10^{-7}	0.833		
		5.0×10^{-7}	0.819	0.2015	5.0×10^{-7}
		6.0×10^{-7}	0.767		

模型是高度非线性的，种群特征值不会有严格的周期性，所以判断基本上借助于直观。图 3.2~3.4 为测试结果。

由图 3.1 可知，图 3.1b 和 3.1c 较图 3.1a 周期性更明显，尤其是最后几年（386~390 年）。在规律性差别不大的情况下，为了减小计算量确定 $Ra_{hat} = 1.5 \times 10^{-3}$ （图 3.1b）为选定值。

由图 3.2a、b、c 可以看到，生物量出现了“大小年”现象，每 2~4 年，就会出现一个生物量的高值，说明生物量除了年周期外还叠加了一个 2~4 年的周期。但 c 与 a 和 b 稍有不同，c 中生物量的高值在减小，而 a 和 b 则没有减

小的趋势。所以选 $Th_{St}=0.6$ （图 3.2c）为选定值。

由图 3.3，图 3.3b 很明显比其它两个周期性好。所以选 $\lambda=5.0\times10^{-7}$ （图 3.3b）为选定值。

表 3-3 列出了平均生物量对这三个参数的敏感性。可见平均生物量对孵化率的变化不是很敏感。这是因为，鳃鱼生物量受浮游动物供应量制约。孵化率大则孵出的幼鱼数量多，在浮游动物供应量一定时每个个体占有的食物量减少，导致幼鱼死亡率提高，能够成年的个体数目变化不大，而初始阶段幼鱼总生物量不大，其数量的改变对于整个种群生物量影响也不大。平均生物量对游泳代谢参数 λ 的敏感性稍大，这是因为 λ 直接影响所有个体体重的变化。在其它参数不变时， λ 增大会导致生物量的减小。 Th_{St} 对平均生物量的影响要复杂一些。 Th_{St} 大，对于具体的个体来说不利于度过暂时的食物缺乏期，但 Th_{St} 又不能太小，因为一部分个体的饿死有利剩余个体的生存，从而有利于整个种群。

总的来说生物量对这三个参数不是太敏感（在选定值附近）。所以这三个参数数值在一定范围内的改变不会对模拟结果造成根本的影响。这是因为种群是模拟自然选择过程驯化出来的，具有较强的适应性。

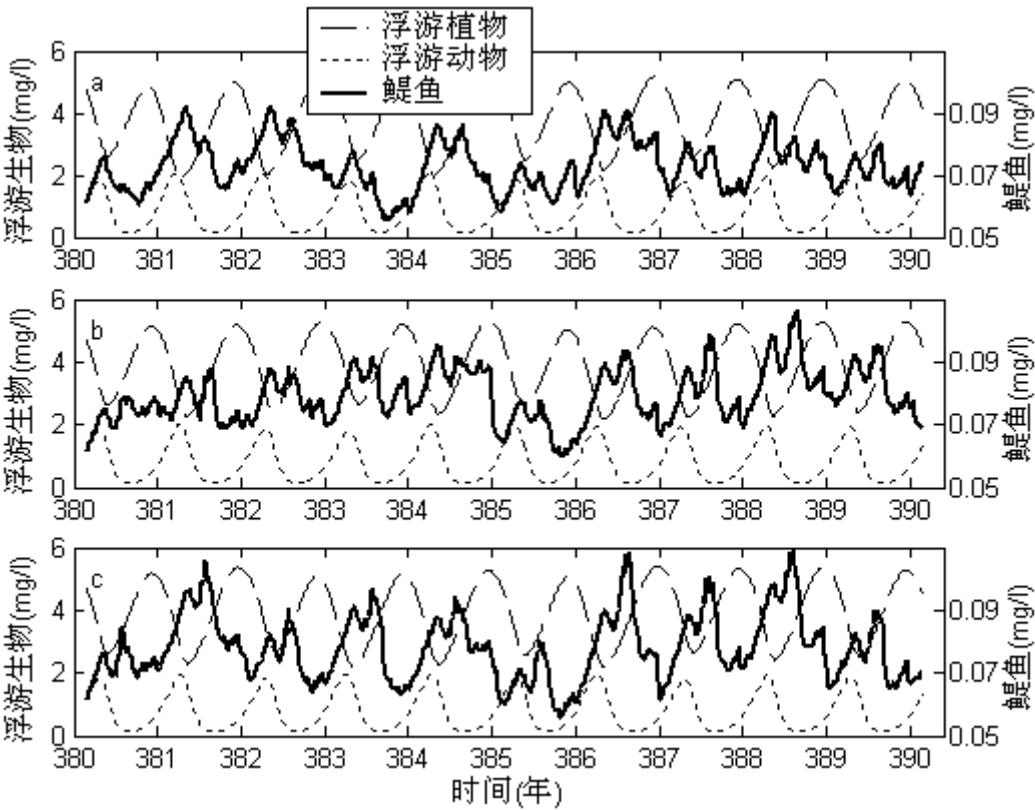


图 3.1 卵孵化率 Ra_{hat} 的测试。 Ra_{hat} 值分别为： a(1.0×10^{-3}), b(1.0×10^{-3}), c(1.0×10^{-3})。

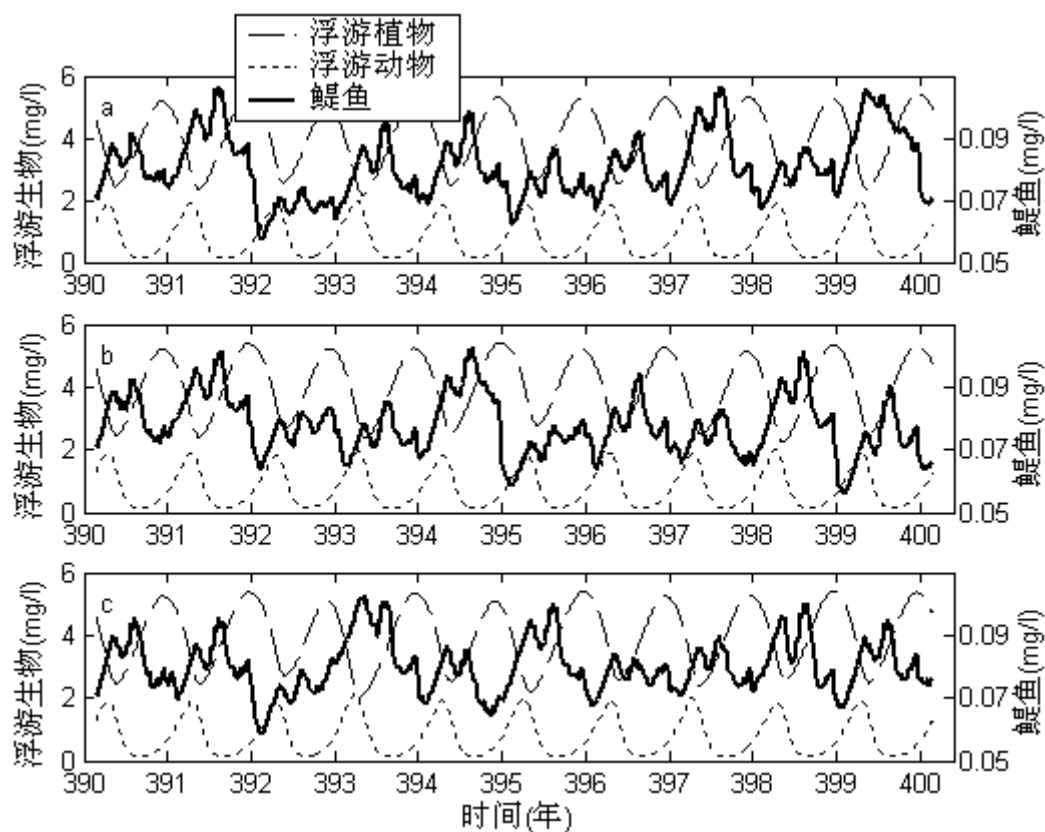


图 3.2 饥饿不可逆转点 Th_{Si} 的测试, Th_{Si} 值分别为: a(0.4), b(0.5), c(0.6)。

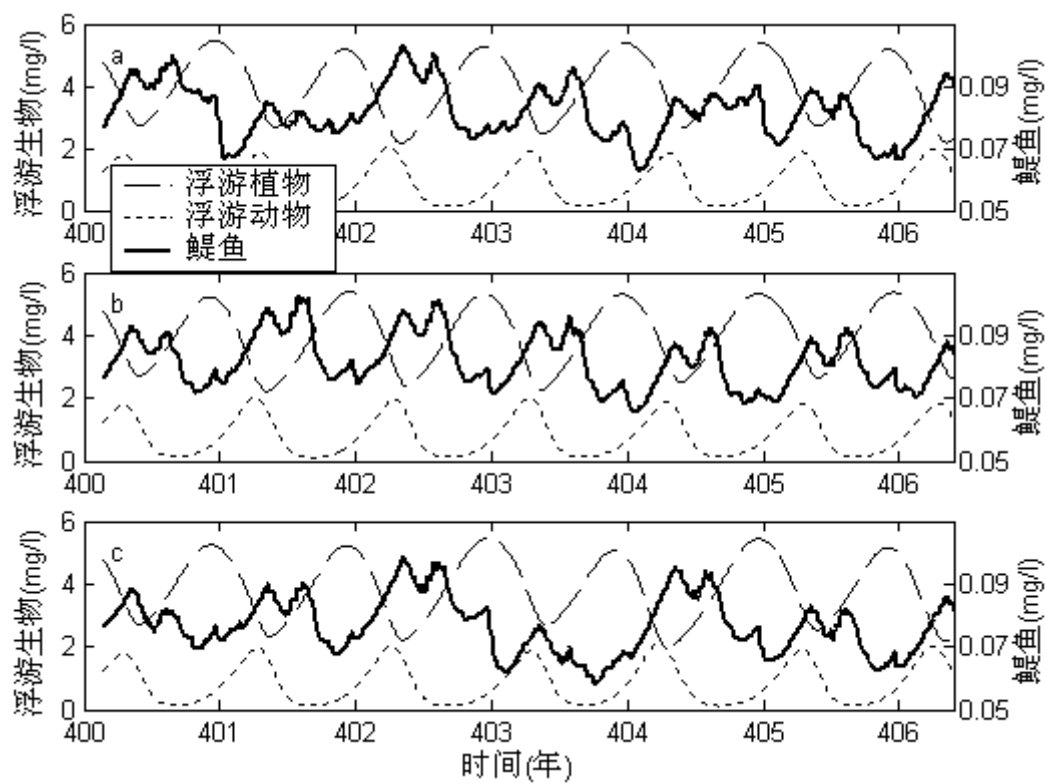


图 3.3 游泳消耗参数 λ 的测试, λ 值分别为: a(4.0×10^{-7}), b(5.0×10^{-7}), c(6.0×10^{-7})。

3.3 模拟结果分析

3.3.1 鳀鱼和浮游生物的生物量

由图 3.4 可知, 在外强迫(光、温度、营养盐通量)没有年际变化的情况下。包括浮游植物、浮游动物和鳀鱼的生态系统的生物量存在年周期的波动; 同时由于模型是一个复杂的非线性系统, 并且引进了随机的因素, 所以生态系统中的生物量也并非严格的周期函数, 其中存在随机和混沌。浮游动物生物量波动的相位比浮游植物超前约 $1/4$ 个周期, 鳀鱼生物量波动的相位比浮游动物又超前约 $1/8$ 个周期, 这体现了它们之间的摄食关系, 是符合常识的。

导致鳀鱼生物量的变化的原因有: 产卵减少鳀鱼的生物量、鱼卵的孵化和幼鱼的生长使鳀鱼生物量有个短暂的上升、幼鳀因食物缺乏大量死亡引起生物量下降、随着鳀鱼生物量下降, 浮游动物生物量回升, 充足的食物使鳀鱼继续生长, 秋冬季节鳀鱼在越冬洄游中消耗能量, 一些个体因消耗过多能量饿死, 一些来不及游至越冬场而冻死, 导致种群生物量减少。春季, 随着浮游动物量的增加, 食物充足, 鳀鱼生物量增加。

3.3.2 各龄鳀鱼的全长

各龄鱼的全长如图 3.4 所示, 模拟结果基本符合观测值(图 3.5)。

全长分布的模拟如图 3.6~3.9 所示。由图 3.6~3.8 可知(1) 11 月-翌年 5 月, 种群的全长分布存在两个峰, 第一个峰值较高, 第二个峰值较低, 随着时间推移, 峰缓慢向高端移动。(2) 6 月份, 在全长低端有了分布, 7 月份, 全长低端的峰值大大超过高端峰值, 8-10 月, 低端峰值下降, 并向高端移动。

薛利建(2005)等调查的浙江近海鳀鱼叉长分布月变化如图 3.9 所示, 与全长分布有很好的相关性。由图可以可知: (1) 12 月份全长分布存在三个峰, 第一个峰值较高, 基本对应于一龄内鱼; 第二个峰值稍低, 对应于一龄鱼; 第三个峰值很低。(2) 1 月份, 峰值不太明显, 为一个过渡期, 全长低端峰逐渐消失; 2 月, 高端峰形成。3-4 月, 随着时间的推移, 峰值向全长高端缓慢移动。(3) 5 月份, 在全长低端有了分布; 6-8 月, 在全长低端形成峰, 随着时间推移, 峰向高端移动。8

月份，全长低端仅遗留一个很小的峰。(4)9月份，在全长低端基本消失的峰又重新形成，这可能是因为游泳较快的较大个体移向外海索饵，而较小的个体则滞留在了近海，导致了全长低端峰形成。

在鳀鱼全长分布图上，峰的生成、移动和消失实际上就是鳀鱼种群产卵、卵的孵化和生长过程的体现。

模型基本上再现了观测到的现象。观测结果的第(4)个特征没有在模型结果中体现，可能是因为(1) 薛利建的观测仅在浙江近海（黄海西南和东海西北）进行。而模型模拟的是黄渤海鳀鱼种群。(2) 模型作了许多简化。

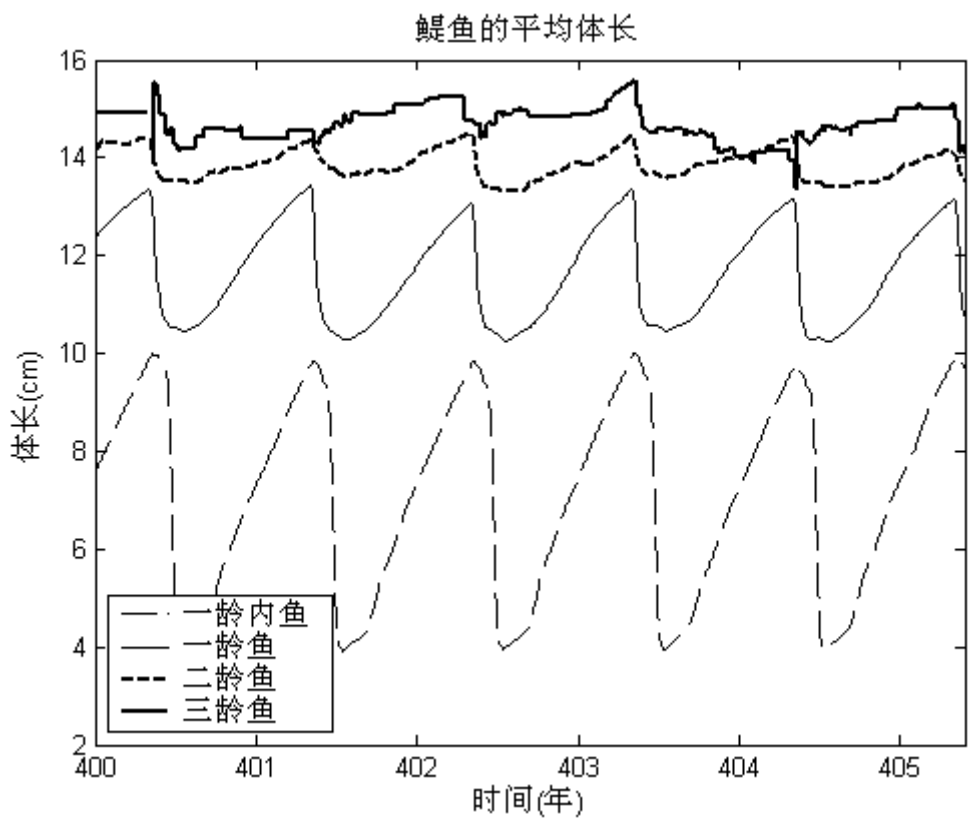


图 3.4 驯化好的鳀鱼种群各年龄的平均全长变化

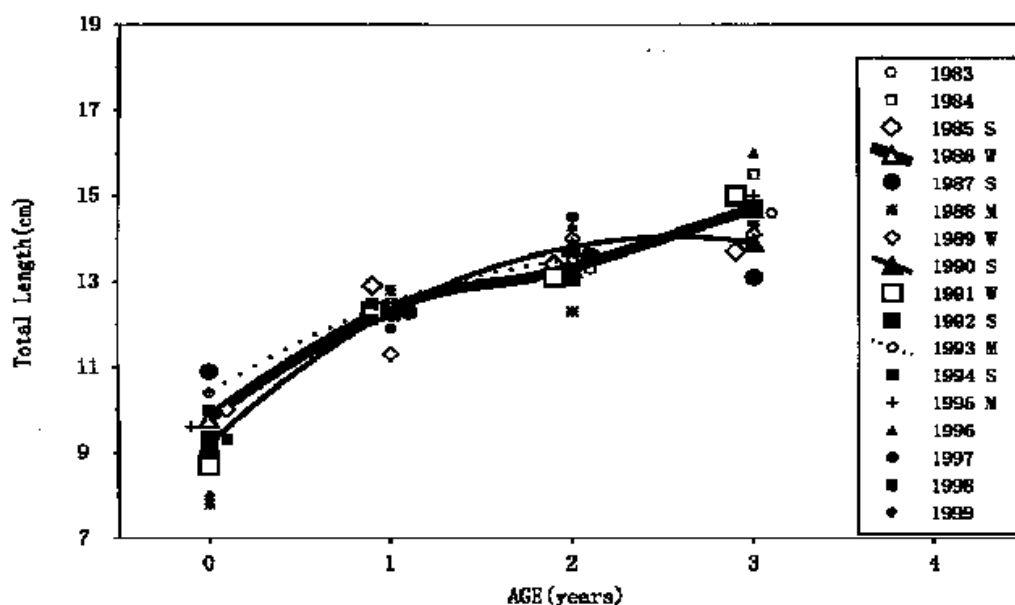


图 3.5 1983-1998 年黄海日本鳗鱼各年龄组的长度(Arne Johannessen, 2001)

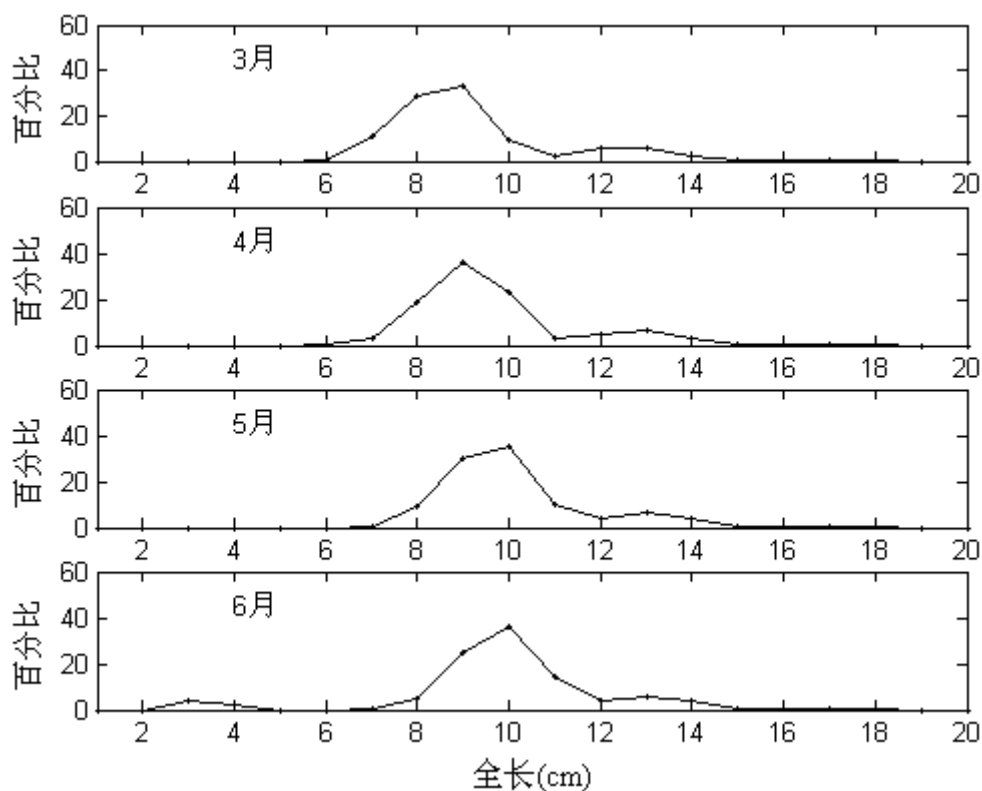


图 3.6 模型模拟的鳗鱼种群全长分布, 3~6 月。

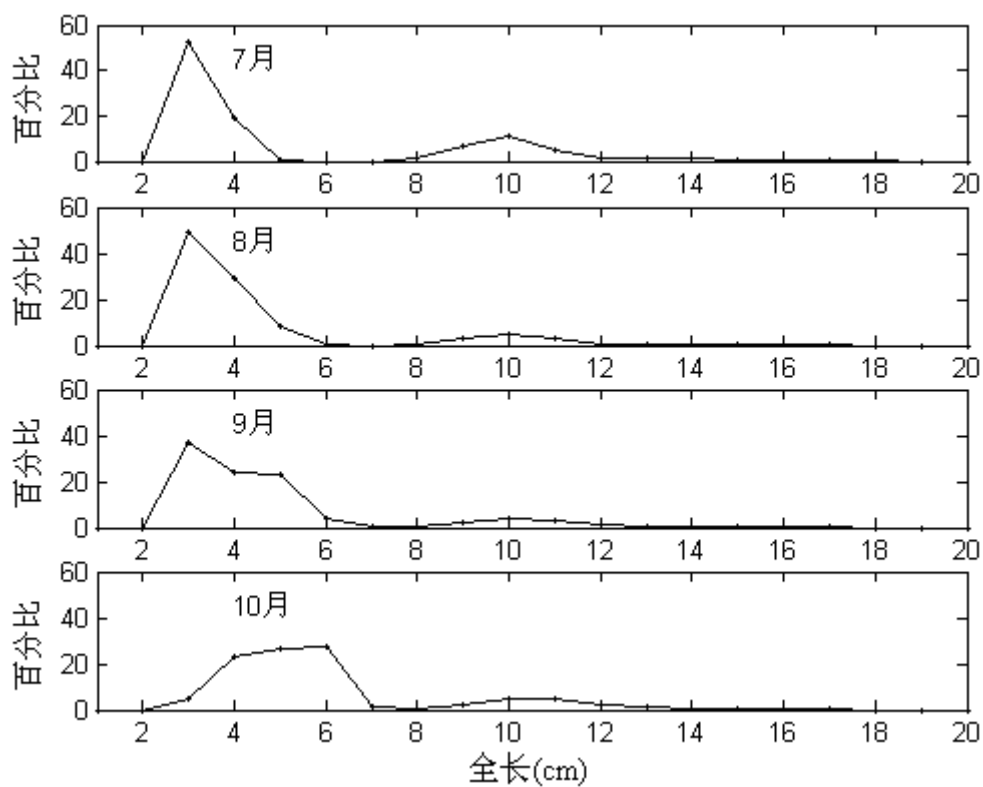


图 3.7 模型模拟的鳊鱼种群全长分布，7~8 月。

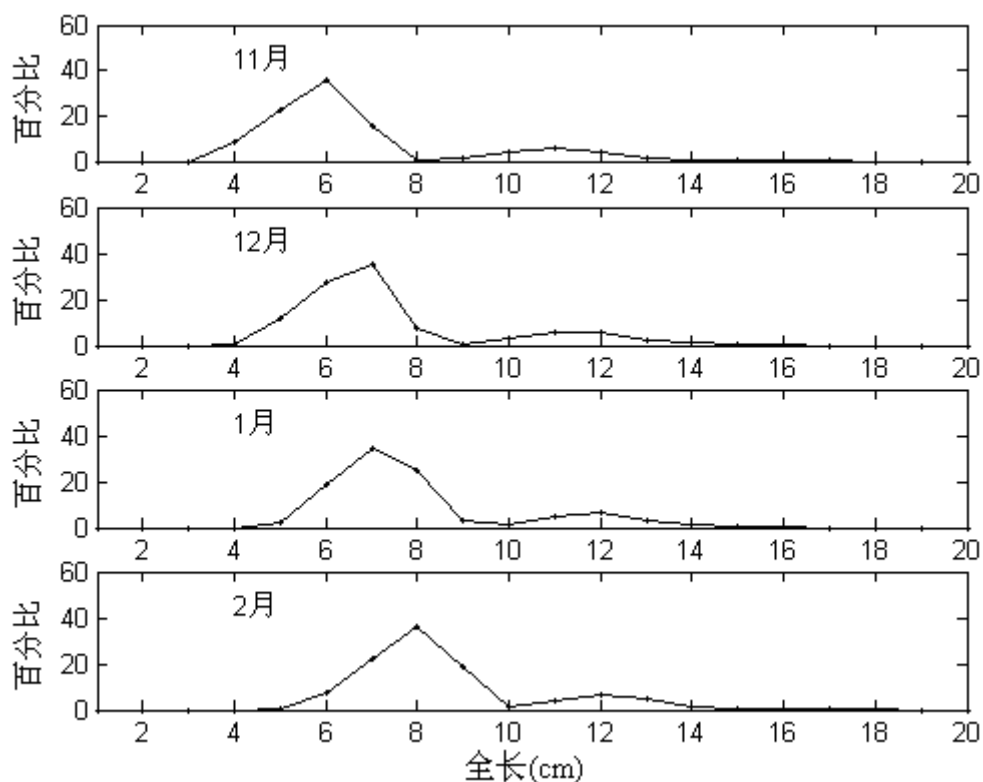


图 3.9 图 3.8 模型模拟的鳊鱼种群全长分布，12 月~翌年 2 月。

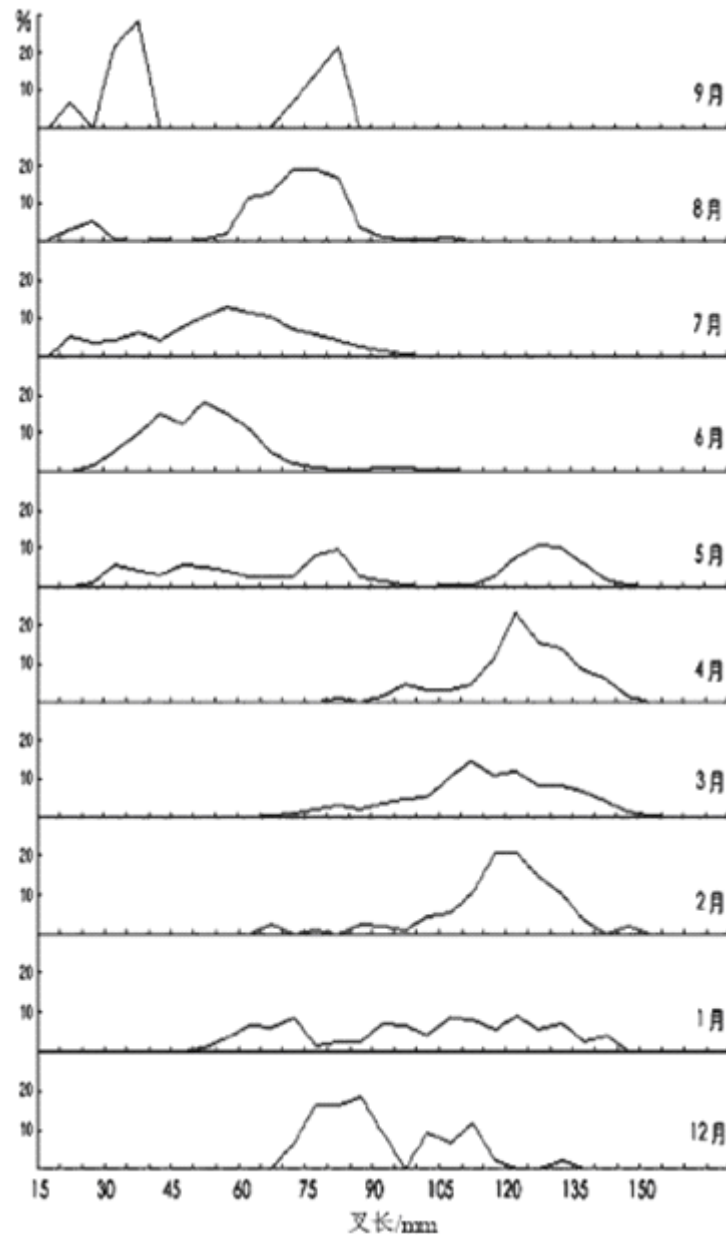


图 3.9 浙江近海鲈鱼叉长分布 (mm) 月变化 (薛利建, 2005)

3.3.3 鲈鱼种群的年龄结构

图 3.10a 和图 3.10b 分别为各龄鱼的数量百分比的模拟结果和观测结果 (朱德山, 1990), 图 3.10c 和图 3.10d 分别为各龄鱼生物量百分比的模拟结果和观测结果。两者数值上虽然有一些出入, 但基本趋势是一致的: 各龄数量百分比随着年龄的增大而减小, 各龄生物量百分比随着年龄的增大先增大再减小。

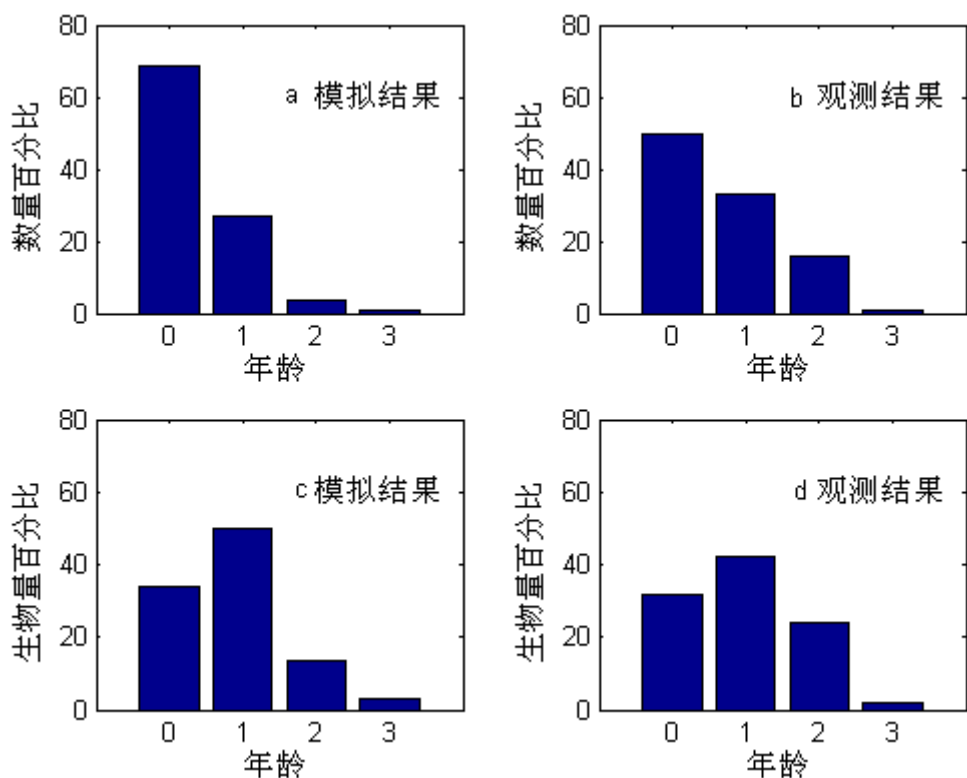


图 3.10 鳊鱼种群的年龄结构

3.3.4 鳊鱼种群空间分布

图 3.11 和图 3.12 为鳊鱼逐月典型日期的分布，每个点代表一个模型个体，点的大小代表个体的全长。图中有的地方由于鱼群过密，许多点重叠在了一起。每幅图的左下角标明日期。

如图 3.11 和 3.21 所示，秋冬季，鳊鱼能够越冬洄游。春夏季能够产卵洄游。产卵洄游和越冬洄游主要是在温度场的驱动下完成的。成年鱼和幼鱼再食物竞争的压力下能够向深水区索饵。

小结

综上所述，模型能够在一定程度再现鳊鱼的洄游，模拟鳊鱼、浮游动物、浮游植物生物量的变化态势，能够模拟种群内部年龄结构和全长分布的变化。因而使用此模型作相关数值实验，研究鳊鱼种群在外界强迫下的发展变化机理是可行的。当然模型还存在一些问题，其分布 32°N 到 34°N 之间有相当部分鳊鱼没有产卵洄游，这与实际情况不符，这在第 5 章另有讨论，种群内部结构与实际情况也有细节上的差别，但其变化趋势基本是一致的。

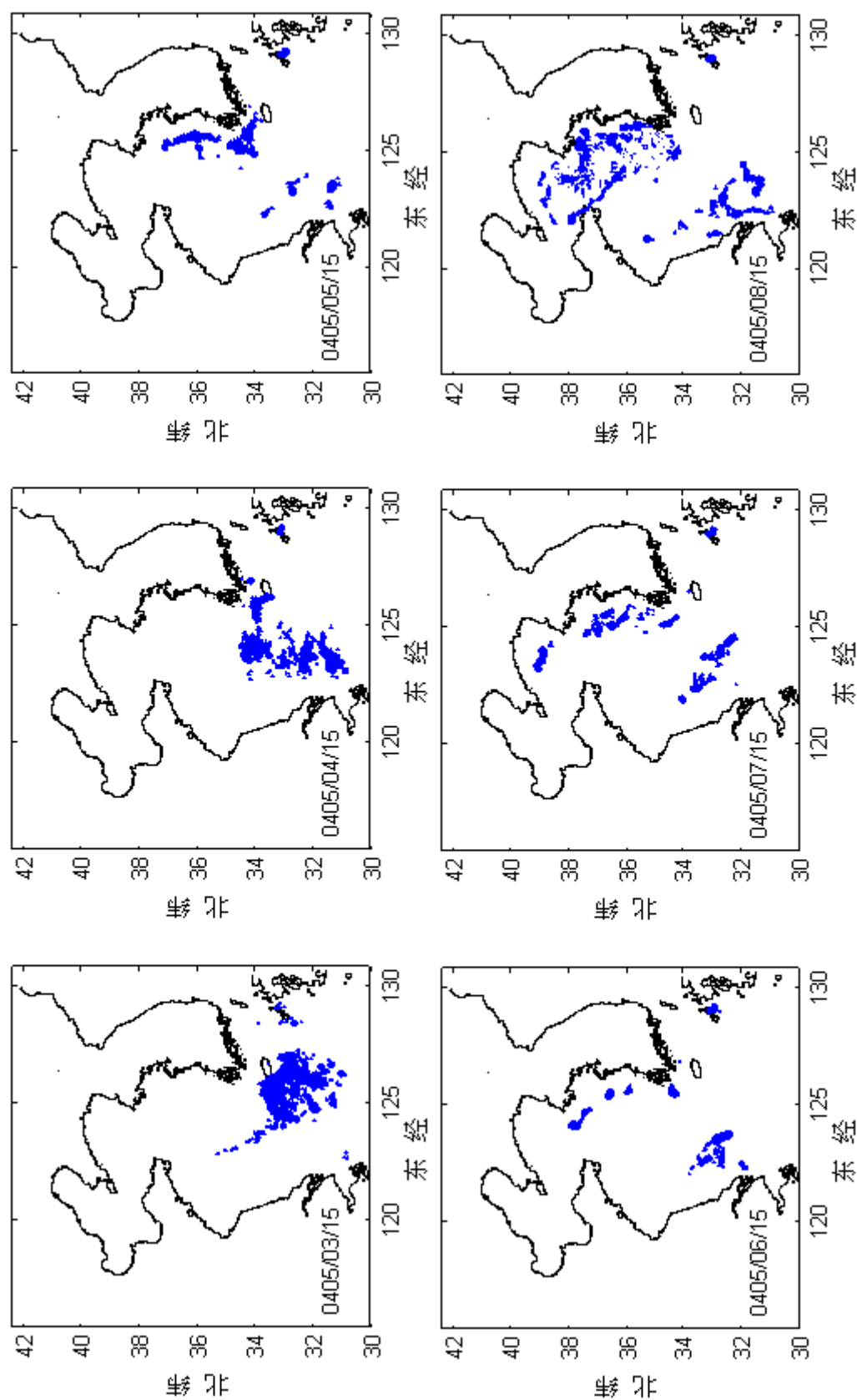


图 3.11 3~8 月鳗鱼的分布

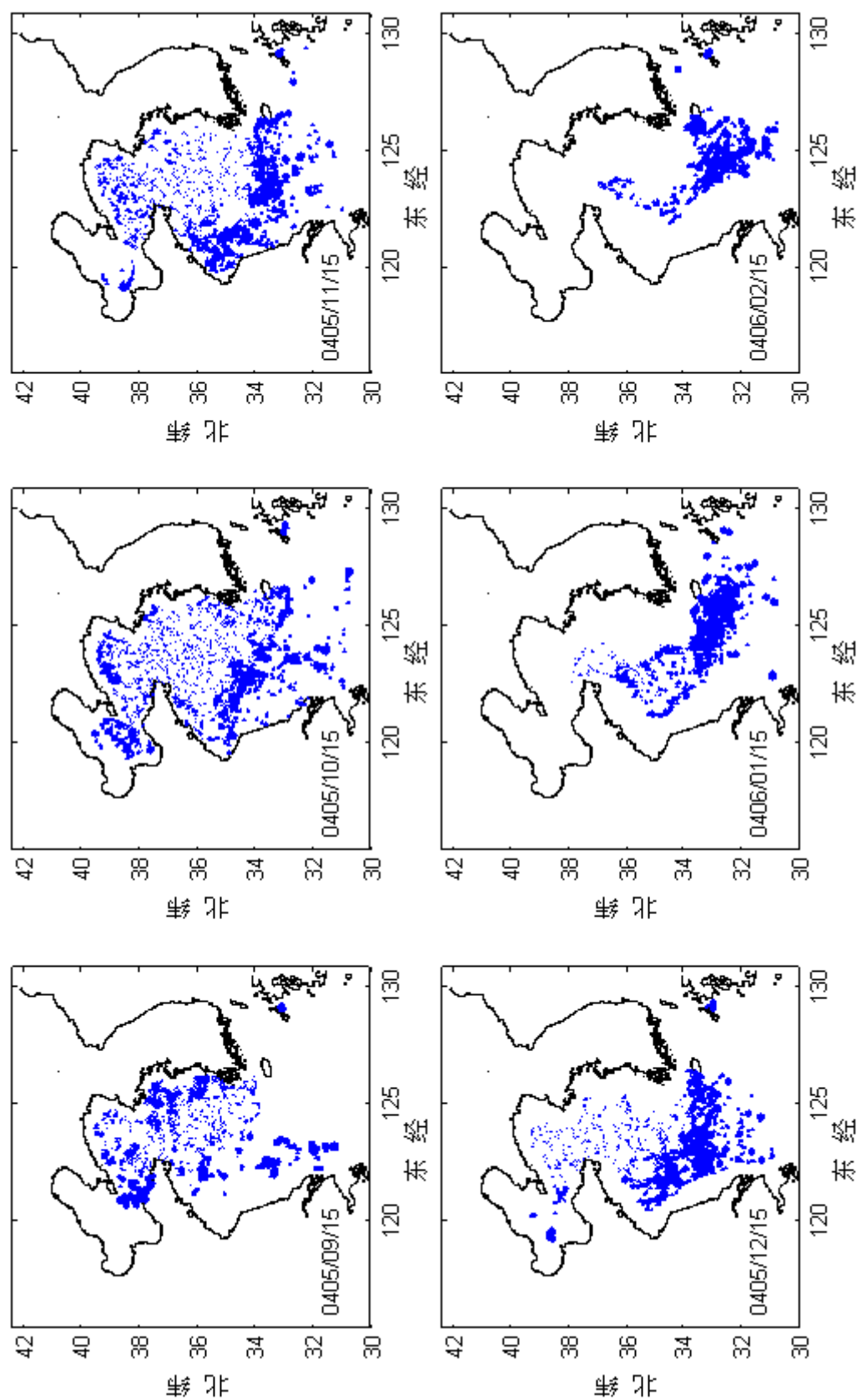


图 3.12 9 月~翌年 2 月鳀鱼的分布

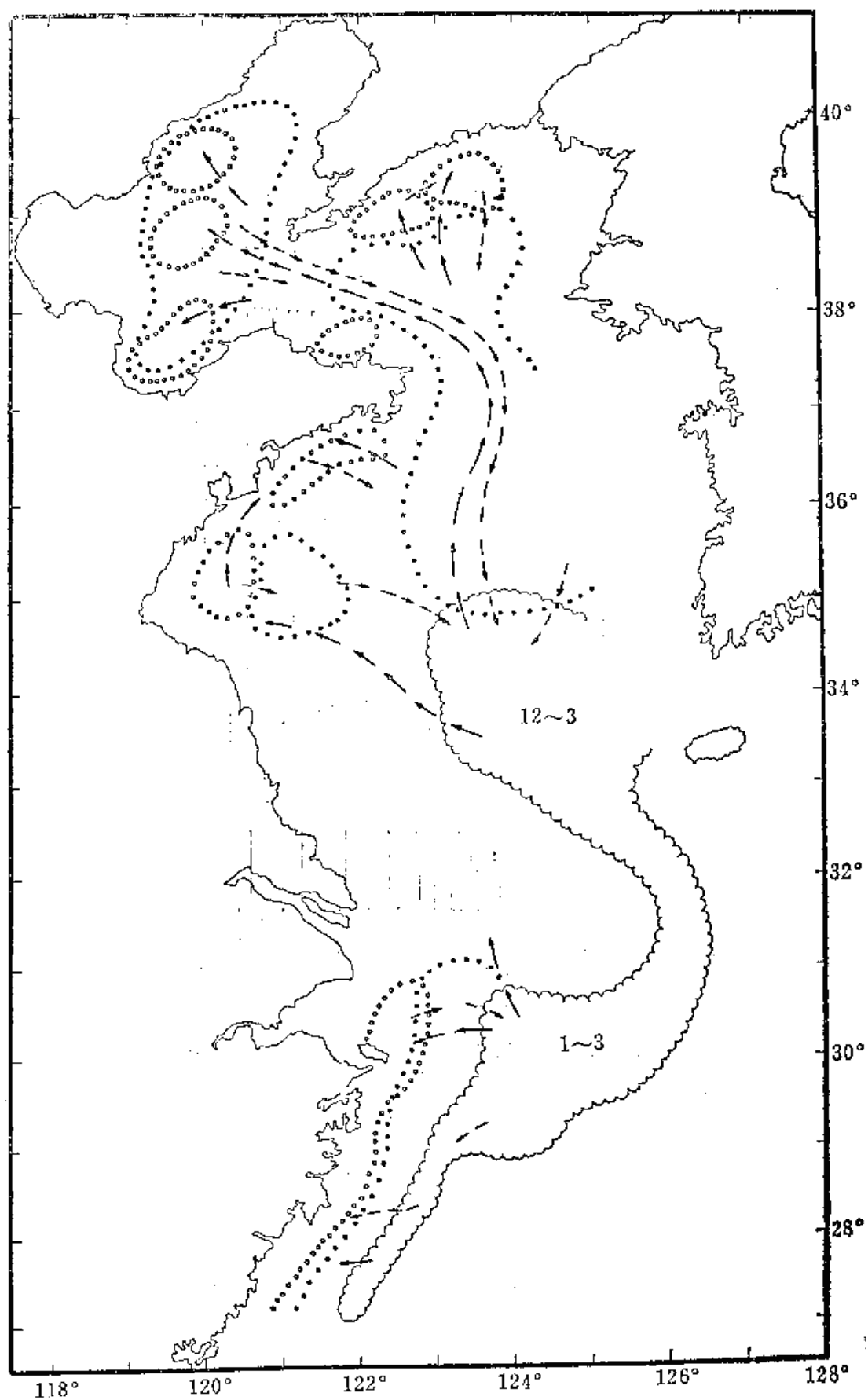


图 3.13 黄东海鲢鱼洄游分布示意图 (朱德山, 1990)

第 4 章 模型数值实验

用第二章方法构建的模型和第三章驯化好的鳃鱼种群做了如下四个实验：
1、改变温度场，假定温度有个连续的变化，观察温度场的变化对鳃鱼种群的影响；2、改变捕捞方案，观察鳃鱼种群结构的响应；3、过度捕捞后鳃鱼资源衰竭，之后禁止捕捞，观察种群的恢复过程。4、温度场经历一个变化后，不再变化，观察鳃鱼种群对新环境的适应过程。

4.1 温度对鳃鱼种群的影响实验

气候的长期变化例如温度的升高可能会影响种群的行为。但模拟一个长期的、缓慢的气候变化过程需要很大的计算量，本实验放大了温度升高的速度，以便在计算量不增加的情况下使温度场有一个显著的变化。另外模型中鳃鱼种群的进化速度较实际种群的进化要快，从这一角度考虑，也应当使温度升高的速度较实际快。如果使用实际升温速度，模型种群可能会对这种缓慢的变化很快适应，而真实种群的适应过程却没有这么快，这样反而不能模拟出种群对温度变化的响应。温度实验方案设计如表 4-1 所示。

表 4-1 温度实验方案设计

实验序号	方案
0	温度没有年际变化
1	温度每年增加 0.1℃
2	温度每年增加 0.2℃

注：3 个实验都做了 10 年的模拟

鳃鱼的分布如图 4.1~4.14 所示。图 4.1~4.6 为温度增加的短期效应（第 1 年）；图 4.7~4.14 为温度增加的长期效应（第 8 年），由于温度增加的很快，所以环境在 8 年中已经有了显著的变化，可以看作“长期”。

鳃鱼分布图中，每一个点代表一个模型个体，点的大小表示了个体的全长。为了叙述方便温度每年增加 0.1℃的实验称为“温度实验 1”， 温度每年增加 0.2℃的实验称为“温度实验 2”，正常温度称为“温度实验 0”。

4.1.1 温度短期变化对鳀鱼分布的影响

图 4.1~4.6 为温度增加的短期效应,为了便于比较,把几个实验同期的鳀鱼分布图放在一起:第一列为温度实验 0,作为参照;第二列为温度实验 1,即每年水温升高 0.1°C ,第三列为温度实验 2,即每年水温升高 0.2°C 。每幅图的左下角标明了日期。

3 月份,大部分鳀鱼已在越冬场,但小部分较小的鳀鱼由于游泳速度较慢,加上本来所在位置偏北,尚未完成越冬洄游。温度实验 2 中在纬度 36° 尚有少量个体。而温度实验 0 和温度实验 1 中所有的鳀鱼已经在纬度 35° 以南。4 月份产卵洄游开始了。总的来说,在 3、4 两个月,温度的升高对鳀鱼的分布没有显著的影响。

5 月份,鳀鱼沿两条路线洄游,一支沿浙江、江苏沿岸向北洄游,另一支沿朝鲜沿岸洄游。三种情况鳀鱼的分布已有显著的不同:温度实验 0 中苏浙沿岸的一支仅有极少数游至纬度 35° 附近,大多数滞留在黄海南部,沿朝鲜半岛的一支前锋游至纬度 37° ,德积群岛附近。温度实验 1 中苏浙沿岸的鳀鱼已经越过成山头,朝鲜沿岸的一支也游的更远,前锋到达大青群岛附近。温度实验 2,苏浙沿岸的鳀鱼前锋到达山东半岛南部,朝鲜沿岸鳀鱼到达德积群岛附近。

6 月份,鱼的数量较 5 月份明显减少,这可能是因为部分鳀鱼产卵后得不到足够的食物被饿死。温度实验 0,有一条鱼(如无特别说明一条鱼指一条模型鱼,下同)在山东半岛南部;而温度实验 1,分布于山东南北的鳀鱼有三条;温度实验 2 有一条,但距山东半岛较远,这说明在山东半岛南北温度实验 1 中环境对鳀鱼的生存最有利。

7 月份,温度实验 0 中,苏浙沿岸的鳀鱼全部滞留在黄海南部,分布较为集中,朝鲜半岛一支其主要部分在德积岛到达大青岛之间。而温度实验 1 中滞留在黄海南部鳀鱼较为分散,并且有一部分正在向北迁移,其中一条越过成山头,沿朝鲜半岛的一支前锋游至太阳岛附近。温度实验 2 的情况,鳀鱼分布范围远没有温度实验 1 中广泛。这可能是因为鳀鱼的运动是适合度驱动的,主要分布于集中于适合度较高的水域,温度实验 2 中温度升高太快,整体环境的适合度降低,种群只能分布在其中适合度较高的较小水域内。

8 月份,滞留在黄海南部的鳀鱼部分向北迁移,到达山东半岛以南,温度实

验 1 中其前锋在 36° ，其它两种情况都在 35° 附近。朝鲜半岛一支所产的卵已经大量孵化并长成幼鱼，进入模拟阶段（见第二章说明），由于朝鲜半岛一支产卵洄游较为顺利，幼鳀数量大增，造成食物不足，纷纷向外海移动，个体较大的成年鳀鱼游的较快，温度实验 1 中分布范围广泛，大量新生的和成年鳀鱼被“挤压”至黄海北部。

9 月份，由于鱼卵的大量孵化，食物竞争加剧，鳀鱼的分布范围进一步扩大。温度实验 0 中来自朝鲜半岛沿岸的鳀鱼向西扩展已经到达中国沿岸，向北扩展接近渤海海峡，向南扩展至北纬 34° 附近。温度实验 1 中分布范围比温度实验 0 更广，向北，少数个体已经进入渤海；向南扩展至北纬 33° 附近。温度实验 2 中的分布跟正常情况下差不多，但原来滞留在黄海南部的鳀鱼数量更多一些。

10 月份，幼鳀分布在黄海中部，成年鳀鱼向南北两个方向推进。温度实验 1 中鳀鱼向北已经大量进入渤海，其它两种情况也有少数进入渤海。

11 月份，越冬洄游已经开始，首先是黄海中的鳀鱼外返，温度实验 1 和 2 中，越冬洄游推迟，与温度实验 0 相比，这一时期滞留在渤海的鳀鱼较多。

12 月份，鳀鱼的分布进一步收缩，温度实验 0 较温度实验 1 和 2 的收缩更为明显。温度实验 0 中渤海中鳀鱼已经极少。而温度实验 1 和 2 中有一小部分在渤海。此时大部分鳀鱼离开沿岸向深水区移动。

1 月份，水温进一步下降，渤海中已经完全没有鳀鱼，鱼群分布在一个狭长的水域，并向南移动，其尾部在北纬 37° ，成山头以北。在向南移动过程中，较小的个体在鱼群的尾部，这是因为游泳速度跟全长正相关。温度实验 1 较其它两种情况鳀鱼分布范围宽一些。

2 月份，越冬洄游接近结束，鱼群尾部越过成山头。鳀鱼分布范围进一步收缩。在北纬 35° 附近，温度实验 1 较其它两种情况下鳀鱼分布稍宽。总的来说，这一阶段三种温度场下鳀鱼的分布是很相似的。

4.1.2 温度长期变化对鳀鱼分布的影响

这一节主要是温度实验中短期效应和长期效应的比较，图 4.7~4.10 表明了温度实验 1 中不同年份鳀鱼种群分布的变化。各图第一行为第 1 年（短期）典型日期鳀鱼种群的分布，第 2 行为 7 年后（长期）对应日期的鳀鱼种群分布。

图 4.11~4.14 表明了温度实验 2 中不同年份鳀鱼种群分布的变化。

(1)温度实验 1:

3 月份, 由图 4.7 可以看到, 01 年鳀鱼的分布跟 08 年差异较大, 01 尚未完成越冬洄游的鱼群尾部在北纬 35° 附近, 08 尚未完成越冬洄游的鱼形成带状分布, 其尾部在北纬 37° , 成山头附近。

4 月份, 产卵洄游开始, 08 年洄游的鱼群前锋到达北纬 $35^{\circ}30'$ 左右, 01 鱼群前锋到达北纬 $34^{\circ}30'$ 左右。

5~10 月份, 01 年和 08 年鳀鱼的分布差别不大。

11 月份, 01 年较大个体的分布在黄海西部和南部, 形成一个扇形分布; 08 较大个体为“C”形的带状分布。位于鱼群的最外缘。

12 月份, 01 年苏浙沿岸的较大个体开始离岸游向深水区, 其整体分布偏东。08 年较大个体鱼群还紧贴苏浙海岸。

1, 2 月份, 02 年和 09 年的鱼群都已分布于深水区 09 年的分布比 02 年更广, 越冬洄游的鱼群尾部偏北。

(2)温度实验 2:

3 月份, 01 年, 越冬洄游尚未完成, 鱼群尾部在北纬 36° 附近呈狭长的带状; 鱼群主体东界在东经 127° 附近。08 年鱼群尾部在北纬 37° 附近, 分布更宽; 其主体的东界在东经 126° 附近。

4 月份, 01 年产卵洄游开始, 其前锋到达 $34^{\circ}30'$ 附近。08 年产卵洄游的个体更多, 分布范围较宽, 其西界在东经 122° 附近, 东北界成山头至朝鲜古群山群岛一线。

5 月份, 01 年苏浙沿岸和山东半岛以南有少量个体。沿朝鲜半岛一支洄游至 $36^{\circ}30'$ 附近。08 年大批个体沿苏浙沿岸洄游已经越过成山头。沿朝鲜半岛一支到达北纬 37° 附近。

6 月份, 01 年山东半岛附近没有个体。沿朝鲜半岛的一支前锋在大青群岛附近。孵化的幼鱼尚没有进入模拟阶段。08 年, 山东半岛南北, 朝鲜半岛沿岸大批幼鱼进入模拟阶段, 幼鱼向深水区移动。

7 月份, 01 年山东半岛附近仍然没有个体存在。而 08 年在在山东半岛南北存在大量个体。

8 月份, 01 年小部分黄海南部鳀鱼游至山东半岛以南, 同时大批的幼鱼离开朝鲜半岛沿岸。08 年黄海南部鳀鱼有相当多的个体游至山东半岛以南, 朝鲜半岛沿岸鱼群个体数量较 01 年少, 分布范围也小。

9 月份, 鱼群弥散开来, 08 年有朝鲜半岛辐射出幼鱼数量明显比 01 年少。

10 月份, 鱼群分布范围进一步扩大, 08 年鱼个体数量明显小于 01 年。

11 月份, 01 年较大的个体集中于黄海西南部。相对来说 08 年较大个体分布较为分散。鱼群整体分布偏北。

12 月份, 越冬洄游开始, 鳀鱼逐渐退出渤海, 沿岸的鳀鱼向深海区移动。08 年整体分布偏北: 01 年在北纬 31° 附近有鳀鱼大量分布, 而 08 年鱼群主要分布北纬 33° 附近。

1 月份, 02 年越冬洄游的鱼群尾部在成山头附近, 鱼群主体在朝鲜济州岛以南, 东界在东经 127° 附近。09 年越冬洄游鱼群尾部在渤海海峡附近, 鱼群主体在朝鲜济州岛西南, 东界在东经 126° 附近。

2 月份, 02 年鱼群尾部已在成山头以南, 狭长的带状分布。09 年鱼群尾部在成山头附近, 分布带较 02 年宽。

4.1.3 温度变化对鳀鱼生物量和种群结构的影响

温度小幅度上升, 对鳀鱼生物量没有什么影响, 如图 4. 15a 和 4. 15b 中 1~3 年所示。温度的升高幅度较大将导致鳀鱼生物量的减小, 如图 4. 15b 中 3 年以后情形。

不同温度实验中, 各龄鱼的平均全长没有明显不同, 也没有长期的变化, 如图 4. 16 所示。

如图 4. 17 所示温度场升高后鳀鱼的平均年龄变增大: 温度实验 0 中种群多年平均年龄为 0. 27, 温度实验 1 中种群多年平均年龄为 0. 29, 温度实验 2 中种群多年平均年龄为 0. 31。随温度升高出现的高龄化可能是因为低龄鱼适应环境变化的能力较差, 导致低龄鱼死亡率高, 提高了种群的平均年龄。

随着平均年龄的增大, 平均体重也增大了 (图 4. 18)。温度实验 0 中种群多年平均体重为 3. 51, 温度实验 1 中种群多年平均体重为 3. 48, 温度实验 2 中种群多年平均体重为 3. 89。

图 4.19 为三个温度实验中 08 年 3 月份和 11 月份全长的分布。由图可知，全长的分布有两个峰值，一个在 9cm 左右，另一个在 13cm 左右，分别对应于一龄内鱼和一龄鱼。11 月份，温度实验 1 的第一个峰值最高，温度实验 0 次之，温度实验 2 最低。3 月份，温度升高以后，第一个峰值下降，第二个峰值上升。整体来看种群的全长增加了。温度的升高在 3 月份和 11 月份对一龄内鱼的影响是不同的：11 月份，温度场适当升高有利于一龄内鱼的存在，温度过高则一龄内鱼减少；但 3 月份，在实验的范围内，温度越高越不利于一龄鱼。这可能是 3 月份和 11 月份鳃鱼活动场所不同的缘故。

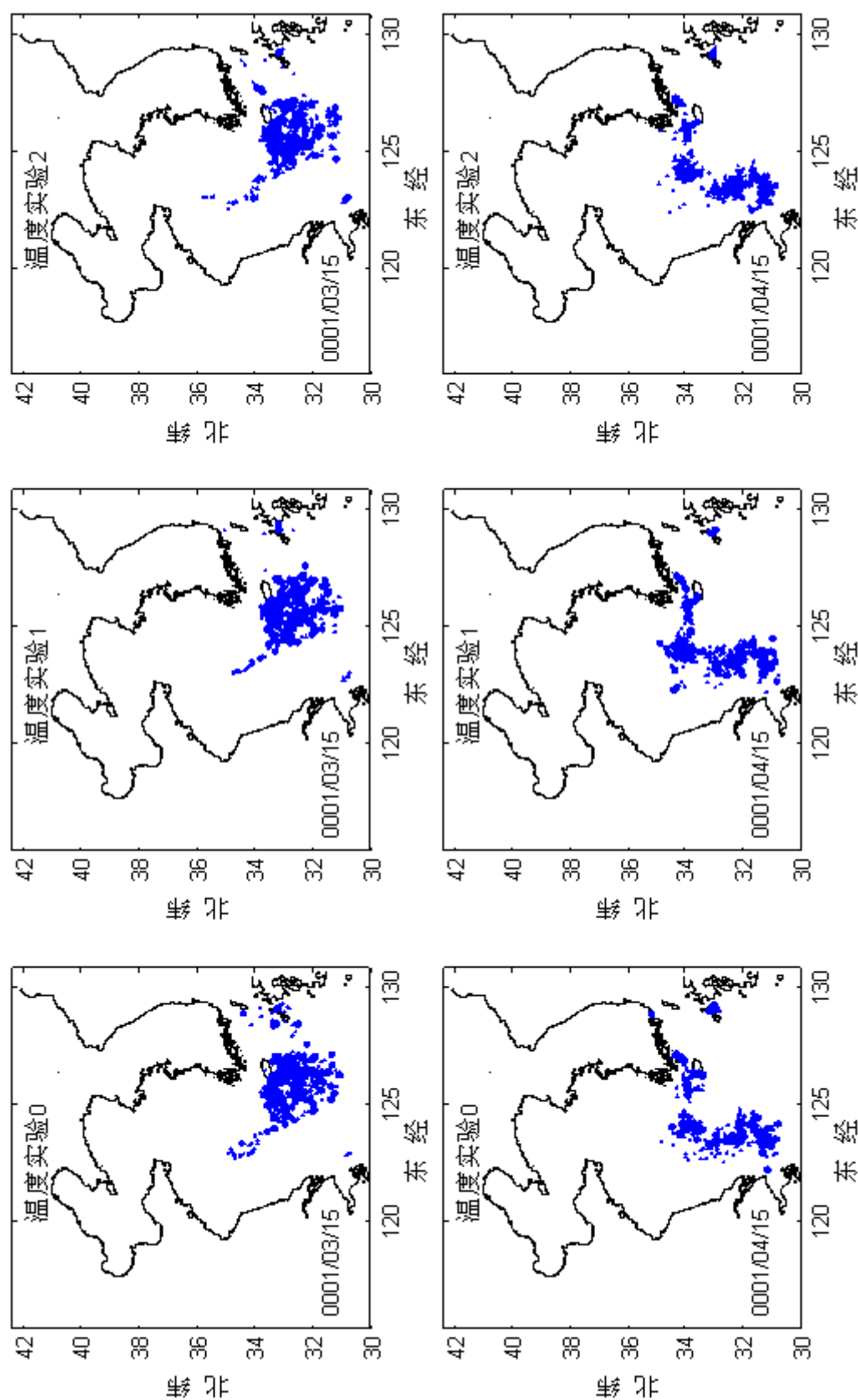


图 4.1 温度场短期变化对鲢鱼分布的影响 (3, 4 月)

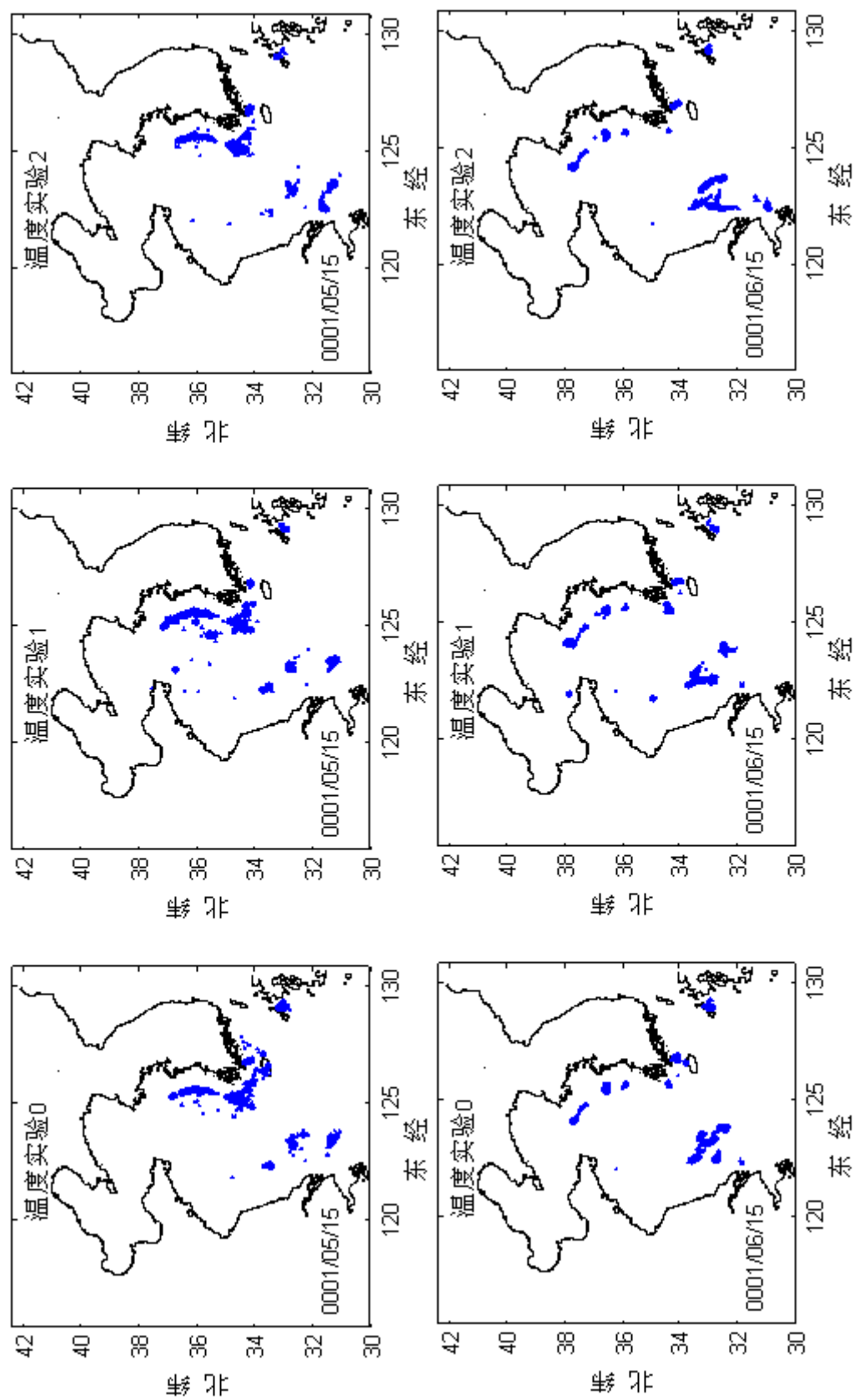


图 4.2 温度场短期变化对鲢鱼分布的影响 (5, 6 月)

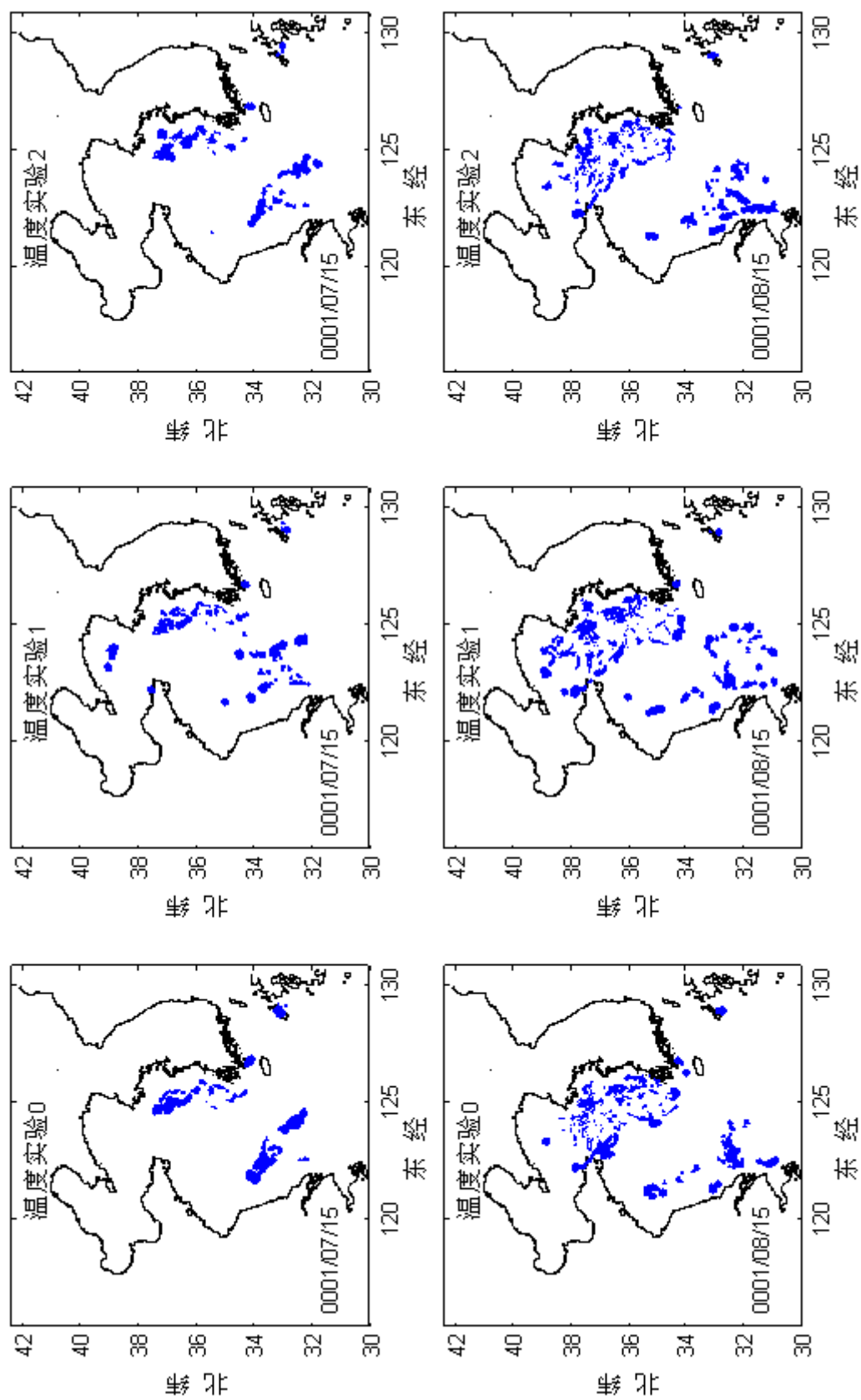


图 4.3 温度场短期变化对鲷鱼分布的影响 (7, 8 月)

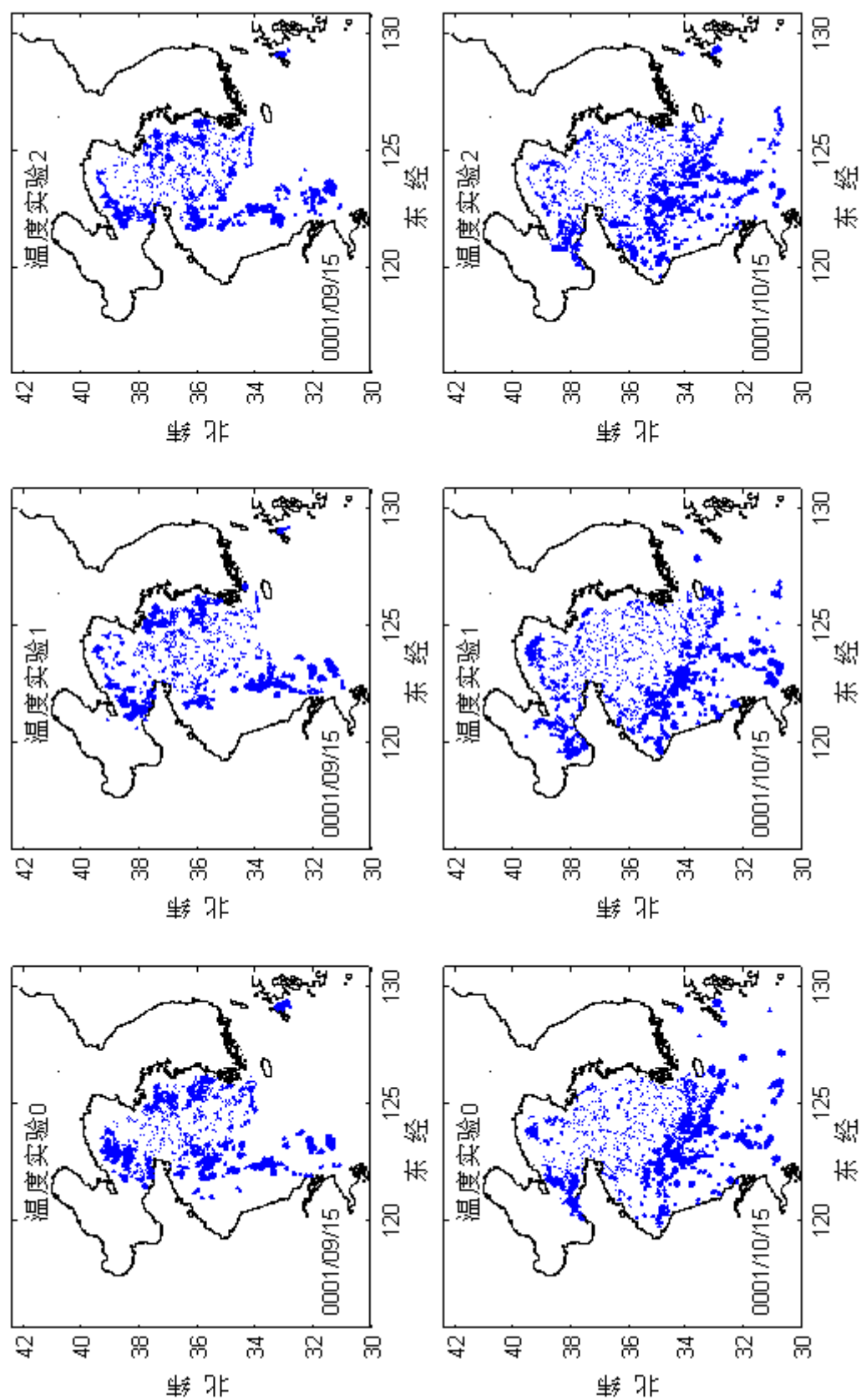


图 4.4 温度场短期变化对鲢鱼分布的影响 (9, 10 月)

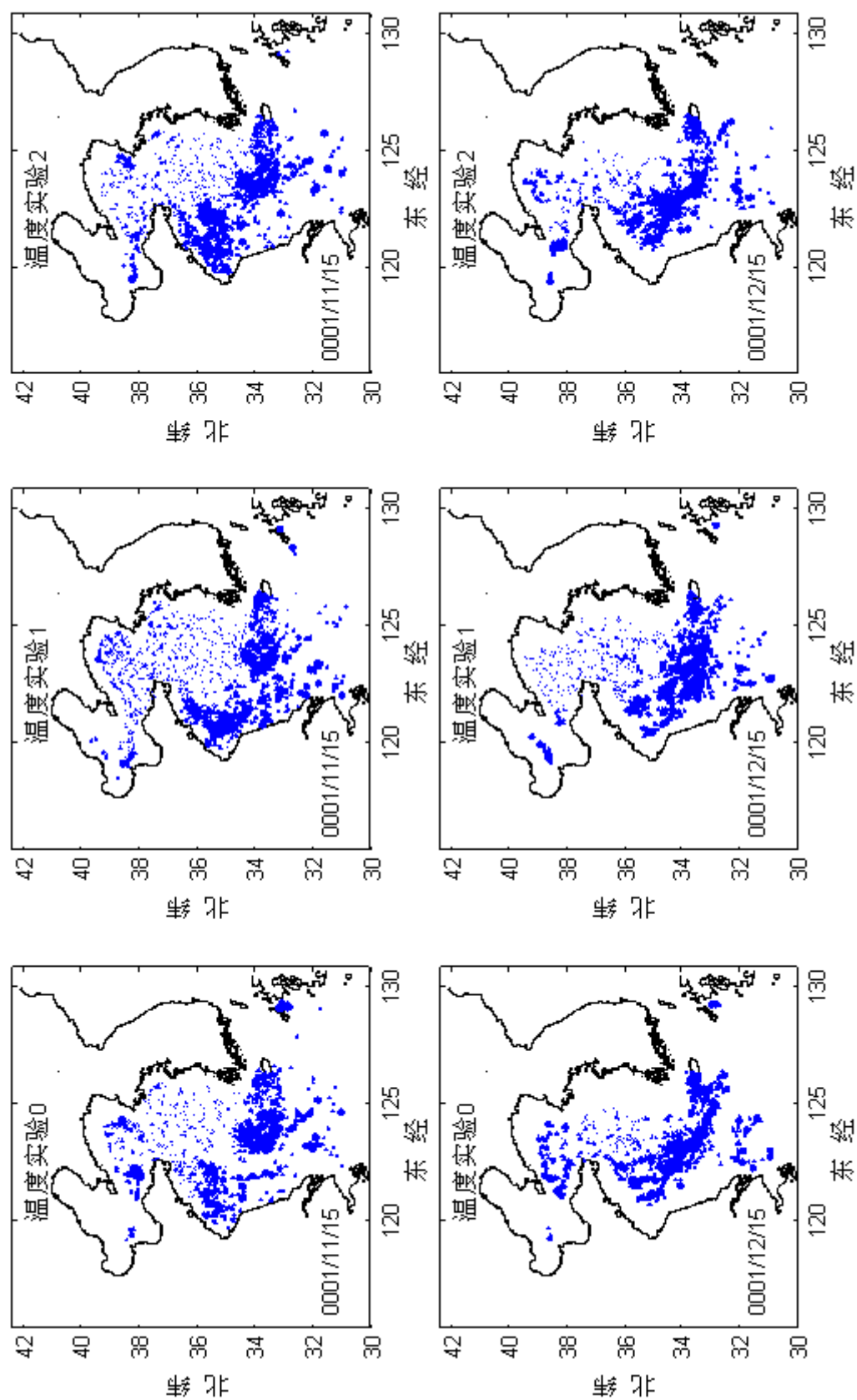


图 4.5 温度场短期变化对鳀鱼分布的影响 (11, 12 月)

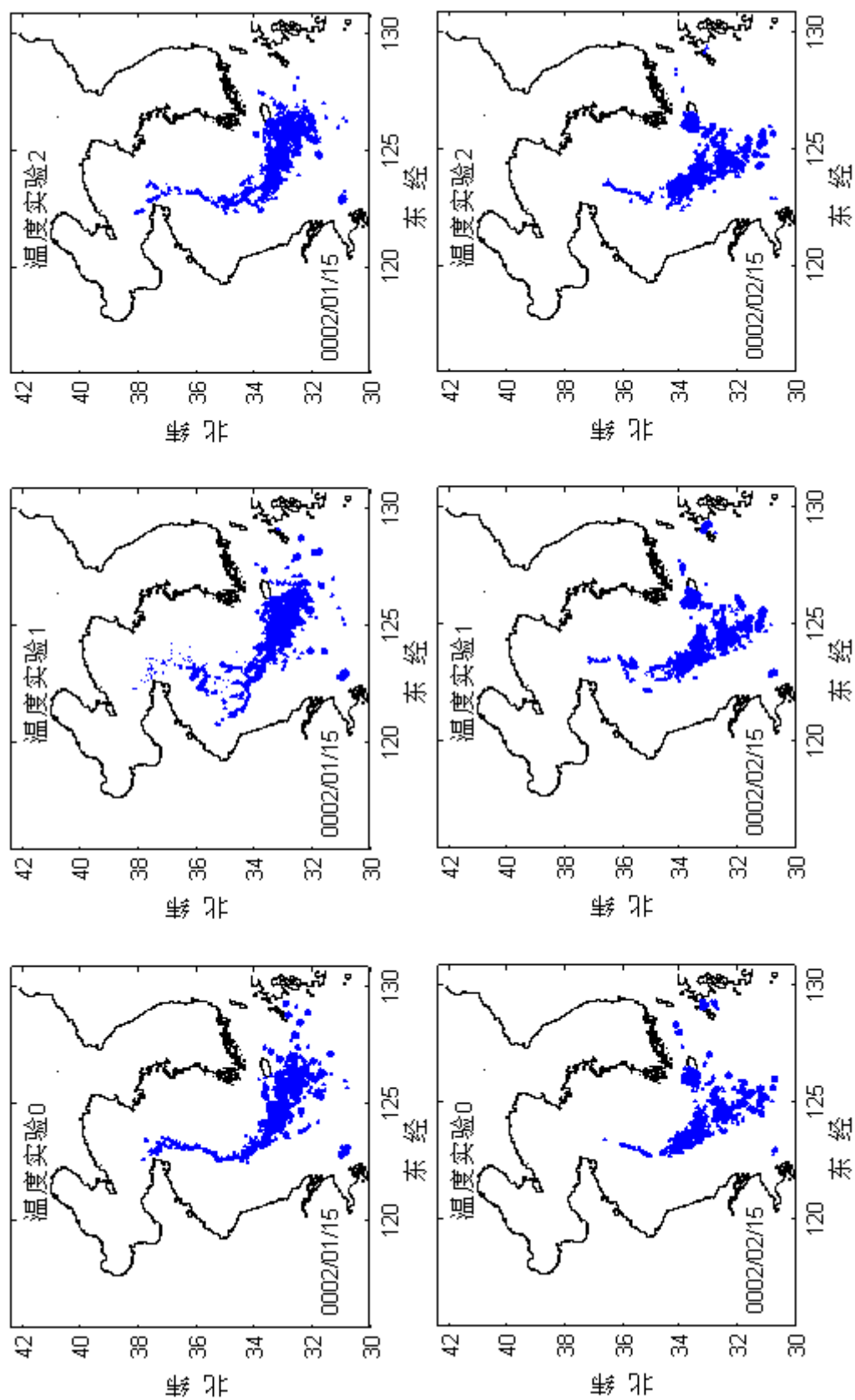


图 4.6 温度场短期变化对鳀鱼分布的影响 (1, 2 月)

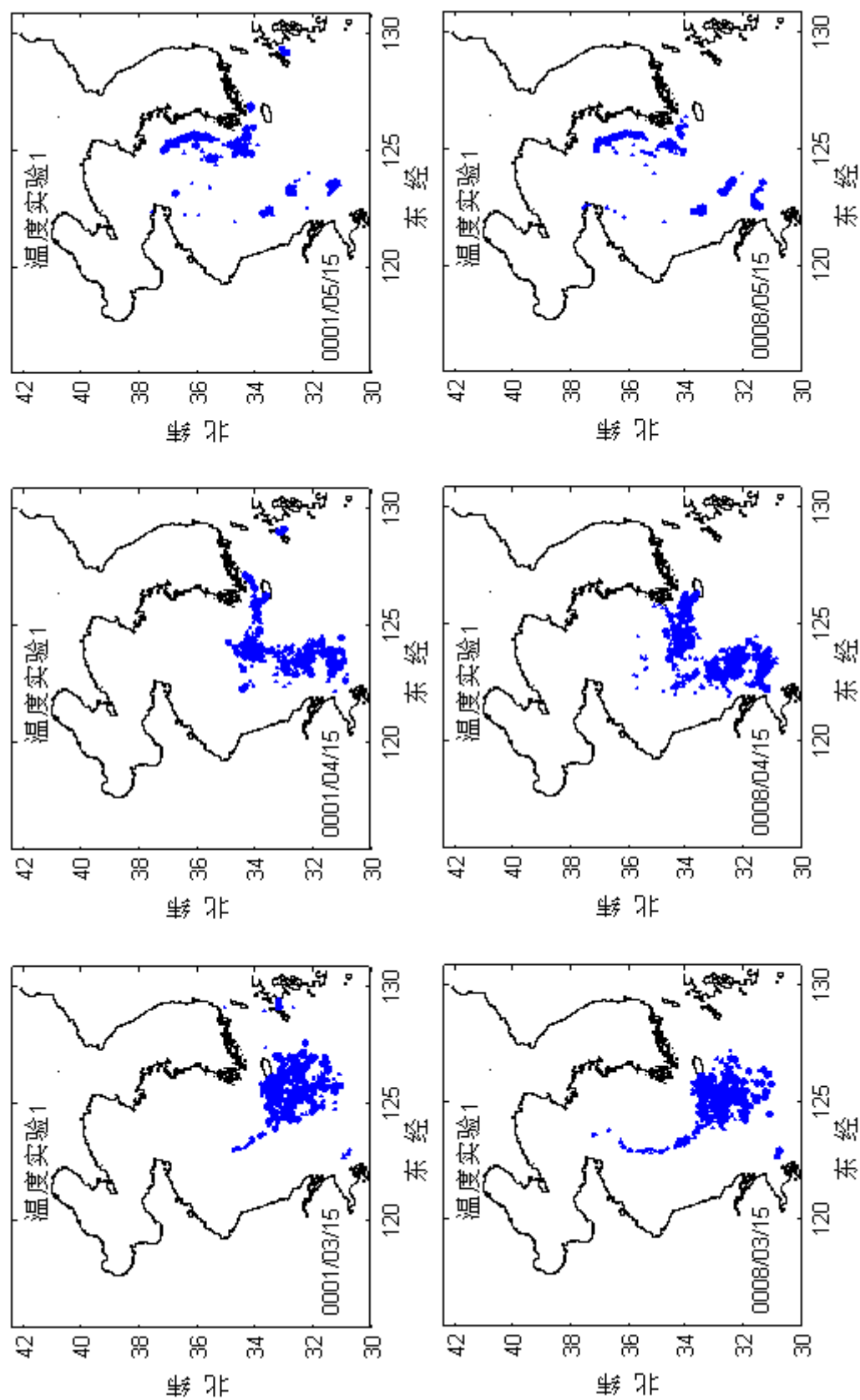


图 4.7 温度实验 1 中经过短、长期温度变化，鳀鱼分布对比，3、4、5 月。

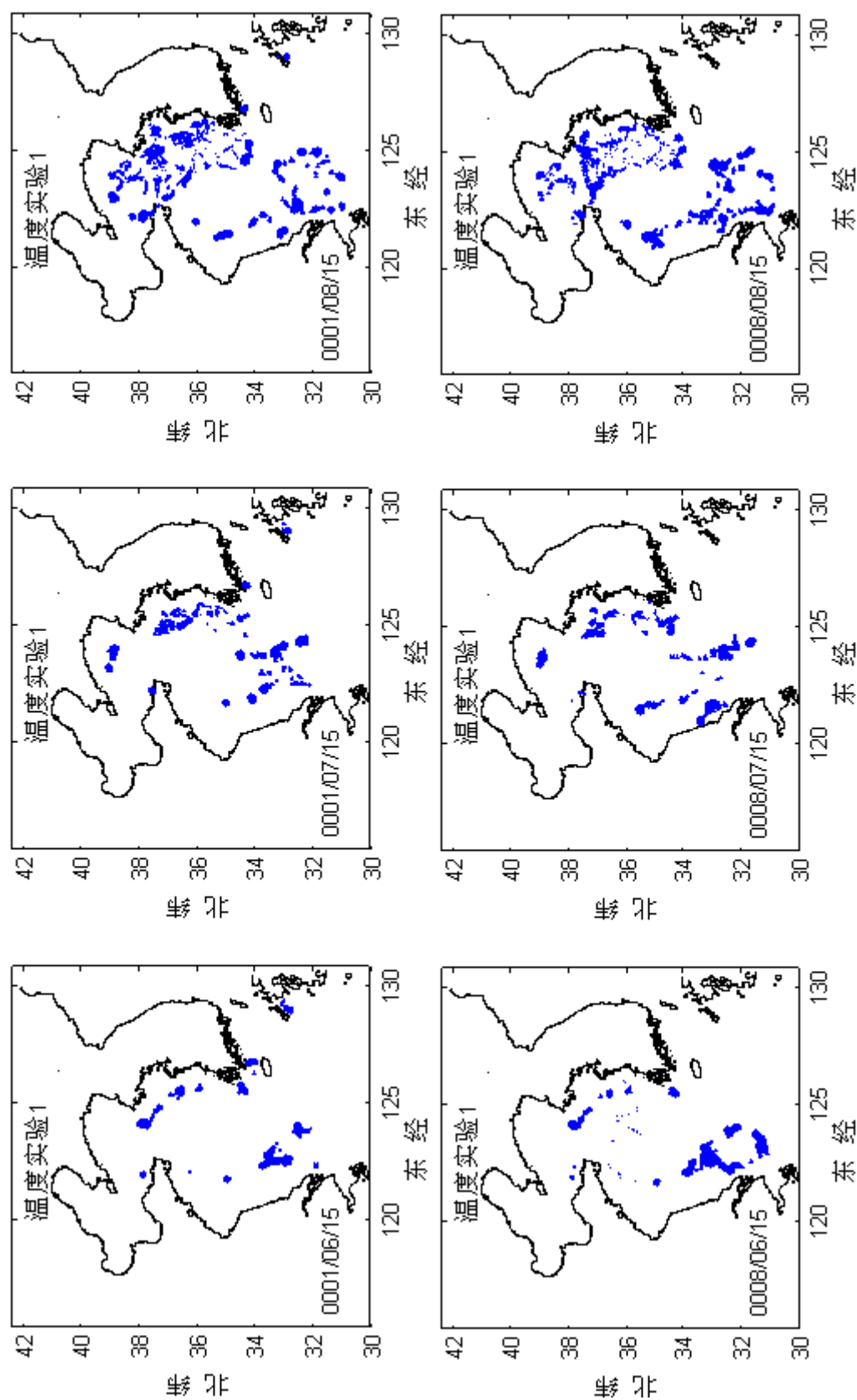


图 4.8 温度实验 1 中经过短、长期温度变化，鲢鱼分布对比，6、7、8 月。

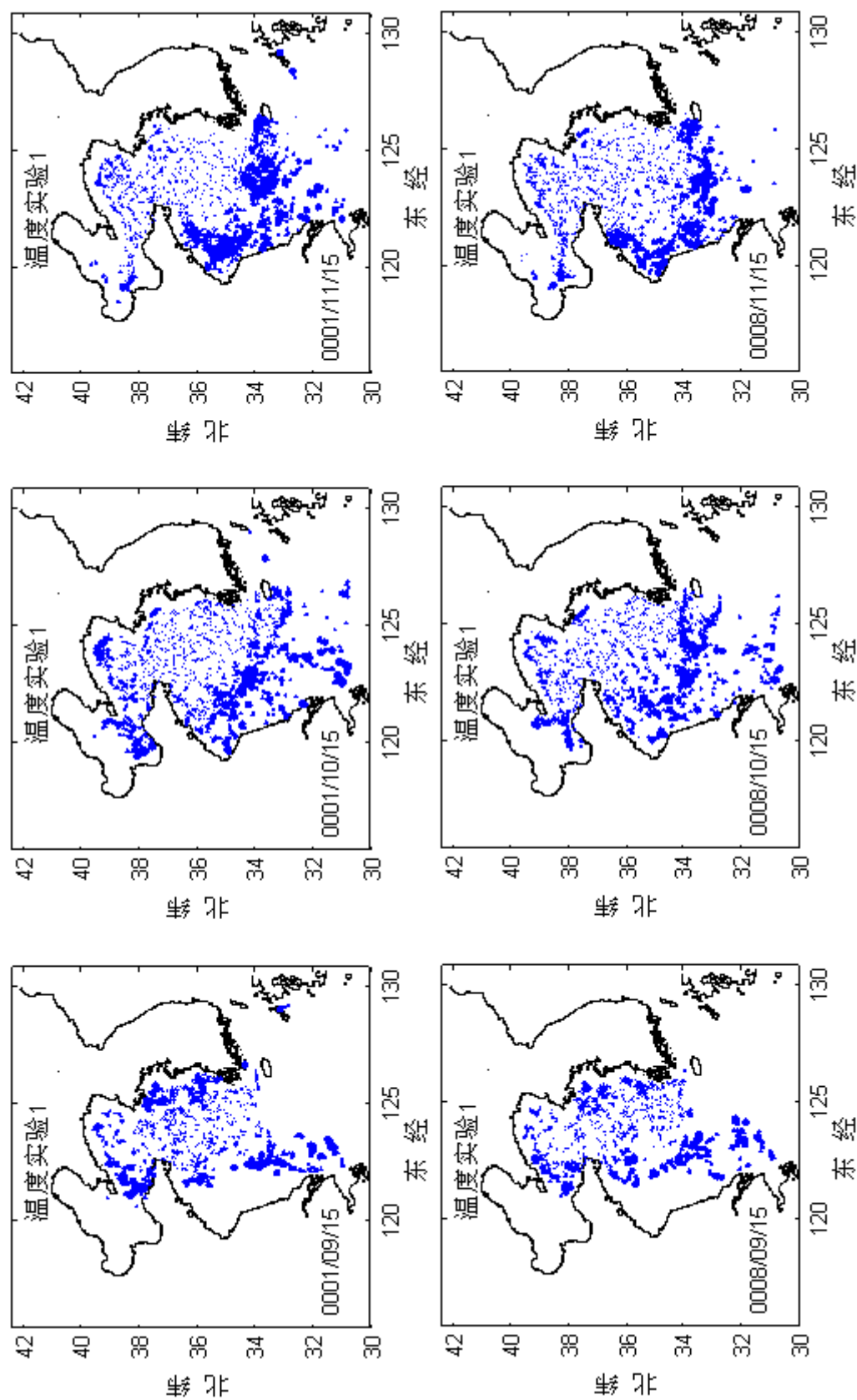


图 4.9 温度实验 1 中经过短、长期温度变化，鲢鱼分布对比，9、10、11 月。

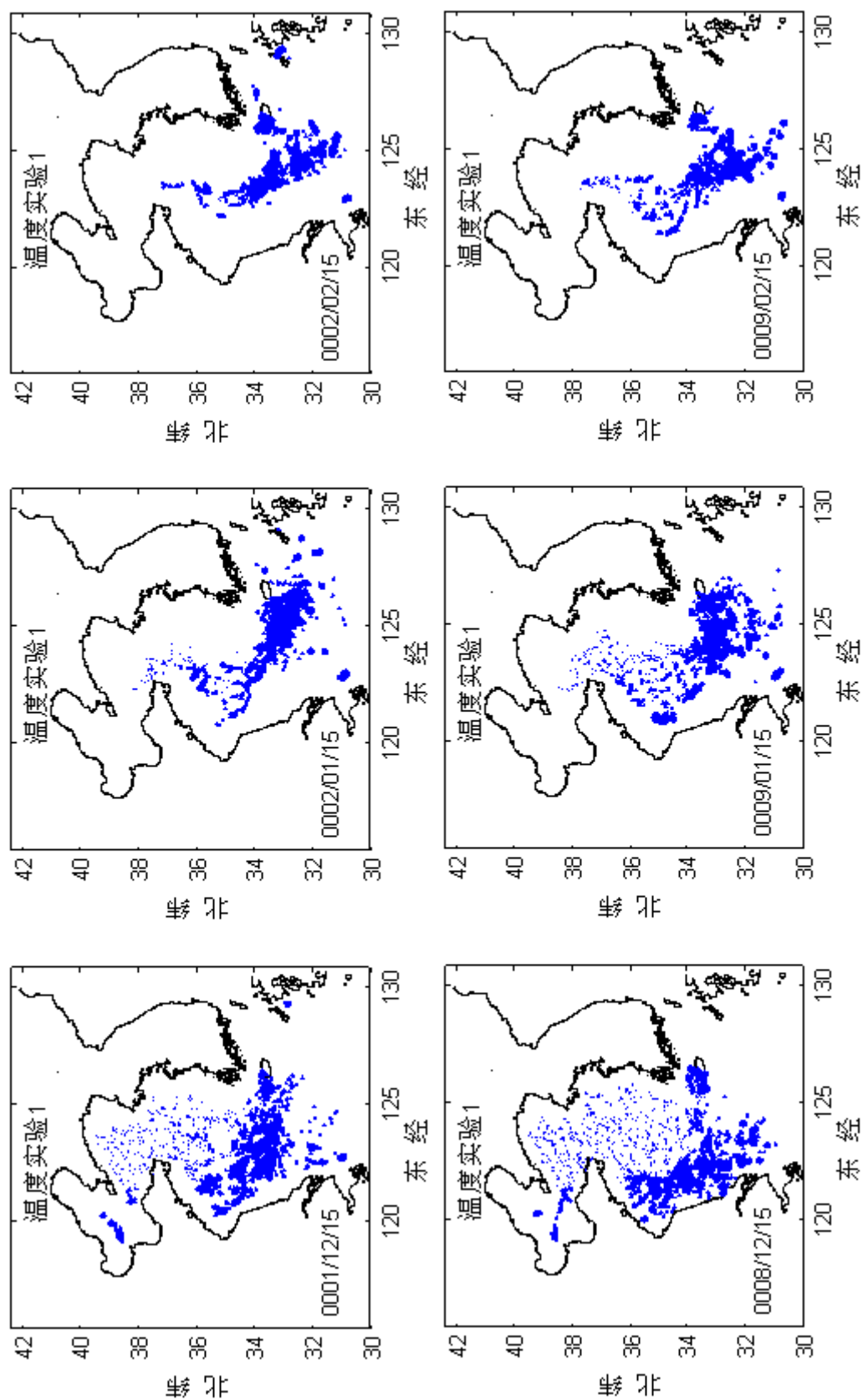


图 4.10 温度实验 1 中经过短、长期温度变化，鲱鱼分布对比，12、1、2 月。

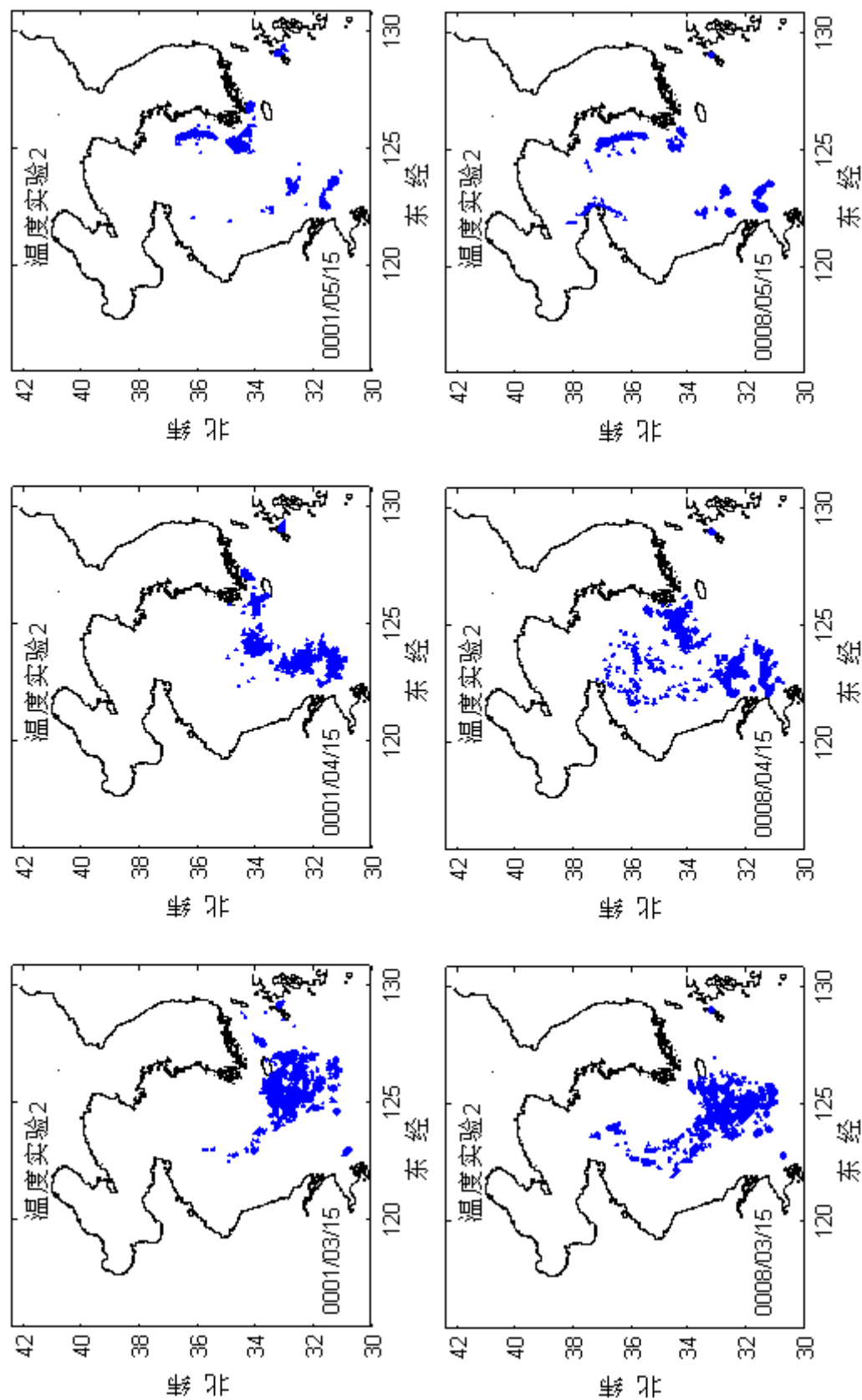


图 4.11 温度实验 2 中经过短、长期温度变化，鲱鱼分布对比，3、4、5 月。

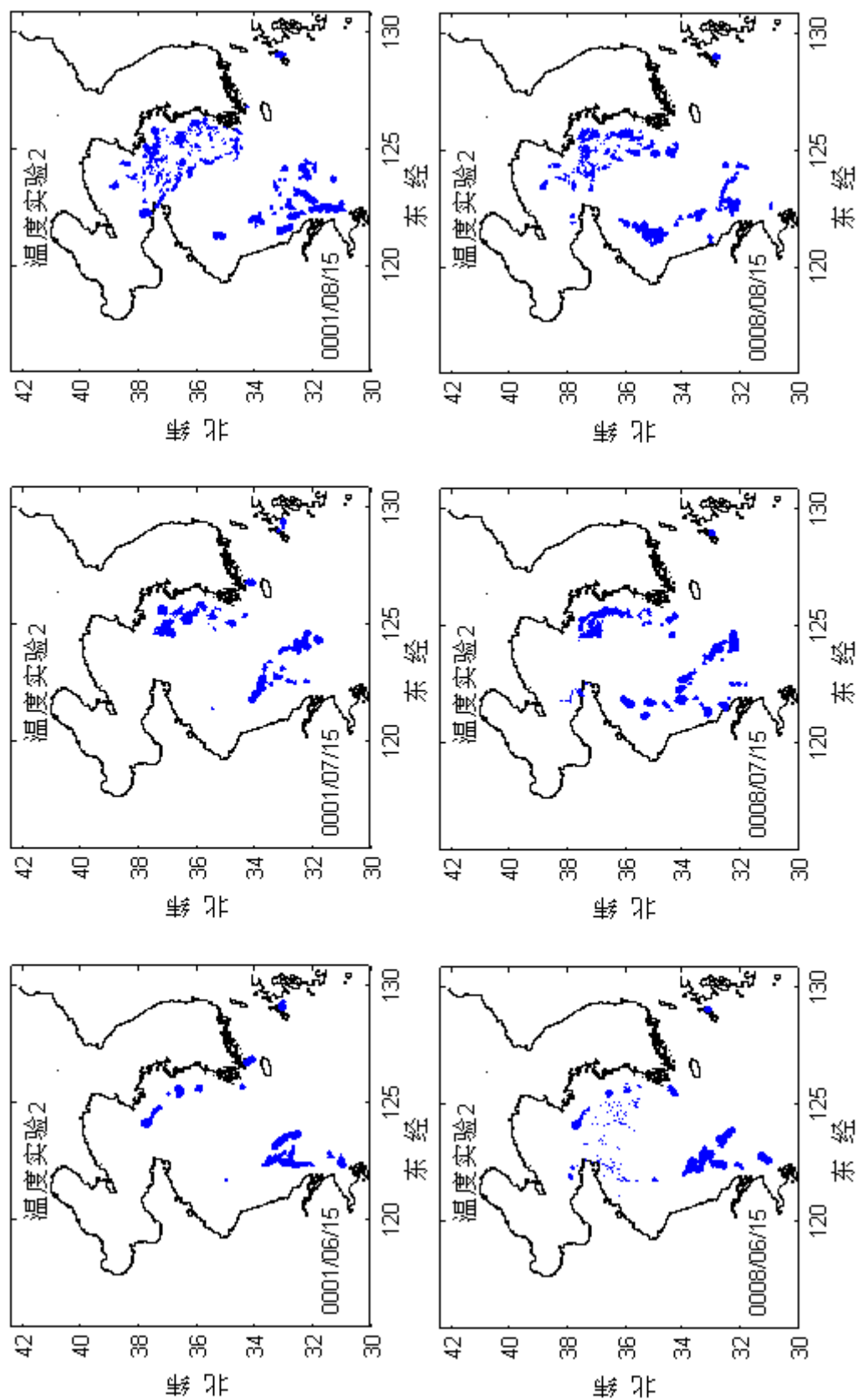


图 4.12 温度实验 2 中经过短、长期温度变化，鳀鱼分布对比，6、7、8 月。

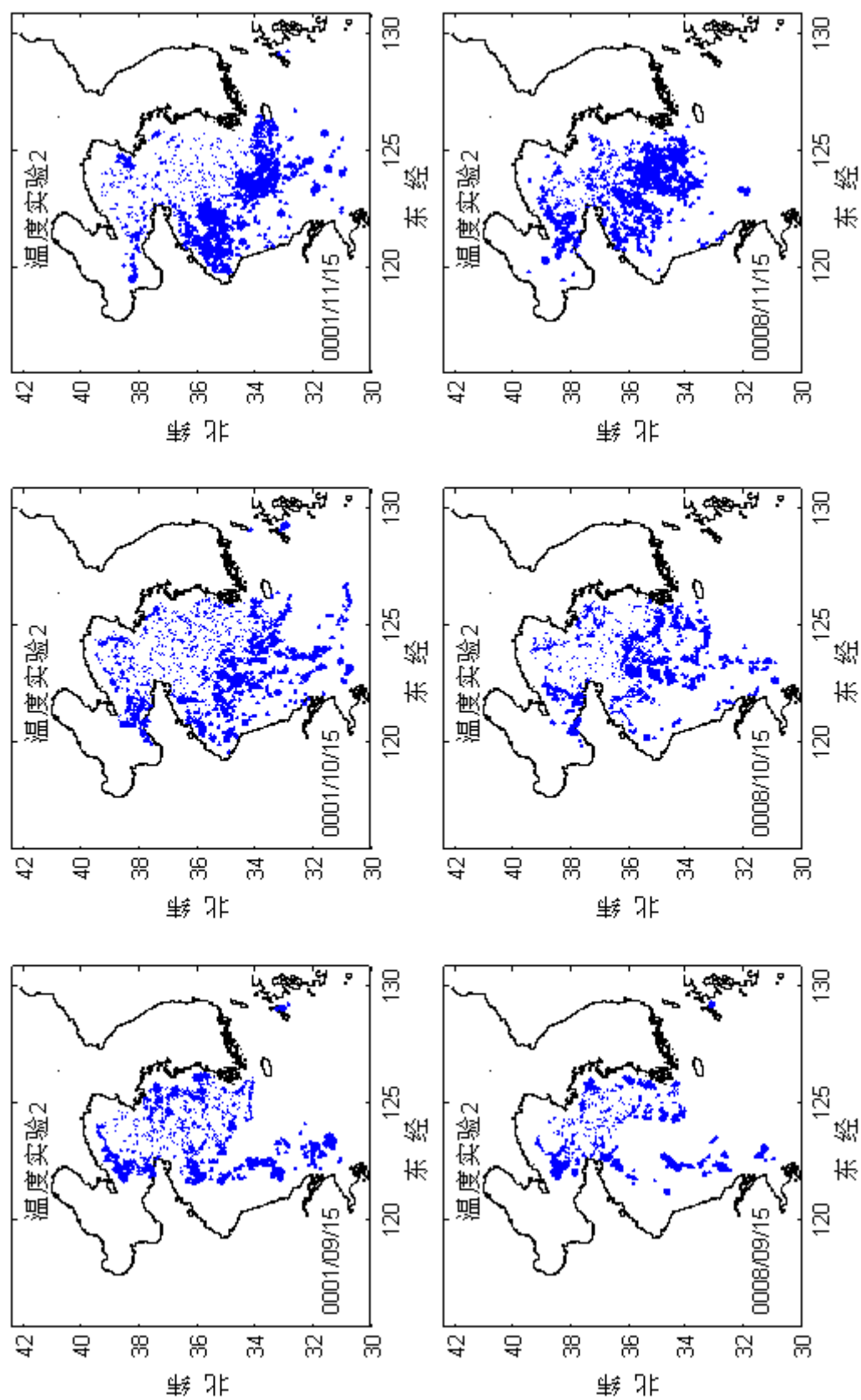


图 4.13 温度实验 2 中经过短、长期温度变化，鲷鱼分布对比，9、10、11 月。

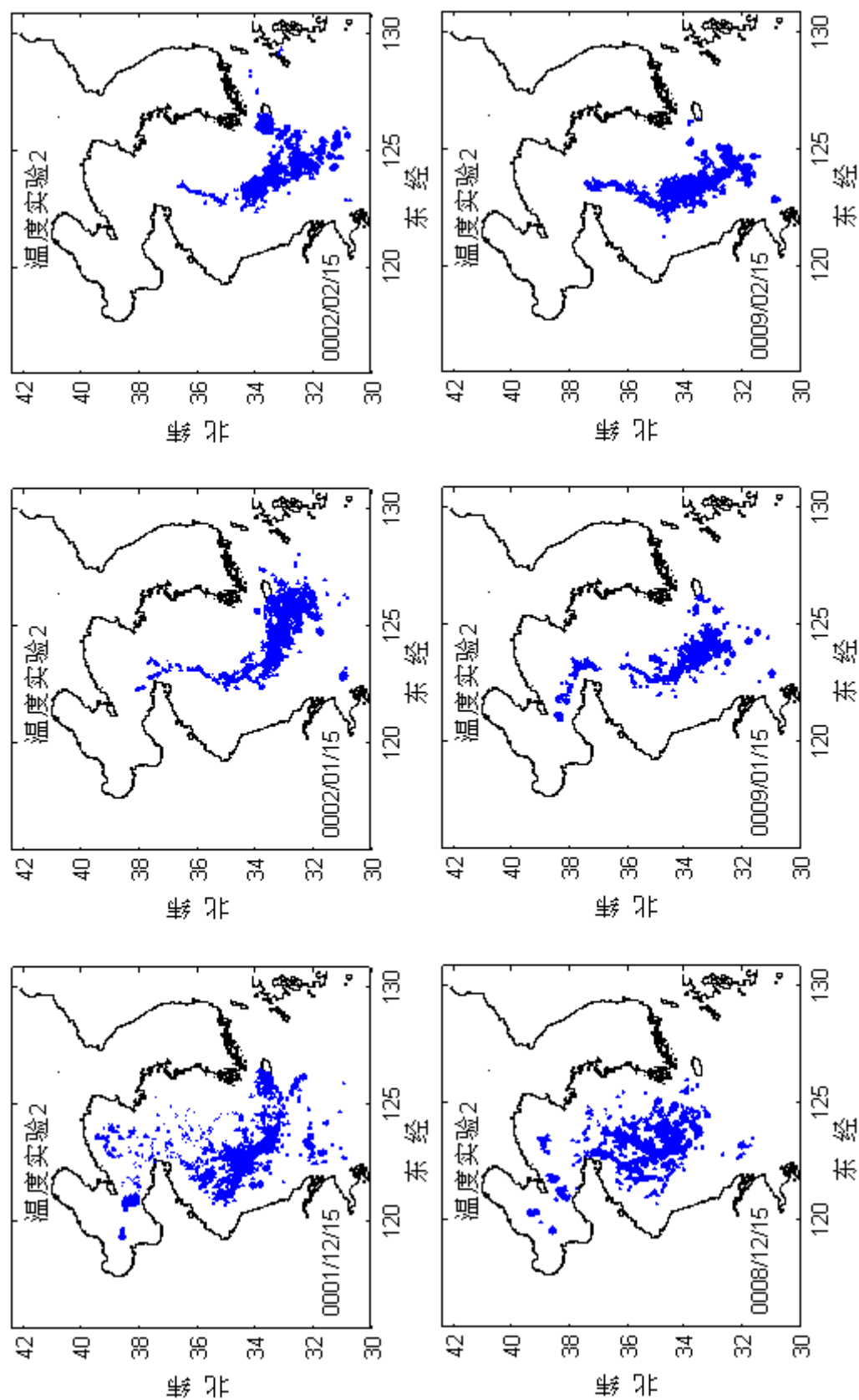


图 4.14 温度实验 2 中经过短、长期温度变化，鲢鱼分布对比，12、1、2 月。

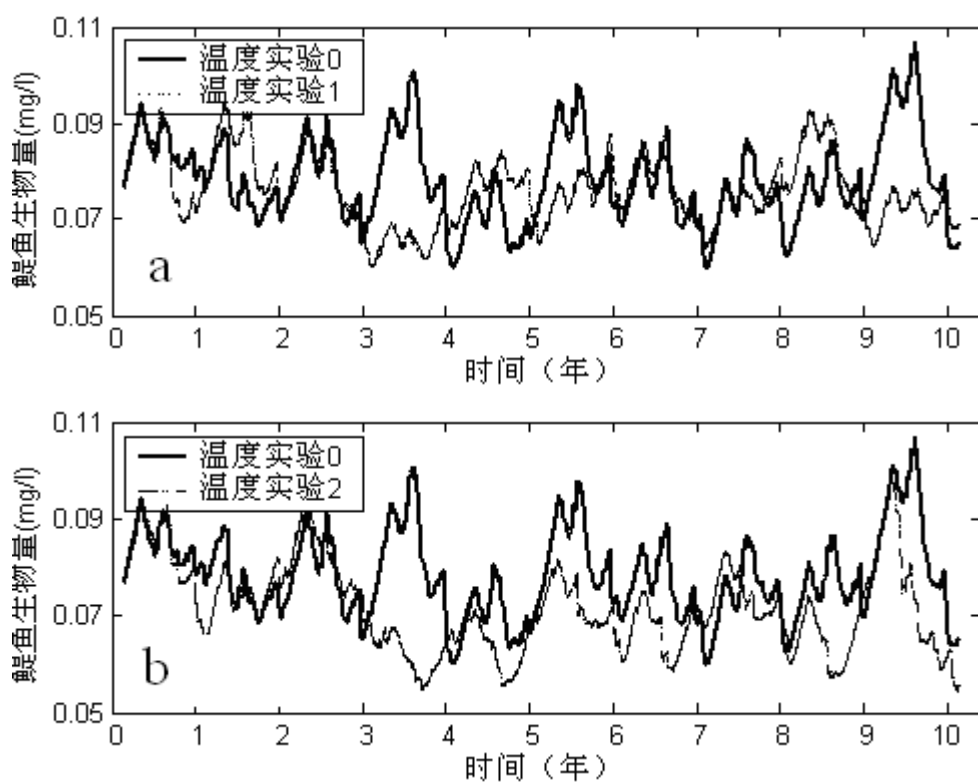


图 4.15 温度升高对鳊鱼生物量的影响。

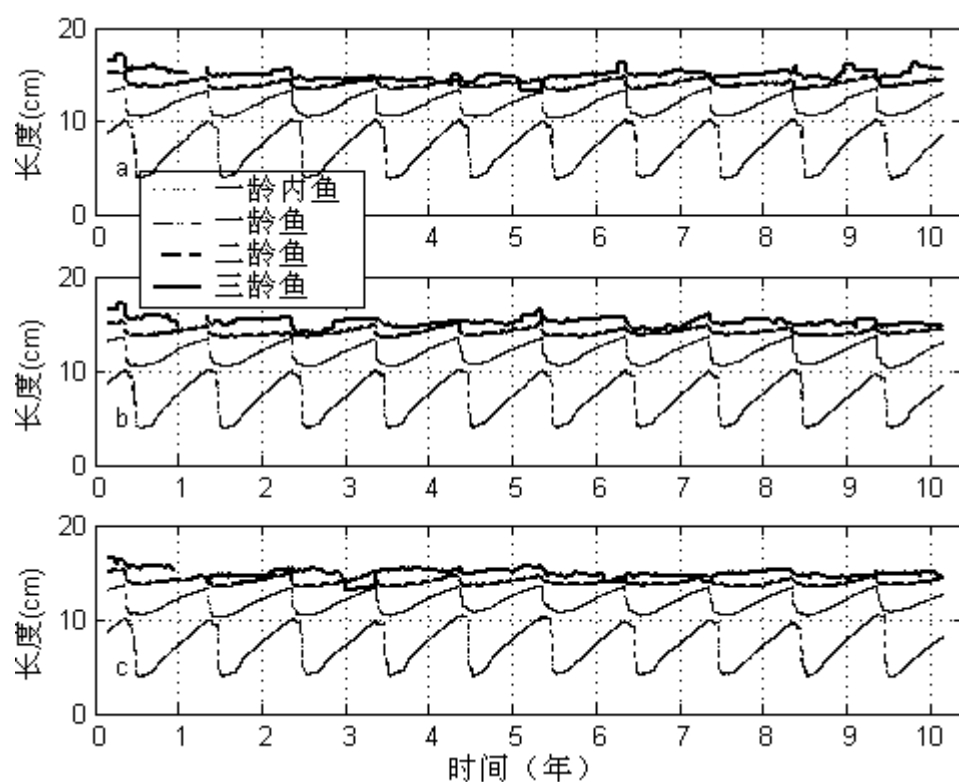
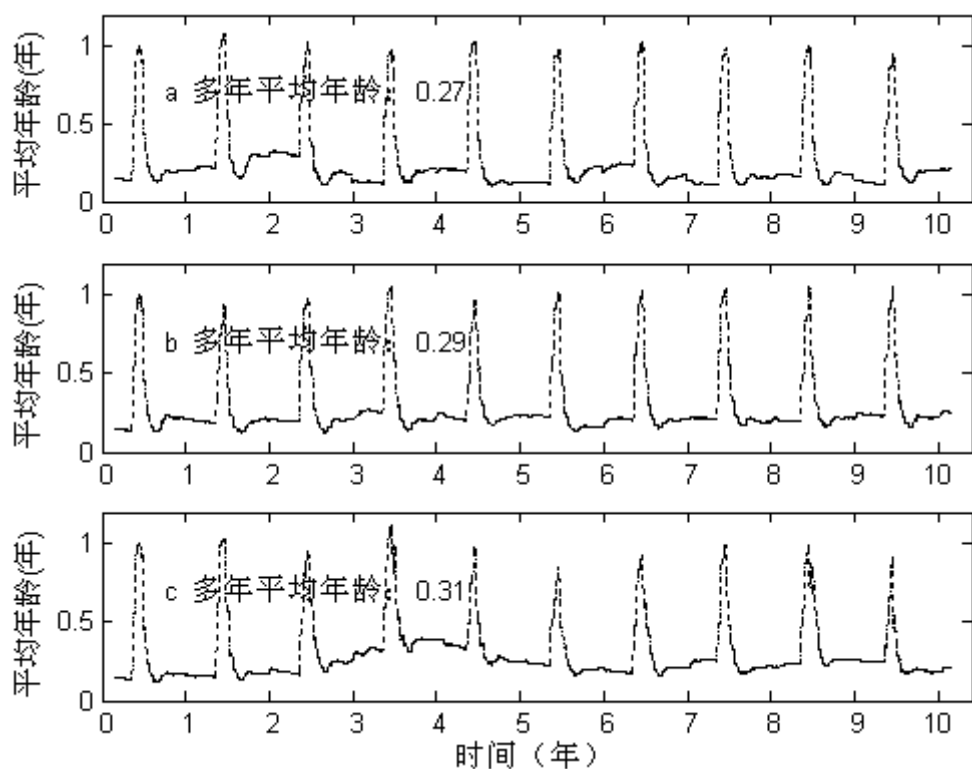


图 4.16 三个温度实验中 0~3 龄鱼的平均全长, a 为温度实验 0, b 为温度实验 1, c 为温度实验 2。



4.17 三个温度实验中鳊鱼种群的平均年龄，a 为温度实验 0，b 为温度实验 1，c 为温度实验 2。

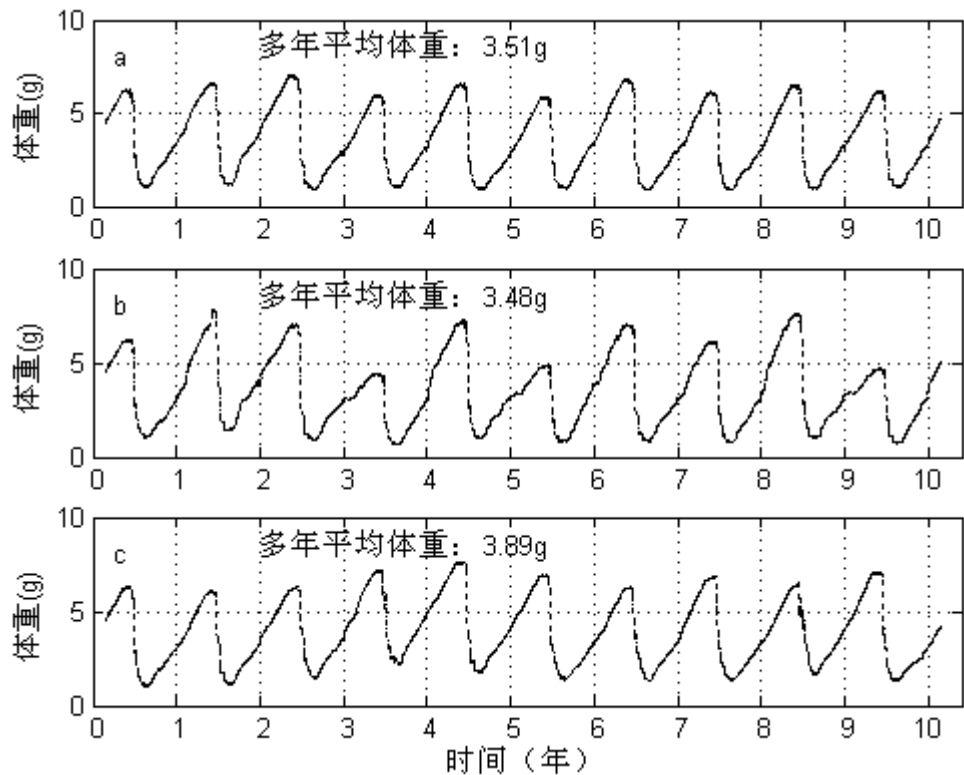


图 4.18 三个温度实验中种群平均体重，a 为温度实验 0，b 为温度实验 1，c 为温度实验 2。

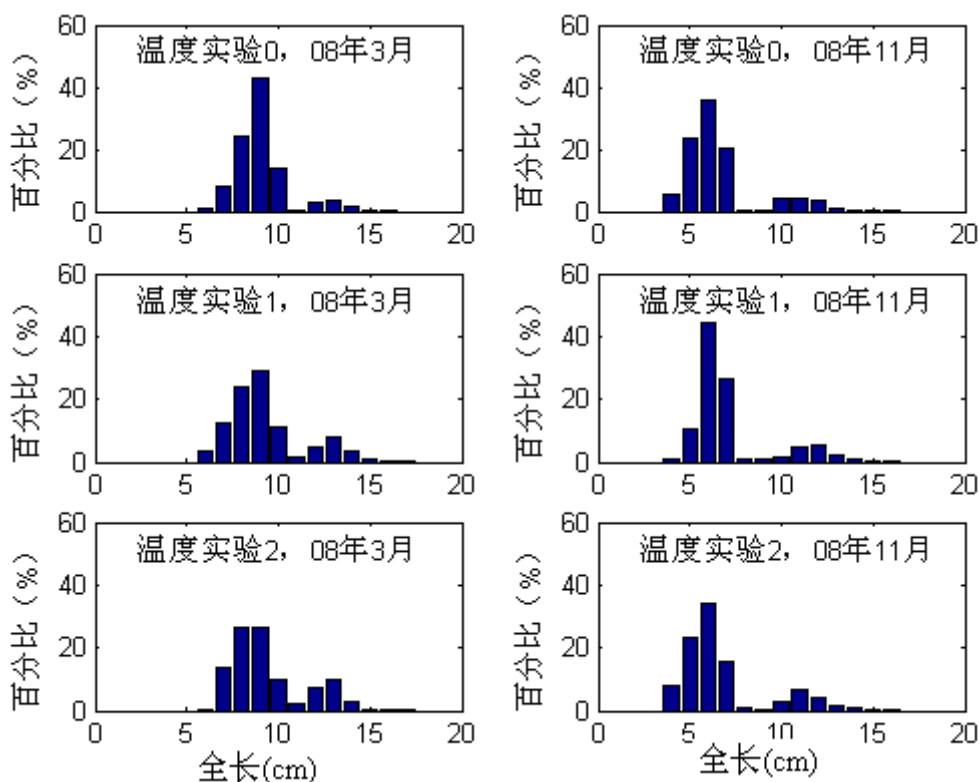


图 4.19 三个温度实验中 08 年 3 月和 11 月鳃鱼全长分布

4.2 捕捞实验

假定渔业活动有统一的安排，捕捞时间安排在 9 月 1 日~11 月 1 日。这段时间被划分成一系列捕捞周期，一个捕捞周期持续一周。捕捞总是在生物量最丰富的那些单元中进行，这些单元的总面积为 A_{Fs} ，为了方便除以计算域总面积将其标准化为 0~1 之间。在每一个捕捞周期，先确定捕捞单元，然后船只扫过这些单元，单元中一部分鱼被捕捞，捕捞的比率为捕捞效率 Ei_{Fs} 。对于某一个鳃鱼个体来说，在一个捕捞周期中被捕捞的概率为 Ei_{Fs} 。

捕捞努力量为指定时间内投入渔业的捕捞生产设备的数量和强度（沈国英，2002）。捕捞努力量可以用捕捞船只总功率或总吨位表示，也可通过某种换算方法标准化为捕捞作业时间。如果在单位面积上投入的设备不变，则捕捞效率不变，此时投入的设备量与捕捞面积成正比。如果捕捞面积不变，捕捞效率较小时，投入设备量与捕捞效率成正比。所以本文用 $Eo_{Fs} = Ei_{Fs} \cdot A_{Fs}$ 表示捕捞努力量。

4.2.1 实验方案设计

A_{Fs} 和 E_{Fs} 的不同组合就构成了不同的捕捞方案。捕捞实验 1 捕捞面积 A_{Fs} 不变, 改变 E_{Fs} 。捕捞实验 2 捕捞努力量 E_{Fs} 不变, 改变 A_{Fs} (当然 E_{Fs} 也会做相应的改变)。实验的设计见表 4-1。

表 4-1 捕捞方案

	序号	捕捞面积	捕捞效率	捕捞努力量	资源量 (10^5 吨)	渔获量 (10^5 吨/年)
捕捞实验 1, 面积不变	1	0.200	0.080	0.016	6.080	3.350
	2	0.200	0.110	0.022	5.480	3.840
	3	0.200	0.140	0.028	4.710	4.060
	4	0.200	0.160	0.032	3.790	3.610
	5	0.200	0.170	0.034	0.000	0.000
捕捞实验 2, 努力量不变	6	0.120	0.233	0.028	0.000	0.000
	7	0.150	0.187	0.028	3.660	3.840
	8	0.180	0.156	0.028	4.140	3.980
	9	0.200	0.140	0.028	4.710	4.060
	10	0.220	0.127	0.028	5.050	3.860
		0.250	0.112	0.028	5.310	3.930

注: 资源量和渔获量为稳定状态下多年平均值。

4.2.2 捕捞实验 1

图 4.20 为三种捕捞效率下鳀鱼资源量和渔获量的动态过程。可以看到, 当捕捞效率为 0.08 和 0.14 时, 实施捕捞后, 资源量减少, 但很快趋于稳定。而捕捞效率为 0.17 时, 鳀鱼资源逐渐衰竭。

由图 4.21 可以看到在较小的捕捞努力量下, 随着努力量的增大, 可持续渔获量提高。渔获量达到最大值后, 继续增加捕捞努力量, 渔获量有一小段平稳的下降, 之后急剧的减小。鳀鱼可持续资源量随着捕捞努力增大而减小, 当捕捞努力量超过某一阈值后鳀鱼种群灭绝。努力量为 0.028 时达到最大可持续渔获量, 当然这不是经济上最优的努力量, 经济上最优的努力量应当综合考虑投入产出关系, 这超出了本文的范围, 但经济上最优的努力量一定低于此值。

图 4.22 为特定捕捞努力量下各龄鱼数量比例百分比动态过程,图 4.24 为各龄鱼生物量百分比动态过程。图 4.26 为三种捕捞方案下,鳀鱼种群平均年龄动态过程。实施捕捞后,一龄鱼、二龄鱼和三龄鱼的比例,不论是数量还是生物量都有一定程度的下降,进而种群平均年龄下降了。但只要捕捞努力量不超过资源的承受能力,年龄结构会趋稳定。

图 4.28 和图 4.29 分别为稳定状态下各龄鱼的数量和生物量随捕捞努力量的变化。可见捕捞导致低龄化,但捕捞面积为 0.2,捕捞效率大于 0.08 时,随着捕捞努力量的增加,低龄化不再继续。这是因为,虽然捕捞时同一单元内大个体和小个体被捕捞的概率是相同的,但捕捞总是在资源最丰富的单元进行,而大个体密集的单元生物量也较大,优先实施捕捞,所以从整个计算域来看,大个体被捕捞的概率高于小个体被捕捞的概率,这取决于捕捞单元的安排;当捕捞面积一定,捕捞单元不随捕捞效率的改变而改变,所以提高捕捞效率不会使大个体被捕捞的概率进一步提高,因而不再进行进一步低龄化。

低龄化的结果是小型化,如图 4.27 和图 4.30 所示。由图可知实施捕捞后,种群小型化,但随着捕捞努力量的继续增加,种群平均体重反而略有上升。这可能是因为,捕捞努力量较小时,捕捞使得种群的平均寿命缩短,平均体重下降,但随着努力量的增加,捕捞使得鳀鱼种群规模缩小,食物竞争压力减小,整个种群平均体重得以增大。

由图 4.31,鳀鱼种群分布存在两个峰值。第一个峰对应于一龄内鱼,第二个峰对应于一龄鱼。11 月份,捕捞面积为 0.2,捕捞效率为 0.08 时,相对于没有捕捞,第一个峰最大值虽然下降了,但整个峰趋于丰满。捕捞面积为 0.2,捕捞效率为 0.14 时,第一个峰向全长的长端偏移。这说明捕捞首先导致一龄内鱼比重升高,种群低龄化,继续增大捕捞效率,一龄内鱼的平均全长增加。3 月份,全长分布的第二个峰下降,第一个峰的最大值虽然没有增大,但整个峰变得丰满。整体上看,一龄内鱼比例增大,一龄鱼比例减小。

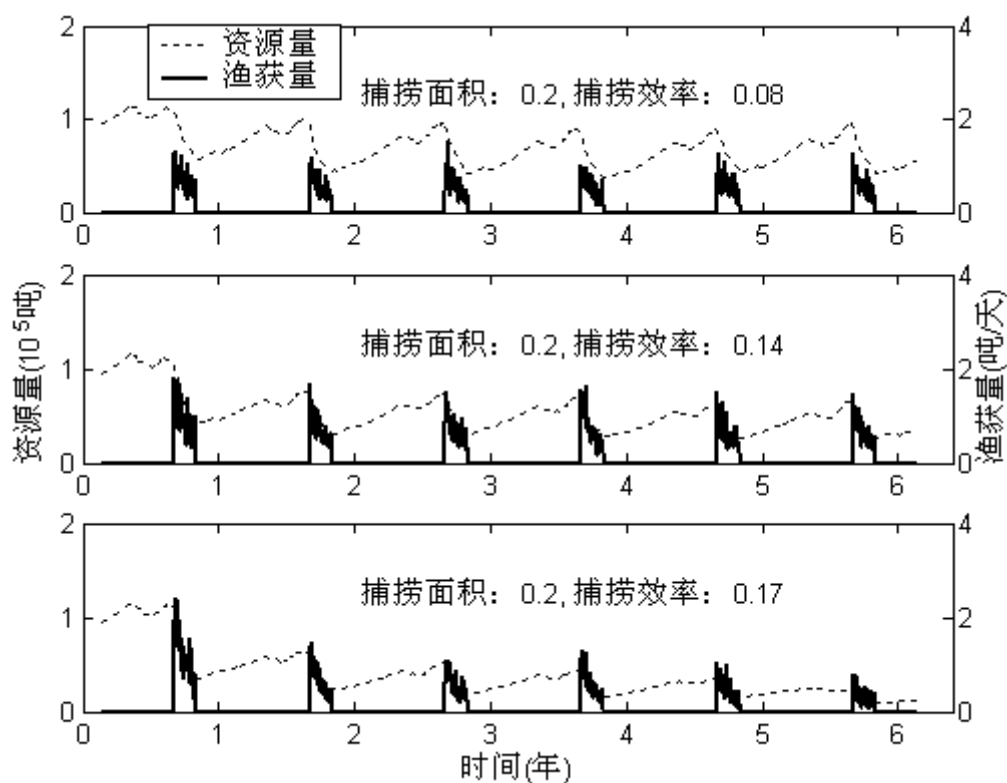


图 4.20 不同捕捞效率下的资源量和渔获量

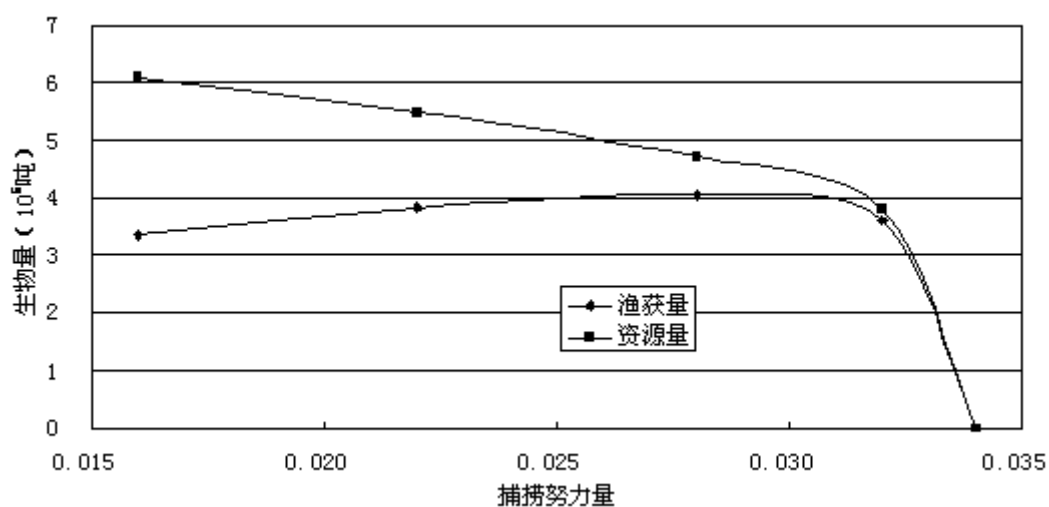


图 4.21 不同捕捞努力量下可持续资源量和渔获量

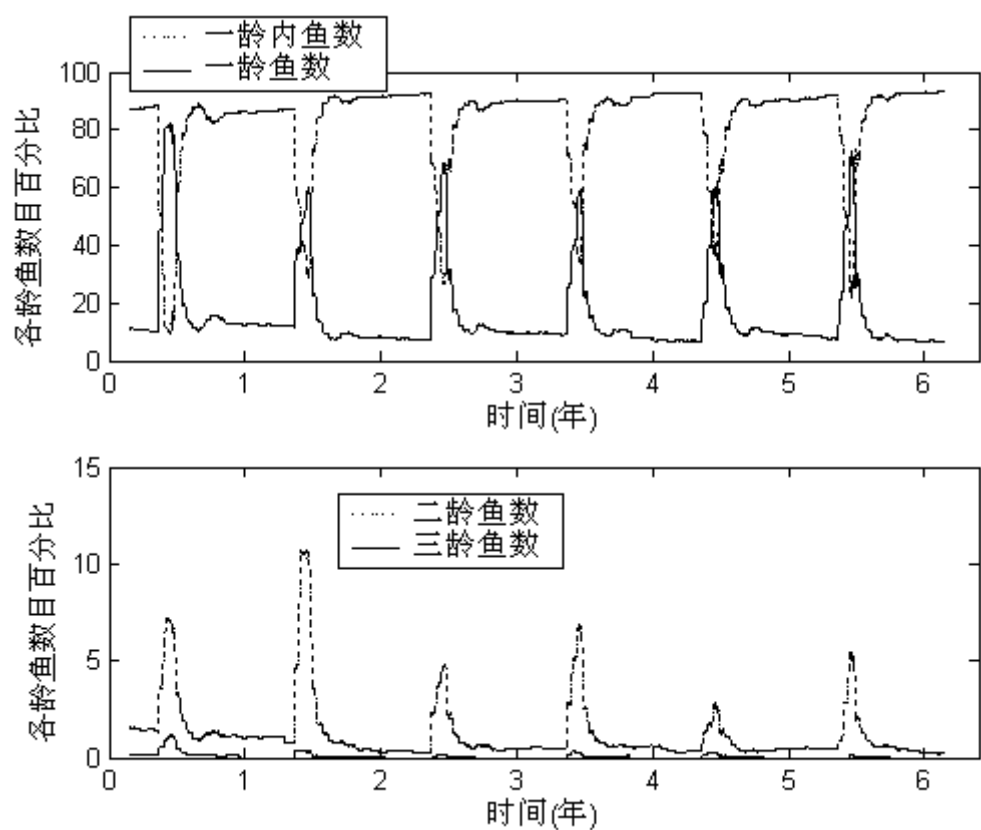


图 4.23 各龄鱼数目百分比动态，捕捞面积 0.2，捕捞效率 0.14。

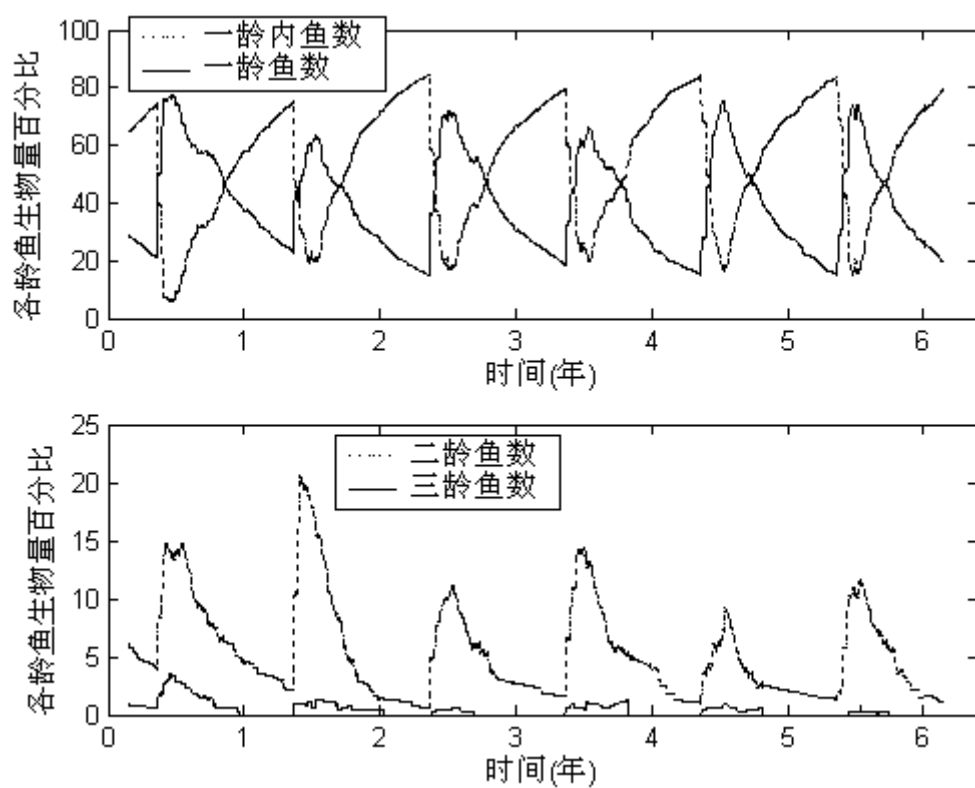


图 4.25 各龄鱼生物量百分比动态，捕捞面积 0.2，捕捞效率 0.14

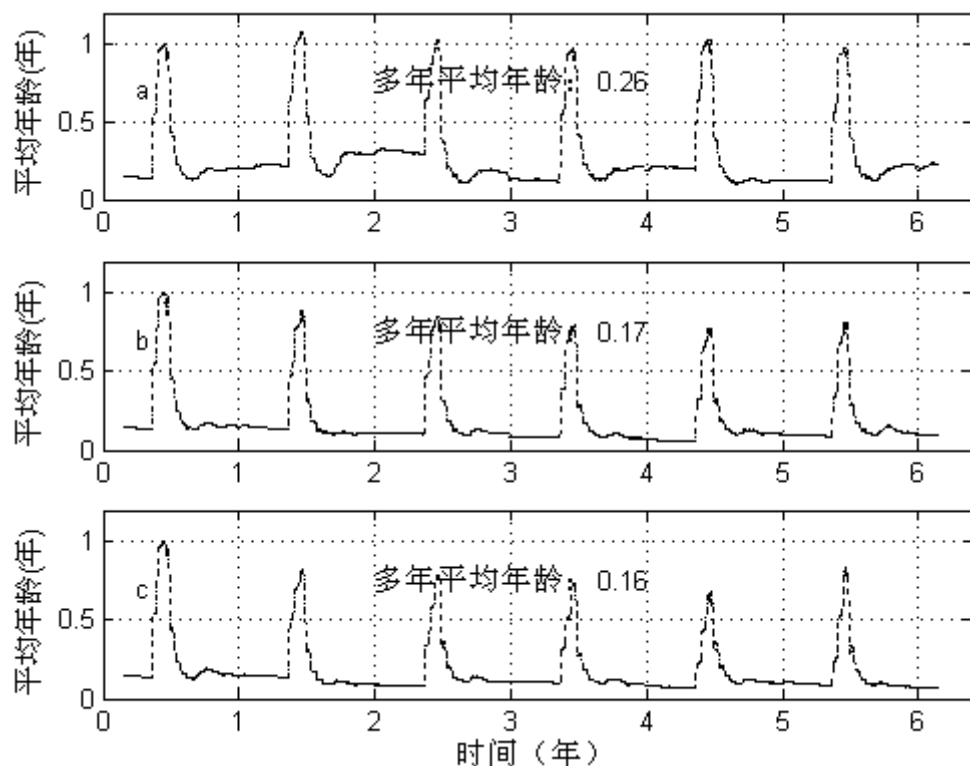


图 4.26 不同捕捞方案下鳃鱼种群平均年龄。a, 没有捕捞; b, 捕捞面积 0.2, 捕捞效率 0.08; c, 捕捞面积 0.2, 效率捕捞 0.14

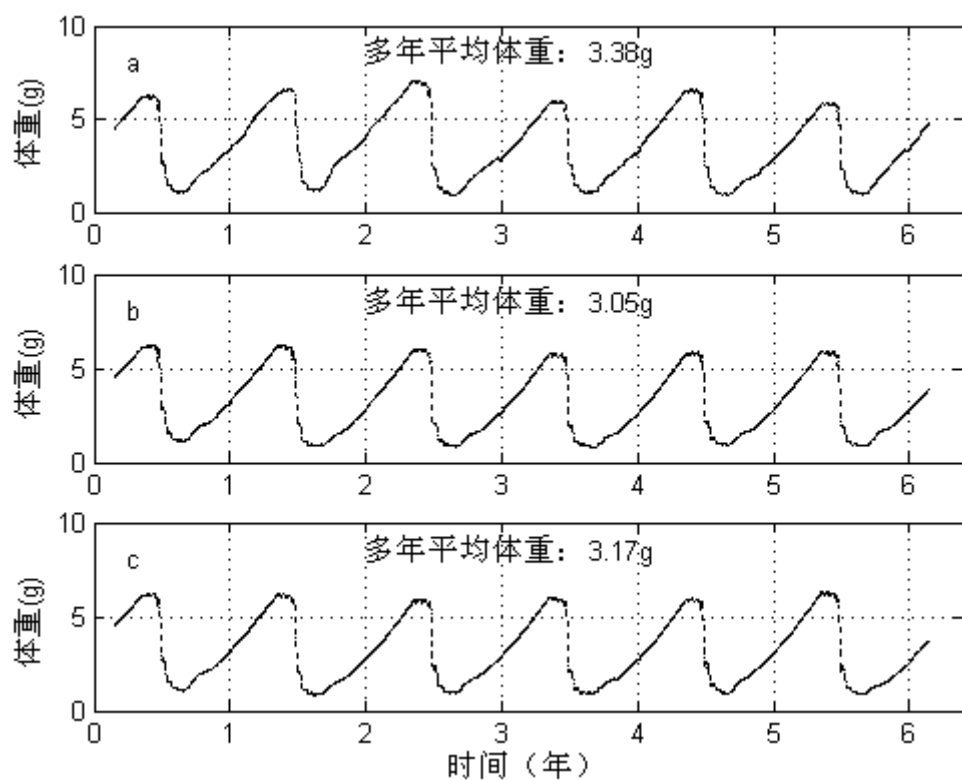


图 4.27 不同捕捞方案鳃鱼种群平均体重。a, 没有捕捞; b, 捕捞面积 0.2, 捕捞效率 0.08; c, 捕捞面积都为 0.2, 捕捞效率 0.14。

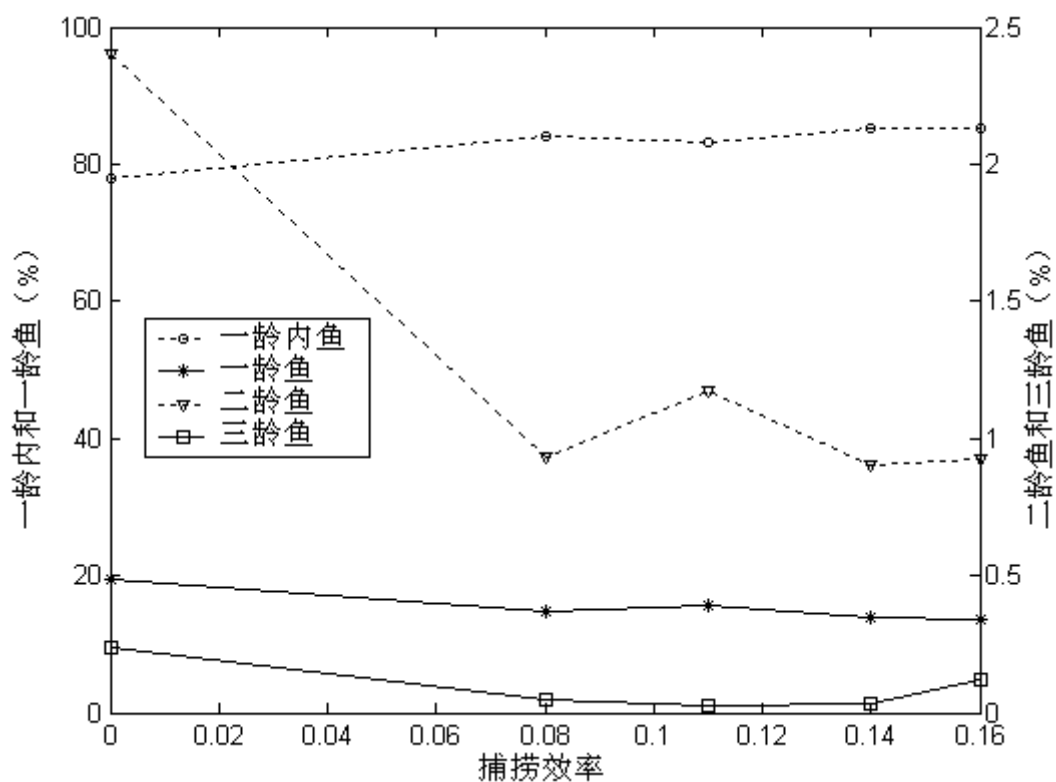


图 4.28 捕捞面积为 0.2 时, 捕捞效率和各龄鱼数量百分比 (稳定状态下)

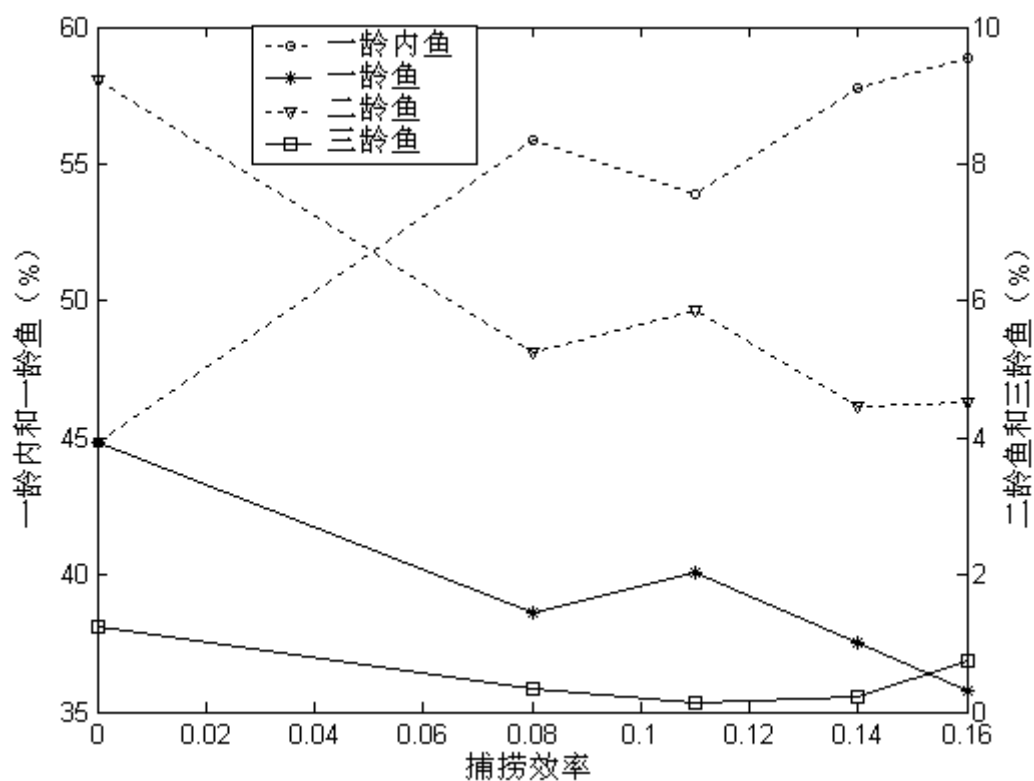


图 4.29 捕捞面积为 0.2 时, 捕捞效率和各龄鱼生物量百分比 (稳定状态下)

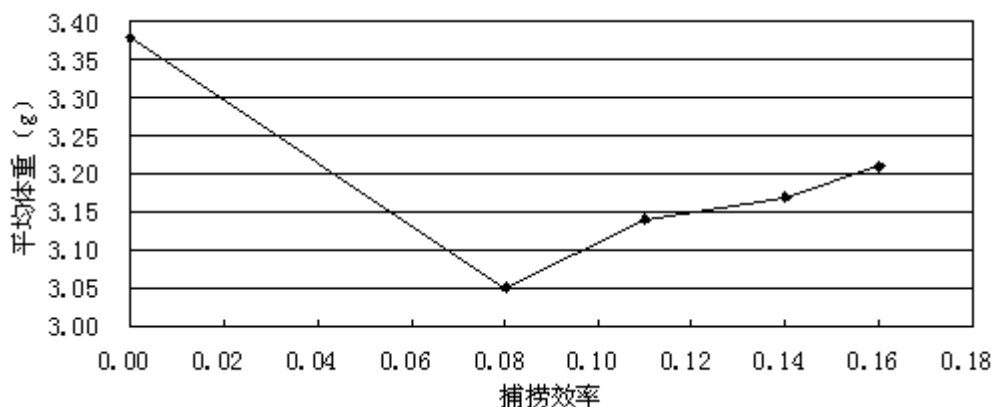


图 4.30 不同捕捞方案鳃鱼种群平均体重（稳定状态），捕捞面积都为 0.2。

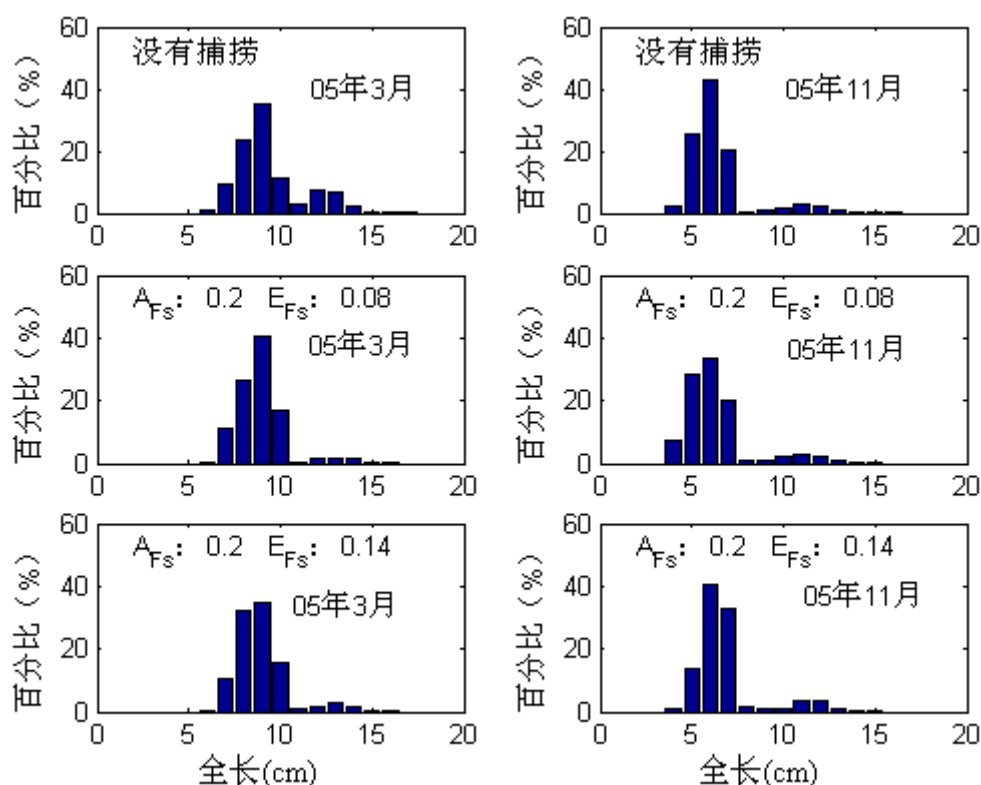


图 4.31 不同捕捞方案下鳃鱼全长分布

4.2.2 捕捞实验 2

当捕捞努力量固定时，根据捕捞面积的不同可以有不同的捕捞方案，如表 4-2 所示。图 4.32 为固定捕捞努力量（0.028），使捕捞面积变化，资源量和渔获量的变化。当捕捞面积为 0.16~0.25 时，渔获量基本上没有什么变化。但资源量随着捕捞面积的增加而增加。当捕捞面积小于 0.16 时，随着捕捞面积的减小可持续资源量和渔获量同时减小。

这可能是因为，当捕捞面积很小时，由于捕捞努力量不变，必然造成局部捕捞效率很高，而捕捞活动总是安排在资源最集中的区域，这会导致资源的衰竭。而捕捞活动适当的分散，资源得到保护，渔获量也就相对稳定。但捕捞活动过于分散，有相当部分的船只到资源不是太丰富的地方捕捞，也会造成不必要的浪费。由此可见对现有捕捞力量适当的统筹，既可以改善生态系统，获得较高的渔获量。

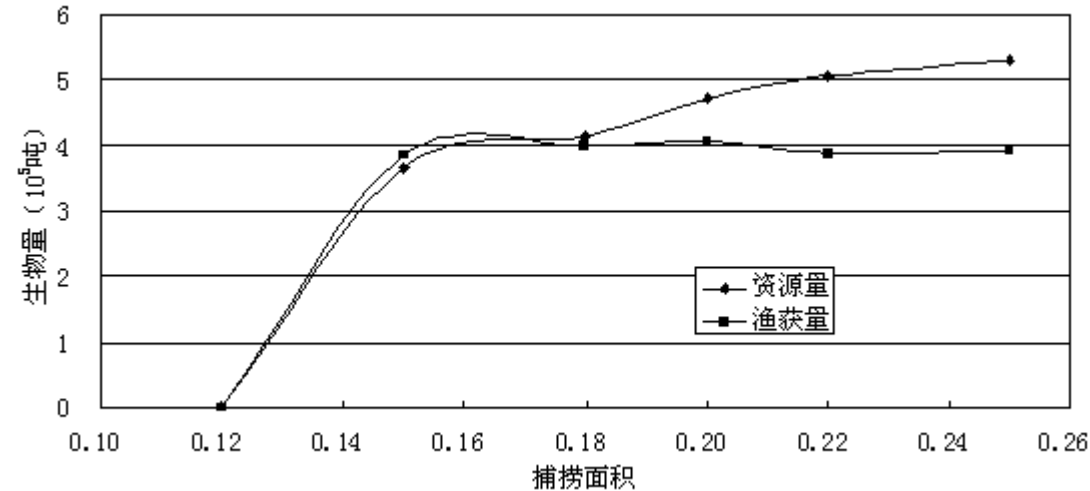


图 4.32 相同捕捞努力量（0.028）下捕捞面积和可持续资源量、渔获量

4.2.3 过度捕捞后的生态恢复

持续过度捕捞会导致资源的衰竭，当鳀鱼种群尚有一定规模时禁止捕捞，衰竭的资源渴望恢复，如图 4.33 所示，在过度捕捞后，鳀鱼资源量已降低值原有资源量的 1/10，但禁止捕捞后，经过 4~5 年的时间，鳀鱼资源量得到恢复，能够较快的恢复是因为鳀鱼的产卵量大。但在停止捕捞后，鳀鱼的年龄结构并不像生物量那样直接恢复，而是仍然沿原来的趋势变化（低龄化），2~3 年之后才逐渐恢复（图 4.34、4.35）。

图 3.36 为恢复前后鳀鱼种群全长的分布。资源衰竭后，全长分布的两个峰的最大值较高，在恢复后两个峰变得平坦。

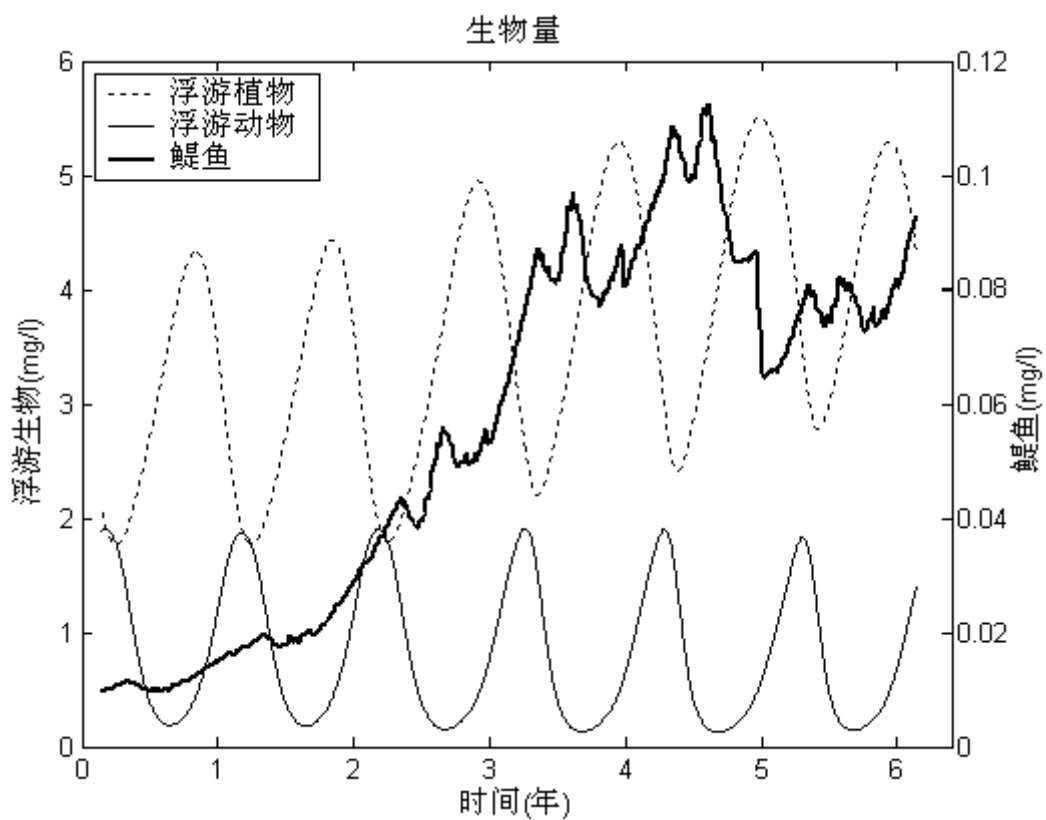


图 4.33 过度捕捞后生物量的恢复

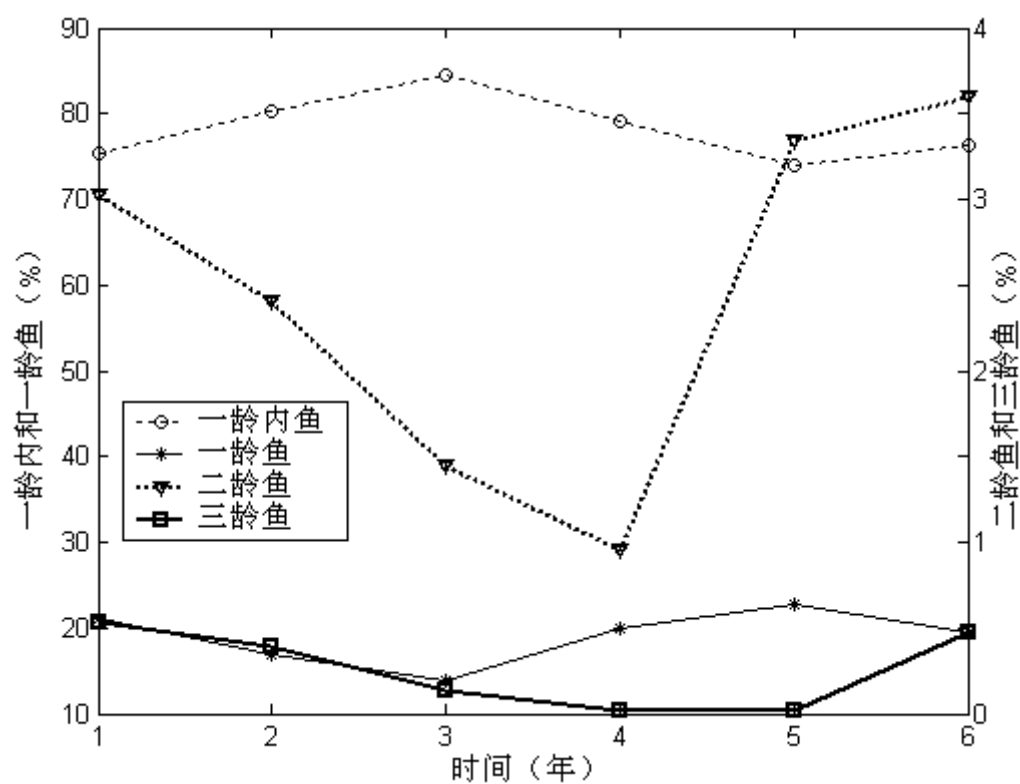


图 4.34 鳃鱼种群在恢复过程中的各龄鱼数量所占比例

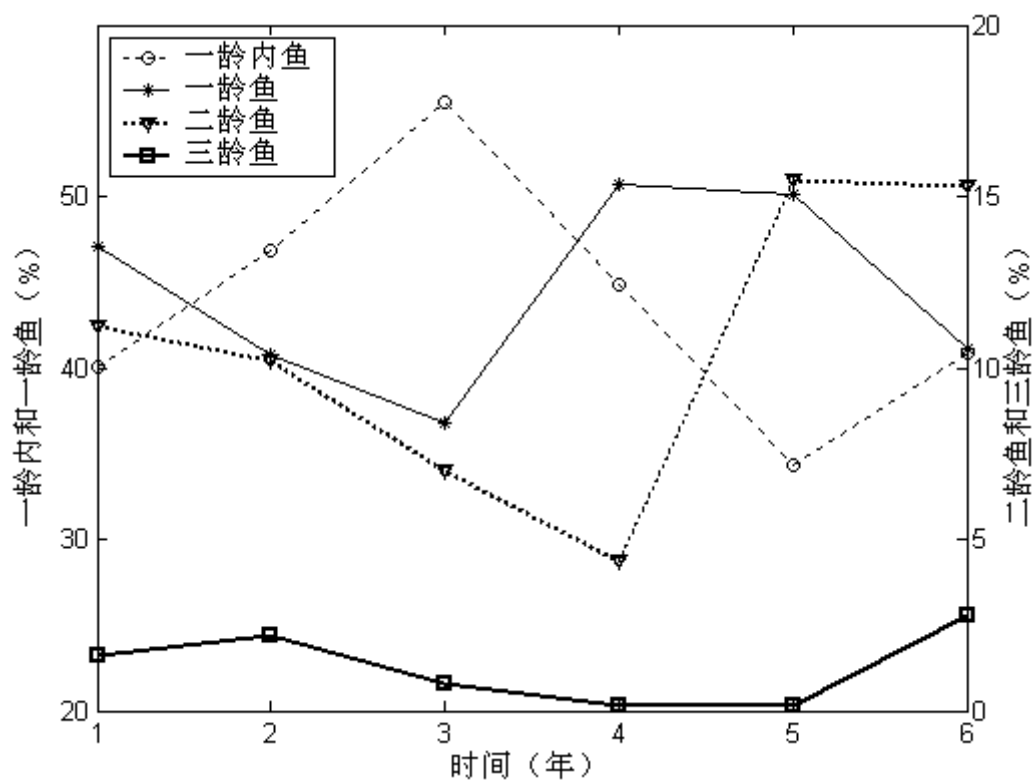


图 4.35 鳃鱼种群在恢复过程中的各龄鱼生物量所占比例

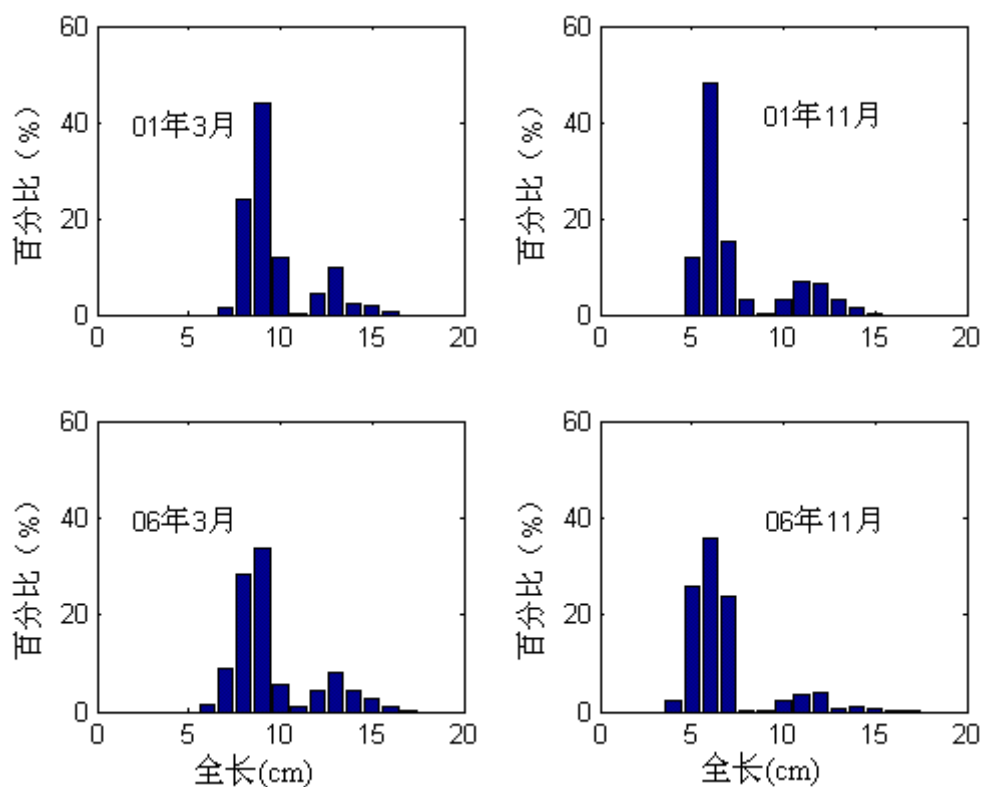


图 3.36 恢复过程中鳃鱼全长分布

4.2.4 鳊鱼种群的进化

由 4.2.1 节可知,在环境温度变化过程中,鳊鱼种群的分布、生物量和年龄结构随之变化。温度实验从 0 年开始,温度持续升高了 10 年,本节实验 10 年之后温度不再升高,种群对新环境的适应过程。在这一新环境中鳊鱼种群的生物量和分布逐渐过度到新的稳定状态。本实验的环境和鳊鱼种群数据接温度实验 2,只是环境温度不再有年变化。

由图 3.37、3.38 可知,1~3 月,11 和 30 年的种群分布存在很大的差异,而 30 和 49 年的分布则极其相似,30 和 49 年比 11 年的分布范围大。4~9 月,11、30 和 49 年的种群分布差别不大,10~12 月鳊鱼分布范围差不多,但较大个体的密集区不同。10~11 月,30 年较大个体分布范围较广,11 和 49 年较大个体的分布较为集中。12 月,30 年的较大个体趋于集中,而 11 和 49 较大个体的分布反而趋于分散。温度的升高对鳊鱼冬季分布的影响较大,其适应新环境的过程中冬季分布的变化也较大。

由图 4.43,开始鳊鱼对新环境不太适应,生物量较少,随着鳊鱼种群对新环境的适应性不断增强,其生物量逐渐增加。经过 20 多年时间,生物量趋于稳定。由此可见,只要环境的改变不是很大,种群就能逐渐适应新环境,在新的环境中形成新的稳定状态。

由图 4.44 鳊鱼在适应环境的过程中,全长分布两个峰趋于平坦均匀。

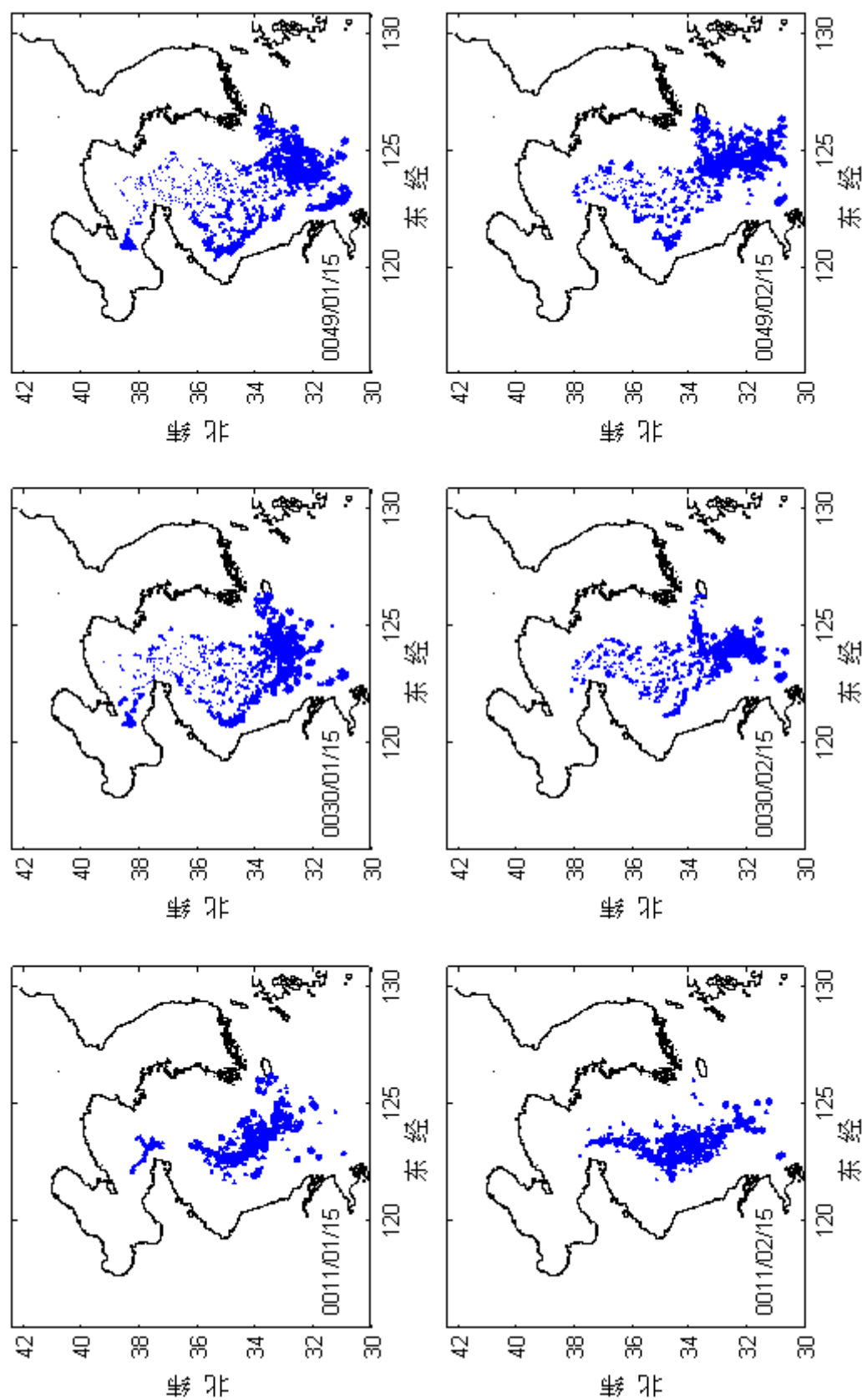


图 4.37 鳀鱼种群在进化过程中的分布, 1、2 月

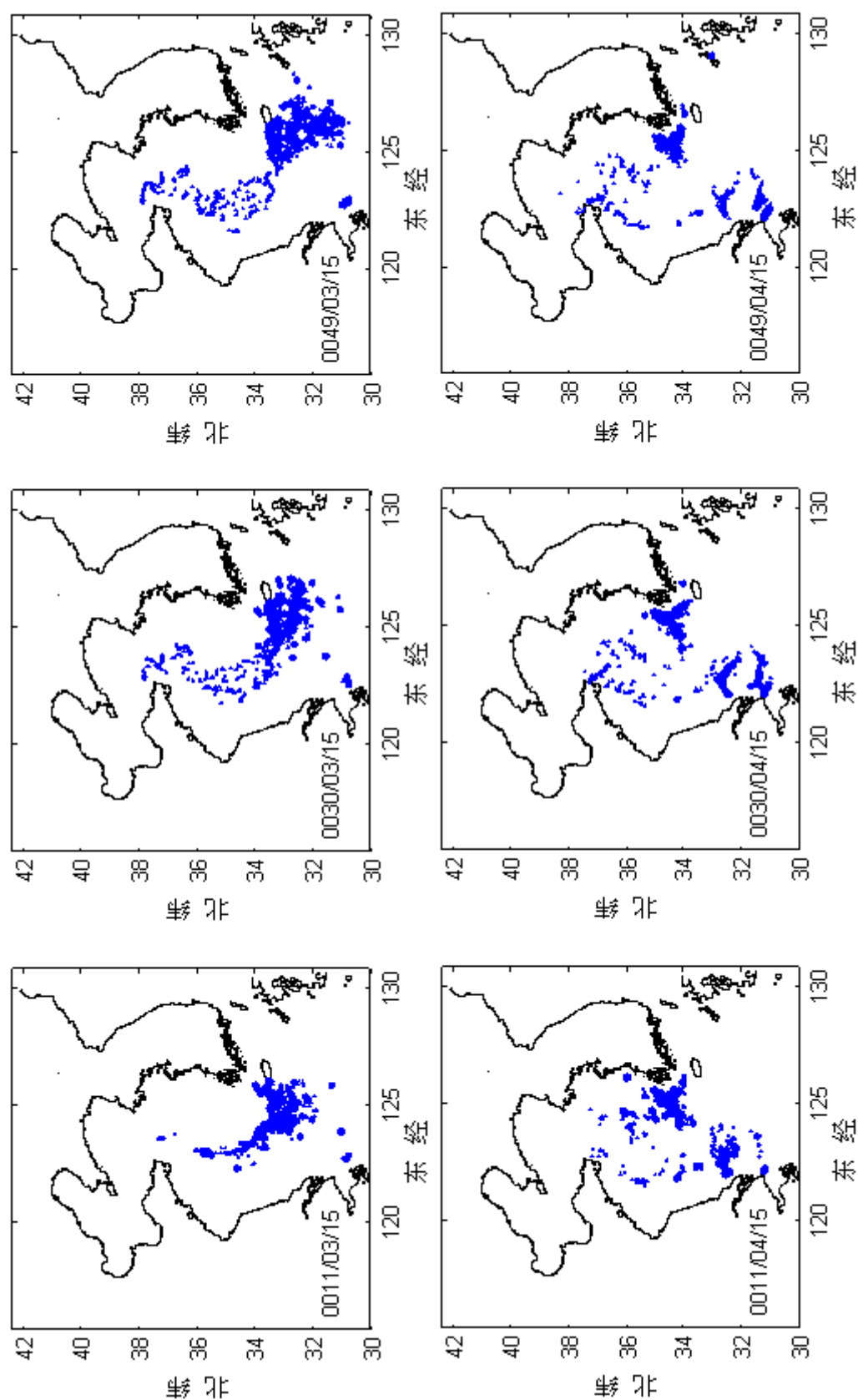


图 4.38 鲢鱼种群在进化过程中的分布, 3、4 月

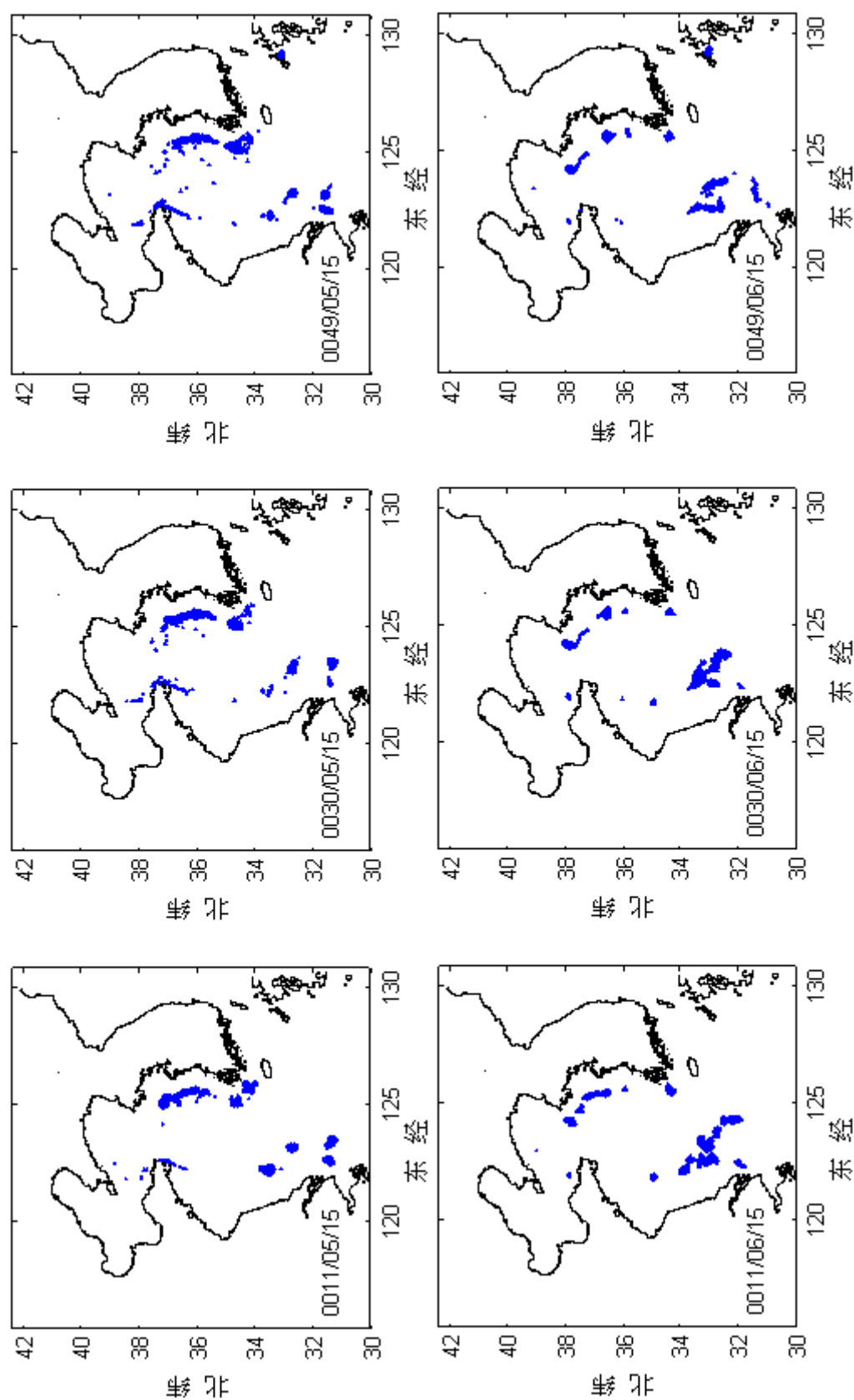


图 4.39 鳀鱼种群在进化过程中的分布，5、6 月

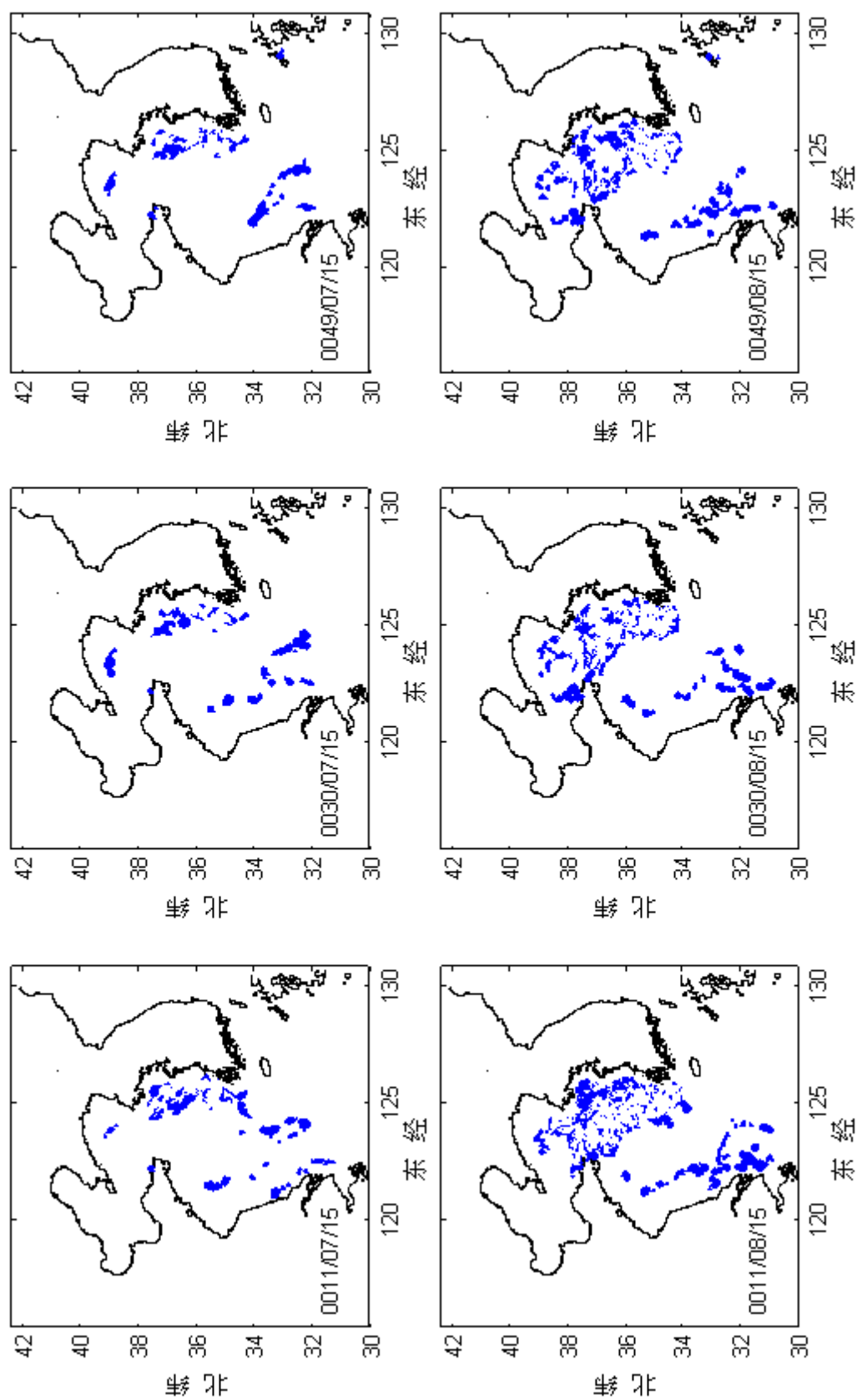


图 4.40 鳐鱼种群在进化过程中的分布, 7、8 月

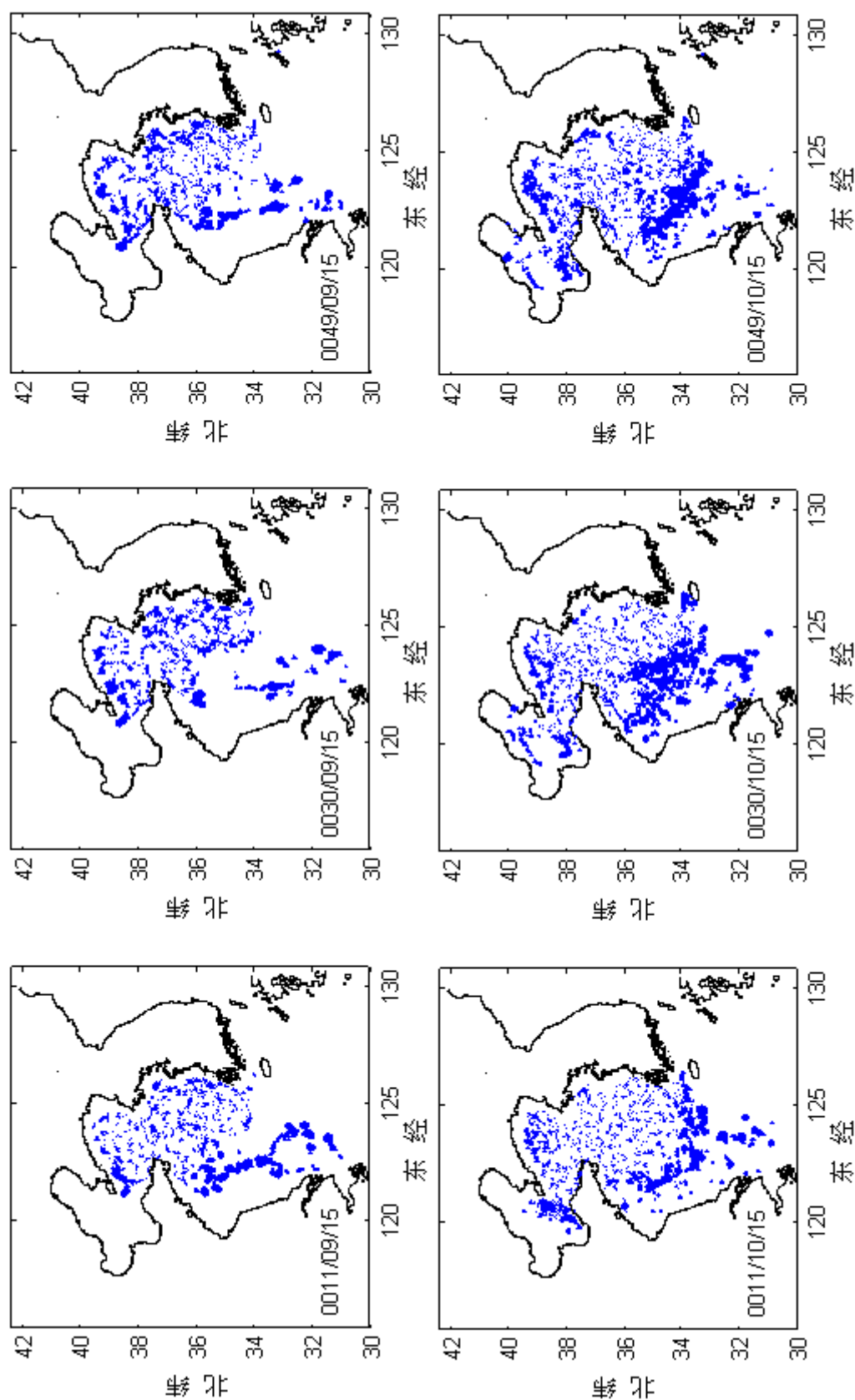


图 4.41 鳀鱼种群在进化过程中的分布, 9、10 月

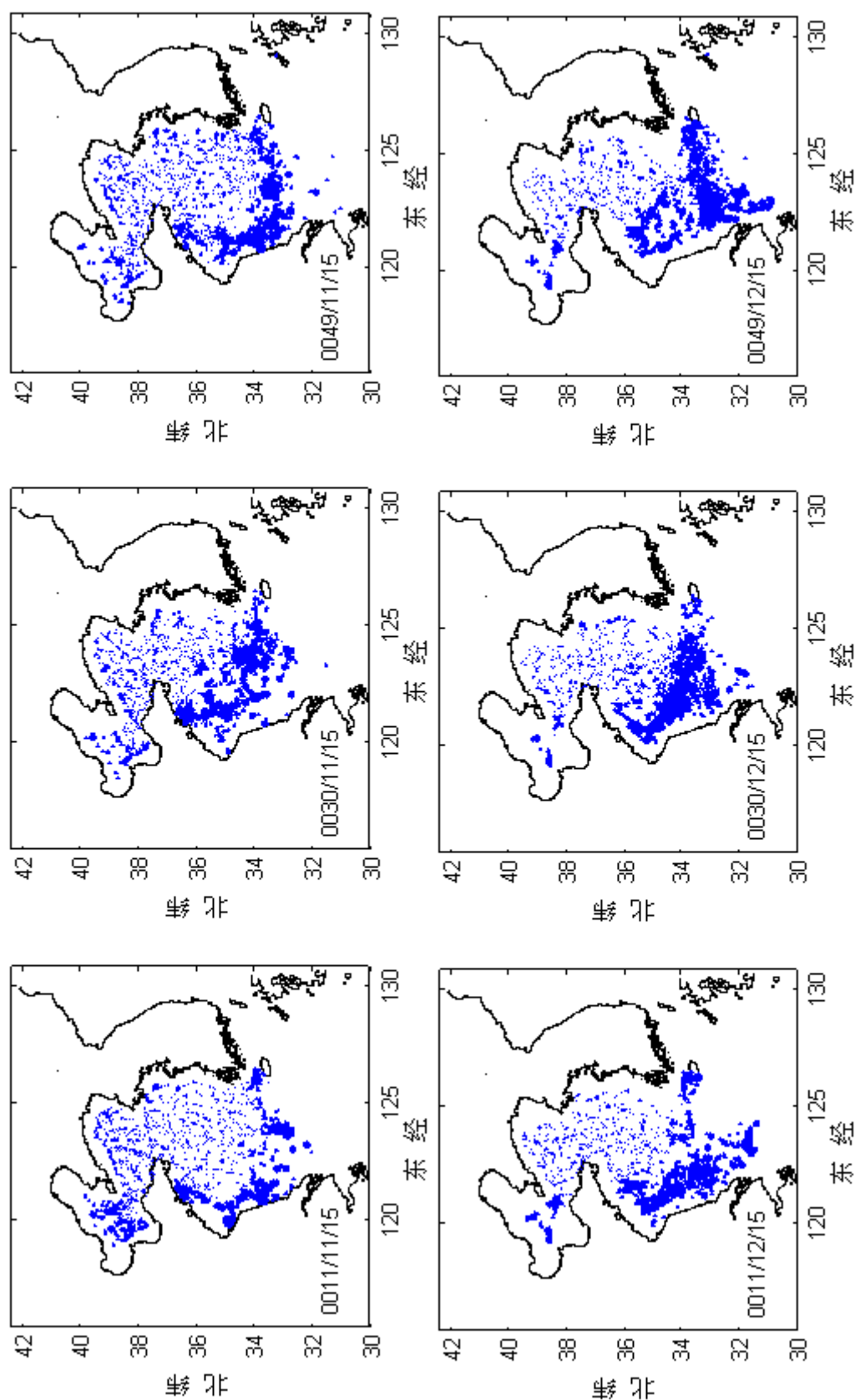


图 4.42 鲷鱼种群在进化过程中的分布, 11、12 月

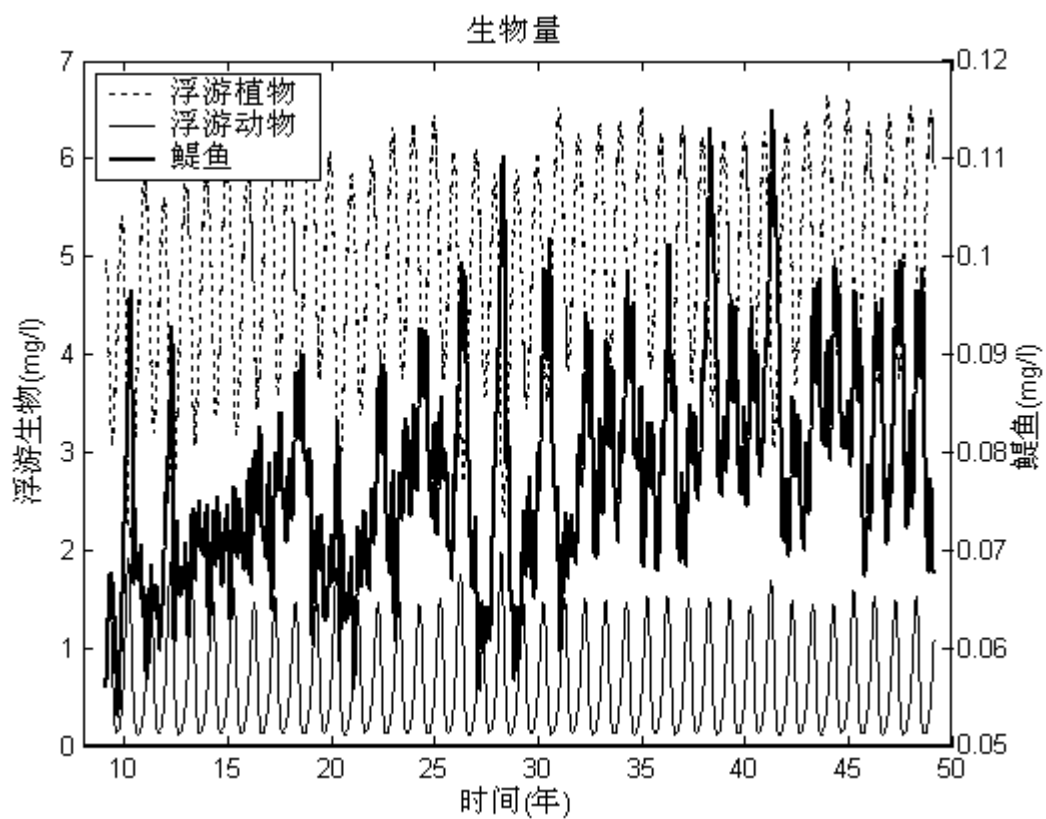


图 4.43 鳃鱼种群在进化过程生物量的变化

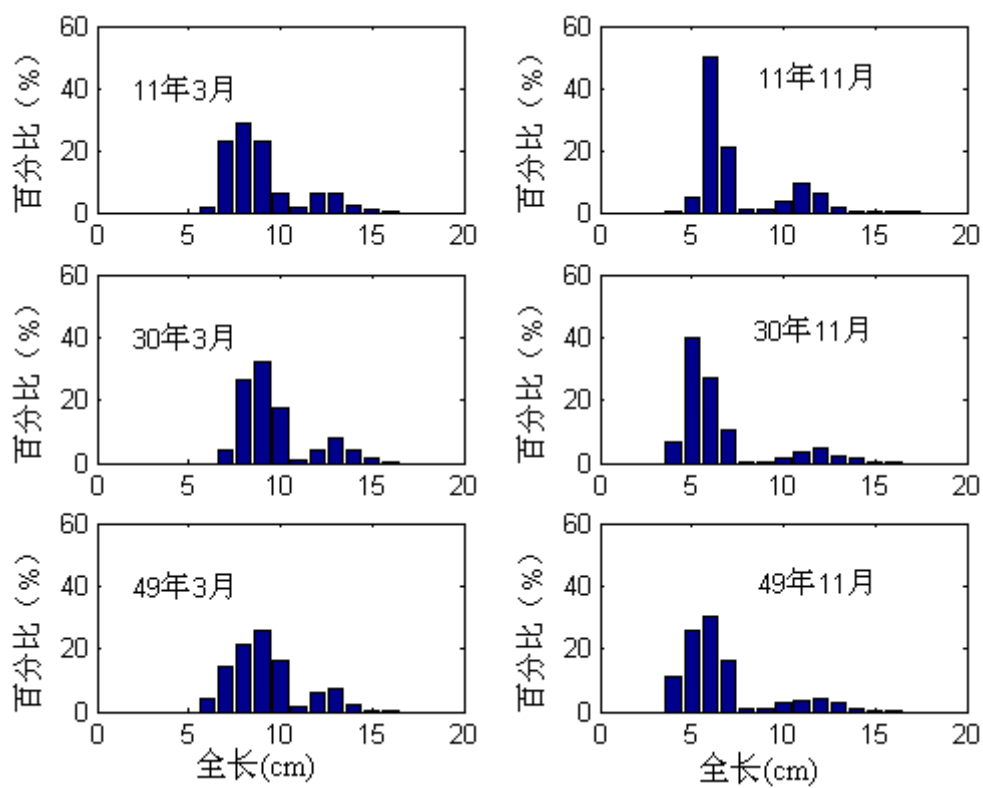


图 4.44 进化过程中鳃鱼全长分布

第 5 章 结论与展望

5.1 主要结果和结论

1. 模型可以模拟鳀鱼种群对环境变化和捕捞活动的响应。
2. 温度的升高会影响种群的分布。温度的升高导致鳀鱼产卵洄游提前，越冬洄游滞后，整体分布偏南。温度的大幅升高对朝鲜半岛沿岸鳀鱼起抑制作用，但沿苏浙沿岸产卵洄游的个体增加，产卵量增多。
3. 温度小幅度升高不影响鳀鱼生物量，但温度大幅度升高导致种群生物量的减少、平均年龄增大、平均体重增大。全长分布存在两个峰值，第一个对应于一龄内鱼，第二个峰值对应于一龄鱼，温度升高导致第一个峰值降低，第二个峰值升高。
4. 当捕捞努力量较小时，随努力量的增加，渔获量也增加，但过度增加努力量渔获不再增加，反而逐渐减小。在相同努力量的情况下，捕捞活动的面积大小也会影响渔获量。捕捞活动过分集中于资源最丰富的区域会导致资源的衰竭。
5. 捕捞活动导致鳀鱼种群低龄化和小型化，但当捕捞活动达到一定规模后，随捕捞努力量的增加，种群平均年龄和平均体重略有升高。
6. 过度捕捞后的鳀鱼种群在停止捕捞后，3~4 年时间生物量即可恢复。生物量的恢复每年逐渐增加至稳定。年龄结构持续低龄化 2~3 年后就能恢复。

5.2 本文的创新点

1. 本文首次使用 IBM 模型研究黄渤海鱼类种群动态过程。
2. 本文引进了“模型基因”。模型中个体的生理活动规则用函数来表达，这些函数依赖许多参数。个体之间存在差异但终生不变的参数定义为模型基因。模型结合个体的生存规则、生殖规则、遗传变异模拟了种群的进化。
3. 适合度函数和运动方程的构造。适合度的概念虽然已由前人提出，但适合度是个体自身条件和环境条件的复杂函数，如何表达尚未有标准。本文提出了鳀鱼结合环境温度和食物密度的适合度函数。鳀鱼的定向移动取决于适合度梯度。适合度函数的成功构造可使模型能够模拟鳀鱼的游泳，并进而再现了种群的产卵洄游。

游和越冬洄游。

5.3 模型中存在的不足

1. 本文只是建立了一个初步的基于个体发育的鳀鱼模型。模型中许多环境因素和鳀鱼的活动被简化或忽略。例如海水的透光率仅表达为浮游植物的函数，实际上在近海透光率与海水含沙量关系密切。营养盐的供应、云量在模型中都设置为常数，没有时空的变化。这些因素直接影响浮游植物的光合作用，并通过食物链影响到鳀鱼。海水的透光率不仅影响光合作用，也直接影响鳀鱼的适合度，并进而影响鳀鱼的生理活动。模型没有引入流场，但流场也许是决定鳀鱼游泳方向和游泳速速度大小的因素之一，流场对浮游生物和鳀鱼早期阶段的输运也有很大作用。
2. 为了简化模型，本文没有考虑45天以内仔稚鱼的发育。实际上，环境因素对鳀鱼仔鱼和稚鱼阶段的发育有着重要的影响（梁忠秀等，2004；黄大吉等，2002）。增加此阶段的模拟比使用一个为常数的孵化率显然更为合理。
3. 此外模型环境离散成了二维网格，尽管这一网格比起箱式模型来有了进步，但仍然存在一些问题。例如它不能描述环境的三维结构和鳀鱼的垂向移动。在二维场中鳀鱼不能逾越的障碍（适合度较低的水域）在三维环境中通过适当的水层可能就能通过。

5.4 问题与展望

1. 模型中鳀鱼虽然能够产卵洄游和越冬洄游，但洄游路线和时间与观测结果相比仍然有一定的出入。沿江苏沿岸产卵洄游的数量明显太少，并且较实际洄游时间滞后，以至不能进入渤海产卵。有相当一部分鳀鱼春夏季应该在产卵场产卵，但却滞留在黄海南部。这可能是缺失水动力因素造成的结果。
2. 模型的生物量与观测值有出入，据中国水产科学研究院黄海水产研究所的调查1990年前黄、渤海鳀鱼资源量一般年份的250~300万吨（唐明芝，2000）而模型模拟结果大约在100万吨左右。这可能跟营养盐的供应有关。
3. 下一步的工作中将会考虑更多的环境因素，特别是水动力因素。如5.3所述，为了简化模型，许多环境因素被简化或忽略，而这些因素有些有条件获得更加详

细准确的观测值,这将在进一步的工作中考虑进去。另外其它鱼类物种将被引入,空间结构也将做三维离散。随着时间的推移,研究者们对鱼类的生理活动方式和参数将会有更多的了解,应用这些成果将会减少模型的不确定和猜测成分,使模型更加可信。

参 考 文 献

- Arne Johannessen, Svein A.Iversen, JinXianshi³, Li Fuguo, Biological investigations of anchovy and some selected fish species caught during the R/V“BeiDou”surveys 1984-199, Marine Fisheries Research, 2001, 22(4): 45~56.
- Antonios D. Mazaris , Øyvind Fiksen , Yiannis G. Matsinos, Using an individual-based model for assessment of sea turtle population viability, Popul Ecol, 2000, 47:179~191.
- B. Yu, M. J. Lin, W. Q. Tao ,Automatic generation of unstructured grids with Delaunay triangulation and its application , Heat and Mass Transfer ,1999, 36: 361~370
- Breckling, B., F. Müller, H. Reuter, F. Hölker, O. Fränze. Emergent properties in individual-based ecological models—introducing case studies in an ecosystem research context, Ecological Modelling , 2005, 186 : 376~388.
- Chen Jufa and Ma Shaosai, Oceanographic Condition in the Distribution Areas of Anchovy *Engraulis Japonicas* in the Yellow Sea and East China Sea, 1999, Marine Science Bulletin, 1 (1): 68~82.
- Dennis McDermot, Kenneth A. Rose, An individual-based model of lake fish communities: application to piscivore stocking in Lake Mendota, Ecological Modeling, 2000, 125:67~102.
- D. J. T. Sumpter, D. S. Broomhead. Relating individual behaviour to population dynamics, The Royal Society, 2001, 268:925~932.
- Eva M. Griebeler, Eckhard Gottschalk, An individual based model of the impact of suboptimal habitat on survival of the grey bush cricket, *Platycleis albopunctata*(Orthoptera: Tettigoniidae), Journal of Insect Conservation , 2000, 4: 225~237.
- Eva Maria Griebeler , Alfred Seitz, Effects of increasing temperatures on population dynamics of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: implications from an individual-based model, Oecologia, 2007, 151:530~543.
- Franz Hölker, Broder Breckling. A spatiotemporal individual-based fish model to investigate emergent properties at the organismal and the population level, Ecological Modelling, 2005 ,186 :406~426.
- Geir Huse, Espen Strand, Jarl Giske, Implementing behaviour in individual-based models using neural networks and genetic algorithms, Evolutionary Ecology, 1999, 13: 469~483.
- Heather L. Haas, Kenneth A. Rose, Brian Fry, Thomas J. Minello, Lawrence P. Rozas. Brown shrimp on the edge: linking habitat to survival using an individual based simulation model, ecological applications, 2004, 14(4) : 1232~1247.

- Jarl Giske, Geir Huse, Øyvind Fiksen, Modelling spatial dynamics of fish, *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1998, 8: 57~91.
- Joanna S. Jaworska, Kenneth A. Rose & Lawrence W. Barnhouse, General response patterns of fish populations to stress: an evaluation using an individual-based simulation model, *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 1977, 6: 15~31.
- Lawrence Ward Spradley. A generalized meshing environment for adaptive computational fluid dynamics, A dissertation, The department of mechanical and aerospace engineering of The school of graduate studies of The university of Alabama in Huntsville, 1999
- Mark J. Butler, Thomas W. Dolan, John H. Hunt, Kenneth A. Rose, William F. Herrnkind. Recruitment in degraded marine habitats: a spatially explicit individual-based model for spiny lobster, *Ecological Applications*, 2005, 15 (3) : 902~918.
- M. E. Clark, K. A. Rose, D. A. Levine & W. W. Hargrove. Predicting climate change effects on Appalachian trout: combining GIS and individual-based modeling, *Ecological Applications*, 2001, 11(1): 161~178.
- Morten Omholt Alve, Jo Arve Alfredsen & Yngvar Olsen. An individual-based population model for rotifer (*Brachionus plicatilis*) cultures, *Hydrobiologia*, 2006, 560:93~108.
- Nicholas F. Hughes, Physiological ecology meets the ideal-free distribution: predicting the distribution of size-structured fish populations across temperature gradients, *Environmental Biology of Fishes*, 2000, 59: 285~298.
- Peter J. S. Franks, NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application, *Journal of Oceanography*, 2002, 58: 379~387.
- R.C. Ripley, F. S. Lien, M.M. Yovanovich, Adaptive Unstructured Mesh Refinement of Supersonic Channel Flows, *International Journal of Computational Fluid Dynamics*, 2004, 18 (2): 189~198
- Shane A. Richards, William G. Wilson, Joshua E. S. Socolar. Selection for intermediate mortality and reproduction rates in a spatially structured population, *The Royal Society*, 1999, 266:2383~2388.
- Steven F. Railsback, Bret C. Harvey, John W. Hayse, Kirk E. LaGory. Tests of theory for diel variation in salmonid feeding activity and habitat use, *Ecology*, 2005, 86(4):947~959.
- Tian Tian., Hao. Wei, Jian. Su, Changsoo. Chung, Simulations of Annual Cycle of Phytoplankton Production and the Utilization of Nitrogen in the Yellow Sea, *Journal of Oceanography*, 2005,

61:343~357.

曹丰. 太阳和太阳能的利用. 武汉教育学院学报, 1996, 15 (6): 56~59

陈介康, 秦玉江, 李培军. 黄海北部日本鳀鱼生殖习性的初步研究. 水产科技情报, 1978,

No. 10: 1~6

高会旺. 渤海浮游生态系统分析及其模型研究. 博士后出站报告, 1998

高会旺, 王 强. 1999年渤海浮游植物生物量的数值模拟. 中国海洋大学学报, 2004,

34(5): 867~873

郭天慧. 我国东黄海鲷鱼自然群体的遗传多样性研究. 中国海洋大学硕士学位论文, 2002, p31

韩海燕. 二维非结构网格的生成及Euler方程的计算, 硕士论文, 西北工业学院, 2003

焦 燕, 陈大刚, 刘 群, 仲崇俊, 曾晓起, 任一平. 莱州湾小型鳀鲱鱼类的生物学特征.

水产学报, 2001, 25 (4): 190~192

筐国端, 陈伯海, 钱成春, 于光耀, 张淮, 张琦. 浅海水域水平扩散系数的推算研究. 海洋湖沼

通报, 1992, No. 2: 1~8

李富国. 黄海中南部鳀鱼生殖习性的研究, 海洋水产研究, 1987, No. 8: 41~50

李宝华, 傅克付. 南黄海浮游植物与水色透明度之间相关关系的研究. 1999, 黄渤海海洋, 17

(3): 73~79

梁忠秀, 孙 耀, 张秀梅, 陈碧鹃. 赤潮异湾藻对鱼类早期发育的影响. 海洋水产研究, 2004,

25 (4): 36~40

林德芳. 东、黄海鳀鱼集群分布模式的研究. 水产学报, 1997, 21 (1): 44~48

刘勇. 渤海两种主要中上层小型鱼类的摄食生长和生态转化效率. 中国海洋大学硕士研究

生学位论文, 2003, p28

麦肯齐等著, 孙儒泳等译. 生态学. 科学出版社, 1999, p164

马绍赛. 黄东海越冬鳀鱼的分布与水文条件的关系. 水产学报, 1989, 133: 201~206

孟田湘. 山东半岛南部产卵场鳀鱼幼体日龄组成与生长. 海洋水产研究, 2004, 25 (2): 1~5

聂海燕. 植食性小哺乳动物种群进化生态学研究: 高原鼠兔种群生活史进化对策. 浙江大学博

士论文, 2005, p14~16

祁明旭, 丰镇平. 非结构网格的生成及新型数据类型的应用. 工程热物理学报,

2001, 22(2): 179~181

阮洪超. 鳀鱼卵子和仔稚鱼的形态发育及其在黄海、渤海的分布, 海洋科学集刊, 1984, 22:

29~60

沈国英. 海洋生态学. 第二版, 北京, 科学出版社, 2002, p361

- 孙耀. 东、黄海鳀鱼的胃排空率及其温度影响. 生态学报, 2005, 25(2):215~219
- 孙耀, 刘勇, 张波, 唐启升. Eggers 胃含物法测定赤鼻棱的摄食与生态转换效率, 生态学报, 2003, 26(6): 1216~1221
- 孙耀, 马志敏, 刘勇, 唐启升. 东海、黄海不同生长时期鳀鱼的胃排空率. 海洋学报, 2006, 28(3): 103~108
- 唐明芝, 连大军, 卢岩, 尹希万. 东黄海鳀鱼资源变动及渔业管理. 水产科学, 2002, 21(2): 44~45
- 唐明芝. 衣吉龙, 黄渤海鳀鱼资源告急. 中国渔业经济研究, 2000, 13: 48
- 唐启升, 苏纪兰, 张经. 我国近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理. 地球科学进展, 2005, 20(12): 1280~1287
- 万瑞景, 李显森, 庄志猛, 蒙子宁. 鳀鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定, 水产学报, 2004, 28(1): 79~83
- 万瑞景, 黄大吉, 张经. 东海北部和黄海南部鳀鱼卵和仔稚鱼数量、分布及其与环境条件的关系. 水产学报, 2002, 26(4): 321~330
- 王学德. 非结构网格生成技术与流场的数值模拟. 硕士学位论文, 南京航空航天大学, 2003
- 王迎宾, 刘群. 鱼类自然死亡率的估算及其影响因子的探讨. 中国海洋大学学报, 2005, 35(1): 20~24
- 薛利建, 刘子藩. 东海日本鳀数量分布和生物学特性的研究. 浙江海洋学院学报, 2005, 24(4): 312~317
- 闫德龙. 棉蚜对主要寄主的适合度及为害机理. 安徽农业大学硕士学位论文, 2003, p8
- 叶懋中, 章隼. 黄渤海区鳀鱼的分布、洄游和探索方法. 水产学报, 1965, 2(2): 27~34
- 尹幸愉, 吴志磊, 朱自强. 二维非结构网格的可压缩 Euler 方程流场解, 北京航空航天大学学报, 1998, 24(1): 35~38
- 张法高. 渤海黄海每日海面热通量的计算. 海洋科学, 1995, No. 4: 49~51
- 周舜武. 中国的海洋. 商务印书馆编辑部, 1992
- 朱德山等. 东海鳀鱼及其它经济鱼类资源声学评估的调查研究. 海洋水产研究, 1990, 11
- 庄兴福, 姜洪亮, 林军. 鳀鱼形体关系式及与流刺网的关系. 水产科学, 1997, 16(5): 26~30

附录 1 表型异常的确定

		1986 年 3 月				1986 年 11 月		
年龄		1	2	3	0	1	2	3
最小全长 MinL (cm)		7.50	10.50	13.50	7.50	10.50	10.50	14.50
平均全长 MeanL (cm)		10.20	12.60	13.70	9.80	12.90	13.30	14.60
最大全长 MaxL (cm)		12.50	15.50	15.50	14.50	16.50	16.50	16.50
$\mu_1 = \text{MinL}/\text{MeanL}$		0.74	0.83	0.99	0.77	0.81	0.79	0.99
$\mu_2 = \text{MaxL}/\text{MeanL}$		1.23	1.23	1.13	1.48	1.28	1.24	1.13
		1987 年 2 月				1987 年 3 月		
年龄		1	2	3	1	2	3	4
最小全长 MinL (cm)		7.50	12.50	14.50	7.50	11.50	12.50	14.50
平均全长 MeanL (cm)		11.20	14.00	14.80	11.80	13.80	14.80	15.50
最大全长 MaxL (cm)		13.50	15.50	15.50	13.50	15.50	16.50	16.50
$\mu_1 = \text{MinL}/\text{MeanL}$		0.67	0.89	0.98	0.64	0.83	0.84	0.94
$\mu_2 = \text{MaxL}/\text{MeanL}$		1.21	1.11	1.05	1.14	1.12	1.11	1.06
		1987 年 11 月			1988 年 11 月			
年龄		0	1	2	0	1	2	3
最小全长 MinL (cm)		8.50	11.50	12.50	6.50	9.50	11.50	12.50
平均全长 MeanL (cm)		10.70	13.80	14.80	9.50	11.80	13.10	14.50
最大全长 MaxL (cm)		13.50	15.50	16.50	12.50	15.80	16.50	16.50
$\mu_1 = \text{MinL}/\text{MeanL}$		0.79	0.83	0.84	0.68	0.81	0.88	0.86
$\mu_2 = \text{MaxL}/\text{MeanL}$		1.26	1.12	1.11	1.32	1.34	1.26	1.14

表中数据引自朱德山（1990）的调查报告。 μ_1 的平均值为 0.83。 μ_2 的的平均值为 1.19。模型中分别取 0.8 和 1.2。

致 谢

衷心感谢我的导师孙文心教授和魏皓教授对我的悉心指导。师者，传道授业解惑也。他们不仅教给我专业上的知识，解答我的困惑，更为重要的是，他们渊博的知识、严谨的治学态度、高尚的情操永远是指引我人生方向的灯塔。

衷心感谢科技部国家重点基础研究发展计划项目“我国近海生态系统食物产出的关键过程及其可持续机理”的第二课题“近海重要界面物质交换的关键过程（编号：2006CB400602）”的培养和交流。课题不仅提供了资金的支持，还使我能够进行学科的交叉研究。

衷心感谢江文胜教授、赵亮博士在平时的研讨学习中给予的宝贵意见。感谢张平老师在我读研期间给予我的关心和帮助。还要感谢浅海室师弟师妹王育衡、王震勇、袁承仪、边昌伟、原野、刘志宇、韩君等同学给予的热心帮助和大力支持。

衷心感谢郭新宇老师和其他研究者。郭新宇老师为我的工作提供了黄渤海的温度场数据。众多的前辈为我的模型提供了宝贵的经验和丰富的数据。

还要感谢我的父母和妻子。三年以来，他们为我读研付出了巨大的努力和牺牲。三十年以来，父母为了我的成长和成才付出了巨大的努力和牺牲。