

文章编号:1000-0615(2012)04-0629-12

DOI:10.3724/SP.J.1231.2012.27661

· 综述 ·

基于个体生态模型在渔业生态中应用研究进展

陈新军^{1,2,3*}, 李曰嵩^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学大洋生物资源开发和利用上海市高校重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306)

摘要: 近年来, 基于个体的生态模型(individual-based model, IBM)被广泛应用到海洋生态环境中, 被认为可能是研究鱼类生态过程的唯一合理手段。基于个体生态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, 这一研究为基于生态系统的渔业管理, 以及资源补充量预测分析提供了科学的研究方法和手段。本文主要介绍了 IBM 的基本概念, 以及在渔业上的研究方法和技术, 总结了 IBM 在鱼类运输、生长死亡和捕食相关的应用研究现状以及 IBM 在渔业上未来发展趋势, 并对 IBM 在渔业上应用的问题和不足进行了分析和讨论。本论文的总结与分析将为国内开展我国近海鱼类早期生活史的研究, 以及基于生态系统的渔业资源评估管理提供参考。

关键词: 基于个体生态模型; 渔业资源; 渔业生态系统; 研究进展

中图分类号: Q 147; S 917

文献标志码: A

种群动力学是描述和研究鱼类数量变动规律的学科之一, 最初传统模型通常是以种群为模拟对象的半经验的集和模型为主, 研究生态系统中种群属性的变化, 但用来描述种群动力模型的状态变量忽略了个体之间的差异。生态学家认为基于个体模型(individual-based model, IBM)是一个合理的方法, 并越来越多地使用它来解决生态动力学的问题^[1-2], 在过去十多年中, IBM 在鱼类早期生活史上的应用发展很快^[3], 尤其在鱼类种群动态研究中, 已成为研究鱼类补充量^[4]和种群变动^[5]一个必要工具, 被认为可能是研究鱼类生态过程唯一合理的手段^[6]。IBM 考虑了影响种群结构或内部变量(增长率等)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理解和掌握。

传统的鱼类种群动力学模型是基于一些资源

补充关系的补偿模型来研究整个资源种群的动态^[7], 但自从建立了补充量动力学总体架构后^[8], 人们清楚地认识到个体经历的环境是不同的, 环境因素不能被忽视^[9-10]。自 DeAngelis 等^[11]第一个提出 IBM 在鱼类研究中应用后, 20 年代 80 年代末期 Bartsch 等^[12-13]开发了第一个鱼类物理生物耦合模型, 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。

传统的种群动力学模型是在一个种群内, 综合个体作为状态变量来代表种群规模, 忽略了两个基本生物问题, 即每个个体都是不同的、和个体会在局部发生相互作用^[1-2, 14], 实际上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, IBM 能够克服传统种群模型不能解决此类问题的缺点, 这也是促进 IBM 快速发展的原因之一^[15]。IBM 的发展很大程度上也得益于 20 世

收稿日期: 2011-08-02 修回日期: 2011-12-15

资助项目: 国家发改委项目(2060403); 国家“八六三”高技术研究发展计划(2007AA092201); 上海市教育委员会重点学科建设项目(J50702)

通讯作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

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。目前 IBM 模型在国内近海渔业中的应用还很少见,为了使国内科研工作者很好地了解 IBM 基本理论以及在国际上应用现状,本文将系统介绍 IBM 的基本理论以及在渔业生态上的主要研究方法和技术,系统总结 IBM 在渔业上的研究现状和发展,并对 IBM 的在渔业上的应用进行了分析和讨论。

1 基本理论

理论上,当以个体为研究对象,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,这就是基于个体的生态模型(IBM)^[16]。IBM 主要是通过参数化描述个体足够多的过程,如年龄、生长、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^[17]。

目前建立基于个体模型有两种基本方法:个体状态分布(i-state distribution)和个体状态结构(i-state configuration)方法^[1,18]。个体状态分布方法是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 的都使用个体状态结构这种方法^[19-21],但这种方法需要大量的生物数据,经常被迫使用种群水平上估计的参数,甚至使用简单地平均^[22]。

Grimm^[15]研究认为,使用 IBM 主要有两个原因:(1) 范例(paradigmatic)原因,使用大部分已知的状态变量模型理论;(2) 实用主义(pragmatic)原因,目前研究的问题无法用状态模型来解决,一般采用物理和生物的耦合模型来计算;现阶段大部分研究都是实用主义动机,原因很简单,许多海洋生物在生活史的初期都处于没有游泳能力的浮游状态,此时一些物理过程例如海流对其产生很大的影响,使它们具有独特的漂移轨迹,因此使用生物的状态变量方法难以解决,另外个体在此过程中也不能忽略进一步生物发育过程,例如死亡率等。

IBM 模型强调的个体差异和环境的异质会产生新的性质^[23],即所谓浮现性质(emergent properties),IBM 模型的浮现性质使得生态模型具有了更

强大的功能。其本质是个体生命活动的复杂性和个体相互关系的非线性使我们无法简单地推测生态系统的发展规律,所以不可能建立通用所有海域和鱼类的 IBM 模型。

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,与传统综合模式相比,这些模式在系统变量、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。因为不同的生长阶段基本处于不同的物理环境中,模型中包括空间对研究许多海洋物种是至关重要的。模型一般都有空间要求,隐式或显式的^[24],利用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、稚鱼运输的问题,而是解决了鱼类栖息地选择方面的问题^[25-27]。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卵、仔稚鱼的运输、滞留、分布等问题^[28-32]。

2 研究方法和技术

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^[4]。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它个体和环境的影响,这种模型再与物理模型相耦合,计算量大,通常用来模拟在物理条件影响下,某一类生物的生长、发育及漂移轨迹的变化,有的在模型中增加了其它生物种类,用于研究不同种类之间的相互捕食等关系。

渔业 IBM 一般由物理生物模型耦合而成(如图 1),包括两部分:鱼类早期生活史的生物模型和三维水动力模型^[33]。生物模型使用参数化方法描述海洋鱼类早期生活阶段的生长和生存动力学;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的之间的相互作用,使每个个体在时空上都有独特的轨迹、生长和死亡等。

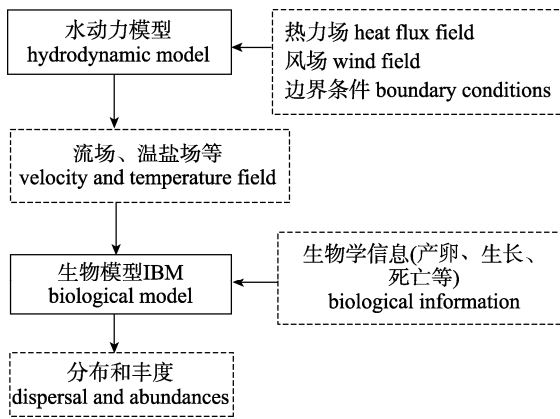


图 1 渔业 IBM 流程图

Fig. 1 Flowchart of IBM in fisheries

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 大潮、风和入流等驱动, 但也有少量使用一维分析模型。许多早期的模型是基于汉堡陆架海洋模型(hamburg shelf ocean model, HAMSOM), 并被应用到不同海域^[34-37]。近期发展先进复杂的洋流模型^[38-40]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十分有用的工具。普林斯顿海洋模型(POM)、区域海洋模型系统(ROM)及非结构有限体积海洋模型(FVCOM)已被用来作为 IBM 的水动力基础^[41-44]。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^[45]研究水动力模型的时空分辨率对预测鱼卵分布的影响, 他们发现观察和预测分布之间总有偏差, 不可能利用水动力模型完全精确地预测运输分布, 即使在模型分辨率高达 3 km 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, 即要比内罗斯贝半径要小^[46]。但需要注意的是, 现在 IBM 中使用的水动力数据往往都是其他人提供的, 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, 而不是由生物家为了最适合解决生态问题而决定的^[3]。

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(卵、幼体、浮游生物), 可以强迫个体作某种规则的运动^[47], 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。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^[3]来预测下一时间步长质点的位置, 最终模拟鱼类早期生活阶段的移动轨迹^[7,33,48-50]。模型中被动漂移过程中确定质点位置的方程为:

$$\frac{dx}{dt} = v(x(t), t) \quad (1)$$

式中, x 是质点在 t 时刻的位置, dx/dt 是质点在单位时间里的位移, $v(x(t), t)$ 是 t 时刻 x 位置处流场, 公式(1)一般使用龙格—库塔(Runge-Kutta)法进行离散和积分的。该方法假设质点是被动漂移的, 但鱼卵仔鱼有生长和死亡, 把它们简单地看成被动质点是不切实际的, 如果将生物属性赋给质点, 质点就变成了有生命的个体^[51]。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^[52]或分布^[45]的影响作用。

应用质点跟踪有两种实施途径, 一种是指定初始条件, 使模型向前运行, 预测未来的运输轨迹、分布和丰度^[35]。第二种是回溯法(backtracking)^[53-55], 模型以调查得到鱼卵仔鱼分布和发育年龄为初始条件, 质点在反向流场中移动, 向回追溯鱼卵或仔鱼的轨迹以及产卵场的概率分布, 这种方法对于推测鱼类产卵场是一个很好的方法, 另外在此种模拟中往往忽略死亡和捕食这些生物细节。

由于实际生态系统中的个体数量是很庞大, 如果全部个体都进行跟踪计算, 会使计算量变的很大, 超级个体方法^[56-58]能够克服这个问题。这个方法允许超级个体表示大量的个体生物, 虽然在超级个体内有变异的问题^[3], 但我们还是假设每个超级个体中的个体都具有相同的属性。对于追踪个体数量的选择, Brickman 等^[50]建议如果产卵和育肥场基本一致并且都很大, 那么只需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。

3 模型应用现状及发展

3.1 应用现状

过去的十多年中, 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，再间接地研究补充量和连通性问题。在国内，IBM 模型在渔业上应用的比较少，陈求稳等^[59]应用 IBM 做了鱼类对上游水库运行的生态响应分析，李向心^[16]对基于个体发育的黄渤海鳀鱼种群动态模型研究。

从表1中可看出，虽然IBM在世界范围内广泛地应用，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释和预测渔业种群的补充量，按其应用的侧重点不同分为鱼卵与仔稚鱼输运、鱼类生长死亡、鱼类捕食等3种类型^[60]，前两类研究在渔业生态学上都有很长的历史。这些研究中有的包含很少或没有生物过程^[13,61-63]；有的则结合大量的仔幼鱼生物学特性，但空间分辨率不高^[64-67]；当然还有一些研究两方面结合来进行研究^[33,48,62]。在这三大类中许多研究一般都引入了物理场^[68]，意味着渔业IBM都要考虑物理因素，相对粗糙的生物

表 1 部分渔业 IBM 研究应用类型
Tab. 1 Application classification of reviewed IBM in fisheries

类型 type	重点研究 key research	海域 sea	鱼种 fish species	文献 reference		
运输相关 transport	从产卵场到育肥场输运 transport from spawning grounds to nursery ground	北海, 欧洲	鲱鱼	[13]		
		北极东北	比目鱼	[43]		
		罗弗敦, 挪威	鳕鱼	[69]		
		北海, 欧洲	鳕鱼	[70]		
		比斯开湾, 欧洲	鳀鱼	[71]		
		阿兰瑟斯帕斯湾, 墨西哥湾	鲑鱼	[72]		
		波罗的海	鳕鱼	[73]		
		本吉拉北部, 安哥拉	沙丁鱼	[42]		
		温哥华西南, 加拿大		[74]		
		乔治湾, 美国	鳕鱼	[75]		
滞留研究 retention	物理因素的影响 effect of physical factors	乔治湾, 美国	鳕鱼	[76]		
		新斯科舍, 加拿大	鳕鱼	[76]		
		乔治湾, 美国	扇贝	[58]		
		乔治湾, 美国	鳕鱼	[77]		
		雪利可夫海峡, 阿拉斯加	狭鳕	[78]		
		奥克拉科克, 北卡罗来纳州	鲱鱼	[79]		
		切萨皮克湾, 美国	鲱鱼	[80]		
		美国东海岸	鲱鱼	[81]		
		美国东海岸	鲱鱼	[82]		
		东南澳大利亚	鳕鱼	[83]		
种群连通性 population connectivity	温度、食物相关生长 temperature, food related to growth	加勒比海	岩礁鱼类	[5]		
		乔治湾, 美国	扇贝	[44]		
		北海, 欧洲	鳕鱼	[7]		
		新斯科舍, 加拿大	鳕鱼	[84]		
		乔治湾, 美国	鳕鱼	[85]		
		东北大西洋	鲱鱼	[86]		
		阿拉斯加湾	鳕鱼	[87]		
		乔治湾, 美国	鳕鱼	[88]		
		本吉拉南部, 安哥拉	鳀鱼	[31]		
		本吉拉南部, 安哥拉	鳀鱼	[51]		
生长死亡相关 growth and mortality	生物能量消耗和转化 biological energy consumption and transformation	布朗斯湾, 美国	鳕鱼	[50]		
		波罗的海	鲱鱼	[32]		
		阿拉斯加海域	狭鳕	[33]		
		波罗的海	鳕鱼	[46]		
		觅食选择性 foraging selective	太阳鱼、鳀、鲈、鲱鱼	[89-91]		
		捕食相关 prey-predation	湍流对仔幼鱼捕食影响 turbulence influence on larval predation	乔治湾, 美国	鳕鱼	[52]
				乔治湾, 美国	鳕鱼	[48]
				雪利可夫海峡, 阿拉斯加 实验室	鳕鱼 鳕鱼	[92] [93]

数据, 目前为止, IBM 应用最多的是在鱼卵与仔稚鱼运输相关的研究上。

3.2 鱼卵与仔稚鱼运输过程的研究

利用复杂海洋环流模型获取精确具有时空尺度(一般中尺度)的物理场, 流场携带生物体运输通过一个具有空间异质性场。确定海洋生物漂浮阶段在流场中拉格朗日轨迹或分布是 IBM 应用最多的方式, 也是最基础性的研究, 对后续的深入研究影响很大。

(1) 从产卵场到潜在育肥场运输的时空路径的研究^[13,43,69-72]。这类的研究一般最先开展的, 一般都会模拟出和观测相吻合的运输路径和分布, 并结合一些简单的生长过程, 得出一些区域或栖息地是适合生长的, 而另一些区域则不然, 并得出仔幼鱼运输到合适育肥场的重要性^[95-96]。Voss 等^[73]使用 IBM 解释鳕鱼仔鱼的漂移和浮游鱼类调查的对比研究。Mullon 等^[31]测试关于产卵场运输到育肥场的补充研究。

(2) 鱼卵仔鱼滞留的研究^[42,74-76,97]。其中, Werner 等^[75]做了开创性的工作, 在乔治湾鳕鱼鱼卵运输就是一个明显的这方面的例子, 他们使用 S 坐标、有限元、自适应网格模型模拟春季美国东北部陆架海流, 在模型中代表鳕鱼鱼卵的被动质点被释放在 1、30 和 50 m 水深处, 从 IBM 计算的结果清楚地显示只有 50 m 处释放的卵滞留在海湾, 在释放 90 d 后, 并完全移动到湾的西北边。

(3) 物理因素影响仔幼鱼种群分布的研究^[72,77-79]。在研究中显示物理过程对海洋鱼类种群波动有很大作用, 对于许多海洋鱼类早期生长的漂浮阶段, 中尺度和大尺度的洋流会影响一个世代^[98-101]。特别是该海区具有较强变化的海流时, 幼鱼的漂移轨迹可能大相径庭, 仔幼鱼所处环境(如温度、盐度、捕食者和猎物)的不同将会导致其具有不同生长和生存。海流对决定个体生存概率是非常重要的^[33], 海流既可以通过水平流运输幼鱼到育肥场来直接作用, 也可以通过湍流来决定幼鱼的捕食概率间接地作用。Tian 等^[58]利用 FVCOM 海洋模型提供 3 维物理参数, 结果显示幼体的长距离的向南运输主要依靠新斯科舍潮流、气候动力等。

(4) 鉴别产卵地的研究^[80-83]。Quinlan 等^[80]使用 IBM 找出大西洋鲱鱼潜在的产卵地点, 该鱼沿

着美国中大西洋沿岸补充到河口地区。研究认为, 补充到三个潜在育肥场(特拉华湾、佛里湾和切萨皮克湾)的补充群体在同一地点产卵, 不同年龄的仔幼鱼会进入不同的育肥场。也就是说, 如果具有相同年龄且相同日期补充到三个不同的育肥场的仔幼鱼应当来自不同的产卵地点。

(5) 种群连通性研究^[5,44]。Tian 等^[44]建立 IBM 模型, 研究缅因湾扇贝各区域间的联通和补充情况, 将扇贝分成卵、轮幼虫、软幼虫、具足面盘幼体 4 个漂浮期和幼体、基本成体、成体 3 个水底不动阶段, 文章指出在乔治湾和南部海峡两个产卵地之间有很大比例的种群交换和联通。

水平流会对鱼卵仔鱼的运输产生影响很大, 大部分研究只包含水平方向的应用^[102]。个体在水层中的位置可能对它后续的漂移地点产生严重影响^[103-105], 个体在水层中垂向的位置的变动主要由 3 个方面决定:

(1) 质点跟踪过程中物理混合过程造成的, 现在逐渐得到认可^[106-109]。高计算效率欧拉(海洋模型)和拉格朗日(质点追踪模型)之间的联合可以使用随机游走(random walk)方法来实现由湍流造成质点的位置变动, 使质点在垂向处在不在确切水层^[110]。但现在无法从数学模型上精确地描述海水湍流混合过程, 另外由于混合过程尺度小于水动力模型网格尺寸, 由物理模型计算的湍流, 以及由此产生的个体随机游走过程, 还需要进一步研究。

(2) 来自纯物理的原因, 卵和仔幼鱼的垂向浮力造成的垂向移动^[111]。

(3) 仔幼鱼的垂向主动移动, 通过微小的活动能力控制它们在水层中的位置。通常包含了年龄相关的垂向移动^[43,70,87], 光也被常用作为垂直迁移行为的起因^[112-114]。对于没有明显水平运输的鱼类, 通过光、温度和食物密度影响的垂直移动也对生长和生存起到了重要的作用^[115]。因为大多数的模型假设在水平方向都是被动漂移的, 水平方向的横向游泳对运输的影响没有进行充分的研究, 但幼虫垂直游泳行为可以严重地影响运输, 因此, 生物物理模型应包含垂直运动来代替假设模拟幼虫是被动的(无生命的)质点。

在鱼卵与仔稚鱼运输过程的研究中, 一般忽略生物因素如喂食、捕食等, 仅包含简单的温度或

食物相关的生长过程。虽然缺乏关键生物变量,但利用空间特征的简化IBM已被认为在理解海洋环境影响海洋生物上迈开必要的第一步。此外,我们需要考虑鱼卵释放的地点、时间和水深,因为这些参数差异对模拟结果是相对敏感的^[102-105]。

3.3 鱼类生长与死亡

模型要求对鱼类早期阶段生长和发育进行参数化,生长是生物能通过体长和年龄变化体现出来的浮现属性,生长死亡相关的研究一般给出拉格朗日质点的生物学特点,生长依赖于所漂移到环境。早期生活史给出体长的参数化,这是IBM预测生长过程常用的方法。

温度和体长通常作为主要相关关系,一种预测生长的方式是根据水动力模型的温度来预测生长^[7,70,84],不考虑食物的限制因素,不需要模拟捕食种群,用这种方法主要取决于物理模型的精度和生长过程参数化的正确性^[116]。但有一些模型也将食物作为生长的限制性因素,在IBM中同时也引入根据现场观测饵料场浓度^[85]。Bartsch等^[86]使用卫星反演的海洋表面温度和叶绿素场来求得蚤类的丰度,利用温度和食物两方面相关的经验公式预测生长。另一种是在模型中增加了复杂的捕食过程和生物能模块,模拟生物能量消耗和转化过程,捕食满足基本的新陈代谢后,剩余能量的分配来完成生长^[48,87-88],这样做的好处可以直接连接饵料场和环境来预测生长,同时也是此类研究的核心特征^[117]。

鱼类早期生活阶段生存是生长和死亡平衡关系结果,鱼类早期生活阶段很容易死亡^[118],一些IBM模型中由于不研究补充量,不考虑卵和仔鱼的死亡率,但大多数模型使用一般随温度^[31,51]或随体质量、体长^[50,76,84]变化的经验关系表示死亡率。另一些研究仅考虑饥饿死亡率而不考虑直接捕食死亡率^[32-33,46,75,87-88],这类研究的生存率依赖于初始的捕食和后续食物供给的变化,会得出鱼类早期生活史中适合的饵料支撑了生长的结论,这类研究也依赖空间产生的差异性,例如模型中生长、生存的变化来自于空间分布上的温度^[70,84]或饵料场^[85,88]差异。另外幼虫的行为也会影响生长、死亡,例如垂向位置的移动会影响光依赖捕食和被捕食风险^[103,105]。

3.4 鱼类捕食

不是所有的模型都包括捕食或生长过程,但

一般捕食过程包括空间特性和某种程度猎物选择性过程,并提出捕食在早期生活不同阶段^[95,119]和不同环境条件^[117,120-121]的重要性。

(1) 捕食机制的研究。一般模拟简单的捕食过程,主要研究觅食选择性^[89-91],生长快且一直捕食的动物可能在食物选择上有优势^[79]或能更快地进入到幼鱼阶段^[122]。Werner等^[48]用经验公式模拟搜索和捕食过程,通过仔幼鱼的游泳速度计算搜索范围,物理因素(湍流、光)被用作确定搜索区域的适宜参数,区域面积乘以猎物密度转换成单位时间内遇到的猎物的概率。此类模型的重点关注的是理解动物怎样生长,最终揭示体长-捕食条件下的增长率变化^[20]。另一些模型包括了非常详细的捕食机制,包括参数化的仔幼鱼捕食者和被捕食者之间的逃避、遭遇和捕食过程^[32,52,85],如Fiksen等^[52]模拟了捕食过程中的遭遇和捕获等详细过程,其中包含光、湍流、猎物大小和漫游、捕食习性等。

(2) 湍流对仔幼鱼捕食影响的研究。此类模型可以更好地理解湍流混合增强捕食的过程。这类研究主要集中在1 mm~1 m小尺度过程范围内,其中Rothschild等^[121]做了湍流影响仔幼鱼索饵和生长的开创性研究,小尺度物理过程结合捕食逐渐变成了主要的仔幼鱼动力模型^[92,117,123],Werner等^[88]认为小尺度湍流对仔鱼捕食很重要,湍流对捕食的主要影响是对捕食者的尺寸和感知猎物的敏感性^[93-94]。然而,这种方法面临的问题是该方法需要的尺度比水动力模型最小水平分辨率小两到四个数量级。另外许多研究中重点问题,浮游捕食者与猎物之间遭遇过程通常很难理解和参数化^[124]。

这类研究也有被用来探索其它空间相关的捕食者和猎物之间的相互作用。例如,仔幼鱼能够根据湍流的局部变化,有效地增加或减少搜索范围^[88,117,123]。这就要求模型不仅仅要考虑空间分布的生物因素,同时也要考虑某些非生物环境因子。Werner等^[48]给出了一个大尺度和小尺度物理因素影响补充量的例子,通过修改最小尺度的湍流来测试捕食场环境对生长和生存的影响,研究发现幼虫存活率高的区域恰好与乔治湾水下动力特强区域吻合,幼鱼在这些较小的区域里存活率的增加是由于潮汐底边界层内湍流提高捕食的接触几率和饵料浓度。

4 展望与分析

综上所述,近年来IBM在渔业上的应用基本上都是在耦合三维物理场的背景下进行鱼类的生长史模拟研究,主要是物理环境的对鱼卵仔鱼分布的影响,以及对生长死亡的影响,最终导致对补充量的影响。在生态模型动力学模块中一般包括:生长、死亡、行为。一般个体的生长是依靠温度和食物的,有的包括索饵和新陈代谢过程。如果不考虑幼鱼丰度以及补充量的研究,那么死亡率在模型中就不是很重要的。索饵类型和机率受湍流和选择性影响的。因为水平漂移直接影响分布,水平漂移尤其对温度敏感鱼类更重要。产卵场的位置和产卵时间确定很重要,对模拟结果影响很大,如果对幼鱼的丰度有要求,就要提供比较精确的产卵母体的繁殖力和死亡率。初始场个体垂直分布以及个体的垂直移动对模拟结果也有一定的影响,在某些研究区域可能还影响很大。未来IBM将深入研究鱼类的成长、捕食、补充量、资源结构、气候变化影响的机制问题上^[125]。IBM有潜力提高预测种群变化和生态系统动力学能力,促进我们了解重要的生物物理过程^[125],并能为最优调查或海洋保护区的设计和评估提供帮助。

IBM中包含具有高分辨率时空特性的水力学和种群动力学(非静态)将会是未来的发展趋势^[126],稳定高度参数化数值模型的发展将会更加精确地再现幼鱼的输运和分布。模型的日趋空间化,并包含了更多的生物细节,多物种和多代模型将进一步探究相互作用,最终了解鱼类补充过程。IBM耦合NPZ模型已经被开发出来^[49],为IBM中提供具有时空分布的食物场提供了可能。另外如果要精确研究捕食问题,需要开发包括多重营养级模型,而毫无疑问是很困难的,但也是将来要必须要解决的问题。

模型正向着结构愈来愈复杂的方向发展,仍不能全面地反映实际海区中发生的主要过程,模型的预测与观测数据间的一致性是非常重要的,但观察和模拟相吻合并不意味着模型的机理等同于现场的过程,另外过度地追求生物过程的完整性和与观测资料的拟合程度,会造成这一学科的研究停滞不前;许多模型的经验参数来自于特定的环境条件下得到的,通常这些参数和公式是不具

备普遍适用性的,模拟结果仅能在某一时段内与实际值有良好吻合,使用时应了解模式的假设。

近年来,我国IBM模型在渔业上的应用不多,原因首先是渔业和海洋学科交叉不够、合作不够,渔业学家往往获取不到高分辨率具有时空变化的物理场,这就遏制了渔业IBM的应用;其次要进行精确的模拟,需要大量的生物信息来支持,但我国对近海鱼类早期生活史研究不够深入,这对应用IBM模型中的参数化过程是一大阻碍。为此,建议我国应该开展多学科的跨领域合作,海洋生物学、物理海洋学、计算机技术等学科的合作,渔业资源调查、海洋观测、计算机模拟等领域结合,以较完整的物理过程为基础,从简单的生物过程开始,一步一个脚印地研究近海物理场与海洋生物场的耦合关系,同时利用充足的实验和观测数据,提高IBM模型的实用性,使IBM在我国近海鱼类早期生活史研究能够尽快发展起来,增进我们对鱼类种群早期生态过程和补充量过程的了解,为开展基于生态系统的渔业资源评估与管理提供基础。

参考文献:

- [1] DeAngelis D L, Gross L J. Individual-based models and approaches in ecology [M]. New York: Chapman and Hall, 1992.
- [2] Judson O P. The rise of the individual-based model in ecology [J]. Trends in Ecology & Evolution, 1994, 9 (1): 9-14.
- [3] Miller T J. Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish populations [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 127-138.
- [4] Werner F E, Quinlan J A, Blanton B O, *et al.* The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations [J]. Journal of Sea Research, 1997, 37: 195-212.
- [5] Cowen R K, Paris C B, Srinivasan A. Scaling of connectivity in marine populations [J]. Science, 2006, 311(5760): 522-527.
- [6] Batchelder H P, Edwards C A, Powell T M. Individual-based models of copepod populations in coastal upwelling region: Implications of physiologically and environmentally influenced diel vertical migration on demographic success and nearshore retention [J]. Progress in Oceanography, 2002, 53: 307-333.
- [7] Heath M R, Gallego A. From the biology of the individual to the dynamics of the population: bridging the gap in fish early life studies [J]. Journal of Fish Biology, 1997, 51(Suppl. A): 1-29.

- [8] Ricker W J. Stock and recruitment [J]. *Journal of Fisheries Research*, 1954, 11: 559–623.
- [9] Sharp G D. Report and supporting documentation of the workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes, Lima, 1980[M]. Paris: Unesco, 1981.
- [10] Sharp G D, Csirke J. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, San José, Costa Rica, April 1983 [J]. *FAO Fisheries Report*, 1983, 291(2/3): 1–1224.
- [11] DeAngelis D L, Cox D K, Coutant C C. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass: experiment and model [J]. *Ecological Modelling*, 1979, 8: 133–148.
- [12] Bartsch J. Numerical simulation of the advection of vertically migrating herring larvae in the North Sea [J]. *Meeresforschung /Reports on Marine Research*, 1988, 32: 30–45.
- [13] Bartsch J, Brander K, Heath M, *et al.* Modeling the advection of herring larvae in the North-Sea [J]. *Nature*, 1989, 340: 632–636.
- [14] Huston M A, DeAngelis D L, Post W M. New computer models unify ecological theory [J]. *Bioscience*, 1988, 38: 682–691.
- [15] Grimm V. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? [J]. *Ecological Modelling*, 1999, 115: 129–148.
- [16] 李向心. 基于个体发育的黄渤海鳀鱼种群动态模型研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.
- [17] Allain G, Petitgas P, Grellier P, *et al.* The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 407–418.
- [18] Metz J A, Diekmann O. The dynamics of physiologically structured populations [R]. *Lecture notes in biomathematics*, Berlin: Springer-Verlag, Vol 68, 1986.
- [19] DeAngelis D L, Godbout L, Shuter B J. An individual-based approach to predicting density-dependent dynamics in smallmouth bass populations [J]. *Ecological Modelling*, 1991, 57: 91–115.
- [20] Rice J A, Miller T J, Rose K A, *et al.* Growth rate variation and larval survival: inference from an individual-based size-dependent predation model [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50: 133–142.
- [21] Rose K A, Cowan J H. Individual-based model of young-of-the-year striped bass population dynamics. I. Model description and baseline simulations [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1993, 122: 415–430.
- [22] Pepin P, Miller T J. Potential use and abuse of general empirical models of early life history processes in fish [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50: 1343–1345.
- [23] Breckling B, Muller F, Reuter H, *et al.* Emergent properties in individual-based ecological models-introducing case studies in an ecosystem research context [J]. *Ecological Modelling*, 2005, 186: 376–388.
- [24] Werner F E, Quinlan J A, Lough R G, *et al.* Spatially-explicit individual based modeling of marine populations: a review of the advances in the 1990s [J]. *Sarsia*, 2001, 86: 411–421.
- [25] Lough R G, Manning J P. Tidal-front entrainment and retention of fish larvae on the southern flank of Georges Bank [J]. *Deep-Sea Research*, 2001, 48: 631–644.
- [26] Suda M, Kishida T A. spatial model of population dynamics of early life stages of Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, off the Pacific coast of Japan [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 85–99.
- [27] Maes J, Limburg K E, Van de Putte A, *et al.* A spatially explicit, individual-based model to assess the role of estuarine nurseries in the early life history of North Sea herring, *Clupea harengus* [J]. *Fisheries Oceanography*, 2005, 14: 17–31.
- [28] Berntsen J, Skagen D W, Svendsen E. Modelling the transport of particles in the North Sea with reference to sandeel larvae [J]. *Fisheries Oceanography*, 1994, 3: 81–91.
- [29] Shackell N, Frank K, Petrie B, *et al.* Dispersal of early life stage haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) as inferred from the spatial distribution and variability in length-at-age of juveniles [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, 56: 2350–2361.
- [30] Reiss C S, Panteleev G, Taggart C T, *et al.* Observations on larval fish transport and retention on the Scotian Shelf in relation to geostrophic circulation [J]. *Fisheries Oceanography*, 2000, 9: 195–213.
- [31] Mullon C, Cury P, Penven P. Evolutionary individual-based model for the recruitment of anchovy (*Engraulis capensis*) in the southern Benguela [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2002, 59: 910–922.
- [32] Hinrichsen H H, Lehmann A, Mollmann C, *et al.* Dependency of larval fish survival on retention/dispersion in food limited environments: the Baltic Sea as a case study [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 425–433.
- [33] Hinckley S, Hermann A J, Megrey B A. Development of a spatially explicit, individual-based model of marine fish early life history [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 139: 47–68.
- [34] Bartsch J, Coombs S A. numerical model of the dispersion of blue whiting larvae, *Micromesistius poulassou* (Risso), in the eastern North Atlantic [J]. *Fisheries Oceanography*, 1997, 6: 141–154.
- [35] Gallego A, Heath M R, Basford D J, *et al.* Variability in growth rates of larval haddock in the northern North Sea [J]. *Fisheries Oceanography*, 1999, 8: 77–92.

- [36] Hislop J R G, Gallego A, Heath M R, *et al.* A synthesis of the early life history of the anglerfish, *Lophius piscatorius* (Linnaeus, 1758) in northern British waters [J]. *Ices Journal of Marine Science*, 2001, 58: 70–86.
- [37] Wei H, Su J, Wan R J, *et al.* Tidal front and the convergences of anchovy (*Engraulis japonicus*) eggs in the Yellow Sea [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 434–442.
- [38] Blumberg A F, Mellor G L. A description of a three-dimensional coastal ocean circulation model[M]. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1987.
- [39] Haidvogel D B, Wilkin J L, Young R. A semi-spectral primitive equation ocean circulation model using vertical sigma and orthogonal curvilinear horizontal coordinates [J]. *Journal of Computational Physics*, 1991, 94: 151–185.
- [40] Lynch D R, Ip J T C, Naimie C E, *et al.* Comprehensive Coastal Circulation Model with Application to the Gulf of Maine [J]. *Continental Shelf Research*, 1996, 16: 875–906.
- [41] Parada C, Van der Lingen C D, Mullon C, *et al.* Modelling the effect of buoyancy on the transport of anchovy (*Engraulis capensis*) eggs from spawning to nursery grounds in the southern Benguela: an IBM approach [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 170–184.
- [42] Stenevik E K, Skogen M, Sundby S, *et al.* The effect of vertical and horizontal distribution on retention of sardine (*Sardinops sagax*) larvae in the Northern Benguela - observations and modeling [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 185–200.
- [43] Adlandsvik B, Gundersen A C, Nedreaas K H, *et al.* Modelling the advection and diffusion of eggs and larvae of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the north-east Arctic [J]. *Fisheries Oceanography*, 2004, 13: 403–415.
- [44] Tian R C, Chen C S, Stokesbury K D E, *et al.* Modeling exploration of the connectivity between sea scallop populations in the Middle Atlantic Bight and over Georges Bank [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 380: 147–160.
- [45] Helbig J A, Pepin P. The effects of short space and time scale current variability on the predictability of passive ichthyoplankton distributions: an analysis based on HF radar observations [J]. *Fisheries Oceanography*, 2002, 11: 175–188.
- [46] Hinrichsen H H, Mollmann C, Voss R, *et al.* Biophysical modeling of larval Baltic cod (*Gadus morhua*) growth and survival [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2002, 59: 1858–1873.
- [47] Huse G, Strand E, Giske J. Implementing behavior in individual-based models using neural networks and genetic algorithms [J]. *Evolutionary Ecology*, 1999, 13: 469–483.
- [48] Werner F E, Perry R I, Lough R G, *et al.* Trophodynamic and advective influences on Georges Bank larval cod and haddock [J]. *Deep-Sea Research II*, 1996, 43: 1793–1822.
- [49] Hermann A J, Hinckley S, Bernard A, *et al.* Applied and theoretical considerations for constructing spatially explicit individual-based models of marine larval fish that include multiple trophic levels [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2001, 58: 1030–1041.
- [50] Brickman D, Smith P C. Lagrangian stochastic modeling in coastal oceanography [J]. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 2002, 19: 83–99.
- [51] Mullon C, Freon P, Parada C, *et al.* From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela [J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12: 396–406.
- [52] Fiksen O, MacKenzie B R. Process-based models of feeding and prey selection in larval fish [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 243: 151–164.
- [53] Batchelder H P. Forward-in-time/backward-in-time trajectory (FITT/BITT) modeling of particles and organisms in the coastal ocean [J]. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 2006, 23(5): 727–741.
- [54] Christensen A, Daewel U, Jensen H, *et al.* Hydrodynamic backtracking of fish larvae by individual-based modeling [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 347: 221–232.
- [55] Kasai A, Komatsu K, Sassa C, *et al.* Transport and survival processes of eggs and larvae of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the East China Sea [J]. *Fisheries Science*, 2008, 74: 8–18.
- [56] Scheffer M, Baveco J, DeAngelis L, *et al.* Super-individuals, a simple solution for modeling large populations on an individual basis [J]. *Ecological Modelling*, 1995, 80: 161–170.
- [57] Bunnell D B, Miller T J. An individual-based modeling approach to per-recruit models: blue crab *Callinectes sapidus* in the Chesapeake Bay [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 2005, 62: 2560–2572.
- [58] Tian R C, Chen C, Stokesbury K D E, *et al.* Dispersal and settlement of sea scallop larvae spawned in the fishery closed areas on Georges Bank [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2009, 66: 2155–2164.
- [59] 陈求稳, 程仲尼, 蔡德所, 等. 基于个体模型模拟的鱼类对上游水库运行的生态响应分析[J]. *水利学报*, 2009, 40(8): 897–903.
- [60] Cowan J J, Shaw R F. Recruitment[M]//Fuiman L A, Werner R G (eds). *Fishery Science: The Unique Contribution of Early Life Stages*. UK: Blackwell Science, Oxford, 2002.
- [61] Neill W H. Mechanisms of fish distribution in hetero-thermal environments [J]. *American Zoologist*, 1979, 19: 305–317.
- [62] Walters C J, Hannah C G, Thompson K. A microcomputer program for simulating effects of the physical transport process on fish larvae [J]. *Fisheries Oceanography*, 1992, 1: 11–19.

- [63] Tyler J A, Rose K A. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1994, 4: 91–123.
- [64] Cowan J C, Houde E D. Size-dependent predation on marine fish larvae by Ctenophores, Scyphomedusae, and planktivorous fish [J]. *Fisheries Oceanography*, 1992, 1, 113–126.
- [65] Gallego A, Heath M R. The effect of growth-dependent mortality, external environment and internal dynamics on larval fish otolith growth: an individual based modelling approach [J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, 51 (Supple. A): 121–134.
- [66] Pepin P. Predation and starvation of larval fish: a numerical experiment of size and growth-dependent survival [J]. *Biological Oceanography*, 1989, 6: 23–44.
- [67] Rose K A, Tyler J A, Chambers R C, *et al.* Simulating winter flounder population dynamics using coupled individual-based young-of-the-year and age-structured adult models [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1996, 53: 1071–1091.
- [68] Leggett W C, Deblois E. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages [J]. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1994, 32: 119–134.
- [69] Ådlandsvik B, Sundby S. Modelling the transport of cod larvae from the Lofoten Area [J]. *ICES Marine Science Symposia*, 1994, 198: 379–392.
- [70] Heath M R, Gallego A. Biophysical modelling of the early life stages of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the North Sea [J]. *Fisheries Oceanography*, 1998, 7: 110–125.
- [71] Allain G, Petitgas P, Lazure P. The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three dimensional hydrodynamic mode [J]. *Fisheries Oceanography*, 2001, 10: 151–163.
- [72] Brown C A, Holt S A, Jackson G A, *et al.* Simulating larval supply to estuarine nursery areas: how important are physical processes to the supply of larvae to the Aransas Pass Inlet? [J]. *Fisheries Oceanography*, 2004, 13: 181–196.
- [73] Voss R, Hinrichsen H H, St John M. Variations in the drift of larval cod (*Gadus morhua* L.) in the Baltic Sea: combining field observations and modeling [J]. *Fisheries Oceanography*, 1999, 8: 199–211.
- [74] Foreman M G G, Baptista A M, Walters R A. Tidal model of particle trajectories around a shallow coastal bank [J]. *Atmosphere-Ocean*, 1992, 30: 43–69.
- [75] Werner F E, Page F H, Lynch D R, *et al.* Influence of mean 3-D advection and simple behavior on the distribution of cod and haddock early life stages on Georges Bank [J]. *Fisheries Oceanography*, 1993, 2: 43–64.
- [76] Brickman D, Shackell N L, Frank K T. Modelling the retention and survival of Browns Bank haddock larvae using an early life stage model [J]. *Fisheries Oceanography*, 2001, 10: 284–296.
- [77] Lough R G, Smith W G, Werner F E, *et al.* Influence of wind-driven advection on interannual variability in cod egg and larval distributions on Georges Bank: 1982 vs 1985 [J]. *ICES Marine Science Symposia*, 1994, 198: 356–378.
- [78] Hermann A J, Hinckley S, Megrey B A, *et al.* Interannual variability of the early life history of walleye pollock near Shelikof Strait as inferred from a spatially-explicit, individual-based model [J]. *Fisheries Oceanography*, 1996, 5(Supple.1): 39–57.
- [79] Rice J A, Quinlan J A, Nixon S W, *et al.* Spawning and transport dynamics of Atlantic menhaden: inferences from characteristics of immigrating larvae and predictions of a hydrodynamic model [J]. *Fisheries Oceanography*, 1999, 8(Supple. 2): 93–110.
- [80] Quinlan J A, Blanton B O, Miller T J, *et al.* From spawning grounds to the estuary: using linked individual-based and hydrodynamic models to interpret patterns and processes in the oceanic phase of Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* life history [J]. *Fisheries Oceanography*, 1999, 8 (Supple 2): 224–246.
- [81] Hare J A, Quinlan J A, Werner F E, *et al.* Larval transport during winter in the SABRE study area: results of a coupled vertical larval behaviour-three-dimensional circulation model [J]. *Fisheries Oceanography*, 1999, 8: 57–76.
- [82] Stegmann P M, Quinlan J A, Werner F E, *et al.* Projected transport pathways of Atlantic menhaden larvae as determined from satellite imagery and model simulations in the South Atlantic Bight [J]. *Fisheries Oceanography*, 1999, 8(Supple. 2): 111–123.
- [83] Bruce B D, Condie S A, Sutton C A. Larval distribution of blue grenadier (*Macruronus novaezelandiae* Hector) in south-eastern Australia: further evidence for a second spawning area [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2001, 52: 603–610.
- [84] Brickman D, Frank K T. Modelling the dispersal and mortality of Browns Bank egg and larval haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, 57: 2519–2535.
- [85] Lough R G, Buckley L J, Werner F E, *et al.* A general biophysical model of larval cod (*Gadus morhua*) growth applied to populations on Georges Bank [J]. *Fisheries Oceanography*, 2005, 14: 241–262.
- [86] Bartsch J, Coombs S H. An individual-based model of the early life history of mackerel (*Scomber scombrus*) in the eastern North Atlantic, simulating transport, growth and mortality [J]. *Fisheries Oceanography*, 2004, 13: 365–379.
- [87] Hinckley S, Hermann A J, Mier K L, *et al.* Importance of spawning location and timing to successful transport to nursery areas: a simulation study of Gulf of Alaska

- walleye Pollock [J]. ICES Journal of Marine Science, 2001, 58: 1042–1052.
- [88] Werner F E, Mackenzie B R, Perry R I, *et al.* Larval trophodynamics, turbulence, and drift on Georges Bank: A sensitivity analysis of cod and haddock [J]. Scientia Marina, 2001, 65: 99–115.
- [89] Werner E E, Hall D J. Optimal foraging and size selection of prey by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) [J]. Ecology, 1974, 55: 1042–1052.
- [90] Pyke G H. Optimal foraging theory: a critical review [J]. Annual Review of Ecological Systems, 1984, 15: 523–575.
- [91] Crowder L B. Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes [J]. Environmental Biology of Fishes. 1985, 12: 57–62.
- [92] Megrey B A, Hinckley S. Effect of turbulence on feeding of larval fishes: a sensitivity analysis using an individual-based model [J]. ICES Journal of Marine Science, 2001, 58: 1015–1029.
- [93] Galbraith P S, Browman H I, Racca R G, *et al.* Effect of turbulence on the energetics of foraging in Atlantic cod *Gadus morhua* larvae [J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 281: 241–257.
- [94] Mariani P, MacKenzie B R, Visser A W, *et al.* Individual-based simulations of larval fish feeding in turbulent environments [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 155–169.
- [95] Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe [J]. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions, Conseil International pour L'Exploration scientifique de la Mer Medeterranee, 1914, 20: 1–20.
- [96] Hjort J. Fluctuations in the year classes of important food fishes[J]. Journal Conseil International Exploration Mer, 1926, 1: 5–38.
- [97] Page F H, Sinclair M, Naimie C E, *et al.* Cod and haddock spawning on Georges Bank in relation to water residence times [J]. Fisheries Oceanography, 1999, 8: 212–226.
- [98] Incze L S, Kendall A W, Schumacher J D, *et al.* Interactions of a mesoscale patch of larval fish (*Theragra chalcogramma*) with the Alaska Coastal Current [J]. Continental Shelf Research, 1989, 9: 269–284
- [99] Kendall A W, Nakatani T. Comparisons of early life-history characteristics of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska, and Funka Bay, Hokkaido, Japan [J]. Fishery Bulletin, 1992, 90: 129–138.
- [100] Schumacher J D, Stabeno P J, Bograd S J. Characteristics of an eddy over a continental shelf: Shelikof Strait, Alaska [J]. Journal of Geophysical Research, 1993, 98: 8395–8404.
- [101] Bograd S J, Stabeno P J, Schumacher J D. A census of mesoscale eddies in Shelikof Strait, Alaska, during 1989 [J]. Journal of Geophysical Research, 1994, 99: 18243–18254.
- [102] Brickman D, Marteinsdottir G, Taylor L. Formulation and application of an efficient optimized biophysical model [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 275–284.
- [103] Fiksen Ø, Jørgensen C, Kristiansen T, *et al.* Linking behavioural ecology and oceanography: larval behaviour determines growth, mortality and dispersal [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 195–205.
- [104] Page F H, Frank K T, Thompson K. Stage dependent vertical distribution of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) eggs in a stratified water column: observations and model [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1989, 46(Supple 1): 55–67.
- [105] Vikebø F, Jørgensen C, Kristiansen T, *et al.* Drift, growth and survival of larval Northeast Atlantic cod with simple rules of behavior [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 207–219.
- [106] Hunter J, Craig P, Phillips H. On the use of random walk models with spatially-variable diffusivity [J]. Journal of Comparative Physiology, 1993, 106: 366–376.
- [107] Visser A W. Using random walk models to simulate the vertical distribution of particles in a turbulent water column [J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 158: 275–281.
- [108] North E W, Hood R R, Chao S Y, *et al.* Using a random displacement model to simulate turbulent particle motion in a baroclinic frontal zone: a new implementation scheme and model performance tests [J]. Journal of Marine Systems, 2006, 60: 365–380.
- [109] Christensen A, Daewel U, Jensen H, *et al.* Hydrodynamic backtracking of fish larvae by individual-based modeling [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 221–232.
- [110] Thygesen U H, Ådlandsvik B. Simulating vertical turbulent dispersal with finite volumes and binned random walks[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347: 145–153.
- [111] Brochier T, Lett C, Tam J, *et al.* An individual-based model study of anchovy early life history in the northern Humboldt Current system [J]. Progress in Oceanography, 2008, 79: 313–325.
- [112] Bartsch J, Knust R. Simulating the dispersion of vertically migrating sprat larvae (*Sprattus sprattus* (L.)) in the German Bight with a circulation and transport model system [J]. Fisheries Oceanography, 1994, 3: 92–105.
- [113] Pedersen O P, Slagstad D, Tande K S. Hydrodynamic model forecasts as a guide for process studies on plankton and larval fish [J]. Fisheries Oceanography, 2003, 12: 369–380.
- [114] Hinrichsen H H, Kraus G, Voss R, *et al.* The general distribution pattern and mixing probability of Baltic sprat juvenile populations [J]. Journal of Marine Systems, 2005, 58: 52–66.
- [115] Sclafani M, Taggart C T, Thompson K R. Condition, buoyancy and the distribution of larval fish: implications

- for vertical migration and retention [J]. *Journal of Plankton Research*, 1993, 15: 413–435.
- [116] Folkvord A. Comparison of size-at-age of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*) from different populations based on size- and temperature-dependent growth models [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 2005, 62: 1037–1052.
- [117] Mackenzie B R, Miller T J, Cyr S, *et al.* Evidence for a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rates [J]. *Limnology and Oceanography*, 1994, 39: 1790–1799.
- [118] Miller T J, Crowder L B, Rice J A, *et al.* Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 1988, 45: 1657–1670.
- [119] Cushing D. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis [J]. *Advances in Marine Biology*, 1990, 26: 249–293.
- [120] Lasker R. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding [J]. *Fishery Bulletin*, 1975, 73: 453–462.
- [121] Rothschild B, Osborn T. Small-scale turbulence and plankton contact rates [J]. *Journal of Plankton Research*, 1988, 10: 465–474.
- [122] Houde E. Fish early life dynamics and recruitment variability [C]. *American Fisheries Society Symposium*, 1987, 2: 17–29.
- [123] Dower J F, Miller T J, Leggett W C. The role of micro-scale turbulence in the feeding ecology of larval fish [J]. *Advances in Marine Biology*, 1997, 31: 169–220.
- [124] Visser A W, Kiorboe T. Plankton motility patterns and encounter rates [J]. *Oecologia*, 2006, 148: 538–546.
- [125] Miller T J. Contribution of individual-based coupled physical–biological models to understanding recruitment in marine fish populations [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 347: 127–138.
- [126] Ault J S, Luo J, Smith S G, *et al.* A spatial dynamic multistock production model [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, 56(Suppl. 1): 4–25.

Review of application of individual-based model to fishery ecosystem

CHEN Xin-jun^{1,2,3*}, LI Yue-song^{1,2,3}

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

2. *Key Laboratory of Oceanic Fisheries Resources Exploitation of Shanghai Education Commission, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;*

3. *Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)*

Abstract: In recent years, individual-based model (IBM) has been increasingly used to address issues in marine ecological environment because of its flexibility in incorporating different ecological processes. An IBM regards individual as a simulating unit, considering differences among individuals and influence of variability in spatial and temporal environmental conditions on individual development. This paper provides an overall review of scientific research in ecosystem-based fisheries management and resource recruitment forecasting. We introduced the basic concept, research methods and theory of IBM, and reviewed the status of research with the focus on the applications of larval transport, growth and mortality, prey-predation research using the IBM in fishery. Limitations associated with IBM approach are also discussed. We concluded that it is important for us to conduct interdisciplinary research between scientists in fisheries and other research areas to strengthen and improve our understanding of early life history dynamics for fish species in coastal waters of China, which is essential to develop an ecosystem-based management and assessment of fisheries resources.

Key words: individual-based model; fishery resources; fishery ecosystem; research progress

Corresponding author: CHEN Xin-jun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn