

## 模拟浮游生物的季节变化

徐永福

(中国科学院大气物理研究所, 北京, 100029)

J. S. A. Green

(University of East Anglia, Norwich NR4 7TJ, U)

Gre., JSA

Q179.1

A

**摘要** 本文讨论了海洋中光合作用过程和计算光合作用的速率方程。运用垂直平均值的浮游生物模型研究了在一个固定站和扩展湾流体系中, 浮游植物、浮游动物和营养盐的季节变化。结果表明, 夹卷过程将含营养盐丰富的中层水带入了混合层, 从而导致浮游植物的生长; 模式较好地给出了扩展湾流体系中的水华季, 基本上得到了浮游生物的生活周期。使用不同的参数值进行了若干实验, 并对结果进行了讨论。

**关键词:** 浮游生物模式, 水块模式, 扩展湾流体系, 模拟模型, 季节变化

海洋中的初级生产力是一个十分重要的量, 常被海洋生物学家用来作为研究食物链中能量传递的基本依据。近来, 气候学家和大气海洋学家为研究海洋生物过程对吸收大气二氧化碳的贡献, 也对其发生了兴趣。

影响初级生产力的主要环境因子是温度、光强、营养盐浓度、混合层深度以及它们的季节变化。一些研究者已提出了在特定区域和特定的时间范围内, 这些因子对初级生产力影响的数学模式<sup>[1-3]</sup>; 浮游生物的季节变化的模式也有报道<sup>[4]</sup>。但往往未将物理过程与浮游生物过程同时模拟。

本研究使用混合层块体模式, 结合浮游生物动力学方程, 因而能同时给出物理量(温度、盐度、混合层深度)和浮游生物的演化。首先对一固定点进行模拟; 进而将其结果作为水块模式的初始条件, 用来研究一水块流经扩展湾流体系时, 其物理特性和生物特性随时间而发生的变化。

本文首先对光合作用作一概述, 进而提出可用于计算的速率方程及浮游生物系统的动力学方程。

### 1 光合作用过程及其速率方程

植物的光合细胞吸收太阳辐射能, 从而将二氧化碳和水转化成能量丰富的产物, 如淀粉、纤维等有机物。绿色植物中的光合作用主要分以下2步进行, 只发生在植物被照射下的光反应和在光存在或不存在时发生的暗反应。由于表面海水对紫外光和红外光的强烈吸收, 能被植物用来进行光合作用的光的波长限制在400nm(或扩展到350nm)到700nm范围内, 约占太阳总辐射能的38%<sup>[5]</sup>。由于波长不同和海水组成不同, 光在海水中的穿透力有较大差异, 有关材料可参见文献[6]。

收稿日期: 1993 09 01, 修改稿收到日期: 1993 11 20。

许多研究者通过光合作用速率来计算初级生产力。有人认为,光强是初级生产力的限制因子;也有人认为,营养物是初级生产力的限制因子。目前使用的光强限制的光合作用速率方程形式有所不同,它们基本上是通过观测值获得的<sup>[1]</sup>。以营养物为速率限制的往往使用 Michaelis-Menten 方程<sup>[2]</sup>。一个更为一般化的光合作用速率方程应当包括光强、营养物浓度和温度。在此将光合作用速率表达成光强函数和营养物浓度函数的乘积,即:

$$P_r = KF(I)G(N) \quad (1)$$

其中  $K$  是一个系数,  $G(N)$  和  $F(I)$  分别使用 Michaelis-Menten 和 Smith<sup>[7]</sup> 方程的形式, 因此 (1) 式可写成:

$$P_r = \frac{VBN \exp(-E_a/RT) I_0 I_L^{-1} \exp(-\beta_2 Z)}{(k_s + N)(1 + (I_0 I_L^{-1} (-\beta_2 Z))^2)^{1/2}} \quad (2)$$

(2) 式中,  $V$  是具有单位为  $d^{-1}$  的常数,  $B$  是以  $mgC/m^3$  为单位的生物量浓度;  $N$  是营养物浓度, 这里指硝酸根浓度;  $E_a$  是反应的活化能, 取值为  $45kJ$ ;  $R$  是气体普通常数;  $T$  是绝对温度;  $I_0$  是表面光强;  $I_L$  是光限制区的比例指数, 取值为  $20Wm^{-2}$ <sup>[1]</sup>;  $Z$  是海水深度;  $k_s$  是半饱和浓度, 这里取值为  $0.5\mu mol Nkg^{-1}$ ;  $\beta_2$  是光衰减系数, 可表达成:

$$\beta_2 = \chi + \kappa + k_c B \quad (3)$$

(3) 式中,  $\chi$ ,  $\kappa$  和  $k_c$  分别是水, 除色素外的颗粒物和生物量的光衰减系数。

生物量浓度常可用叶绿素  $a$  的含量来表示, 其转化系数随时空变化<sup>[8]</sup>。为简单起见, 这里取其平均值 50。  $V$  的值可从观测到的初级生产力、硝酸根浓度、温度和叶绿素  $a$  浓度计算得到。使用热带太平洋的数据<sup>[9]</sup> 计算了  $V$  值, 发现结果是较可变的, 这是由于有诸多因子影响着。取平均值  $3 \times 10^8/d$  用在以后的计算中。使用方程 (2), 分别利用墨西哥湾<sup>[10]</sup> 和英吉利海峡<sup>[11]</sup> 的观测资料, 计算了初级生产力, 结果得到在墨西哥湾和英吉利海峡的初级生产力分别是 3 和  $180mgC/m^3d$ , 这与观测值基本相符。

## 2 模式

这里使用的物理模型是块体混合层模式, 即垂直平均的、主要基于热能方程和湍流动能方程。以下给出用于计算混合层的温度和深度的主要方程。

从热力学第一定律可得到混合层内的温度 ( $T$ ) 随时间的变化:

$$H \frac{DT_s}{Dt} = \frac{Q_m}{\rho_w C_p} (f_1(1 - \exp(-\beta_1 H)) + f_2(1 - \exp(-\beta_2 H))) + (\overline{W'T'})_0 - (\overline{W'T'})_H \quad (4)$$

其中  $(\overline{W'T'})_0 = -\frac{SEN + LE + Q_{out}}{\rho_w C_p}$

$$(\overline{W'T'})_H = \Gamma(T_s - T_b)W_e$$

$$\Gamma = \begin{cases} 0 & W_e \leq 0 \\ 1 & W_e > 0 \end{cases}$$

这里  $Q_m$ 、 $Q_{out}$ 、 $LE$  和  $SEN$  分别是太阳辐射能、净射出长波辐射、潜热和感热通量;  $f_1$ 、 $f_2$  分别是太阳光束两波段的分数, 其中  $f_2$  部分的光相应于光合作用活性辐射;  $\beta_1$  和  $\beta_2$  是相应的光衰减系数;  $W_e$  是夹卷速度;  $T_b$  是混合层底部的温度;  $H$  是混合层深度。

从湍流动能方程得到的计算夹卷速度的方程如下:

$$\Gamma W_e = \frac{2mU_*^2 - 0.5H\{(1-n_d)|B(H)| + (1+n_d)B(H)\}}{gH[\alpha_T(T_s - T_b) + \lambda_s(S_s - S_b)]} \quad (5)$$

$$\begin{aligned} \text{其中 } B(H) = & \frac{\alpha_T g}{\rho_w C_p} \{EN + Q_m(f_1 \exp(-\beta_1 H) + f_2 \exp(-\beta_2 H)) \\ & - \frac{2Q_m}{H} [f_1(1 - \exp(-\beta_1 H))/\beta_1 + f_2(1 - \exp(-\beta_2 H))/\beta_2]\} \\ & - g\lambda_s S_s (P - E)/\rho_w \end{aligned} \quad (6)$$

这里  $m$  和  $n_d$  是常数;  $U_*$  是水面摩擦速率;  $\alpha_T$  和  $\lambda_s$  是热膨胀系数和盐度压缩系数;  $S_s$  和  $S_b$  是混合层内和底部的盐度;  $EN$  是大洋表面净热通量;  $E$  和  $P$  分别是水的蒸发和降落速率。

研究的浮游生物动力学是一个十分简单的体系, 其中包括浮游植物(PY)、浮游动物(ZP)和溶解营养物质(N)。浮游植物的动力学主要包括它的生长、自然死亡和被浮游动物捕食; 它的生长是与光合作用速率直接有关的。浮游动物的动力学包括它的生长、自然死亡和同化浮游植物的效率。浮游生物浓度可用其含氮量表示。若体系是孤立的话, 则体系中总氮必是常数, 它们的动力学方程见文献[12]。但是, 海洋中的各种混合过程会导致这些平衡的失调, 如在混合层中, 由于混合层深度因热交换而变化, 含营养物质丰富的中间水会卷入到混合层中; 生物残体会因沉降而进入深层。这些变量的相互关系可用图1表示。据此, 可将 Franks 等人<sup>[12]</sup>的方程修改如下:

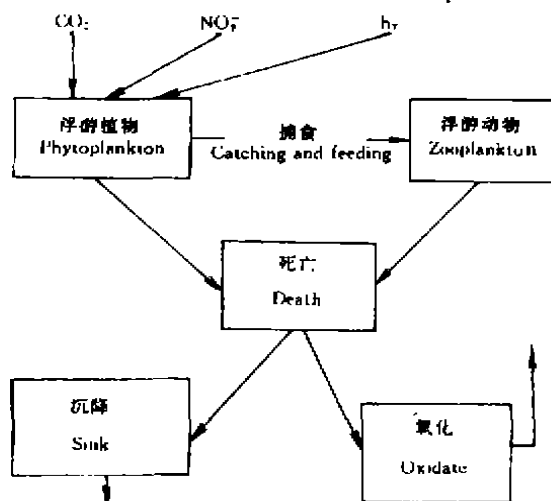


图1 海洋生物学过程的模型

Fig. 1 Model of marine biological processes

$$\frac{DPY}{Dt} = \frac{V_s N_s}{k_s + N_s} PY - d_p PY - g_z(1 - e^{-\lambda PY}) ZP - \frac{W_s}{H} PY \quad (7)$$

$$\frac{DZP}{Dt} = (1 - f_c) g_z(1 - e^{-\lambda PY}) ZP - d_z ZP - \frac{W_s}{H} ZP \quad (8)$$

$$\begin{aligned} \frac{DN_s}{Dt} = & -\frac{V_s N_s}{k_s + N_s} PY + f_p d_p PY + f_z d_z ZP + \\ & f_z g_z(1 - e^{-\lambda PY}) ZP - \frac{W_s}{H} (N_s - N_b) \end{aligned} \quad (9)$$

$V_s$  是光合作用速率在混合层的垂直积分, 即:  $\int_0^H P_z dz$ ;  $N_s$  和  $N_b$  分别是混合层内及混合层底部的硝酸根浓度; 其它参数的定义列于表1。这些参数的值有较大的变化范围, 有关这些的详细讨论参阅文献[12]。

### 3 结果与讨论

#### 3.1 站模式

生物过程的参数值是根据稳态解估计得到。常可合理地假定稳态在晚秋达到, 因为那时浮游动物的浓度较低, 夹卷过程还不能提供足够的营养盐。因此, 以方程(7)得硝酸根浓度的稳态解:

$$N_s = \frac{(d_p + W_e/H)k_s}{V_s - d_p}$$

因此,  $N_s$  的值由  $k_s$  和  $d_p$  的值确定, 因其它参数值可从以上方程中求得。由于在固定位置 (24°N, 80°W) 观测到的  $N_s$  较小, 取  $d_p$  为  $0.1 \text{ d}^{-1}$ , 计算可得  $N_s$  为  $0.04 \mu\text{mol N/kg}$ , 此值作为站模式的初始条件; 这里对浮游植物和浮游动物的浓度取值相对任意一些; 同样, 取  $d_s$  亦为  $0.1 \text{ d}^{-1}$ 。表 1 和表 2 分别列出了计算生物过程的一些参数值和初始条件。

表 1 参数的定义和值

| Table 1 Definitions and values of parameters |                                                                                  |                                 |
|----------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|
| 参数<br>Parameter                              | 定义<br>Definition                                                                 | 值<br>Value ( $\text{d}^{-1}$ )  |
| $d_s$                                        | 浮游动物死亡速率 Zooplankton death rate                                                  | 0.1                             |
| $d_p$                                        | 浮游植物死亡速率 Phytoplankton death rate                                                | 0.1                             |
| $g_s$                                        | 浮游动物最大捕食速率 Zooplankton maximal grazing rate                                      | 0.4                             |
| $f_s$                                        | 未同化的捕食分数 Unassimilated grazing fraction                                          | 0.3                             |
| $f_p, f_s$                                   | 死浮游植物和死浮游动物的转化系数 Convertible coefficients for dead phytoplankton and zooplankton | 0.9                             |
| $\Delta$                                     | Ivlev 常数 Ivlev constant                                                          | $1.0 (\mu\text{mol N/kg})^{-1}$ |

表 2 站模式的生物学过程的初始条件

| Table 2 Initial conditions of biological processes for station model ( $\mu\text{mol N/kg}$ ) |       |      |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-------|------|
| 硝酸根浓度 Nitrate concentration                                                                   | $N_s$ | 0.04 |
|                                                                                               | $N_h$ | 0.20 |
| 浮游植物浓度 Phytoplankton concentration                                                            | $PY$  | 0.75 |
| 浮游动物浓度 Zooplankton concentration                                                              | $ZP$  | 0.01 |

模式运行 1a 后, 发现结果尚未达到稳态, 因此重复运行直至达到稳态。图 2 表明在春季不但没有水华季, 反而出现了一个极小值, 这是因为在冬天夹卷速度太小, 不能提供足够的硝酸根所致。

### 3.2 水块模式

选择从佛罗里达海峡 (24°N, 80°W) 到挪威海 (68°N, 10°E) 的整个海流体系 (EGSS) 作为一个有水块流经的研究体系, 海流速度

取自地图册<sup>[12]</sup>, 站模式的结果作为初始条件。

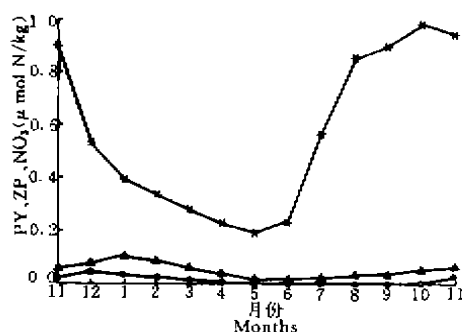


图 2 浮游植物 (+)、浮游动物 (●) 和硝酸根 (▲) 在 24°N, 80°W 位置上的年循环

Fig. 2 Annual cycles of phytoplankton (+), zooplankton (●) and nitrate (▲) at position of 24°N, 80°W

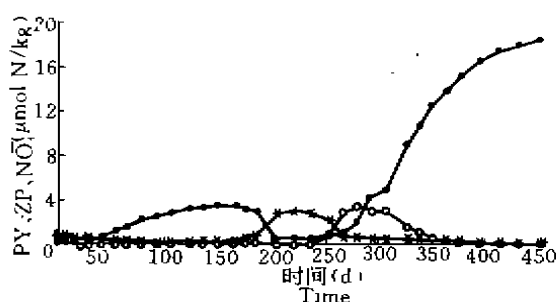


图 3 水块通过扩展湾流体系 EGSS 时, 其浮游植物 (+)、浮游动物 (●) 和硝酸根 (□) 随时间的变化  
起始时间为 11 月 1 日

Fig. 3 Variations of phytoplankton (+), zooplankton (●) and nitrate (□) with time for a parcel moving through the EGSS.  
Initial time, Nov. 1

图 3 表示了水块中各生物变量随时间的变化,模式较好地模拟了水华季。实验从 11 月 1 日起。由此可以清楚地看到高浓度的浮游植物往往出现在高浓度硝酸根后,而浮游动物浓度的变化跟随着浮游植物浓度的变化。这一复杂的循环是由硝酸根驱动的。硝酸根浓度的增加始于冬天,这是因为混合层卷入了较多的营养盐丰富的中层水。一般来说,硝酸根浓度随纬度增加而增加,这种变化与观测数据<sup>[14]</sup>是一致的。在高纬度区,初级生产力常受光强限制。浮游植物和浮游动物的观测数据甚少,生物学家常用单位体积里细胞的个数或质量来表示浮游生物含量,这就涉到单位的转化,从一套浮游动物的湿质量转化来的数据为 0 到大于  $0.3 \mu\text{mol N/kg}^{[13]}$ 。因此,要将模拟结果与观测值比较是有一定困难的。

改变参数  $g_z$ 、 $d_p$  和  $f_z$  的值直接影响浮游生物的一命循环。如增大  $d_z$  一倍,浮游动物的生长将被抑制;改变  $g_z$  和  $f_z$  值会使浮游生物的峰值位置发生移动;过大的  $g_z$  值或  $d_p$  值会使浮游植物的生长停止。改变  $f_p$  和  $f_z$  的值主要影响到颗粒物向下输送的量,无疑会使浮游生物的含量发生变化,同时也会改变浮游生物峰值的位置。

本工作的结果是初步的,主要从模式上探讨了这一简单体系中浮游生物的生命循环。要更为确切地了解海洋浮游生物的季节变化,要对生物学过程的机理及模式敏感试验做进一步的研究,同时要用更多的观测资料来进行比较。

### 参 考 文 献

- 1 Herman A W and Platt T. Numerical modelling of diel carbon production and zooplankton grazing on the Scotian shelf based on observational data, *Ecological Modelling*, 1983, **18**: 55—72
- 2 Eppley R W Rogers J N and McCarthy J J. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 1969, **14**: 912—920
- 3 Wroblewski J S, Sarmiento J J. and Flierl G R. An ocean basin scale model of plankton dynamics in the North Atlantic, 1; solution for the climatological oceanographic conditions in May, *Global Biogeochem. Cycles*, 2: 199—215
- 4 Evans G T and Parslow J S. A model of annual plankton cycles, *Biol. Oceanogr.*, 1985, **3**: 327—347
- 5 Apel J A. Principle of Ocean Physics, Academic Press, 1988, 634.
- 6 Jerlov N G Optical Oceanography, London, Elsevier, 1968, 199
- 7 Smith E L. Photosynthesis in relative to light and carbon dioxide, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1936 **22**: 504—511
- 8 Fasham M J R *et al.* Factors affecting the spatial pattern of the deep chlorophyll maximum in the region of the Azores front, *Prog. Oceanogr.*, 1985, **14**: 129—165
- 9 Pena M A Primary productivity and size structure of phytoplankton biomass on a transect of the equator at 135°W in the Pacific Ocean, *Deep-Sea Res.*, 1990, **37**: 295—315
- 10 El-sayed S E *et al.* Serial Atlas of the Marine Environment, Folio 22, Chemistry, Primary productivity and Benthic Algae of the Gulf of Mexico, American Geographical Society, 1972
- 11 Jordan M B and Joint, I R Studies on phytoplankton distribution and primary production in the western English Channel in 1980 and 1981, *Continental Shelf Res.*, 1984, **3**: 35—53
- 12 Franks P J S, Wroblewski J S and Flierl, G R Behavior of a simple plankton model with food-level acclimation, *Mar. Bio.*, 1986, **91**: 121—129
- 13 Marine Division of the Meteorological office, Quarterly Surface Current Charts of the Atlantic Ocean, Met. O. 466, London, 1967, 26
- 14 TTO TTO. North Atlantic Study, Shipboard Physical and Chemical Data Report, Physical & Chemical oceanographic data Facility, Scripps, Institution of Oceanography, University of California, San Diego, 1981

## MODELLING OF THE SEASONAL VARIATION OF PLANKTON

Xu Yongfu

*(Institute of Atmospheric Physics, Academia Sinica, Beijing, 100029)*

J. S. A. Green

*(University of East Anglia, Norwich, NR4 7TJ, UK)*

The photosynthetic processes and the rate equation of photosynthesis are discussed in this paper. The seasonal variation of phytoplankton, zooplankton and nutrients at a fixed station and in the Extended Gulf Stream System are studied by using a vertically averaged plankton model, respectively. The results show that entrainment processes bring the intermediate water with rich nutrients into the mixed layer to cause the growth of phytoplankton. The model produces the spring bloom in the EGSS well and basically obtains the life cycle of plankton. Several numerical experiments for different values of biological parameters are carried out, and the results are discussed.

**Key words:** plankton model, parcel model, Extended Gulf Stream System.