

文章编号: 1004 - 2490(2020)02 - 0245 - 12

· 综述 ·

海洋数值模型发展及其在海洋生物扩散模拟研究中的应用进展

朱国平^{1, 2, 3, 4}, 周梦潇^{1, 2, 3}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学极地研究中心, 上海 201306;
3. 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室极地海洋生态系统研究室,
上海 201306; 4. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 210306)

摘要: 以生物体在大洋中的扩散为核心,总结了相关研究成果,综述了目前海洋数值模型发展及其在海洋生物扩散模拟研究中的应用进展和展望,旨在为深入研究海洋数值模型与生物生态模型的耦合及其在生物生态研究上的应用提供参考。首先从海洋模型的发展历史入手,对比了不同海洋模型的配置方式,并列举目前全球应用最为广泛的几个模型,包括混合坐标大洋环流模型(HYCOM)、非结构有限体积法海洋模型(FVCOM)与区域海洋模型系统(ROMS),分析其特点及相关应用。此外,针对生物体扩散的3个基本阶段:释放、输送以及沉降,列举目前研究生物体扩散的3种基本研究方法,包括遗传基因法、元素标记法以及模型法,并在此基础上进一步探讨了海洋数值模型在生物体扩散中的应用。结果表明,模型法相对于其他两种方法而言是最优的方法,其可操作性和经济性最为适宜,但模型法的发展空间还很大,还有很多需要攻克的难题。海洋数值模型在生物体扩散研究中的应用实例进一步表明,利用物理模型与生物模型耦合是目前最为有效的手段。生物体扩散的成功建模需同时考虑模型自身的适应性以及生物体本身的行为,通过不断调试模拟生物扩散过程,进而择优选择。此外,开发出精度更高、实用性更强、兼容性更优的海洋模型是需要攻克的另一难题。目前,由于气候条件复杂、可获得数据资料较少等因素,大洋区域生物体扩散研究较为有限,但随着科技的进步,大洋区域数据资料的积累、适宜大洋区域海洋模型的开发,对大洋区域的生物体扩散研究必将成为趋势。

关键词: 海洋数值模型; 生态模块; 模型耦合; 生物体扩散

中图分类号: S 931 **文献标志码:** A

随着计算机科学技术的进步,人类对于世界大洋的探索更显多样化,由此衍生了海洋研究方法的不断改进以及大量实测资料的积累。人类对海洋认知的逐渐深入除了体现在由海表至海底、由近岸至远洋的空间尺度,还包括了对海洋生物与环境间相互作用的研究。为了更好地明晰整个大洋的生态过程,不同的海洋生物模块研究逐渐发展起来,开始出现利用数值模拟的海洋水动力过程仿真海水运动对生物生存环境变化

所产生的影响研究。虽然模型本身并不能完全还原整个海洋的过程,但通过提高时空分辨率和优化参数方案,可以达到突出主要环境因子的作用,这在海洋生态过程的机制研究中发挥着不可替代的作用。好的模型就如钥匙,不仅提供了探索各种生物与物理耦合过程的手段,而且还可用于指导海上观测和实测资料的分析。相反地,缺乏严格科学方法建立起来的模型不仅起不到正确模拟的作用,反而有碍于科学认知的发展。正

收稿日期: 2019 - 04 - 18

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFC1406801);国家自然科学基金项目(41776185);上海市教委重点课程建设项目

作者简介: 朱国平,男,博士,教授,主要从事极地生物学与渔业生态学研究。E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

确的模型研究方法应该以较完善的物理模型为基础,由最简单的生物模型入手,以了解和掌握控制各种相互作用因子的机理过程为第一目的,并建立起具有理论价值且应用于实际海洋系统的生态模型^[1]。

过去25年来,物理海洋学和鱼类生态学的发展提高了研究有关物理过程和生物体输送之间相互作用的能力。20世纪80年代末,鱼类早期生活史研究中出现了首个基于个体水平的物理生物耦合模型(ICPBM)^[2]。随后,不同海洋模型耦合生物模型的实例相继出现。随着研究的深入,其优势也凸显出来。研究人员逐渐认识到,海洋数值模型是研究生物体行为模式的关键,但也往往忽略对其性能的检验,特别是生物体扩散研究。随着对海洋的复杂结构和各种海洋过程相互作用认识理解的进一步提升,高性能海洋模型在生物体输送研究中的重要性已变得非常明显。利用虚拟粒子模拟海洋生物体,再利用海洋物理模型作为驱动这些虚拟粒子输送的基础动力机制,从而形成一套完整的海洋生物体输送研究体系,这对于后期渔情预报、渔业管理、海洋保护及海洋生态等研究均具有重要意义。

基于这种思路,本研究首先对海洋数值模型发展史进行了简要总结,着重对目前广泛应用的海洋数值模型进行了分析,并在此基础上概述了海洋数值模型在海洋生物与生态上的应用,尤其是在海洋生物体输送中的应用,以期为国内外研究人员开展相关研究提供基本思路。

1 海洋数值模型的发展

简单地说,海洋数值模型就是对海洋原始方程组离散求解的过程。目前,随着人类对海洋认识的深入以及相关技术的不断发展,海洋环流研究领域已建立了4类数值模型,它们在海洋不同物理、生物等过程的研究中均发挥着极其重要的作用。这4类模型的各自特点可通过空间离散化计算(有限差分、有限元、有限体积)和垂直坐标(重力势面、等密度面、西格玛层、混合层)的不同组合予以体现。

第一类海洋数值模型是在重力势(Z -)坐标下将低阶有限差分技术应用于海洋原始方程而得出,它也是最原始的海洋数值模型。20世纪60年代,由美国国家地球物理流体动力学实验室

(Geophysical Fluid Dynamics Laboratory, GFDL)的海洋学家创立。在此基础上,第一代海洋数值模型逐渐扩展出多个模型,如哈佛大学预测系统模型(Harvard ocean prediction system, HOPS)、60年代末期发展起来的模块化海洋模型(modular ocean model, MOM)、洛斯阿拉莫斯国家实验室(Los Alamos National Laboratory, LANL)发展起来的并行海洋模式(parallel ocean program, POP)以及美国国家大气研究中心(NCAR)发展起来的联合海洋模型(NCAR community ocean model, NCOM)。一组基于结构有限体积离散化的重力势模型(麻省理工学院大气环流模型, MITgcm)也在美国麻省理工学院发展起来。

至20世纪70年代,第二类、第三类海洋数值模型相继发展起来。两种相互竞争的垂直离散化和坐标处理方法进入海洋建模领域,即基于不可混溶层(层化模型)的垂直离散化和地形跟随垂直坐标(σ 坐标模型)。这些模型使用类似于重力势坐标模型中使用的低阶有限差分格式。此时,关于层化模型和 σ 坐标模型的一些研究案例已得到应用,前一类包括由美国海军研究实验室(海军分层海洋模型, NLOM)、迈阿密大学(迈阿密等密度坐标海洋模型, MICOM)、GFDL(哈尔伯格等密度模型, HIM)等设计和建造的模型。后一类中应用最广泛的两个模型分别来自普林斯顿(普林斯顿海洋模型, POM)以及罗格斯大学与加州大学洛杉矶分校(区域海洋建模系统, ROMS)。

接着,更先进的第四类海洋数值模型算法得以建立。其中最重要的是已建立基于Galerkin有限元体系的模型。例如,三角形有限元代码QUDDY(达特茅斯大学)和光谱有限元代码SEOM(罗格斯大学)。这些与早期模型最根本的区别在于运动方程中数值算法的求解,所使用的非结构化水平网格在原先的基础上也得到极大改善。最近的例子包括非结构化网格,其通过有限体积法实现,如非结构有限体积法海洋模型(finite volume coastal ocean model, FVCOM)。

近些年来,地形跟随坐标(σ , s -)类型的海洋模型应用越来越广泛。其最大的吸引力在于对地形的平滑模拟,以及水流和地形之间相互作用的高度拟合。而另一方面,对陡峭地形压力梯度计算的数值误差一直是地形跟踪海洋模型

关注的一个领域。相关工作使得关于时间步长、平流、压力梯度和次网格尺度参数化的数值算法得以改进。早在2000年初,在美国海军研究办公室海洋、大气与空间研究处的赞助下,一项新的计划——开发下一代地形跟随海洋模型开始实施,以用于科学和操作应用。最新的地形跟随海洋建模系统(terrain-following ocean modeling system, TOMS),结合了物理学、数值方法和数据同化等领域的最新知识。

为了更好地比较上述模型,本文整理了不同数值模型的配置方式(表1),包括模型水平网格的形状及差分格式、垂向坐标的选择以及垂直混合参数化方案的选取,可为初步了解海洋数值模型的基本特点提供参考。

2 主要海洋数值模型及其特点

实测资料的时空尺度至今难以呈现真实而全面的海洋现象。因此,利用数值模式进行数值化模拟是目前较为可行的研究方法之一。随着科技的发展,目前国内外各种海洋模型层出不穷,各具优势,本文挑选了目前国内外使用最广泛且均应用于海洋生物扩散模拟的几个模型,包括混合坐标大洋环流模型(HYCOM)、FVCOM以及ROMS,分别简述这些模型的特点以及其在海洋中的应用。

HYCOM的出现是为了弥补其前身MICOM(Miami isopycnic coordinate model)的短板,因而HYCOM在许多方面沿用了MICOM的方法。该模型克服了传统模型系统的设计以及垂直离散化的局限性。它的设计初衷就是为了其可应用的区域范围更加广泛,且在模拟、预报等方面的表现力更加突出。HYCOM经过多年发展,已经逐渐发展为比较完备的模型系统,在许多方面得到较好的应用。除了在物理上,HYCOM在生态研究上也有应用,如REBECCA^[19]通过对比两个模型——POLCOMS和HYCOM,最终选定已建立的大西洋-HYCOM作为冷水珊瑚(*Lophelia pertusa*)幼体扩散研究的物理模型。PARIS等^[20]将基于珊瑚(*Corallium sulcatum*)个体的模型与HYCOM进行耦合,在不同尺度下模拟了珊瑚幼体的连通性变异能力。

FVCOM^[16-17]为由美国麻省大学达特茅斯分校和伍兹霍尔海洋研究所研发的一个新的预测、

非结构网格、有限体积、自由表面、三维原始方程的海岸海洋环流模型。它所采用的有限体积法结合了有限元法的网格几何灵活性以及有限差分方法简单离散计算的优点。FVCOM最初为河口湾的河口洪水/干旱过程以及海岸地区由潮汐、浮力和风驱动的环流系统而开发。但经过发展,该模型已经扩展为海盆尺度乃至全球尺度的模拟。FVCOM最初被编译为 σ 垂直坐标系统,现在已经升级为一个可随不同地形而有不同选择的地形跟随垂直坐标系统。利用该模型解决生物问题的应用早已开始,如HURET等^[21]利用FVCOM模拟缅因州湾西部海岸大西洋鳕(*Gadus morhua*)的补充量与环境变量之间的关系。

ROMS是一类三维、自由表面、地形跟随的海洋数值模型,其被广泛应用于海洋及河口地区的水动力及水环流模拟。该模型利用垂直静压近似和布辛尼斯克(Boussinesq)假设求解雷诺平均纳维—斯托克斯方程组^[22]。ROMS模型主要应用于海洋近岸和河口海洋环境预报。目前,世界各国均有ROMS的身影。其中迈阿密大学、美国海洋与大气管理局和美国海军等部门合作使用ROMS模型在墨西哥湾和加勒比海域建立了一个区域海洋预报系统。美国海军以菲律宾群岛为中心使用ROMS模型建立了区域海洋预报系统(100°E~140°E, 18°S~25°N)。

3 海洋数值模型在海洋生物体扩散中的应用

近年来,海洋数值模型迅速发展,这使得它们在多学科领域中的应用不断增多。其中,海洋模型在海洋生物学研究中的应用包括初级生产力、食物网和种群动态的模拟、鱼类行为调查、海洋保护区网络设计和评估以及海平面变化对生态系统、水动力和泥沙输移的环境影响等。目前,海洋模型可与拉格朗日粒子扩散、漂移概率密度函数、生物行为、生长参数、繁殖变化等相结合,以更好地模拟生物粒子在海洋中的生物、生理及物理过程。自1914年HJORT^[23]首次开展渔业补充量研究开始,了解海洋生物补充量变化的来源便已成为渔业研究的重大挑战。海洋生物的扩散作为渔业补充量研究的一个重要内容,对其进行更深入的研究成为海洋生物与生态学发展无法回避的课题。传统上认为,海洋环境中的生

表1 不同海洋数值模型的配置方式
Tab.1 Configuration pattern of different marine numerical models

名称 Name	水平网格(差分方式)Lateral grid (differential type)	垂向坐标 Vertical coordinates	垂直混合参数化方案 Vertical mixing parameterization	相关文献 References
模块化海洋模型 (modular ocean model, MOM)	矩形;有限差分 (Arakawa "B")	Z 坐标系统	KPP 参数化(K profile parameterization scheme); BL 方案(Bryan-Lewis background diffusivity); PP 混合方案(Pacanowski-Philander mixing scheme); GM 中尺度涡参数化(Gent-Mcwilliams parameterization); FKFH 亚中尺度涡参数化(Fox-Kemper-Ferrari-Hallberg restratification effects by submesoscale eddies); SJL 潮能耗散(Simmons-Jayne-Laurent mixing related to tidal energy dissipation)	[3]
并行化海洋模型 (parallel ocean program, POP)	矩形;有限差分 (Arakawa "B")	Z 坐标系统	PP 混合方案(Pacanowski-Philander mixing scheme); KPP 参数化(K-Pronle parameterization); GM 中尺度涡参数化(Gent-Mcwilliams parameterization)	[4-5]
麻省理工大气环流模型 (MITgcm)	三角形;有限体积 (Arakawa "C")	Z 坐标系统	KPP 参数化(K-Pronle parameterization); GM 中尺度涡参数化(Gent-Mcwilliams parameterization)	[6]
迈阿密等密坐标海洋模型 (Miami isopycnic coordinate ocean model, MICOM)	矩形;有限差分 (Arakawa "C")	等密度坐标系统	KT 混合模型 (Kraus-Turner model mixed layer model)	[7-9]
哈尔伯格等密度模型 (Hallberg isopycnal model, HIM)	矩形;有限差分 (Arakawa C-grid)	等密度坐标系统	GM 中尺度涡参数化 (Gent-Mcwilliams parameterization)	[10]
混合坐标大洋环流模型 (hybrid coordinate ocean model, HYCOM,)	矩形;有限差分 (Arakawa "C")	z 坐标, sigma 坐标以及 isopycnic 坐标的混合坐标系	KPP 参数化(K-Pronle parameterization); MY2.5 (Mellor and Yamada2.5); GISS(Goddard Institute for Space Studies); PWP 动力不稳定模型(Price-Weller-Pinkel dynamical instability model); KT(the bulk Kraus and Turner)	[11]
普林斯顿海洋模型 (Princeton ocean model, POM)	矩形;有限差分 (Arakawa "C")	sigma 坐标	MY2.5 (Mellor and Yamada2.5)	[12]
半谱原始方程模型 (semi-spectral primitive equation model, SPEM)	矩形;有限差分 (Arakawa "C")	sigma 坐标	PP 混合方案(Pacanowski-Philander mixing schem); MY2.5(Mellor and Yamada2.5)	[13]
罗格斯 s-坐标模型 (s-coordinate Rutgers model, SCRUM)	矩形;有限差分 (Arakawa "C")	地形跟随坐标 (即 s-坐标)	MY2.5(Mellor and Yamada2.5); PWP 动力不稳定模型(Price-Weller-Pinkel dynamical instability model)	[14]
区域海洋模型系统 (regional ocean modeling system, ROMS)	矩形;有限差分 (Arakawa "C")	可伸缩地形 跟随坐标(即 s-坐标)	Brunt-Vaisala frequency mixing; K 剖面参数化(KPP); MY2.5(Mellor-Yamada 2.5); GLS 湍流闭合方案(generic length scale)	[15]
非结构有限体积海洋模式 (finite volume community ocean model, FVCOM)	三角形;有限体积 (Arakawa "C")	地形跟随垂直坐标系统	Mellor-Yamada 2.5 阶模型	[16-17]
欧洲海洋核心模型 (nucleus for European modelling of the ocean, NEMO)	矩形;有限差分 (Arakawa C-type grid)	z-坐标;或 s-坐标;或两者混合的坐标	PP 混合方案(Pacanowski-Philander mixing scheme); GGL 湍流闭合方案(Gaspar-Grégoris-Lefevre TKE turbulent closure scheme); GLS 湍流闭合方案(generic length scale); KPP 参数化(K-Pronle parameterization); GM 中尺度涡参数化(Gent-Mcwilliams parameterization); CB 波浪增强混合(Craig-Banner wave-enhanced turbulence); SJL 潮能耗散(Simmons-Jayne-Laurent mixing related to tidal energy dissipation)	[18]

物种群活动范围具广泛不受限性,如浮游生物可被洋流携带至全球各海域。有证据表明,部分海洋生物种群在浅层和深层水体均可较好地扩散,但在不断变化的海洋环境以及一些海洋过程影响下,即使是具有较强活动能力的海洋生物体,其在海洋中的扩散依然面临重重障碍^[24]。所以,生物体在海洋中的扩散机制极具研究价值。

3.1 生物体扩散阶段

目前海洋生物体扩散主要分为3个阶段:释放、输送以及沉降^[24]。

首先,对于释放而言,生物体释放的能力会受其本身形态影响。例如,与其他生物相比,浮游生物幼体形态因受水文输送影响较大而显得释放能力较强。此外,基于繁殖需要,浮游生物还会通过释放建立不同区域之间的关联^[25]。

虽然生物体的大小和游泳能力不尽相同,但在大洋中,洋流是推动生物体输送的重要动力。影响生物体输送的水动力参数在时间和空间上有多种尺度,其重要性可依研究的区域、深度而定。

部分生物体为了选择合适的生物栖息地,到达某位置后会下沉。而下沉过程涉及到海水平流过程、生物体游泳能力以及被动下沉过程。大多数生物体完全有能力根据一系列化学、沉积学、组织学线索选择合适的沉降地点,以便发现栖息地并寻找同类。成功的扩散需要生物幼体在适当的生境沉降定居,并可以存活下来进行后续繁殖。

在这3个阶段中的任一阶段海洋生物幼体的死亡率均较高^[26],主要是因为受到包括生物体的位置、物种、个体大小、捕食者的分布、种群密度以及非生物因素(温度、压力、溶解矿物质浓度、光照等)的影响。

3.2 大洋扩散

最初,人们普遍认为,海洋生物种群相对开放,其传播几乎没有边界,可在大洋中随意飘荡。然而,COWEN等^[27]发现,即使是具有较高迁移能力的珊瑚鱼类,其扩散距离也不过10~100 km,且它们在长期扩散的过程中逐渐趋于固定态。

深海中,海底地形是研究海洋生物种群的重要环境因素。多项研究表明^[28-29],许多海山存在有特定的生物群落。有一个值得关注的问题

是,海山本身是否可以被视为一个生境?海山的形状、大小、年代各有不同,所有这些因素均会影响到当地水文环境条件,甚至影响底栖生物,这些使得海山与那些被定义为海洋生境的区域,如河岸、浅滩斜坡等难以分开讨论。所以,对于具有一定深度条件的海山需要将其归为生物群落生长不可忽略的重要生境。研究人员发现大洋中的生物在垂向上存在一定的分布模式,即生物多样性在垂向上有一定分层,其中深海(200~2 000 m)的生物多样性达到峰值。这种垂向分布模式可能受很多因素的影响,比如水团边界在垂向上可作为一种物理障碍阻止生物体的扩散。

3.3 扩散研究方法

长期以来,生物体在大洋中的扩散研究一直是热点课题,而针对该课题的研究方法层出不穷,目前应用最广泛、也是最被认可的3种研究方法分别为遗传基因法、元素标记法、模型法。

遗传基因法可能是目前最成功的扩散研究方法。在此方法的应用过程中,可看到生物进化的时间尺度和历史种群动态,这对于研究生物体迁移模式和种群持久性与稳定性较为重要,但在评估种群距离隔离(isolation-by-distance, IBD)测量中的作用并不明显^[30]。

元素标记法可识别某种生物基于时间尺度和运动轨迹的出生源地。以稳定同位素和微量元素分析为基础的荧光标记技术如今仍作为新兴技术在不断发展。考虑到研究结果的准确性,其还可以与遗传基因学方法进行结合,目的是识别标记生物所生活水域的水团和生物摄食变化的特征,这些特征可拼凑出完整的生物发展史过程信息,并根据它们所经历的水化学过程确定出生源和过境点的位置^[31]。

最后一种是模型法,而被大气学家和海洋学家广泛采用的拉格朗日粒子跟踪法可以用来模拟被动粒子从释放到跟随海流飘荡的完整过程。这些粒子可在空间或时间上进行向前或向后释放,以此来识别生物体的可能扩散路径。粒子可以被赋予一定的行为能力,如模拟游泳能力、昼夜垂直移动、生物个体浮力差异(确定生物体是被动漂流还是主动漂流)。该方法的一大优势是可在不同时间尺度上进行应用^[30]。

总之,众多生物扩散的研究方法中,目前应用最为广泛的应属模型法。因为相对于其他两

种方法而言,模型法的可操作性以及经济性要优越的多。基于多种因素,模型法的发展空间还很大,还有很多需要科研工作者攻克的难题。

3.4 生物物理耦合模型的方法

生物物理耦合模型的建立需要同时具备流体动力速度场数据和粒子模拟器,该粒子模拟器将根据输入的速度、方向和行为数据追踪生物体在时间和空间上的变化。所以,一个生物物理耦合模型建立的首要关键步骤便是选择合适的速度场。FOSSETTE 等^[32]综合概述了使用经验数据(欧拉和拉格朗日数据)以及推断数据(如卫星观测或一般环流模型)的优缺点。整个模型必须根据数据的可用性结合需解决的问题以及海洋进程尺度来考虑。由于深海研究中的深度和空间范围较广,所以必须使用海洋数值模型提供速度矢量,但一个模型并不能完全涵盖研究区域的整个海洋物理过程。因此,在进行生物物理模型建模时,研究者需评估并不断调试模型的参数,从而确定其是否足以涵盖生物物理耦合模拟所需的整个过程。模型输出结果后需要进行一个结果验证,而模型验证是一个迭代过程,需不断比较预测和观察结果,相应地调整模型并重复这个过程^[12]。

一些方法在模拟生物体进化方面十分先进:如基于个体的建模方法(individual based model, IBM)。该方法可模拟生物个体在其生命周期中的独立运动轨迹,并可随机控制调整胁迫条件来研究不同条件下生物体的发展过程。该模型的成功建立需要输入准确的生物、非生物和生命史参数(例如死亡率、代谢率、摄食等),以便模拟包括生物补充量在内的扩散。WERNER 等^[33]认为,IBM 是海洋生物类补充量研究的标准化工具,但在当前研究中,该方法大多集中于浅海,由于深海区域物种的非生物、生物和生命参数很难被完全获取,因此,针对深海研究的先进生物物理模型有待进一步发展。

3.5 面临的挑战

生物体扩散的成功建模依赖于对整个研究区域的海流和水体物理参数的精确三维估计。流速的高分辨率表达对于实际平流轨迹的计算至关重要^[34],特别是在地形复杂的区域。一方面,数值模型的水动力过程具有较高的时空变异性;另一方面,在底部地形复杂的地方存在着一

些重要物种的亲体繁殖体释放和生物体补充现象。海洋流体动力学可以确定繁殖体的扩散和补充、生存率或适宜栖息地的补充量的程度。海流速度的精确表示对于海洋模型的广泛应用也很重要,例如探寻失踪的船只和飞机残骸、定位漂浮物、模拟溢油、扩散的碎片和污染物等。通常,海洋数值模型针对特定目的而设计,或在特定的空间或时间尺度上可得到较好的模拟结果,但在大陆架上或邻近的深水中可能表现不佳。针对许多用于海洋生物体扩散研究的海洋模型,其重要局限是中尺度(10~100 km)和亚尺度(<10 km)特征的复制性较差^[35]。这一点对于海洋中高度动态的区域影响较大,在此处的海洋过程(例如潮汐、上升流、锋面等)中,空间尺度范围可达到米,甚至几千米^[36]。理想情况下,用于复杂地形研究的海洋模型应该能够获取高分辨率网格上的所有小尺度(例如,水平方向 0.5~1 km)物理过程特征,且能精确模拟潮汐能和大气强迫以及实施数据同化的能力^[37]。全球和海盆尺度海洋学模型因常常不能满足前述要求中的至少一个,导致大部分情况下不能准确地再现该海域中的海洋动力情况。虽然区域高分辨率模型能够满足以上所有要求,但其研究范围被限制在区域范围内(例如 <100 km²),对于生物体在海洋中的大规模扩散具有局限性。近年来,各种海洋模型研究表明^[36],水平对流对于所有的生物体扩散研究均至关重要。此外,海水的温度、盐度和营养盐在生物繁殖体的存活、生长和发育中起着重要的作用。例如,水温对于海洋生物体的存活具有重要的生物学意义,这使得其成为生物体扩散模型中不可缺少的参数^[38]。

当模拟海洋生物的适宜性和生存状况时,时间尺度(小时或天)成为关键;例如,当涉及海洋生物在真实海洋中所能承受的温度极限这类情况,这些情况可能超出生物体的生理耐受范围,对生物体的各种生理过程、洄游路径等产生较大的影响。然而,一些流体动力学模型中涉及到的时间尺度只是季节或年份,这导致在模拟过程中不能重现真实海洋中生物的一些相关过程。

当考虑生物体扩散模型的细节时,有必要提及一些非海洋状态的其他因素(如生物体的自身行为),这些因素可能影响真实海洋中生物体的扩散过程。生物体的一些行为(如游泳能力或昼

夜垂直迁移)会使整个分析过程难度增大,因而建模更加困难。在输送模型中,无论这些生物体行为会对模型的结果产生何种影响,理解模型的准确性最为重要,在任何扩散模型研究中选择一个适宜的流体力学模型是开展研究的第一步。

3.6 应用进展

为了更深入地了解海洋生物生态系统,研究生物在物理环境下的一系列生长、变异、繁衍、漂流等过程,利用物理模型与生物模型耦合是目前解决这一问题的最佳手段。ZHANG 等^[39]利用 ROMS 建立大西洋中部湾、乔治斯浅滩和缅因湾区域的海洋数值模型,并耦合冲浪蛤(*Spisula solidissima*)的基于个体模型,物理模型结果可以验证其与实际观测到的物理循环模式、地表水以及底水温度基本一致,且与实际观测到的上升和下沉中冲浪蛤幼体的分布基本相同,进一步验证了该模型的可靠性。在此基础上,该研究分析了冲浪蛤幼体的扩散路径以及种群之间的连通性。PARIS 等^[20]利用 HYCOM 建立了基于珊瑚(*Corallium sulcatum*)个体的 IBMs 模型,进而研究不同尺度下珊瑚幼体的连通性变异能力。LI 等^[40]利用 FVCOM 耦合 IBMs 模拟澳洲鲭(*Scomber austriasicus*)幼鱼在东中国海的扩散,并通过一系列敏感性实验,探究澳洲鲭幼鱼的存活率、扩散路径受台风、水温、孵化场地的影响。除了在中纬度地区,物理生物模型耦合的研究在极地海域也有应用。以南大洋生态系统中的关键物种——南极磷虾的输送为例:早在 1998 年,HOFFMANN 等^[41]就利用拉格朗日模型——高精度南极模型(fine resolution Antarctic model, FRAM)研究了南极磷虾的输运,结果表明南极半岛西部的南极磷虾种群为在南乔治亚岛附近发现的磷虾种群提供了来源;MURPHY 等^[42]基于 OCCAM 海洋模型分析证实了南极磷虾在斯科舍海域的分布随季节的变化而变化;FACH 等^[43]利用 HOPS 模拟斯科舍海及周围的环流过程验证了斯科舍海东部的南乔治亚海域南极磷虾种群数量来源主要是上游地区(如南极半岛西侧)的磷虾个体,HOPS 中的漂流模拟表明,沿西南极半岛大陆架南极磷虾群体可以被夹带到南极绕极流南锋(SACCF)中;PIÑONES 等^[44]利用高分辨率 ROMS 和仔稚体下降-上升模型(embryo-larvae

descent-ascent model, ELDAM)模拟了南极磷虾仔稚体的下潜-上浮周期循环,以确定南极半岛西侧大陆架的哪些区域可以成功完成该周期循环。本文列举了国内外利用海洋模型进行生物输送的部分研究(表 2)。

4 小结和展望

目前,不同海洋模型在生态中的应用越来越广泛。对于海洋生态的研究也不仅仅是局限于生物个体特性方面的研究,还需要将生物个体融入到模拟物理环境中,分析其在物理环境中的扩散路径、垂直移动现象、季节变异等过程,这些过程均需要结合物理环境才能得到更接近真实的结果。所以,如需进一步对生物进行研究,最终的发展趋势势必结合海洋数值模型,否则就会使研究趋于单一化。生物物理模型耦合的实例不在少数,除了最常见的中纬度地区,极地区域的应用也很广泛。但目前的生物物理模型耦合研究依然集中于近海区,主要原因是大洋区域的海洋物理过程纷繁复杂,且目前人类所掌握的资料也只能对大洋区域的海洋现象有一个大概的了解,虽然海洋数值模型在一定程度上可以模拟海洋的物理过程,但模型本身的误差决定了其不太可能完全精确地模拟海洋过程。此外,模型也不可能做到模拟海洋的所有过程。

综上,生物物理耦合模型的发展还有很大的进步空间,尤其是在大洋区域的应用方面。早在 20 世纪 70 年代,南大洋就开始成为国内外科学研究的重点区域。以南极磷虾为例,其作为南极生态系统中的关键物种,扩散过程甚至关乎南极生态系统的命运。所以,利用模型模拟南极磷虾在南大洋中的扩散过程就显得极为重要,这也对参与构建该过程的模型提出了更高的要求。随着模型的不断迭代更新,以及新模型的兴起,模型的精确度必将得到较大提升。此外,国内外对海洋的研究在不断扩大加深,研究人员也在通过各种科研手段慢慢拨开海洋中的层层迷雾。在此基础上,生物体在大洋中的扩散研究将会逐渐成熟,这有利于人类了解并认识整个海洋的生态系统,进而为更好地制定全球生态保护规则并付诸行动做出重要贡献。

表2 利用海洋模型开展生物输送的部分研究

Tab.2 Selected summary of study on using ocean model for transport of marine species

海洋模型	海洋生物种类	年份	参考文献
Ocean model	Marine species	Year	Reference
FRAM	南极磷虾 Antarctic krill	1998	[41]
OCCAM	南极磷虾 Antarctic krill	2004	[42]
	斯科舍海冰鱼 <i>Chaenocephalus aceratus</i>	2010	[45]
POCM	南极磷虾(仔稚期) Antarctic krill(larvae)	2004	[46]
HOPS	南极磷虾 Antarctic krill	2006	[43]
环境流体动力学模式(EFDC)	浮游幼体(沿岸) Larval plankton	2007	[47]
	牡蛎 <i>Crassostrea virginica</i> , <i>C. ariakensis</i>	2008	[48]
	浮游动物 Zooplankton	2010	[49]
	南极磷虾(仔稚期) Antarctic krill(larvae)	2013	[44]
ROMS	侧纹南极鱼 <i>Pleuragramma antarctica</i>	2015	[50]
	冲浪蛤 <i>Spisula solidissima</i>	2015	[39]
	欧洲沙丁鱼 <i>Sardina pilchardus</i>	2018	[51]
FVCOM	日本鲭 <i>Scomber japonicus</i>	2014	[40]
	太平洋鳕 <i>Gadus morhua</i>	2007	[52]
HYCOM	珊瑚 <i>Corallium sulcatum</i>	2008	[20]
	冷水珊瑚幼体 <i>Lophelia pertusa</i>	2016	[19]
MIKE 21	藤壶(幼体) <i>Balanus amphitrite</i>	2013	[53]
BRAN(BlueLink ReANalysis)	海洋鱼类 Marine fishes	2012	[54]
	小鳞犬牙南极鱼 <i>Dissostichus eleginoides</i>	2016	[55]
南大洋状态评估模式(SOSE)MARS	欧洲鳀(仔稚期) <i>Engraulis encrasicolus</i> (larvae)	2010	[56]
	欧洲鳀 <i>Engraulis encrasicolus</i>	2015	[57]
	绿藻 <i>Enteromorpha prolifera</i>	2011	[58]
POM	欧洲鳀 <i>Engraulis encrasicolus</i>	2013	[59]
	日本鳗鲡 <i>Anguilla japonica</i>	2018	[60]
POLCOMS	大马哈鱼虱 <i>Lepeophtheirus salmonis</i>	2017	[61]

参考文献:

- [1] 陈长胜. 海洋生态系统动力学与模型[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
CHEN C S. Dynamics and models of marine ecosystems[M]. Beijing: Higher Education Press, 2003.
- [2] BARTSCH J, BRANDER K, HEATH M. Modelling the advection of herring larvae in the North Sea[J]. Nature, 1989, 340(6235): 632-636.
- [3] PACANOWSKI R C, GRIFFIES S M. MOM 3.0 manual[Z]. Technical Report, 2000, 92(2): 7.
- [4] SMITH R D, DUKOWICZ J K, MALONE R C. Parallel ocean general circulation modeling [J]. Physica D: Nonlinear Phenomena, 1992, 60(1-4): 38-61.
- [5] DUKOWICZ J K, SMITH R D, MALONE R C. A reformulation and implementation of the Bryan-Cox-Semtner ocean model on the connection machine [J]. Journal of Atmospheric & Oceanic Technology, 1993, 10(2): 195-208.
- [6] ADCROFT A, DUTKIEWICZ S, FERREIRA D, et al. MITgcm user manual [ER/OL]. <https://mitgcm.readthedocs.io/en/latest/>, 1997.
- [7] BLECK R, HANSON H P, HU D, et al. Mixed layer/thermocline interaction in a three-dimensional isopycnal model [J]. Journal of Physical Oceanography, 1989, 19(10): 1417-1439.
- [8] BLECK R, ROOTH C, HU D, et al. Salinity-driven transients in a wind-and thermohaline-forced isopycnal coordinate model of the North Atlantic [J]. Journal of Physical Oceanography, 1992, 22(12): 1486-1505.
- [9] BLECK R, DEAN S, O'KEEFE M, et al. A comparison of data-parallel and message-passing versions of the Miami isopycnal coordinate ocean model (MICOM) [J]. Parallel Computing, 1995, 21(10): 1695-1720.
- [10] HALLBERG R. HIM: The Hallberg isopycnal coordinate primitive equation model [R]. NOAA GFDL Technology Report, 1997: 39.
- [11] CHASSIGNET E P, HURLBURT H E, SMEDSTAD O M, et al. The HYCOM (hybrid coordinate ocean model) data assimilative system [J]. Journal of Marine Systems, 2007, 65(1-4): 60-83.

- [12] BLUMBERG A F, MELLOR G L. A Description of a three-dimensional coastal ocean circulation model [M]// Three - Dimensional Coastal Ocean Models. American Geophysical Union (AGU), 2013.
- [13] 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(1): 151 - 185.
- [14] SONG Y, HAIDVOGEL D. A semi-implicit ocean circulation model using a generalized topography-following coordinate system [J]. Journal of Computational Physics, 1994, 115(1): 228 - 244.
- [15] 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(1): 151 - 185.
- [16] CHEN C, LIU H, BEARDSLEY R C. An unstructured grid, finite-volume, three-dimensional, primitive equations ocean model; Application to coastal ocean and estuaries[J]. Journal of Atmospheric & Oceanic Technology, 2003, 20(20): 159 - 186.
- [17] CHEN C S, BEARDSLEY R C, COWLES G. An unstructured grid, finite-volume coastal ocean model; FVCOM user manual. (Second Edition) [M]. Dartmouth; University of Massachussetts, 2006.
- [18] MADEC G. NEMO ocean engine; Notes du Pole de Modélisation [J]. Institute Pierre-Simon Laplace, 2008(27): 1288 - 1619.
- [19] REBECCA E. Investigating the role of larval dispersal models in the development of an ‘ ecologically coherent’ network of deep sea marine protected areas [D]. Plymouth; University of Plymouth, 2016.
- [20] PARIS C B, SRINIVASAN A, KOURAFALOU V, *et al.* BOLTS; A biophysical larval tracking system for measuring dispersal characteristics and marine population connectivity [C]// AGU Fall Meeting. AGU Fall Meeting Abstracts, 2008.
- [21] HURET M, RUNGE J A, CHEN C, *et al.* Dispersal modeling of fish early life stages; Sensitivity with application to Atlantic cod in the western Gulf of Maine[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 347(1): 261 - 274.
- [22] SHCHEPETKIN A F, MCWILLIAMS J C. The regional oceanic modeling system (ROMS): A split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model [J]. Ocean Modelling, 2005, 9(4): 347 - 404.
- [23] HJORT J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research[J]. Copenhagen: Conseil Permanent International Pour L’ Exploration De La Mer, 1914(20): 228.
- [24] LEVIN L. Recent progress in understanding larval dispersal: New directions and digressions [J]. Integrative and Comparative Biology, 2006 (46): 282 - 297.
- [25] YOUNG C M, HE R, EMMETT R B, *et al.* Dispersal of deep sea larvae from the intra- American seas: Simulations of trajectories using ocean models [J]. Integrative and Computational Biology, 2012 (52): 483 - 496.
- [26] METAXAS A, SAUNDERS M. Quantifying the ‘ bio-’ components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates: Advances and pitfalls [J]. Biological Bulletin, 2009 (216): 257 - 272.
- [27] COWEN R K, PARIS C B, SRINIVASAN A. Scaling of connectivity in marine populations [J]. Science, 2006(311): 522 - 527.
- [28] RICHER DE FORGES B, KOSLOW J A, POORE G C B. Diversity and endemism of the benthic seamount fauna in the Southwest Pacific [J]. Nature, 2000(405): 944 - 947.
- [29] MILLER K, WILLIAMS A, ROWDEN A A, *et al.* Conflicting estimates of connectivity among deep sea coral populations [J]. Marine Ecology, 2010(31), 144 - 157.
- [30] BACO A R, CAIRNS S D. Comparing molecular variation to morphological species designations in the deep sea coral *Narella reveals* new insights into seamount coral ranges [J]. PLOS ONE, 2012 (7): E45555.
- [31] LEVIN L. Recent progress in understanding larval dispersal: New directions and digressions [J]. Integrative and Comparative Biology, 2006 (46): 282 - 297.
- [32] FOSSETTE S, PUTMAN N F, LOHMANN K J, *et al.* A biologist’s guide to assessing ocean currents: A review [J]. Marine Ecology Progress Series, 2012 (457): 285 - 301.
- [33] 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

- 1990's[J]. *Sarsia*, 2001(86): 411–421.
- [34] PUTMAN N F, HE R. Tracking the long-distance dispersal of marine organisms: Sensitivity to ocean model resolution [J]. *Journal of the Royal Society Interface*, 2013, 10(81): 20120979.
- [35] NORTH E W, GALLEGO A, PETITGAS P. Manual of recommended practices for modelling physical-biological interactions during fish early life [R]. ICES Cooperative Research Report, 2009, 295(63): 111.
- [36] PINEDA J. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores [J]. *Science*, 1991, 253(5091): 548–551.
- [37] WERNER F, COWEN R, PARIS C. Coupled biological and physical models: Present capabilities and necessary developments for future studies of population connectivity [J]. *Oceanography*, 2007, 20(3): 54–69.
- [38] TRACEY S R, HARTMANN K, HOBDAI A J. The effect of dispersal and temperature on the early life history of a temperate marine fish [J]. *Fisheries Oceanography*, 2012, 21(5): 336–347.
- [39] ZHANG X, HAIDVOGEL D, MUNROE D, *et al.* Modeling larval connectivity of the Atlantic surfclams within the Middle Atlantic Bight: Model development, larval dispersal and metapopulation connectivity [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015(153): 38–53.
- [40] LI Y, CHEN X, CHEN C, *et al.* Dispersal and survival of chub mackerel (*Scomber japonicus*) larvae in the East China Sea [J]. *Ecological Modelling*, 2014(283): 70–84.
- [41] HOFMANN E E, KLINCK J M, LOCARNINI R A, *et al.* Krill transport in the Scotia Sea and environs [J]. *Antarctic Science*, 1998, 10(4): 406–415.
- [42] MURPHY E J, THORPE S E, WATKINS J L, *et al.* Modeling the krill transport pathways in the Scotia Sea: Spatial and environmental connections generating the seasonal distribution of krill [J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(12): 1435–1456.
- [43] FACH B A, KLINCK J M. Transport of Antarctic krill (*Euphausia superba*) across the Scotia Sea. Part I: Circulation and particle tracking simulations [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2006, 53(6): 987–1010.
- [44] PINONES A, HOFMANN E E, DALY K L, *et al.* Modeling environmental controls on the transport and fate of early life stages of Antarctic krill (*Euphausia superba*) on the western Antarctic Peninsula continental shelf [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2013(82): 17–31.
- [45] ASHFORD J, LA MESA M, FACH B A, *et al.* Testing early life connectivity using otolith chemistry and particle-tracking simulations [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2010, 67(8): 1303–1315.
- [46] THORPE S E, HEYWOOD K J, STEVENS D P, *et al.* Tracking passive drifters in a high resolution ocean model: Implications for interannual variability of larval krill transport to South Georgia [J]. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2004, 51(7): 909–920.
- [47] AIKEN C M, NAVARRETE S A, CASTILLO M I, *et al.* Along-shore larval dispersal kernels in a numerical ocean model of the central Chilean coast [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 339(1): 13–24.
- [48] NORTH E W, SCHLAG Z, HOOD R R, *et al.* Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay [J]. *Marine Ecology Progress*, 2008, 359(1): 99–115.
- [49] CARR S D, CAPET X J, MCWILLIAMS J C, *et al.* The influence of diel vertical migration on zooplankton transport and recruitment in an upwelling region: Estimates from a coupled behavioral-physical model [J]. *Fisheries Oceanography*, 2008, 17(1): 1–15.
- [50] LA MESA M, PINONES A, CATALANO B, *et al.* Predicting early life connectivity of Antarctic silverfish, an important forage species along the Antarctic Peninsula [J]. *Fisheries Oceanography*, 2015, 24(2): 150–161.
- [51] SANTOS A M P, NIEBLAS A E, VERLEY P, *et al.* Sardine (*Sardina pilchardus*) larval dispersal in the Iberian Upwelling System, using coupled biophysical techniques [J]. *Progress in Oceanography*, 2018(162): 83–97.
- [52] HURET M, RUNGE J A, CHEN C, *et al.* Dispersal modeling of fish early life stages: Sensitivity with application to Atlantic cod in the western Gulf of Maine [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 347(1): 261–274.

- [53] GEORGE G, GAONKAR C A, ABOOBACKER V M, *et al.* Barnacle larval transport in the Mandovi-Zuari estuarine system, central west coast of India [J]. *Journal of Oceanography*, 2013, 69(4): 451–466.
- [54] TRACEY S R, HARTMANN K, HOBDAI A J. The effect of dispersal and temperature on the early life history of a temperate marine fish [J]. *Fisheries Oceanography*, 2012, 21(5): 336–347.
- [55] MORI M, CORNEY S P, MELBOURNE-THOMAS J, *et al.* Using satellite altimetry to inform hypotheses of transport of early life stage of Patagonian toothfish on the Kerguelen Plateau [J]. *Ecological Modelling*, 2016(340): 45–56.
- [56] ALLAIN G, PETITGAS P, LAZURE P, *et al.* Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic) [J]. *Fisheries Oceanography*, 2010, 16(6): 489–505.
- [57] OSPINA-ALVAREZ A, CATALAN I A, BERNAL M, *et al.* From egg production to recruits: Connectivity and inter-annual variability in the recruitment patterns of European anchovy in the northwestern Mediterranean [J]. *Progress in Oceanography*, 2015(B), 138: 431–447.
- [58] QIAO F L, WANG G S, LV X G, *et al.* Drift characteristics of green macroalgae in the Yellow Sea in 2008 and 2010 [J]. *Science Bulletin*, 2011, 56(21): 2236–2242.
- [59] WANG Y H, MICHIO J K, HAO W. Coupling of an individual-based model of anchovy with lower trophic level and hydrodynamic models [J]. *Journal of Ocean University of China*, 2013, 12(1): 45–52.
- [60] CHANG Y L K, MIYAZAWA Y, MELANIE B P, *et al.* Physical and biological roles of mesoscale eddies in Japanese eel larvae dispersal in the western North Pacific Ocean [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 5013.
- [61] SALAMA N K G, DALE A C, IVANOV V V, *et al.* Using biological-physical modelling for informing sea lice dispersal in Loch Linnhe, Scotland [J]. *Journal of Fish Diseases*, 2018, 41(6): 901–919.

Progress of numerical ocean model and its application in dispersal modelling of marine organisms: A review

ZHU Guo-ping^{1, 2, 3, 4}, ZHOU Meng-xiao^{1, 2, 3}

(1 *College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China*; 2 *Center for Polar Research, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China*; 3. *Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Polar Marine Ecosystem Group, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China*; 4 *National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China*)

Abstract: The numerical ocean model has been developed for a long time and has become an important tool for studying marine environment, marine biology and ecology. The application of ocean numerical model as a carrier for the dispersion of marine species has always been one of hot scientific topics. This paper takes the dispersion of organisms in the ocean as the core, summarizes the relevant research results, and clarifies the current development of marine numerical models and their simulations applied in marine species. The results will provide references for studying the coupling between numerical ocean model and biological and ecological models and their applications in biology and ecology of marine animals. From the history of the ocean model development, the configuration of ocean models was compared, and their characteristics and applications were analyzed by enumerating the most widely used models worldwide, including HYCOM (hybrid coordinate ocean model), FVCOM (finite volume community ocean model) and ROMS (regional ocean modeling system). In addition, in view of the three basic stages, the spread of organisms' release, transport and settlement, this review summarizes three basic research methods of biological dispersion, including genetics, elemental tagging and modelling method, the application of the ocean model to the simulation of the transport of marine species was also summarized and discussed. The results show that, compared to the other two methods, the modelling method, with its most suitable maneuverability and economy, is the optimum one. Marine numerical models are widely used in the study of biological dispersion, examples from both large-scale fish species and small-scale plankton further show that the coupling of physical model and biological model is the most effective means to solve the problem of biological dispersion. The successful modelling of biological dispersion needs to consider both the adaptability of the model and the behavior of the organism itself. The selection of an appropriate model to simulate the biological dispersion process needs to be adjusted continuously and then the optimal selection is made. Moreover, developing more accurate, practical and compatible ocean models is another problem that scientists need to overcome. Actually current biological dispersion studies mostly focus on the offshore area, the open sea area is less concerned and the research approaches are limited due to the complexity of climate conditions and less data available, but with the progressing of science and technology, data accumulation in the open sea area, the development of model suitable for the open sea area, the studies on organism dispersion research in the open sea area will become a trend.

Keywords: numerical ocean model; ecological module; model coupling; organism dispersion