水生生物栖息地模拟方法及模型综述

易雨君^{1,2*}, 张尚弘³

1. 北京师范大学环境学院水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875;

2. 北京师范大学环境学院水沙科学教育部重点实验室, 北京 100875;

3. 华北电力大学可再生能源学院, 北京 102206

* E-mail: yyujun@bnu.edu.cn

收稿日期: 2018-06-27; 接受日期: 2019-01-15; 网络版发表日期: 2019-02-28

国家自然科学基金(批准号: 51722901, 51439001)资助项目

摘要 水生生物栖息地模拟模型是用来描述某一环境对某一特定物种或群落栖息的适宜程度, 通过结合物理生境因子时空分布模拟模型和栖息地适宜度评价指标体系, 对主要影响特定物种或种群生存、繁殖的栖息环境进行综合影响评价. 本文基于栖息地模型发展的历史, 总结了水生生物栖息地模型的架构及构建步骤, 系统梳理了国内外具有代表性的水生生物栖息地模拟方法及应用情况, 并详细阐述了应用较多的几种生境适宜度评价方法, 综合分析了栖息地模拟模型的优点和不足, 并提出了水生生物栖息地模型未来的发展趋势.

关键词 栖息地模拟, 适宜度评价指标, 指示物种, 生境因子, 水环境模型

1 水生生物栖息地模型的研究意义

水生生物栖息地(生境)模拟法是一种确定河流生态需水的方法, 根据指示物种所需的物理生境条件, 通过野外监测或水环境模型获得生境因子的时空分布, 与生境适宜度评价指标相结合, 模拟流量和适宜生境分布之间的定量关系, 获得保护水生生物的生态流量, 为河流水资源合理开发利用提供依据^[1]. 指示物种较多采用鱼类, 也可选取藻类、水生昆虫、甲壳类、软体动物、爬虫动物、两栖动物及鸟类等^[2-6]. 栖息地适宜度模拟主要有三个目的: (1) 基于物理生境条件预测物种出现的可能区域; (2) 加深对物种和生境之间关系的认识; (3) 对物种的生境要求进行量化, 为流域生

态管理服务. 该方法基于生境适宜度评价指标体系将物理生境因子的条件和生物本身的需求结合起来, 通过构建模拟模型, 较为准确地获得适宜生态流量, 被认为是生态需水计算方法中较为可靠的方法, 该方法一经提出便被各国广泛采用到工程实践中.

2 栖息地模型概念的提出

20世纪70年代, 美国渔业及野生动物署为保护鱼类栖息地及其种群结构提出了河道内流量增量法(IFIM), 最初主要应用于美国西北部冷水性河流系统的鱼类及底栖无脊椎动物^[7]. 后来此法发展到广泛应用于低海拔、温水性河流系统^[8], 以及河岸带植被

引用格式: 易雨君, 张尚弘. 水生生物栖息地模拟方法及模型综述. 中国科学: 技术科学, 2019, 49: 363-377

Yi Y J, Zhang S H. Review of aquatic species habitat simulation method and modelling (in Chinese). Sci Sin Tech, 2019, 49: 363-377, doi: [10.1360/N092018-00217](https://doi.org/10.1360/N092018-00217)

等^[9,10].

河流中决定水生生物生产力的四个主要因素有流量、物理栖息地结构、水质和流域内的能量输入(泥沙、营养物和有机物等). 河道宽度决定鱼类生存面积的大小, 河道形状影响着水力学几何要素, 决定着流速随流量变化的分布情况, 而流速分布是鱼类对活动区域选择的重要因素之一. 河道形态一定, 不同流量下的淹没面积不同, 鱼类产卵和觅食的有效面积不同. 这些因素不仅影响鱼类的分布, 也是水生无脊椎动物的丰度和分布的重要决定因素^[11]. 基于河道淹没区域的有效生境面积对鱼类群落的重要性, 栖息地模拟法即是建立对生物有效的河道淹没面积和流量之间的关系^[12].

栖息地模拟法基于以下假设: (1) 同一物种的所有个体具备同样的特征, 平均占有空间和资源; (2) 在稳定条件下, 物种个体选择最合适的条件栖息, 当物种数增加时, 每个个体所占有空间将减少; (3) 物种适合的栖息环境能够通过栖息地适宜度评价指标定量表达; (4) 物理栖息地质量是制约物种数的主要因素, 而非食物. 该假设基于生存空间最优化利用原则, 适宜度高的地方拥有高的物种密度, 适宜度低的地方物种密度也低, 即遵循空间充分利用的“理想自由分布”法则. 与之相对的是“强制分布”, 优势个体占有优质的、宽阔的空间, 而弱小的个体只能拥有剩余的场所. 生境因子根据所需要代表的生境类型选取, 选取的因子必须能代表物种相应生长阶段所要求的环境特征. 图1为以二维水动力水质模型为基础的水生生物栖息地模型

构建的基本思路.

3 指示物种的选择及其生命阶段的确定

1976年美国国家森林管理法案的通过, 使运用指示物种来指示生境质量的方法在法律上得到认可. 水生生物栖息地模拟模型主要基于指示物种对生境的满意程度来进行判断.

指示物种(indicator species)是对环境中某些干扰, 包括物理生境条件改变或污染等较为敏感并快速产生明显反应的生物, 其特性包括物种数量、出现或缺失、种群密度、传播和繁殖等, 可用来表征所关注的特定指标或环境条件, 而这些特性对于其他物种来说测量则非常困难. 指示物种的选择需考虑以下因素: (1) 物种对所评价环境条件的敏感性; (2) 指示物种能精确并准确地响应测量结果; (3) 物种活动范围的大小; (4) 在不同地理位置响应的一致性.

用于河流生境评价的指示物种主要包括鱼类、大型底栖无脊椎动物、大型水生植物、藻类和鸟类^[2-4,13,14]. 其中, 由于鱼类在水生生态系统中处于食物链的顶端, 是水生生态系统的顶级群落, 对其他种群的存在和丰度有着重大影响, 且鱼类对水环境的变化敏感, 因此是栖息地适宜度评价时应用最多的指示物种类型^[15]. 对87个栖息地模型应用案例统计发现, 以单一鱼类物种作为指示物种的研究案例达47%, 以鱼类种群作指示物种的案例达25%, 以底栖动物的达20%, 以水生植物和藻类的分别为4%和3%(见表1), 以鸟类

图1 水生生物栖息地模拟模型的基本构建思路

的为1%。因为鱼类对栖息地要求在时空上的高变异性及其位于食物链顶端的特点, 欧洲水框架指令2000 (WFD)指定鱼类作为指示河流生态健康状况的物种。然而, 每一类物种都具有其特定的生存条件, 所以指示生物与其指示性之间的关系未必完全可靠。当选择一种指示物种以期代表一组物种时, 很难涵盖可能限制种群的所有因素, 理想的情况是同时利用多种生物对河流系统进行综合的生物监测和生境适宜度评价。

对物种的统计发现, 鳟^[15-20]、中华鲟^[21,22]和鲤科鱼类^[5,10,23]是受关注较多的鱼类, 应用区域有河流、湖泊和河口^[2,6]。

当以鱼类为指示物种时, 生命阶段的选择也非常重要包括幼鱼、成鱼、产卵、孵化等不同时期。鱼类不同生命阶段对栖息地的需求不同, 其对人类活动的响应也不同。栖息地模拟中考虑鱼类的整个生命阶段虽然更为全面合理, 但会极大地增加工作量。因此, 具体的研究和应用中, 较多地选择关键的生命时期。对77项案例的统计发现, 以鱼类幼鱼期为关键生命时期的比例最高, 达42%; 成鱼期次之, 达31%; 产卵期为19% (见表2)。

4 生境因子的筛选及分布

影响生物生境的要素很多, 进行水生生物栖息地

表 1 不同指示物种用来作为栖息地适宜度评价的百分比

指示物种	次数	百分比(%)
单一鱼类	40	47
鱼类种群	22	25
大型无脊椎动物	17	20
水生植物	4	4
藻类	3	3
鸟类	1	1
合计	87	100

表 2 鱼类不同生命时期作为指示阶段的百分比

生命时期	次数	百分比(%)
幼鱼	32	42
成鱼	24	31
产卵期	15	19
0+	6	8
合计	77	100

模拟时, 需要根据实际情况选取对生境有重要影响的因子, 以便能准确反映生境状态。比如鱼类的栖息地包括完成鱼类全部生活史过程所必需的水域范围, 如产卵场、索饵场、越冬场以及连接不同生活史阶段水域的洄游通道等。满足鱼类生长、繁殖的全部生境因子, 如水温、地形、流速、pH值、饵料生物等都是栖息地的组成部分。关键生境因子的遴选是生境模拟准确与否的关键, 生境因子的选取既要保证能全面地体现出栖息地的真实情况, 又要保证实际的可行性, 能精确并准确地测量或量化。选取关键生境因子的方法主要有基于专家经验, 或PCA法^[24]。用来作为水生生物栖息地模拟的生境因子主要包括水深、流速、底质、含沙量、水温等, 而关键因子的选取至今仍没有统一的标准。通过对86篇发表的权威期刊的文献中的262个生境因子的分析发现: 水深、流速和底质的使用频率最高, 分别为21%、19%和16%; 其次是水温、覆盖度和坡度, 分别为5%、5%和4%; 盐度、溶解氧、距河岸距离、河宽、水位变幅、含沙量、电导率等都曾使用, 但频率较低(图2)。

生境因子的选取上, 已从最初的水深、流速、底质、河道指数、植被覆盖^[2,25]等传统物理生境因子发展到水质因素^[26,27]和水位变幅等^[5]。

获得生境因子时空分布是实现生境模拟的基础。生境因子时空分布可以通过现场监测、填写调查问卷以及水环境模拟模型获得。水环境模拟模型需要根据实际情况选取合适的尺度和维度。栖息地模拟通常基于水动力水质模型得到关注河段或水域的水动力条件以及水质因子的时空分布规律。实际河流中的水动力和水体污染的问题应是三维结构。但根据实际需求, 可将计算简化为二维、一维乃至零维来处理。例如一条中小型河流的较长河段, 相比纵向上浓度的差异, 在横向和垂向的物质浓度基本混合均匀, 这时可以只考虑纵向(水流方向)的浓度变化, 即一维的问题。又如混合基本均匀的小型浅水湖泊, 则可视作零维结构。这样既能保持要求的精度, 又使计算工作大大简化。

栖息地模拟中应用较多的水动力水质模型有Delft3D^[7]、Mike系列模型^[26,28]、HEC-RAS^[29]等, 也有根据实测数据基于GIS进行插值得到河流物理栖息地条件^[2,16,30,31]。近年来随着分布式水文模型的发展, 也有研究与SWAT等流域水文水质模拟软件相结合^[3], 在流

图2 (网络版彩图)微生境栖息地模拟实例中各物理指标使用频率

域尺度上进行水生生物的生境评价。

5 栖息地适宜度评价方法

生境因子的适宜程度通过物种出现频率和分布情况来确定,目前,已有许多用于描述栖息地质量与生物选择之间定量关系的栖息地适宜度评价方法^[32]。其中最经典的是适宜度曲线法。

5.1 基于专家经验判断的评价方法

5.1.1 适宜度曲线法

水生生物栖息地适宜度指数(habitat suitability index)是用来定量描述水生生物对生境的偏好程度与生境因子之间关系的方法,由美国鱼类及野生动物署在栖息地评估程序(HEP)中率先提出^[7]。栖息地适宜度曲线是物理栖息地特征与物种在该条件下生存质量的定量描述。全球逾90%的鱼类栖息地模拟是基于该方法,包括应用最为广泛的PHABSIM模型就采用了此方法,见图3^[33]。适宜度曲线以生境因子的数值为横坐标,以目标物种对此生境因子的偏好程度(即适宜度,SI)为纵坐标,建立目标物种对单个生境因子的偏好与生境因

子之间关系的连续曲线。用0和1之间的数值定义目标物种对单因子的偏好,曲线的峰值代表生物对该因子的最适宜或最喜爱的范围。

栖息地适宜度曲线有三种格式:二元格式(binary format),单变量格式(univariate format),多变量格式(multivariate format)(图4)。

5.1.2 模糊逻辑法

由于生态学数据采集上的困难,经常存在数据不系统、不完整或不准确的情况。针对这种数据上的不确定性对模拟结果的影响,模糊逻辑法相比传统方法能更好地利用不精确、不确定的测量数据和模糊的专家知识来定义栖息地适宜度^[34]。

模糊逻辑法的核心组成是模糊集和模糊规则。相较于具有明确界限,对象对于集合的隶属关系明确,即只能是属于或不属于该集合、不存在其他隶属关系的传统方法^[35],模糊逻辑法中模糊集的定义没有明确的边界,对象可以部分地属于某个模糊集。对象对于模糊集的隶属度在[0-1],0表示对象完全不属于此模糊集,1表示对象完全属于此模糊集,0-1之间表示对象部分属于此模糊集,用隶属度函数定义。隶属度函数的形状反映变量对每个模糊集的隶属度随着变量值的变化而变化的情况^[36]。流速、水深等环境变量通常用“低”、“中”、“高”等模糊语言来定义模糊集。例如,某一单元流速适中,但具有增高的趋势,用模糊数学则可表达为流速对于“中流速”模糊集的隶属度为0.4,对于“高流速”模糊集的隶属度为0.6。

模糊规则用来定义环境变量与指示物种栖息地适宜度之间的关系,分为条件部分和结果部分。条件部分

图3 (网络版彩图)PHABSIM模型结构图

图 4 三种典型的适宜度曲线. (a) 二元格式; (b) 单变量格式; (c) 多变量格式

描述栖息地的环境条件, 结果部分描述物种对该环境条件的偏好程度. 如规则: “如果流速中且水深中, 则栖息地适宜度高”, 其中“如果...”是条件部分, “则...”

是结果部分, 见图5.

模糊逻辑法的计算流程如下^[37]: (1) 根据研究区域研究对象对各环境变量的偏好情况, 建立各环境变量的模糊集和模糊规则; (2) 根据模糊规则条件部分各变量模糊集的隶属度函数, 计算各输入变量对相应模糊集的隶属度; (3) 如果条件部分用“且”连接, 基于第(2)步计算得到的一组隶属度, 采用最小值法或乘法计算该组输入变量对于此条模糊规则的匹配度(DOF, degree of fulfillment, 表示各条规则对于该组输入环境变量栖息地适宜度的影响程度), 同理计算出该组输入环境变量对于每条模糊规则条件部分的匹配度; (4) 采用乘法或最小值法将匹配度与模糊规则的结果部分(即栖息地适宜度的模糊集)合并, 得到该组环境变量对全部模糊规则的总匹配度函数; (5) 去模糊化, 将上一步得到的总匹配度函数图形的形心或重心的值作为栖息地适宜度的值, 该值在0~1的范围内.

模糊逻辑法能很好地解决栖息地模拟中信息的不确定性问题, 它可以利用非精确或者模糊的信息, 也可以将专家知识用偏好数据集表示. 德国斯图加特大学开发CASiMiR模型是目前应用较广的基于模糊逻辑法的适宜度评价模型^[38], 运用到模拟鱼类和底栖动物的生境适宜度方面^[39,40]. 模糊逻辑法最大的缺点是随着考虑的因子数量的增加, 计算量急剧增长.

图 5 (网络版彩图)模糊逻辑法的计算流程

5.2 基于数学统计的评价方法

适宜度曲线法和传统的模糊逻辑法没有考虑不同生境因子之间的相互作用, 对生态系统的复杂性考虑不够. 比如某种鱼类偏好流速快的水域, 但必须有河床的巨石作为庇护来躲避水流冲击; 如果没有庇护, 则更倾向于选择流速相对平缓的水域. 基于此, 引入了多元统计方法来描述生境因子与生物选择之间的关系, 这些方法能够综合考虑生境因子之间的相互作用, 描述物种对多个生境因子累积作用的响应. 多元统计方法在过去的几十年中逐渐用于生境适宜度指标构建. 以下为几种主要用于栖息地模拟的多元统计方法.

5.2.1 多元线性回归

多元线性回归(MLR)是描述一个因变量(如物种丰度)和多个自变量(如生境因子)之间关系的方法. 水生生物栖息地适宜度评价中, 通过多元线性回归法建立物种响应与生境因子(如水深、底质、水温等)之间的相互关系; 然后通过最小二乘法求解物种响应与生境因子关系式中的回归系数.

多元线性回归模型在预测物种分布、丰度和栖息地偏好等方面应用较多^[41-43]. 比如预测河流鱼类群落的适宜栖息地分布, 或湖泊物种-栖息地关系^[16]. 然而, 多元线性回归只能处理线性关系. 实际上, 生态系统的物种响应和生境因子之间常常具有复杂的非线性关系. 当不同生境因子彼此相关时运用多元线性回归可能出现多重共线性问题; 同时, 许多物种的生态数据是“存在—缺失”的离散形式, 多元线性回归不适用离散数据, 因此, 多元线性回归模型的应用大大受限.

5.2.2 主成分分析方法

主成分分析(PCA)是能解决多重共线性数据问题的多元统计方法. 主成分分析主要通过一系列原始变量的线性组合来解释数据集的方差-协方差结构. 栖息地模拟中运用较多的主成分分析方法是主成分回归. 找出生境因子的主成分, 然后用选出的主成分对响应变量进行回归. 使用最小二乘法得到预测方程, 将响应变量表示为所选主成分的函数. 当同一主成分包括多种类型的变量, 解释起来较为困难时, 可以对主成分进行旋转以便于解释, 旋转后的主成分的载荷模式概念会更明确. 主成分分析方法通过得出互不相关的

“新隐含变量”而能够有效地减少变量数目.

主成分回归在水生生物栖息地模拟中运用到分析干流及支流入汇处鱼类的丰度^[44-47], 底栖动物如螺类等^[48]在流域内的空间分布^[48], 和对水生栖息地进行分区^[49]. 主成分回归较多用于大尺度的相关分析, 但因其响应变量和自变量(生境因子)之间的相互关系不明确而应用较少.

5.2.3 逻辑回归

多元线性回归适于处理响应变量连续的情况, 但当响应变量为二元的情况(如物种“出现-未出现”)时则不适应. 多元线性回归无法给出二元响应变量仅为1或0的值, 可能会出现0-1之间或大于1的值. 逻辑回归法则能用于分析伯努利型或二元响应变量和多个生境因子之间的关系. 逻辑回归可以同时运用来分析覆盖物、底质等分类变量, 和水深、流速等连续性变量. 基于有-无的二元数据, 绘制物种响应曲线, 表示物种存在的概率 p 和环境变量(生境因子)之间的函数关系^[50]. 最大似然法可以用来估算逻辑回归模型的参数. 逻辑回归在水生生物栖息地利用方面的应用较多^[51].

近年来, 统计学上一个重要的进展就是将线性回归改进为广义线性模型(GLM)和广义加和模型(GAM). 由于这两个模型能够处理多种常见的数据分布形态, 在生态学研究中得到广泛应用.

5.2.4 广义线性模型

经典高斯分布往往难以体现栖息地物种关系, 而广义线性模型(GLM)在分析该关系上更具有灵活性. 广义线性模型是常见的线性模型的扩展, 可处理非正态分布的响应变量, 对于连续数据和离散数据都适用, 它不会强行改变数据的自然度量, 且数据可以具有非线性和非恒定方差结构. 常规的线性模型和逻辑斯蒂回归均是广义线性模型的特例. 广义线性模型目前多与GIS结合进行植被分布的空间预测^[52,53], 也被应用于河流^[54,55]、湖泊^[56]、河口^[57]、海岸^[58]等水生生物的生境质量评价之中.

5.2.5 广义加和模型

与参数模型不同, 广义加和模型(GAM)通过对各个变量的光滑函数进行加和得到, 是广义线性模型的非参数扩展. 广义加和模型的主要优点在于它可以处

理高度非线性、非单调的响应曲线^[59]。广义加和模型可同时针对不同的变量, 采取不同的策略建模, 如可对部分预测因子进行线性拟合, 而对其他因子通过光滑函数进行拟合, 故广义加和模型有时也称为半参数模型^[60]。正因为如此, 广义加和模型具有高度的灵活性, 可以用于处理非线性的数据结构, 从而使模型更好地反映数据特性, 加深对生态系统的理解^[61,62]。虽然广义加和模型是分析物种-栖息地变量关系的有力模型, 但其非参数的特性决定了其难以输出, 特别是在GIS中进行空间分析及预测^[59]。目前, 广义加和模型已被用于预测物种分布和环境之间的关系, 例如模拟海洋^[63]、河口^[64]、河流^[14,65]中鱼类的分布, 沉水植物种群^[66]、底栖动物种群^[67]在湖泊中的分布情况。但是广义加和模型以及其他如人工神经网络等非参数方法都具有一个潜在缺陷, 即无法给出模型的参数函数。Myers等人^[68]认为, 仅当线性回归等简单的模型无法适当地拟合数据时, 才使用广义加和模型。

5.2.6 数据驱动的模糊逻辑法

5.1.2节介绍了基于专家经验的模糊逻辑法。然而, 完全依赖专家判断建立的模糊集和模糊规则可能过于主观, 于是有研究使用实测数据, 对经验法构建的模糊集和模糊规则进行优化^[4]。数据驱动的模糊逻辑法是通过已有的实测数据, 对基于经验构建的模糊集和模糊规则进行优化训练得到。为了恰当训练所有的模糊规则, 首先要对模糊集进行优化。模糊集的优化基于Shannon-Weaver熵进行, 对模糊集的参数进行反复修改并计算相应的Shannon-Weaver熵, 直至所有模糊集的Shannon-Weaver熵都大于0.85, 那么则认为模糊集在训练数据集上实现了均匀分布, 达到了后续训练模糊规则的要求。

确定模糊集后, 需要对每条模糊规则的结果部分进行优化。最近爬山算法(nearest ascent hill-climbing algorithm)是常用的模糊规则优化方法, 该种优化算法的过程如下: 首先, 对每条模糊规则的结果部分进行随机设定, 计算模型表现; 然后, 随机抽取一条模糊规则, 改变其结果部分的模糊集(改变的原则为按照“低”模糊集→“中”模糊集→“高”模糊集→“低”模糊集的规则进行变换, 即如果原来结果部分的模糊集为“低”, 则将其改为“中”, 以此类推), 计算改变后的模型表现, 比较两次模型表现计算结果, 如果模型表现变好, 那么采用

改变了结果的模糊规则继续进行优化, 否则使用原来的模糊规则继续进行优化, 如此循环下去, 直到模型表现不再变好。如果有三次都得到同样的一组规则, 使得模型表现最好, 那么该模糊规则就是经过优化得到的模糊规则。数据驱动的模糊逻辑法是近年来栖息地模拟评价方法中广受关注以及应用较多的方法^[69], 被应用到欧洲的鳟鱼^[70]、中国的中华鲟^[62,71]等鱼类生境适宜度的模拟。模糊规则法的优点是允许考虑不准确、不确定的测量结果和模糊专家知识, 但优化的模糊逻辑法依然存在模糊逻辑法的缺点, 当考虑更多参数时, 模糊规则数量会成指数倍增加, 使计算量急剧增大而受到限制。

5.2.7 最大熵方法

最大熵模型的基本原理为设随机变量 ξ , 它有 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 共 n 个不同的结果, 每个结果出现的概率为 $p_1, p_2, \dots, p_n$, 那么 ξ 的不确定度, 即熵的计算公式如下:

$$H(\xi) = \sum_{i=1}^n p_i \log \frac{1}{p_i} = - \sum_{i=1}^n p_i \log p_i.$$

最大熵理论在预测物种分布上可表述为: 如果我们对某一物种的生活习性及其当地的环境条件一无所知, 则判断该物种在此地能否生存的最合理的预测就是可以生存与不能生存的概率均为0.5, 该物种现有的地理位置分布信息及分布地的环境变量信息就是已知知识, 它降低了不确定性, 掌握的知识越多, 不确定性降低的就越多。基于最大熵原理, Phillips等人开发了用于物种分布模拟的Maxent软件^[72]。Maxent模型就是建立起符合已收集到的物种分布情况的熵最大的模型, 该模型可以计算出生境适宜度空间分布地图, 得到各个环境变量对于生境适宜度的响应曲线, 同时可由模型内嵌的Jackknife检验得到各环境变量对目标物种生境适宜度的重要性。

最大熵模型具有以下优势: (1) 输入的物种分布数据可以仅有物种存在数据、没有物种不存在数据; (2) 允许输入的环境变量有连续变量和分类变量两种形式; (3) 考虑了环境变量之间的内在联系; (4) 模型在样本量小、数据不充足时, 依然表现良好, 预测精度稳定、可靠。随着人们对于野生动植物生境关注度的提高, 以及最大熵原理的生境适宜度模型本身的优势, 建立了越来越多的基于最大熵原理的生境适宜度模型

来模拟物种的适宜分布范围。

最大熵模型起初多被应用于陆生动植物的生境适宜度模拟, 包括研究大坝建设和森林管理对多雪地区的日本猕猴适宜生境的影响^[73], 预测药用植物鸭嘴花在喜马拉雅山脉附近的潜在分布^[74], 模拟濒危树木 *Ilex khasiana* Purk 在印度东北部地区、*Canacomyrica monticola* 在新喀里多尼亚的生境适宜度分布^[75,76], 预测外来入侵物种加拿大一枝黄花、检疫性杂草毒苣荬在中国的潜在分布区域^[77,78]。

近几年, 最大熵模型开始逐渐被用来模拟水生生物生境适宜度分布。比如海洋有柳珊瑚在罗斯特暗礁上的生境适宜度分布^[79], *Franciscana* Dolphins 的栖息地适宜度分布^[80], 河流鱼类有金线小鲈在美国乔治亚州和大梭鱼适宜的产卵生境模拟^[81,82], 水生植物方面有大型入侵水生植物软水草的适宜地理分布模拟^[83], 河岸带植被水杨柳在气候变化下的适宜生境分布^[43]; 以及 *Xenophyophores* 在全球尺度上的生境适宜度分布情况^[84]。

5.3 基于人工智能的评价方法

物种-栖息地关系常常被各种环境变量之间复杂的非线性关系控制。人工神经网络由于其可以成功地处理环境系统中复杂的非线性关系, 且在处理非线性关系时精确性大大优于常规方法, 因此在20世纪90年代初期被应用到生态和环境科学领域, 且在此领域的应用越来越广泛。人工神经网络比多元线性回归更适合在种群尺度对鱼类丰度进行预测^[85]。人工神经网络曾被用于预测鱼类多样性、丰度及其空间占用情况^[85,86], 建立鱼类的存在-缺失模型^[69,87], 模拟种间交互作用的湿地物种的栖息地空间分布及适宜度^[88], 预测流水中水生昆虫的丰度和种群动态^[89,90], 预测藻类群落的发展变化^[91,92], 分析大型底栖无脊椎动物的栖息地特点^[93], 并进行水质评价^[94]。图6为一个用来评价栖息地条件的典型的前馈神经网络结构, 输入层由预测变量节点(神经元)和在神经网络训练时使用的偏节点组成, 神经网络在隐层进行训练。Olden和Jackson^[95]的研究表明, 人工神经网络在模拟鱼类-栖息地之间复杂关系中的表现相对于很多传统的回归模型来说更加稳定, 且其预测能力大大优于传统的回归方法。虽然人工神经网络优点众多, 但是它是一种“黑箱”模型, 解释能力不足^[96,97], 需要大量数据来建立模型、进行计算,

图6 典型的三层前馈神经网络

与线性回归方法相比, 在解释各个变量之间的相对重要性上比较困难^[97,98]。

其他也曾应用到水生生物栖息地适宜度评价的基于人工智能(AI)的系列模型包括模糊神经网络(FNN)^[99]、模糊生境偏好模型(FHPM)^[69]、偏好水平模式(PPL)、多元自适应回归(MARS)^[100]、判别因子分析(DFA)^[101]和回归树^[102]等。但是这些方法极少和水文水动力模型结合起来计算适宜生境的空间分布。相比传统的模型, 基于人工智能(AI)的系列模型具有更好的预测能力, 但可移植性差^[103]。

5.4 元胞自动机模型

基于统计模型的方法是最常用的栖息地评价方法, 被广泛应用于研究环境条件和生物关系并确定和预测其分布状况。但是统计方法是一种稳态和静态的方法, 也就是假设被研究的物种处于稳定状态, 直接建立环境变量和物种分布的对应关系, 而不考虑其内在作用机制, 也忽略了作用和变化所需的时间。相比之下, 基于过程的模型对于系统内在机制的描述有着不可比拟的优势。

元胞自动机(cellular automata, CA)是一种基于过程的模型。它是一种时间、空间、状态都离散的数学动力系统, 具有模拟复杂系统时空演化过程的能力。它将研究区域划分成规则格网单元, 散布其中的元胞拥有有限个离散状态, 在相同的局部作用规则下同步

更新元胞的取值和特征, 更新取决于单元和周围邻域当前状态, 这个动态过程随着时间步长的增加而不断演进. 大量的元胞通过简单的相互作用规则而形成复杂的动态系统演化. 元胞分布在离散的一维、二维或多维欧几里德空间格点上, 这个空间网点的集合就是元胞空间. 目前研究最多的是一维和二维元胞自动机. 图7所示为二维元胞空间最常用的邻域结构: Neumann邻域(四邻域, 四方向)和Moore邻域(八邻域, 八方向). 离中心元胞距离越近的邻域元胞, 在转换规则中对中心元胞状态转换的影响也就越大. 元胞自动机这种“自下而上”的研究思路很好地体现了复杂系统由局部的个体行为产生全局、有秩序模式的理念.

生态系统是一个典型的复杂系统. 近年来, 越来越多的学者利用元胞自动机来模拟植被演替和景观格局动态演变. 种群的数量变化受物种的特性、环境资源的容量限定, 同时也受到物种之间的竞争、取食的影响. 元胞自动机可以很好地描述个体从生长到死亡的过程以及群落种内和种间关系. 元胞状态“由生到死”表示个体的衰亡, 而元胞状态“由死到生”表示种群的繁殖、新个体的产生. 周围邻域元胞的状态特征表现了空间和物质的环境容量, 如果种群密度超过一定限度, 则中心元胞无法继续生存. 这种模拟基本符合种群自我调节、适应的实际和种群动力学中的竞争、捕食原理. 元胞自动机模拟复杂系统的能力使其能够很好地阐释种群动态空间作用, 因而被广泛应用于种群的动态模拟. 包括基于动力学过程的热带雨林模型^[104], 滨海地区常见入侵植物互花米草的种群扩散动力过程^[105], 以及关注具有不同竞争能力对物种的入侵结果过程的影响^[106]. Ye^[107]将元胞自动机与二维水动力模型耦合, 考虑了植物对水动力因子及过程的胁迫响应. 应用元胞自动机进行动物种群模拟的研究相对较少, 主要在陆地生物, 包括研究了高原鼠兔种群的时空动态规律^[108]和蝗虫的空间种群密度分布^[109]等.

图7 元胞自动机. (a) Neumann邻域; (b) Moore邻域

6 结论与展望

水生生物栖息地模拟是水力学和生态学学科知识高度交叉融合, 结合数值模拟技术发展而来的评价和预测自然与人类活动对水生生物适宜生存空间时空分布影响的方法和技术. 该方法为水资源利用和生态系统影响评价领域建立了一个有据可依的新方法. 该方法自提出至今已有40多年历史, 受到了水力学和生态学专家的热切关注, 并已被各国科研人员和各流域管理机构广泛应用. 归纳起来, 栖息地模型存在以下优点和不足.

(1) 优点

栖息地模拟方法能够评价流量变化对水生生物栖息地的影响, 包含对水文和栖息地时间序列动态的分析. 可用于对单一或多物种、生命阶段和群落进行多个生态流量情景下栖息地质量的评价和预测. 该方法的应用基于计算机程序, 能够有效地处理大量水文、水力和生物学数据, 具有标准化、灵活、易于交互的优点. 水动力学模型和栖息地模拟模型尺度的选择与河流的尺度及生物的特性有关. 此外, 随着多维水动力学模拟的快速发展, 模拟结果的时空分辨率不断提高, 使栖息地模拟能更精确地反映生物所处的水力学环境和河流类型^[110].

栖息地模拟方法 also 具有很好的适应性, 不仅可以用于水库调度下坝下游的栖息地模拟, 还可用于水电调峰和排沙等不同情景的模拟. 栖息地模拟不仅可以与水动力模型结合, 也可以与水质和水温模型结合. 在后续的发展中也在整合生物种群模型, 发展更复杂的适宜度标准和生物响应模型, 用来提升其生态预测能力^[111,112]. 在河道内流量和河道外流量, 或是河流系统与其他某些具有特殊保护价值的区域用水竞争激烈的情况时, 栖息地模拟法能够对不同的流量分配方案进行评价^[113]. 栖息地模拟法目前被美国鱼类和野生动物服务组织推荐为生态需水计算服务, 唯一被认为具有法律可信性的方法.

(2) 不足

目前栖息地模拟方法大多数关注的是目标物种或关键指示种, 因此, 对于复杂且高度多样化的物种集群, 没有一个单一的生态流量能够代表整个或其中一部分群落^[114]. 通常生态需水量的目标是保持河流的整体健康, 要选择一个合适的目标物种十分困难. 而且,

有些河流中的生物类群无法得知^[115~117]。尽管栖息地模拟方法需要大量基础资料和多学科领域合作, 它们仍然只是完整生态需水理论体系中的一种。

同时, 栖息地模拟方法大多基于假设: 在计算河道内物种的生态需水时, 只需使用多个水力学参数描述物理微生境, 建立流量与生物响应之间的关系^[118,119]。然而该假设具有局限性, 如果选用的水力学参数不能充分代表生物的生境质量, 会导致结果的不可靠。同时野外调查的断面设置及断面数量也很大程度上影响栖息地模拟结果的代表性和可靠性^[113~120]。此外, 为了预测可用的栖息地单元, 河道内变量的精确测量也非常重要。同时, 由于水生生物栖息地模拟方法起源于IFIM方法, 因此局限于河道内的计算通常受到

诟病。

(3) 未来发展趋势

不同物种组成一个完整的生态系统, 物种间的竞争和促进是物种生长的重要因素; 同时, 各种可获取的生境类型的连通性对水生生物的生存和延续的重要性并不亚于单个生境单元的质量, 虽然逐渐有研究考虑到了生境的连通度^[121], 但还没有可靠的定量评价方法。随着遥感、GIS、流域尺度的水文水质模型等的发展, 将河流上下游、河漫滩、通江湖泊等相互联系的水体视为一个整体, 将水文-水质-生态系列过程进行综合模拟势在必行。因此, 以完整生态系统为目标, 考虑不同生境斑块之间的连通, 模拟大空间尺度、长时间尺度的影响是未来生境模拟发展的方向。

参考文献

- 1 Alsterberg C, Roger F, Sundbäck K, et al. Habitat diversity and ecosystem multifunctionality—The importance of direct and indirect effects. *Sci Adv*, 2017, 3: e1601475
- 2 Smith L M, Nestlerode J A, Harwell L C, et al. The areal extent of brown shrimp habitat suitability in Mobile Bay, Alabama, USA: Targeting vegetated habitat restoration. *Environ Monit Assess*, 2010, 171: 611–620
- 3 Li F, Cai Q, Fu X, et al. Construction of habitat suitability models (HSMs) for benthic macroinvertebrate and their applications to instream environmental flows: A case study in Xiangxi River of Three Gorges Reservoir region, China. *Prog Nat Sci*, 2009, 19: 359–367
- 4 Van Broekhoven E, Adriaenssens V, De Baets B, et al. Fuzzy rule-based macroinvertebrate habitat suitability models for running waters. *Ecol Model*, 2006, 198: 71–84
- 5 Martínez-Capel F, García de Jalón D, Werenitzky D, et al. Microhabitat use by three endemic Iberian cyprinids in Mediterranean rivers (Tagus River Basin, Spain). *Fisheries Manag Ecol*, 2009, 16: 52–60
- 6 Vinagre C, Fonseca V, Cabral H, et al. Habitat suitability index models for the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary: Defining variables for species management. *Fisheries Res*, 2006, 82: 140–149
- 7 Armour C L, Taylor J G. Evaluation of the instream flow incremental methodology by U.S. fish and wildlife service field users. *Fisheries*, 1991, 16: 36–43
- 8 英晓明. 基于IFIM方法的河流生态环境模拟研究. 硕士学位论文. 南京: 河海大学, 2006
- 9 Jowett I G. Instream flow methods: A comparison of approaches. *Regul Rivers-Res Mgmt*, 1997, 13: 115–127
- 10 Yi Y J, Wang Z Y, Yang Z F. Impact of the Gezhouba and Three Gorges Dams on habitat suitability of carps in the Yangtze River. *J Hydrol*, 2010, 387: 283–291
- 11 Stalnaker C B, Lamb B L, Henriksen J, et al. The Instream Flow Incremental Methodology: A Primer for IFIM. Biological Report 29. United States National Biological Service, Fort Collins, Colorado, 1995
- 12 李建, 夏自强. 基于物理栖息地模拟的长江中游生态流量研究. *水利学报*, 2011, 39: 678–684
- 13 Gore J A, Crawford D J, Addison D S. An analysis of artificial riffles and enhancement of benthic community diversity by physical habitat simulation (PHABSIM) and direct observation. *Regul Rivers-Res Mgmt*, 1998, 14: 69–77
- 14 Costa R M S, Martínez-Capel F, Muñoz-Mas R, et al. Habitat suitability modelling at mesohabitat scale and effects of dam operation on the endangered Júcar nase, *Parachondrostoma arrigonis* (river Cabriel, Spain). *River Res Applic*, 2012, 28: 740–752
- 15 Muñoz-Mas R, Martínez-Capel F, Schneider M, et al. Assessment of brown trout habitat suitability in the Júcar River Basin (SPAIN): Comparison of data-driven approaches with fuzzy-logic models and univariate suitability curves. *Sci Total Environ*, 2012, 440: 123–131
- 16 Vismara R, Azzellino A, Bosi R, et al. Habitat suitability curves for brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in the River Adda, Northern Italy:

- Comparing univariate and multivariate approaches. *Regul Rivers-Res Mgmt*, 2001, 17: 37–50
- 17 Ayllón D, Almodóvar A, Nicola G G, et al. Interactive effects of cover and hydraulics on brown trout habitat selection patterns. *River Res Appl*, 2009, 25: 1051–1065
 - 18 Ayllón D, Almodóvar A, Nicola G G, et al. The influence of variable habitat suitability criteria on PHABSIM habitat index results. *River Res Appl*, 2012, 28: 1179–1188
 - 19 Bovee K D. Probability-of-use Criteria for the Family Salmonidae. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Western Energy and Land Use Team, Cooperative Instream Flow Service Group, 1978
 - 20 Heggenes J, Saltveit S J, Lingaas O. Predicting fish habitat use to changes in water flow: Modelling critical minimum flows for atlantic salmon, *salmo salar*, and brown trout, *s. Trutta*. *River Res Appl*, 2010, 12: 331–344
 - 21 Yi Y J, Wang Z Y, Yang Z F. Two-dimensional habitat modeling of Chinese sturgeon spawning sites. *Ecol Model*, 2010, 221: 864–875
 - 22 班璇. 中华鲟产卵栖息地的生态需水量. *水利学报*, 2011, 42: 47–56
 - 23 张文鸽, 黄强, 蒋晓辉. 基于物理栖息地模拟的河道内生态流量研究. *水科学进展*, 2008, 19: 192–197
 - 24 Jolliffe I T. *Principal Component Analysis*. Springer-Verlag, 2005
 - 25 康鑫, 张远, 张楠, 等. 太子河洛氏鲮幼鱼栖息地适宜度评估. *生态毒理学报*, 2011, 6: 310–320
 - 26 Belgioirio V, Naddeo V, Scannapieco D, et al. Ecological status of rivers in preserved areas: Effects of meteorological parameters. *Ecol Eng*, 2013, 53: 173–182
 - 27 Nukazawa K, Shiraiwa J, Kazama S. Evaluations of seasonal habitat variations of freshwater fishes, fireflies, and frogs using a habitat suitability index model that includes river water temperature. *Ecol Model*, 2011, 222: 3718–3726
 - 28 Gillenwater D, Granata T, Zika U. GIS-based modeling of spawning habitat suitability for walleye in the Sandusky River, Ohio, and implications for dam removal and river restoration. *Ecol Eng*, 2006, 28: 311–323
 - 29 Mouton A M, Schneider M, Depestele J, et al. Fish habitat modelling as a tool for river management. *Ecol Eng*, 2007, 29: 305–315
 - 30 Daugherty D J, Sutton T M, Elliott R F. Suitability modeling of lake sturgeon habitat in five northern Lake Michigan tributaries: Implications for population rehabilitation. *Restoration Ecol*, 2009, 17: 245–257
 - 31 Muhlfeld C C, Jones L, Kotter D, et al. Assessing the impacts of River Regulation on Native Bull Trout (*Salvelinus Confluentus*) and Westslope Cutthroat Trout (*Oncorhynchus Clarkii Lewisii*) habitats in the Upper Flathead River, Montana, USA. *River Res Applic*, 2012, 28: 940–959
 - 32 易雨君, 程曦, 周静. 栖息地适宜度评价方法研究进展. *生态环境学报*, 2013, 22: 887–893
 - 33 Bockelmann B N, Fenrich E K, Lin B, et al. Development of an ecohydraulics model for stream and river restoration. *Ecol Eng*, 2004, 22: 227–235
 - 34 Chen Q W, Yang Q R, Lin Y Q. Development and application of a hybrid model to analyze spatial distribution of macroinvertebrates under flow regulation in the Lijiang River. *Ecol Inform*, 2011, 6: 407–413
 - 35 Zadeh L A. Fuzzy sets. *Inf Control*, 1965, 8: 338–353
 - 36 Marchini A, Facchinetti T, Mistri M. F-IND: A framework to design fuzzy indices of environmental conditions. *Ecol Indicators*, 2009, 9: 485–496
 - 37 Mouton A M, De Baets B, Van Broekhoven E, et al. Prevalence-adjusted optimisation of fuzzy models for species distribution. *Ecol Model*, 2009, 220: 1776–1786
 - 38 Noack M, Schneider M, Wieprecht S. The habitat modelling system CASiMiR: A multivariate fuzzy-approach and its applications. In: *Ecohydraulics: An Integrated Approach*. John Wiley & Sons, 2013. 8
 - 39 Adriaenssens V, Goethals P L M, De Pauw N. Fuzzy knowledge-based models for prediction of *Asellus* and *Gammarus* in watercourses in Flanders (Belgium). *Ecol Model*, 2006, 195: 3–10
 - 40 Kerle F, Zöllner F, Schneider M, et al. Modelling of long-term fish habitat changes in restored secondary floodplain channels of the River Rhine. In: *The Proceedings of Fourth International Ecohydraulics Symposium*. Cape Town, South Africa, 2002
 - 41 Brosse S, Lek S. Relationships between environmental characteristics and the density of age-0 Eurasian Perch *Perca fluviatilis* in the littoral zone of a lake: A nonlinear approach. *Trans Am Fisheries Soc*, 2002, 131: 1033–1043
 - 42 Reash R J, Pigg J. Physicochemical Factors Affecting the Abundance and Species Richness of Fishes in the Cimarron River. *Research*, 1990
 - 43 Yi Y, Cheng X, Yang Z, et al. Evaluating the ecological influence of hydraulic projects: A review of aquatic habitat suitability models. *Renew Sustain Energy Rev*, 2017, 68: 748–762

- 44 Freeman S M, Rogers S I. A new analytical approach to the characterisation of macro-epibenthic habitats: Linking species to the environment. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2003, 56: 749–764
- 45 Corbacho C, Sánchez J M. Patterns of species richness and introduced species in native freshwater fish faunas of a Mediterranean-type basin: The Guadiana River (southwest Iberian Peninsula). *Regul Rivers-Res Mgmt*, 2001, 17: 699–707
- 46 Jutila E, Ahvonen A, Julkunen M. Instream and catchment characteristics affecting the occurrence and population density of brown trout, *Salmo trutta* L., in forest brooks of a boreal river basin. *Fisheries Manage*, 2001, 8: 501–511
- 47 Neumann R M, Wildman T L. Relationships between trout habitat use and woody debris in two southern New England streams. *Ecol Freshwater Fish*, 2002, 11: 240–250
- 48 Yigezu G, Mandefro B, Mengesha Y, et al. Habitat suitability modelling for predicting potential habitats of freshwater snail intermediate hosts in Omo-Gibe river basin, Southwest Ethiopia. *Ecol Inform*, 2018, 45: 70–80
- 49 Cohen P, Andriamahefa H, Wasson J G. Towards a regionalization of aquatic habitat: Distribution of mesohabitats at the scale of a large basin. *Regul Rivers-Res Mgmt*, 1998, 14: 391–404
- 50 Fladung E, Scholten M, Thiel R. Modelling the habitat preferences of preadult and adult fishes on the shoreline of the large, lowland Elbe River. *J Appl Ichthyol*, 2003, 19: 303–314
- 51 Araújo R S D, Aguiar B, Dropa M, et al. Detection and molecular characterization of *Cryptosporidium*, species and *Giardia*, assemblages in two watersheds in the metropolitan region of São Paulo, Brazil. *Environ Sci Pollut Res*, 2018, 25: 15191–15203
- 52 Rijt C W C J, Hazelhoff L, Blom C W P M. Vegetation zonation in a former tidal area: A vegetation-type response model based on DCA and logistic regression using GIS. *J Vegetation Sci*, 1996, 7: 505–518
- 53 Guisan A, Theurillat J P, Kienast F. Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *J Vegetation Sci*, 1998, 9: 65–74
- 54 Leclerc M, Saint-Hilaire A, Bechara J. State-of-the-art and perspectives of habitat modelling for determining conservation flows. *Canadian Water Resources J*, 2003, 28: 135–151
- 55 Labonne J, Allouche S, Gaudin P. Use of a generalised linear model to test habitat preferences: The example of Zingel asper, an endemic endangered percoid of the River Rhone. *Freshwater Biol*, 2003, 48: 687–697
- 56 Bolker B M, Brooks M E, Clark C J, et al. Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol*, 2009, 24: 127–135
- 57 Vasconcelos R P, Le Pape O, Costa M J, et al. Predicting estuarine use patterns of juvenile fish with generalized linear models. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2013, 120: 64–74
- 58 Young M, Iampietro P, Kvitek R, et al. Multivariate bathymetry-derived generalized linear model accurately predicts rockfish distribution on Cordell Bank, California, USA. *Mar Ecol Prog Ser*, 2010, 415: 247–261
- 59 Ahmadi-Nedushan B, St-Hilaire A, Bérubé M, et al. A review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow assessment. *River Res Applic*, 2006, 22: 503–523
- 60 Guisan A, Edwards Jr T C, Hastie T. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: Setting the scene. *Ecol Model*, 2002, 157: 89–100
- 61 Wood S. Generalized Additive Models: An Introduction with R. CRC press, 2006
- 62 Yi Y J, Sun J, Zhang S H. A habitat suitability model for Chinese sturgeon determined using the generalized additive method. *J Hydrol*, 2016, 534: 11–18
- 63 Swartzman G, Stuetzle W, Kulman K. Modeling the distribution of fish schools in the Bering Sea: Morphological school identification. *Oceanographic Literature Review*, 1995, 42: 804
- 64 Stoner A, Manderson J, Pessutti J. Spatially explicit analysis of estuarine habitat for juvenile winter flounder: Combining generalized additive models and geographic information systems. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 213: 253–271
- 65 Milner A M, Brittain J E, Castella E, et al. Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: A synthesis. *Freshwater Biol*, 2001, 46: 1833–1847
- 66 Lehmann A. GIS modeling of submerged macrophyte distribution using generalized additive models. *Plant Ecol*, 1998, 139: 113–124
- 67 Yi Y, Sun J, Yang Y, et al. Habitat suitability evaluation of a benthic macroinvertebrate community in a shallow lake. *Ecol Indicators*, 2018, 90: 451–459

- 68 Myers R H, Montgomery D C, Vining G G. Generalized Linear Models with Applications in Engineering and the Sciences. New York: John Wiley & Sons, 2002
- 69 Fukuda S, De Baets B, Mouton A M, et al. Effect of model formulation on the optimization of a genetic Takagi–Sugeno fuzzy system for fish habitat suitability evaluation. *Ecol Model*, 2011, 222: 1401–1413
- 70 Mouton A M, Alcaraz-Hernández J D, De Baets B, et al. Data-driven fuzzy habitat suitability models for brown trout in Spanish Mediterranean rivers. *Environ Model Software*, 2011, 26: 615–622
- 71 Yi Y, Cheng X, Wieprecht S, et al. Comparison of habitat suitability models using different habitat suitability evaluation methods. *Ecol Eng*, 2014, 71: 335–345
- 72 Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model*, 2006, 190: 231–259
- 73 Enari H, Sakamaki-Enari H. Impact assessment of dam construction and forest management for Japanese macaque habitats in snowy areas. *Am J Primatol*, 2014, 76: 271–280
- 74 Yang X Q, Kushwaha S P S, Saran S, et al. Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecol Eng*, 2013, 51: 83–87
- 75 Adhikari D, Barik S K, Upadhaya K. Habitat distribution modelling for reintroduction of *Ilex khasiana* Purk., a critically endangered tree species of northeastern India. *Ecol Eng*, 2012, 40: 37–43
- 76 Jiang Y, Wang T, de Bie C A J M, et al. Satellite-derived vegetation indices contribute significantly to the prediction of epiphyllous liverworts. *Ecol Indicators*, 2014, 38: 72–80
- 77 雷军成, 徐海根. 基于MaxEnt的加拿大一枝黄花在中国的潜在分布区预测. *生态与农村环境学报*, 2010, 26: 137–141
- 78 郭水良, 高平磊, 姜玉霞. 应用MaxEnt模型预测检疫性杂草毒莠苣在我国潜分布范围. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2011, 29: 15–19
- 79 Tong R, Purser A, Guinan J, et al. Modeling the habitat suitability for deep-water gorgonian corals based on terrain variables. *Ecol Inf*, 2013, 13: 123–132
- 80 Gomez J J, Cassini M H. Environmental predictors of habitat suitability and biogeographical range of Franciscana dolphins (*Pontoporia blainvillei*). *glob Ecol Conservation*, 2015, 3: 90–99
- 81 Albanese B, Litts T, Camp M, et al. Using occupancy and species distribution models to assess the conservation status and habitat use of the goldline darter (*Percina aurolineata*) in Georgia, USA. *Ecol Freshw Fish*, 2013, 23: 347–359
- 82 Crane D P, Farrell J M, Kapuscinski K L. Identifying important micro-habitat characteristics of muskellunge spawning locations in the upper Niagara River. *J Great Lakes Res*, 2014, 40: 325–335
- 83 Barnes M A, Jerde C L, Wittmann M E, et al. Geographic selection bias of occurrence data influences transferability of invasive *Hydrilla verticillata* distribution models. *Ecol Evol*, 2014, 4: 2584–2593
- 84 Ashford O S, Davies A J, Jones D O B. Deep-sea benthic megafaunal habitat suitability modelling: A global-scale maximum entropy model for xenophyophores. *Deep Sea Res Part I-Oceanographic Res Papers*, 2014, 94: 31–44
- 85 Brosse S, Guegan J F, Tourenq J N, et al. The use of artificial neural networks to assess fish abundance and spatial occupancy in the littoral zone of a mesotrophic lake. *Ecol Model*, 1999, 120: 299–311
- 86 Guégan J F, Lek S, Oberdorff T. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, 1998, 391: 382–384
- 87 Mastrorillo S, Lek S, Dauba F, et al. The use of artificial neural networks to predict the presence of small-bodied fish in a river. *Freshwater Biol*, 1997, 38: 237–246
- 88 Özesmi S L, Özesmi U. An artificial neural network approach to spatial habitat modelling with interspecific interaction. *Ecol Model*, 1999, 116: 15–31
- 89 Park Y S, Céréghino R, Compin A, et al. Applications of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. *Ecol Model*, 2003, 160: 265–280
- 90 Obach M, Wagner R, Werner H, et al. Modelling population dynamics of aquatic insects with artificial neural networks. *Ecol Model*, 2001, 146: 207–217
- 91 Recknagel F, French M, Harkonen P, et al. Artificial neural network approach for modelling and prediction of algal blooms. *Ecol Model*, 1997, 96: 11–28
- 92 Lee J H W, Huang Y, Dickman M, et al. Neural network modelling of coastal algal blooms. *Ecol Model*, 2003, 159: 179–201

- 93 Schleiter I M, Obach M, Borchardt D, et al. Bioindication of chemical and hydromorphological habitat characteristics with benthic macro-invertebrates based on artificial neural networks. [Aquat Ecol](#), 2001, 35: 147–158
- 94 Chaves P, Kojiri T. Deriving reservoir operational strategies considering water quantity and quality objectives by stochastic fuzzy neural networks. [Adv Water Resources](#), 2007, 30: 1329–1341
- 95 Olden J D, Jackson D A. Fish–habitat relationships in lakes: Gaining predictive and explanatory insight by using artificial neural networks. [Trans Am Fisheries Soc](#), 2001, 130: 878–897
- 96 Lek S, Guégan J F. Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. [Ecol Model](#), 1999, 120: 65–73
- 97 Olden J D, Jackson D A. Illuminating the “black box”: A randomization approach for understanding variable contributions in artificial neural networks. [Ecol Model](#), 2002, 154: 135–150
- 98 Laë R, Lek S, Moreau J. Predicting fish yield of African lakes using neural networks. [Ecol Model](#), 1999, 120: 325–335
- 99 Fukuda S, Hiramatsu K, Mori M. Fuzzy neural network model for habitat prediction and HEP for habitat quality estimation focusing on Japanese medaka (*Oryzias latipes*) in agricultural canals. *Paddy Water Environ*, 2006, 4: 119–124
- 100 Leathwick J R, Rowe D, Richardson J, et al. Using multivariate adaptive regression splines to predict the distributions of New Zealand's freshwater diadromous fish. [Freshwater Biol](#), 2005, 50: 2034–2052
- 101 Panfili J, Darnaude A, Lin Y, et al. Habitat residence during continental life of the European eel *Anguilla anguilla* investigated using linear discriminant analysis applied to otolith Sr:Ca ratios. [Aquat Biol](#), 2012, 15: 175–185
- 102 Rejwan C, Collins N C, Brunner L J, et al. Tree regression analysis on the nesting habitat of smallmouth bass. *Ecology*, 1999, 80: 341–348
- 103 Fukuda S, Hiramatsu K. Prediction ability and sensitivity of artificial intelligence-based habitat preference models for predicting spatial distribution of Japanese medaka (*Oryzias latipes*). [Ecol Model](#), 2008, 215: 301–313
- 104 Alonso D, Solé R V. The divgame simulator: A stochastic cellular automata model of rainforest dynamics. *Ecol Model*, 2000, 133: 131–141
- 105 Huang H M, Zhang L Q, Guan Y J, et al. A cellular automata model for population expansion of *spartina alterniflora* at jiuduansha shoals, shanghai, China. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2008, 77: 47–55
- 106 Arie K, Parrott L, Larocque G R, et al. Examining the colonization process of exotic species varying in competitive abilities using a cellular automaton model. *Ecol Model*, 2006, 199: 219–228
- 107 Ye F, Chen Q, Blanckaert K, et al. Riparian vegetation dynamics: Insight provided by a process-based model, a statistical model and field data. [Ecohydrology](#), 2013, 6: 567–585
- 108 Liu H, Zhou L. Modeling dispersal of the plateau pika (*ochotona curzoniae*) using a cellular automata model. [Ecol Model](#), 2007, 202: 487–492
- 109 Zhang N, Jing Y C, Liu C Y, et al. A cellular automaton model for grasshopper population dynamics in inner mongolia steppe habitats. [Ecol Model](#), 2016, 329: 5–17
- 110 Ghanem A, Steffler P, Hicks F, et al. Two-dimensional hydraulic simulation of physical habitat conditions in flowing streams. [Regul Rivers-Res Mgmt](#), 1996, 12: 185–200
- 111 Gore J A, Layzer J B, Russel I H. A non-traditional application of instream flow techniques for conserving habitat of biota in the Sabie river of southern Africa. Congress on the Conservation and Management of Rivers, University of York, 10-13 September, 1990
- 112 Williamson S C, Bartholow J M, Stalnaker C B. Conceptual model for quantifying pre-smolt production from flow-dependent physical habitat and water temperature. [Regul Rivers-Res Mgmt](#), 1993, 8: 15–28
- 113 Tharme R E. A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Res Appl*, 2003, 19: 397–441
- 114 Prewitt C G, Carlson C A. Evaluation of four instream flow methodologies used on the Yampa and White Rivers, Colorado. Biological Sciences Series Number Two. Bureau of Land Management. Denver, Colorado, 1980. 65
- 115 Richardson B A. Evaluation of instream flow methodologies for freshwater fish in New South Wales. In: Campbell I C, eds. Stream Protection: The Management of Rivers for Instream Uses. Water Studies Centre: Chisholm Institute of Technology, Australia, 1986. 249
- 116 Gan K, McMahon T. Variability of results from the use of PHABSIM in estimating habitat area. [Regul Rivers-Res Mgmt](#), 1990, 5: 233–239
- 117 King J M, Tharme R E, Brown C A. Definition and Implementation of Instream Flows. Thematic Report for World Commission on Dams. Southern Waters Ecological Research and consulting: Cape Town, South Africa, 1999
- 118 Mathur D, Bason W H, Purdy Jr. E J, et al. A critique of the in stream flow incremental methodology. [Can J Fish Aquat Sci](#), 1985, 42: 825–831
- 119 Shirvell C S. Pitfalls of physical habitat simulation in the instream flow incremental methodology. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci*, 1986, 1460: 68

- 120 Bovee K D, Lamb B L, Bartholow J M, et al. Stream Habitat Analysis Using the Instream Flow Incremental Methodology. U.S. Geological Survey, Biological Resources Discipline Information and Technology Report USGS/BRD-1998-0004, 1998
- 121 Hurd L E, Sousa R G C, Siqueira-Souza F K, et al. Amazon floodplain fish communities: Habitat connectivity and conservation in a rapidly deteriorating environment. *Biol Conservation*, 2016, 195: 118–127

Review of aquatic species habitat simulation method and modelling

YI YuJun^{1,2} & ZHANG ShangHong³

¹ State Key Laboratory of Water Environment Simulation, School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

² Key Laboratory of Water and Sediment Science of Ministry of Education, School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

³ School of Renewable Energy, North China Electric Power University, Beijing 102206, China

Aquatic habitat simulation describes suitability of the environment to a particular specie or population by combining the mathematical simulation model of eco-factors space-time distribution and habitat suitability evaluation index. It evaluates survival and reproduction habitat of main affected indicator species or populations synthetically. This paper, based on the development history of habitat suitability simulations methods, summarizes the representative habitat models and their applications under the influence of rivers, and analyzes the advantages and disadvantages of habitat simulations.

habitat simulation, suitability evaluation index, indicator species, eco-factors, mathematical simulation model

doi: [10.1360/N092018-00217](https://doi.org/10.1360/N092018-00217)