湖泊藻类动态模拟*

刘元波　陈伟民
(中国科学院南京地理与湖泊研究所，南京 210008)

提　要　以过程模拟研究为主线，从藻类生长与吸收、生态过程、尺度与空间异质性等方面阐述了湖泊藻类动态模拟研究的发展态势与存在问题，认为结构动力学模型、生态与水动力耦合模型、面向对象模型和神经网络模型等具有良好的发展前景.

关键词　藻类　模拟　综述
分类号　Q949.2　P343.3

运用模拟方法研究湖泊藻类动态变化，揭示藻类在水体生态系统中复杂因素作用和影响下运动变化机制，是藻类动态研究中一个令人瞩目的领域. 这些模拟研究，从生理学、种群、群落以及生态系统水平上揭示藻类动态变化机制，使人们对藻类动态的认识得以不断深入. 然而，目前尚未到关于藻类动态模拟研究的系统的总结报道，对于其中存在什么问题尚不明晰，以致于出现了生搬硬套公式和模型的情况. 因此，很有必要认识和总结藻类动态模拟研究中存在的问题，以便能有的放矢地开展藻类动态模拟研究，在采用传统方法的同时，能注意到国际上有发展苗头的新方法和新思路. 本文以过程研究为主线，阐述湖泊藻类动态模拟研究进展与存在问题，勾勒其发展态势.

1　藻类生长与营养盐吸收

藻类要吸收和利用水中营养盐而生长. 在藻类种群动态中，Monod 方程和 Droop 方程是两个基本的动力学方程，它们将营养盐可利用性与微型生物生长直接联系起来.

Monod 方程[1]表达了稳态状况、营养盐限制条件下藻类生长速率与细胞外部营养盐之间的关系，其中定义了半饱和常数 K_S，即当藻类生长速率达到最大生长速率一半时的物质浓度. 它成功地应用于实验室培养条件下两个种群间资源竞争[2]. 但海洋生态学家对 Monod 方程持有疑问，因为它不适于描述氮限制条件下的藻类生长[3]. 而淡水生态学家却愿意采用 Monod 方程来研究营养盐限制条件下藻类生长，因为在研究磷和硅这两种淡水系统中限制性元素时，该方程非常适用；同时也因为研究种群动态或种间竞争时，淡水生态学家易于获得营养盐限制条件下藻类生长的资料[4]. Dugdale 使用源自酶动力学的 Michaelis-Menten 方程(M-M 方程)，来描述稳态条件下藻类对营养盐的吸收. 在稳态条件下，M-M 方程中的吸收速率相当于 Monod 方程中的生长速率[5]. 由于该模型既未考虑营养盐过度吸收现象，也未考虑营养盐和生物的时空异质性，所以并未完善地表达出藻类动态变化的驱动机制.

* 中国科学院“八·五”重点项目(Z091)、国家自然科学基金(39500027)和中国科学院“九·五”特别支持项目(KZ95T04-04)联合资助.
收稿日期：1998-10-13；收到修改稿日期：1999-09-21. 刘元波，男，1969 年生，助理研究员.

Droop 认识到营养盐过度吸收的重要性，将藻类生长速率与细胞内部营养库大小或细胞营养储额(cell quato)联系起来，建立了 Droop 模型[6]. 实验室培养实验和野外调查结果证实，它适用于大多数限制性营养盐条件. 将其作为管理模型使用时，需要考虑细胞内部营养库物质平衡以及物质交换对内部营养库的贡献. 但需要了解细胞内部营养吸收动力学过程，就增加了复杂性，降低了此模型的易使用性. Di Toro 在建立 Erie 湖浮游植物和营养模型时认识到这一问题[7]. 他认为，既然细胞营养吸收过程比细胞生长时所需营养的消耗快得多，那么当营养盐浓度变化速率比细胞生长速率慢时，细胞与外界环境保持相对平衡. 因此，浮游植物与营养盐可利用之间的季节变化关系，可用简单的 Monod 方程表达. 野外试验成功地表明，使用 Monod 模型所得到的结果，与使用复杂的 Droop 机理模型所得到的结果相一致. Droop 模型的主要缺陷在于，它将藻类生长描述为细胞生理特征，其实藻类生长是细胞内外环境的综合反映. 由于它仅仅将细胞营养储额与生长率联系起来，因此不能估计外部营养盐的影响. 在非限制营养盐条件下，该方程并不成立[8]. Auer 等基于野外试验，提出了磷的临界值概念，即细胞生长所需磷浓度的阈值，修正了 Droop 模型，并将贫营养、中营养和富营养水平联系起来[9].

藻类吸收营养盐和藻类自身吸收营养盐而生长，是两个不同过程. Bierman 等以磷为例，提出了两步过程模型. 第一步是藻类对磷的吸收. 藻类对磷的吸收速率随细胞内部磷/碳比或细胞营养储额大小而变化，随细胞外部溶解性活性磷浓度的增加而增加，直至最大. 初始亲和特性参数，它反映生物对营养的需求，有时取为常数[10]. 最大吸收速率取决于细胞营养储额大小，营养储额最小的细胞有最大的吸收速率[11]. 第二步过程是藻类自身生长. 按 Droop 方程，藻类生长速率取决于细胞营养储额，其生长速率随细胞营养储额增大而增大，直到最大.

2 藻类生态过程模拟

藻类动态变化，是其内部生理特征和外部驱动因素综合作用的结果. 除了藻类自身生理因素，光、温度、营养盐、水流、风、藻类自身浓度、种间关系、捕食等，都是影响藻类动态的因素. 影响藻类动态变化的因素多样性和过程复杂性，要求对藻类生态学过程予以充分重视和研究. 了解诸因素影响藻类动态变化的作用机理，反映藻类动态变化的内部机制，是藻类动态模拟研究的重要内容.

2.1 藻类增长过程

藻类的数量增长依赖于其生长速率，生长速率受细胞外环境制约，突出表现为受光、温度和营养盐等因素制约. Di Toro 和 Matystik 考虑了水深和时间，结合 Steele 方程研究了蓝藻和硅藻生长与光的关系，揭示了强光抑制藻类生长[12]. 绿藻与光的关系，可用类似于 Monod 方程的函数来表达[10]. 光合有效辐射 PAR 取决于水面光强和水柱中光强度衰减情况. 衰减系数等于水体背景辐射和悬浮质以及藻类碎屑所造成的衰减之和，其中反映了藻类自我遮蔽效应(self-shadowing effect). 通过实验，测定浮游植物光饱和参数. 温度变化不影响初始亲和特性，但影响藻类最大生长速率. 修正后的 Gauss 曲线可以表达最大生长速率与温度的关系.

浮游植物细胞磷和氮动力学模型表达营养盐过度吸收情况[13,14]，其中定义了内部营养盐上下边界，来表示细胞最大生理储存和最小生长需求. M-M 方程可以表达硅这一限制性因子的作用，但硅是一个潜在的生长限制因子，通常不将其作为模型状态变量. 硝化作用和沉淀作用影响溶解性无机氮成分变化(其中氨氮作为状态变量)，这些过程可表达为一阶氧化还原相

关反应[15]. 有机营养盐转化为无机营养盐的矿化过程,可模拟为一阶温度相关过程.

总的生长速率等于光、温度和营养盐等所造成的衰减与最大生长速率的乘积. 一般认为,Liebig 最小定律很好地表达了多营养盐效应. 通常假定,光与营养盐各自独立地影响光合作用. 但光和营养盐之间功能是否相互独立,尚值得研究. 有证据表明,当两者皆处于低水平时,这些因素可能相互影响[16]. 普遍认为,温度作用与营养盐有效性无关.

2.2 藻类消减过程

藻类消减过程涉及呼吸、分泌、自然死亡、沉降和浮游动物捕食等. 对不同藻类,模型参数取值不同. 如,蓝藻对磷有较强的亲和特性,其最大吸收速率也较高,但其最大生速率较低,对温度较敏感;硅藻的最优生长温度偏低,绿藻则不受强光抑制,两者生长速率均较大,同时沉降作用和浮游动物捕食所造成的损失也大. 呼吸项和分泌项与死亡率可模拟为一阶温度相关过程. 温度影响黏性和密度变化,从而影响浮游植物重力沉降. Monod 型函数可用来表达浮游动物捕食浮游植物的变化情况[17],随浮游植物密度增加,滤食速率呈双曲线型减少. 浮游动物捕食浮游植物受浮游动物食性、水温和叶绿素 a 浓度等影响[18]. 浮游动物消减项,包括排出未消化食物、呼吸、分泌、自然死亡率和鱼类捕食等. 由于缺乏资料,在大多数研究中没有考虑把浮游动物作为系统状态变量.

2.3 食物链关系

预报种间相互作用是种群生态学重要目标之一. 理论生态学家试图用简单模型来预报各营养级上生物动态平衡,其中浮游生物捕食者 Daphnia 和被捕食者浮游植物间相互作用颇受关注[19-21]. 经过修改的两物种 L－V 竞争捕食模型,可预测随营养集变化而变化的浮游植物生物量. Sarnelle 运用捕食模型研究了沿营养富集梯度,捕食者如何影响浮游植物. 研究表明,将不可食藻类引入到模型中不会提高模型预报能力. 湖中总磷与平衡态藻生物量之间的正相关关系,似乎是营养富集导致 Daphnia 死亡率增加所造成的,并非 Daphnia 捕食率和吸收率减少所造成的[22]. 一般而言,如果捕食率和/或吸收效率随营养富集程度而下降,或捕食者死亡率随营养富集程度而提高,藻类生物量将会增加. 由于在模型中磷和叶绿素资料一般采用夏季平均情况,因此模型反映的多为接近均衡密度的情况[20].

依据捕食功能反应是否与捕食浓度(或捕食与被捕食之比)成正比,可分出两种模型:捕食相关(prey-dependent)模型和比相关(ratio-dependent)模型[21-23]. 前者功能反应依赖于捕食者密度,而非被捕食者密度[23],后者功能反应依赖于被捕食者与捕食者之比. 它们是群落和生态系统水平的预报模型,在预报营养级对初级生产力的反应上,两者不同[21]. 对于捕食相关模型,食物链营养级数量不同,各营养级变化方向也不同,预报结果存在定性差异;对于比相关模型,在所有营养级上,预报结果呈单调增加. 大多数捕食模型假定捕食消费率依赖于捕食密度,消费者密度不影响个体消费率,例如消费者间不存在直接或间接的相互作用. Arditi 和 Ginzburg 认为,消费者整个生殖期间,其它消费者会降低被捕食者密度. 由于大量消费者共享同一资源,在较长时间尺度上捕食者增加时消费率可能降低. 捕食相关模型假设前提之一是,生殖发生在与捕食同样的时间尺度上,这不符合时间异质性所导致的资源共享. 他们提出,用比相关营养函数来模拟资源共享机制,相关变量为个体消费者的资源可利用性[21]. Arditi 和 Saiah 研究了两种桡足类的捕食,认为空间异质性亦可明显地影响捕食作用;均匀分布种群服从捕食相关模型,非均匀分布种群服从比相关模型[24]. McCarthy 等分析湖泊生态系统营养级

资料，认为引入适当参数可综合这两种模型，故引入“干扰参数(interference coefficient)”来预报相邻营养级生物量间的统计关系，提出一个综合模型. 当此模型中所有干扰系数接近于0时，模型为捕食相关模型；当界面系数接近于1时，为比相关模型[25].

2.4 生态系统水平

在生态系统水平上，对生态系统进行结构分析，研究生态系统内子系统间相互作用过程，综合考虑系统外部环境驱动变量，建立微分方程组，运用数值求解方法，来研究生态系统状态变量变化，是生态系统过程模拟的特点. Chen 和 Orlob 的研究工作推动了生态动力学模型在湖泊生态研究中的应用[26]. 这一类模型近二十年来得到了广泛应用，并涌现了一批典范. 这首先是因为针对生态系统局部过程的模型不断得以发展(如前所述)；其次是因为生态动力学模型反映了生态系统水平的过程变化. 藻类作为水体生态系统中“上行效应”和“下行效应”的结点，是这一类模型中最重要状态变量之一. 藻类大量繁生现象，要求重视研究富营养化问题，促使基于生态过程的富营养化模型迅速发展，Jorgensen 列举了26种富营养化模型，其中包括模型的各层状态变量数目、所涉及的营养盐、分段数、维数或层数、标定或和有效、已应用实例等项目[27]. 此类模型，Jorgensen 在其著作中已经进行了概括和描述[28]，本文不再赘述. 生态动力学模型缺陷之一是其“刚性结构”，侧重物流结构分析和模拟. 为此，Jorgensen 引入概念“畑”，发展了结构动力学模型(structural dynamic model)，他称之为第五代生态模型.

温度如何影响系统变化是模拟研究内容之一，尤其是系统功能和稳定性如何对温度变化作出反应. 通常以系统过程速率变化，来反映温度变化对生态系统过程所产生的影响. 稳态方程分析表明，在初级生产力受营养限制条件下，温度对浮游动物和颗粒性有机质影响的程度随温度升高而增加. 由于维持代谢需要消耗，高营养水平条件下，温度升高对所有生物都产生负作用. 营养物质对净生产力的制约，是导致系统库和流以及系统稳定性变化的主导因素. 所有系统变量，除浮游植物生物量外，都与净生产力成正比，而温度决定了这种正比关系的相关程度[29]. Murdoch 和 McCauley 分析了17个浮游植物和蚤属系统，发现存在二种基本的动态行为模式. 他们认为，在决定系统动态行为模式上，营养和温度因素可能扮演了非常重要的角色[30]. Rosenzweig 首先报导了营养富集能导致生态系统不稳定性，他称之为“富集悖论”(paradox of enrichment)[31]. 该现象在空间异质性问题研究中受到进一步关注[32,33]. 因此，营养因素(可能还有光)能够改变生态系统的结构和动态. 反之，营养因素也能改变温度对系统的库和稳定性所造成的影响.

3 尺度和空间异质性研究

随着生态学界对“格局－过程－尺度(pattern-process-scale)”认识加深，尺度研究越来越受到重视，空间异质性问题研究也成为当代生态学研究核心问题之一[34,35,36]. 这种研究态势同样反映在藻类动态模拟研究中.

藻类动态研究中的一个基本问题是，外在理化因素和内在生物节律在多大程度上影响浮游生物动态变化[19,30]. 运用湖泊浮游植物动态模型研究这一问题，其结果取决于反映浮游生物系统各状态变量间相互作用的函数. 模型中不少方程，都是根据小尺度试验来确定、调整和校正的. 另一方面，生态系统中参数取值也常来自于小尺度试验结果. 以小尺度试验结果为模拟依据. 对于研究生态系统某些问题还是非常有效的. 但是，这种做法包含了过多细节，这些细

节可能会带来过多的系统冗余和误差；用小尺度试验来估计生态系统尺度参数，也会引起未知误差[34,35,37,38]. 小尺度试验与大尺度现象通常并不一致，基于小尺度试验结果进行模拟来预报大尺度现象变化时，有时出现令人困惑的矛盾结果[36]. 有资料表明，使用时间系列资料直接模拟关键性作用机制，可以克服这个问题[37].

风生流可导致湖泊中浮游植物空间异质性. Small 定量研究了风对湖泊表层叶绿素分布的影响. 如果漂浮性浮游生物上浮速度大于下沉流速度(下风近湖岸的下沉流地区)，那么这些生物会积累在下风岸的上部水层[39]. Webster 运用稳态对流－扩散方程，研究了风对湖泊浮游生物扩散的影响. 在湖的下风向，漂浮性生物相对集中，其聚集带长度与风生流旋转速度成反比[40].

湖泊藻类空间异质性在很大程度上归因于水动力学因素. Hamilton 和 Schladow 建立了 DYRESM 水质模型，它耦合了水动力模型和生态水质模型[41]. 模型水力学项是基于水力学过程，所以不需要为了模拟密度垂直分层而进行标定. 生态项则基于浮游植物生产力、营养盐循环和氧收支过程，对标定十分敏感. 尽管目前富营养化模拟水平还无法脱离标定手段，但该模型所具有的整体算法结构，可以使模型的子模型加以改进后，能很容易地再重新耦合到该模型中.

4 展望

前面所述反映出藻类动态模拟研究由单一因素、局部过程、生理生态水平、均质性向复杂因素、系统过程、生态系统水平、时空异质性发展的总体态势. 在这一总体发展态势中，单一因素、局部过程和生理生态水平研究也在不断深入.

藻类动态模拟研究将进一步结合当代新技术、新方法和新思路，从而呈现多元化发展趋势. 生态系统水平研究将持续深入，各局部过程的模拟研究也将持续深化. 结构动力学模型将得到推广和应用. 生态模型与水动力学模型相结合，是研究藻类空间异质性的重要途径之一，必将深化空间异质性问题研究，因此耦合模型会得到长足发展. 目前生态学界出现的面向对象模型(object-oriented)方法[42]，由于考虑了尺度效应和空间异质性，而受到学术界关注，将来也会应用到藻类动态模拟研究中.

藻类动态模拟除了运用过程机理性模型外，还出现了不少非过程的模型. 如线性、非线性回归模型等统计模型、时间序列分析模型以及模糊数学模型. 这些模型虽然不基于过程和机理，但它们力图揭示藻类动态变化的内在规律，因此值得发展. 近年来出现的用神经网络模型模拟和预测藻类水华[43]，亦显示出良好的应用前景.

参 考 文 献

1 Monod J. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. paris: Hermann, 1942. 210

2 Tilman D, Kilham S S. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture. *J Phycol*, 1976, **12**: 375－383

3 Goldman J C, McCarthy J J. Steady state growth and ammonium uptake of a fast-growthing marine diatom. *Limnol & Oceanogr*, 1978, **27**: 814－827

4 Kilham P, Hecky R E. Omparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnol & Oceanogr*, 1988, **33**(4, part 2): 776－795

5 Dugdale R C. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification, and significance. *Limnol & Oceanogr*, 1967, **12**: 685—695

6 Droop M R. Vitamin B12 and marine ecology, IV: The kinetics of growth, uptake, and inhition in *Monochrysis lutheri*. *J Mar Biol Assoc UK*, 1968, **48**:629—636

7 Di Tiro D M. Applicability of cellular equilibrium and Monod theory to phytoplankton growth kinetics. *Ecol Model*, 1980, **8**:201—218

8 Elrifi I R, Turpin D H. Steady-state luxury consumption and the concept of optimum nutrient ratios: A study with phosphate and nitrate limited *Selenastrum minutum* (Chlorophyta). *Phycol*, 1985, **21**:592—602

9 Auer M T, *et al*. Identifiation of critical nutrient levels through field verification of models for phosphorus and phytoplankton growth. *Can J Fish Auqat Sci*, 1986, **43**

10 Janse J H, *et al*. A mathematical model of the phosphorus cycle in Lake Loosdrecht and simulation of additional measures. *Hydrobiologia*, 1992, **233**:119—136

11 Janse J H, Aldenberg T. Modelling the eutrophorus fluxes in the hypertrophic Loosdrecht lakes. *Verh Int Ver Limnol*, 1991, **24**:751—757

12 Di Tiro D M, Matystik W F. Mathematical models of water quality in large lakes. Part I: Lake Huron and Saginaw Bay. In: EPA 600/3—80—56, Duluth, MI, USA, 1980

13 Sewart W D P, *et al*. Nitrogen and phosphorus storge and untilization in blue-green algae. *Freshwat Biol*, 1978, **1**:389—404

14 Rhee G-Y, Gotham I J. Optimum N:P ratios and coexistence in phytoplankton *J Phycol* 1980, **16**:486—489

15 Golterman H L. Physiological Limnology. Amsterdam: Elsevier Science Publ, 1975

16 Riegman R. Phosphate-phytoplankton interactions. Ph D. Thesis, University of Amsterdam, 1985

17 Gulati R D, *et al*. The zooplankton; its community structure, food and feeding and role in the ecosystem of Lake Vechten. *Hydrobiologia*, 1982, **95**:127—163

18 Lehman J T. The filter-feeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves. *Limnol Oceanogr*, 1976, **21**:501—516

19 Walters C J, *et al*. Equilibrium models for seasonal dynamics of plankton biomass in four oligotrophic lakes. *Can J Fish Aquat Sci*, 1987, **44**:1002—1017

20 McCauley E, *et al*. Simple models and variations in plankton densities among lakes. *Am Naturalist*, 1988, **132**:383—403

21 Arditi R, Ginzburg L R. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *J Theoretical Biol*, 1989, **139**:311—326

22 Sarnelle O. Nutrient enrichment and grazer effects on phytoplankton in lakes. *Ecology*, 1992, **73**(2):551—560

23 Hanski L. The functional response of predators: worries about scale. *Trends Ecol Evol*, 1991, **6**:141—142

24 Arditi R, Saiah H. Empirical evidence and the theory of ratio-dependent consumption. *Ecology*, 1992, **73**:1544—1551

25 McCarthy M A, *et al*. Predator interference across trophic chains. *Ecology*, 1995, **76**(4):1310—1319

26 Chen C W, Orlob G T. Ecological simulation for aquatic environments. In: Patten B C, ed. System analysis and simulation in ecology. Vol 3. New York: Academic Press, 1975. 476—588

27 Jorgensen S E. State-of-the-art management models for lakes and reservoirs. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 1995, **1**:79—87

28 Jorgensen S E. Fundamentals of ecological modelling. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier, 1994

29 Norberg J, De Angelis D. Temperature effects on stocks and stability of a phytoplankton-zooplankton model and the dependence on light and nutrients. *Ecol Model*, 1995, **95**(7):75—86

30 Murdoch W W, McCauley E. There distinct types of dynamic behavior shown by a single planktonic system. *Nature*, 1985, **316**:628—630

31 Rosenzweig M L. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecossytem in ecological time. *Science*, 1971,

171:385－387

32 Scheffer M, De Boer R J. Implications of spatial heterogenity for the paradox of enrichment. *Ecology*, 1995, **7**:2270－2277

33 Jansen V A A. Regulation of predator-prey systems through spatial interactions: a possible solution to the paradox of enrichment. *OIKOS*, 1995, **74**:384－390

34 Levin S. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, **73**(6):1943－1967

35 Wu J. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 1999

36 Jarvis P G. Scaling process and problems. *Plant, Cell and Environment*. 1995, **18**:1079－1089

37 Walters C X. Adaptive management of renewable resources. New York: Macmillan Publishing Co, 1986. 374

38 Frost T M, *et al*. Scale in the design and interpretation of aquatic community research. In: Carpenter S R, ed. Complex interactions in lake communitites. New York: Springer-Verlag, 1988

39 Small L R. Effect of wind on the distribution of chlorophyll a in Clear Lake, Iowa. *Limnol & Oceanogr*, 1963, **8**:426－432

40 Webster I T. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes. *Limnol & Oceanogr*, 1990, **35**(5):989－1001

41 Hamilton D P, Schladow S G. Prediction of water quality in lakes and reservoirs. Part I-Model description. *Ecol Model*, 1997, **96**:91－110

42 Beecham J A, Farnsworth K D. Animal foraging from an individual perspective: an object orientated model. *Ecol Model*, 1998, **113**:141－156

43 Recknagel F, *et al*. Artificial neural network approach for modeling and prediction of algal blooms. *Ecol Model*, 1997, **96**:11－28

Review on Simulation Study on Algal Dynamics

LIU Yuanbo CHEN Weimin

(Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, *China)*

Abstract

This paper gives a comprehensive view on the development trends and problems in simulation study of algal dynamics, especially pays much more attention on the process-based models involving algal growth and uptake, ecological processes, scale and spatial heterogeneity of algae. The development of the structural dynamic model, the coupled ecological and hydrodynamic model, the object-oriented model and the neural network model sounds promising.

Key Words algae, simulation, review