#### DOI: 10.5846/stxb201411172278

刘永志, 沈程程, 石洪华, 郭振. 基于全局灵敏度分析的浒苔生长影响参数研究. 生态学报, 2016, 36(13): - . Liu Y Z, Shen C C, Shi H H, Guo Z. Factors influencing *Ulva prolifera* growth revealed by model based on global sensitivity analysis. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(13): - .

# 基于全局灵敏度分析的浒苔生长影响参数研究

刘永志1,沈程程2,石洪华2,\*,郭振2

1 中国海洋大学物理海洋实验室,青岛 266100

2 国家海洋局第一海洋研究所,青岛 266061

**摘要:**近年来,以浒苔为主的绿潮灾害频发。本文构建了浒苔生长模型,以定量分析浒苔生长过程,探索浒苔爆发机理。参数不确定性是模型不确定性的主要来源,以参数灵敏度分析为基础的参数优化有利于提高模型精度,本文采用 Morris 方法对模型涉及的主要参数进行了全局灵敏度分析,以研究浒苔生长的主要影响参数。不同于其他有关大型绿藻的模型模拟,本文模型同时考虑了幼体浒苔和成熟浒苔的生物量变化,并修正了营养盐限制函数以及温度计算函数。全局性的参数灵敏度分析结果表明,最适温度(*T*<sub>opt</sub>)、光合作用最适光强(*I*s)、最大发芽率(*G*<sub>max</sub>)、浒苔生长所需的氮含量的半饱和系数(*lqn*)、最大氮摄取率(*V*<sub>maxn</sub>) 这5个参数在浒苔生长模型中具有较大灵敏性。其中,*T*<sub>opt</sub>影响最大,*I*s 和 *V*<sub>maxn</sub>其次,说明浒苔生长主要受温度光照和氮含量限制。相较于局部灵敏度分析仅关注单个参数变化、依赖于初值选取等缺陷,全局灵敏度分析同时从各个参数的取值范围上分析参数对模型结果的影响,能揭示参数之间相互作用的影响。此外,灵敏度较大的参数往往和其他参数之间存在较大相关性。 关键词:浒苔生长模型;参数;全局灵敏度分析; Morris 方法

# Factors influencing *Ulva prolifera* growth revealed by model based on global sensitivity analysis

LIU Yongzhi<sup>1</sup>, SHEN Chengcheng<sup>2</sup>, SHI Honghua<sup>2,\*</sup>, GUO Zhen<sup>2</sup>

1 Key Laboratory of Physical Oceanography, Ocean University of China, Qingdao 266100, China

2 First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration of China, Qingdao 266061, China

Abstract: Recently, green tides dominated by Ulva prolifera have had a major impact on coastal ecosystems of China, as a result of the algae's high surface area to volume ratio, high rate of nutrient uptake, low nutrient half-saturation coefficient, and restriction of other algae. Here, a U. prolifera growth model was developed to analyze the growth process and key limiting factors of U. prolifera. To date, ecological modeling related to green macroalgae has mainly concentrated on variability in adult plant biomass; in this study, biomass of early life stages and adult plants were considered separately to clarify the growth pattern of U. prolifera. In addition, nutrient limitation and temperature functions in the growth model were adapted to the environment of coastal China. The model was established with STELLA, and the simulation results reveal the growth pattern of U. prolifera. Parameter uncertainty is the basis of model uncertainty and thus should be assessed; parameter optimization based on sensitivity analysis could improve the precision of the growth model. Sensitivity analysis is also an important tool to improve marine ecological models. In this study, global sensitivity analysis of the Morris method based on statistical sampling was implemented in the U. prolifera growth model. Compared with local sensitivity analysis methods, global sensitivity analysis has the advantage of assessing correlations among parameters and of analyzing the sensitivity of all parameters simultaneously. Compared with other global sensitivity analysis method, the Morris method is efficient. Nevertheless, adequate sampling repetition must be performed. Parameters are sampled from the entire defined

收稿日期:2014-11-17; 网络出版日期:2015-00-00

基金项目:国家自然科学基金资助项目(41206111)

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shihonghua@fio.org.cn

domain and are ranked according to the mean and standard deviation of elementary effects to assess their global sensitivity and qualitative correlation. Thus, parameter optimization strategies can be established to improve the precision of highranking sensitive parameters while insensitive parameters are used as empirical values. Here, the parameters were sampled 10,000 times to reduce random error, and the mean and standard deviation of elementary effects were ranked with radar graphs. The sensitivity analysis results showed that optimum temperature for growth ( $T_{opt}$ ), optimum light intensity for photosynthesis (Is), maximum germination rate ( $G_{max}$ ), nitrogen half-saturation constant for growth (kqn), and maximum nitrogen uptake rate ( $V_{maxn}$ ) were sensitive in the growth model, which meant that U. prolifera is mainly limited by temperature, light intensity, and nitrogen. The precision of these five parameters should be improved by further parameter optimization; maximum growth rate ( $\mu_{max}$ ) and reproduction rate – biomass lost by sporulation (*Reprod\_rate*) were not sensitive and could be kept as empirical values. Local and global sensitivity analyses were compared, which revealed that global sensitivity analysis showed that the sensitive parameters were correlated with other parameters.

Key Words: Ulva prolifera growth model; parameter; global sensitivity analysis; Morris method

近年来,我国近岸海域富营养化日益严重,导致赤潮、绿潮等海洋灾害频发。自 2007 年 6 月我国黄海海域出现浒苔(Ulva prolifera)大规模暴发现象以来,以浒苔为主的绿潮灾害已连续发生 8 年,且其发生频率和生物量总体呈显著上升趋势<sup>[1-2]</sup>。

研究浒苔生长规律有助于绿潮灾害的预警和防治。当前关于浒苔的研究方法主要以遥感监测<sup>[23]</sup>和生物学实验<sup>[47]</sup>为主。比如,Liu等<sup>[2]</sup>利用遥感技术研究了浒苔漂浮路径;Hu<sup>[3]</sup>提出了全球尺度的浮游藻类遥感监测方法。Pang等<sup>[4]</sup>和Wang等<sup>[5]</sup>采用分子生物学方法研究了浒苔爆发的起源;李瑞香等<sup>[6]</sup>和Huo等<sup>[7]</sup>采用生物学实验研究了浒苔生长机理。然而,当前利用模型模拟开展的研究相对较少。相较于其他两种方法,模型模拟方法成本较低,且有利于从系统动力学的层面探索浒苔生长规律及其环境影响机制。当前对大型绿藻的模型模拟主要关注成熟藻类的生物量变化[<sup>8-9</sup>],但对幼体浒苔涉及较少,这可能与成熟浒苔对环境的巨大危害有关。然而,Martins等<sup>[10]</sup>提出幼体浒苔(长度小于10 cm)的生物量在浒苔爆发过程中起到了较大作用。因此,同时考虑幼体和成熟浒苔生物量变化更能深入探索浒苔爆发机理。对于模型模拟方法来说,其有效性主要依赖于参数精度。已有研究表明,参数不确定性是模型不确定性的主要来源,而以参数灵敏度分析为基础的参数优化有利于提高模型精度<sup>[11]</sup>。其中,参数灵敏度分析旨在评价模型中各参数对模拟结果的影响程度,不仅有助于筛选出对模型影响较大的参数用于优化<sup>[1213]</sup>,而且能为探索浒苔生长机理及其影响机制提供参考<sup>[9]</sup>。

本文基于可视化的 STELLA 软件建立了浒苔生长 模型,并采用了全局性的参数灵敏度分析方法,筛选该 生长模型的主要影响参数,探讨了浒苔生长机理及其影 响机制。

# 1 研究方法

# 1.1 浒苔生长模型

本文基于 Martins 等在 2007 年<sup>[14]</sup> 和 2008 年<sup>[10]</sup>关 于大型藻类模型模拟研究,综合考虑营养盐限制、光限 制、温度限制、盐度限制以及被捕食过程、浒苔生长繁殖 过程,构建了基于生物量的浒苔生长模型。其概念模型 如图 1 所示。

模型假定浒苔的生长所依赖的营养盐为浒苔内部



Fig.1 Conceptual model of Ulva prolifera growth

的氮磷含量[15]。模型的状态变量设为幼体浒苔生物量(*EarBio*,单位为 mg C/m<sup>2</sup>)、成体浒苔生物量(*AdultBio*,单位为 mg C/m<sup>2</sup>)、浒苔内部氮含量( $N_{int}$ ,单位为  $\mu mol N/mg C$ )和浒苔内部磷含量( $P_{int}$ ,单位为  $\mu mol N/mg C$ )这4个变量,其表达式如下所示:

$$\frac{dEarBio}{dt} = \text{Reproduction}(T) - Germination - \text{SporePredation}(T)$$
(1)

$$\frac{dAdultBio}{dt} = \text{GrossProduction} + \text{Germination} - \text{Respiration}(T) - \text{AdultPredation}(T) -$$

Decomposition(T) – Reproduction(T) (2)

$$\frac{dN_{\rm int}}{dt} = N_{\rm uptake} - N_{\rm consumption} \tag{3}$$

$$\frac{dP_{\rm int}}{dt} = P_{\rm uptake} - P_{\rm consumption} \tag{4}$$

其中, Reproduction (*T*)、Germination、SporePredation (*T*)分别表示幼体浒苔繁殖、发芽和被捕食过程; GrossProduction、Respiration(*T*)、AdultPredation(*T*)、Decomposition(*T*)分别表示成熟浒苔总生产、呼吸作用、被 捕食和分解作用; $N_{uptake}$ 和 $N_{consumption}$ 分别表示浒苔氮摄取和消耗, $P_{uptake}$ 和 $P_{consumption}$ 分别表示浒苔磷摄取和消 耗。其定义详见文献[10, 14, 16-17]。

为了使模型更适用于我国近岸海域浒苔的生长规律,本文根据吴婷等<sup>[18]</sup>关于营养盐对浒苔生长影响的研究以及石洪华等<sup>[19]</sup>关于海洋模型模拟的研究,将氮磷限制函数从利比希最小因子定律修正为方程(5—9)<sup>[15,18]</sup>,并补充了温度计算函数。

浒苔氮磷限制函数定义如下[18]:

当 
$$12 \leq N_{int}/P_{int} \leq 16$$
时,  $NPlimit(N_{int}, P_{int}) = 1$  (5)

当 
$$N_{int}/P_{int} < 12$$
时, NPlimit $(N_{int}, P_{int}) = Nlimit(N_{int})$  (6)

当  $N_{int}/P_{int} > 16 时, NPlimit(N_{int}, P_{int}) = Plimit(P_{int})$  (7)

$$Nlimit(N_{int}) = \frac{N_{int} - N_{imin}}{kqn + N_{int} - N_{imin}}$$
(8)

$$Plimit(P_{int}) = \frac{P_{int} - P_{imin}}{kqp + P_{int} - P_{imin}}$$
(9)

其中, N<sub>imax</sub>和 P<sub>imax</sub>分别表示成熟浒苔内部最小氮含量和磷含量, N<sub>imin</sub>和 P<sub>imin</sub>分别表示成熟浒苔内部最大氮含量和磷含量,单位分别是 µmol N/(mg C)和 µmol P/(mg C)。kqn 和 kqp 分别代表浒苔生长所需的氮含量的 半饱和系数和浒苔生长所需的磷含量的半饱和系数

同时,考虑到我国近海表面水温随时间的变化特征,温度计算函数设定如下[19]。

$$T = \frac{T_{\max} + T_{\min}}{2} - \delta \cdot \cos[\frac{2\pi(t - 90)}{365}]$$
(10)

其中,t为从1月1日算起的具体天数, $\delta = \frac{T_{max} - T_{min}}{2}$ , $T_{min}$ 表示浒苔耐受温度的下限, $T_{max}$ 表示浒苔耐受温度的上限。

浒苔生长模型的主要参数见表1。

1.2 全局灵敏度分析

参数的灵敏度分析主要分为两类:局部灵敏度分析(LSA)和全局灵敏度分析(GSA)。LSA 只考虑单个参数的变化对模型的影响程度,其它参数取其中心值[<sup>25</sup>],计算效率较高,但存在三个缺陷:(1)一次只能分析一个参数,效果较差;(2)不能考虑多个参数之间相互作用对模型的影响;(3)对单一参数分析时,其他参数的不同取值会影响其灵敏度<sup>[26]</sup>。而 GSA 同时考虑多个参数在给定范围内变化对模型的影响程度,能表征各个参

数之间潜在的相关性。尽管如此,相对于 LSA,GSA 方法较为复杂且计算量较大,因而在海洋生态动力学研究 中并不常见。较为常用的 GSA 算法为 Morris 方法<sup>[27-28]</sup>和 Sobol 方法<sup>[29]</sup>。Sobol 方法需要频繁计算 Monte Carlo 积分,计算量相对较大<sup>[27]</sup>。而 Morris 方法是 Morris<sup>[28]</sup>提出的一种抽样方法,能通过较小的计算代价获 取参数灵敏度大小的排序以及参数相互作用的定性描述[<sup>30</sup>]。因此,本文选择 Morris 方法进行全局灵敏度分 析,其具体过程详见文献[25-30],主要步骤描述如下。

Table 1         Parameters of the Ulva prolifera growth model					
参数名	数值	范围	参数意义	单位	数据来源
Parameter names	Values	Ranges	Explanations of parameters	Units	Sources
$V_{\rm maxn}$	11.12	7.784—14.45	最大氮摄取率	$\mu$ mol N/(mg C)/d	Arhonditsis[20]
$V_{\rm maxp}$	0.29	0.203-0.377	最大磷摄取率	$\mu mol \ P/(\ mg \ C)/d$	Arhonditsis[20]
$\mu_{ ext{max}}$	1.2	0.8—1.2	最大生长率	∕d	Martins <sup>[14]</sup>
$R_{\rm max20}$	0.08	0. 02-0.1	20℃下的最大呼吸作用率	∕d	Martins <sup>[14]</sup>
$Z_{ m maxa}$	0.02	0.014-0.026	成熟浒苔的最大被捕食率	∕d	Martins <sup>[14]</sup>
decmax	0.025	0.025-0.065	最大分解率	∕d	Paalme <sup>[21]</sup>
$S_{\rm opt}$	18	15—25	浒苔发芽和生长的最适盐度	psu	Martins <sup>[16]</sup> 丛珊珊 <sup>[22]</sup>
$Z_{ m maxs}$	0.14	0.06-0.14	幼体浒苔的最大被捕食率	∕d	Lotze[23]
θ	1.047	1.01-1.2	呼吸作用、分解作用以及繁殖作用的经 验参数	_	Martins [14]
Reprod_rate	0.01	0.01—0.06	成熟浒苔形成繁殖体所引起的生物量 的损失比例	∕d	Paalme <sup>[21]</sup>
$G_{\max}$	0.964	0.958—0.964	最大发芽率	∕d	陈群芳[24]
Is	320	320—400	光合作用的最适光强	$\mu$ mol $/m^2/s$	丛珊珊[22]
$T_{ m opt}$	22	18—23	浒苔生长的最适温度	°C	高嵩[1]
kqn	8	5.6—10.4	浒苔生长所需的氮含量的半饱和系数	$\mu mol \ N/(\ mg \ C)$	Zheng <sup>[13]</sup>
kqp	0.6	0.42—0.78	浒苔生长所需的磷含量的半饱和系数	$\mu$ mol P/(mg C)	Zheng <sup>[13]</sup>

表1 浒苔生长模型的主要参数

# 1.2.1 离散化和基本效应

首先,将参数的取值范围映射到[0,1]区间,将[0,1]区间离散化为 {0,  $\frac{1}{p-1}$ ,  $\frac{2}{p-1}$ ,..., 1} 。则第 *i* 个 参数的基本效应(Elementary Effect, EE)为:

$$EE_{i}(x) = \left| \left[ y(x_{1}, x_{2}, \dots, x_{i-1}, x_{i} + \delta, x_{i+1}, \dots, x_{k}) - y(x) \right] / \delta \right|$$

$$\delta = \frac{m}{p-1}, m = 1, 2, \dots, p-1.$$
(11)

其中,k为参数总数,y(x)表示相应参数下的模型输出值。

然后,选取一个非 $x_i$ 的参数,令这个参数改变 $\delta$ (可以与上一步的 $\delta$ 不等),计算出相应的EE,以此类推, 直到所有参数的EE都被计算完毕。

1.2.2 抽样方法与灵敏度分析

具体抽样算法详见文献[25-30]。重复抽样若干次,计算出每个参数基本效应的均值和标准差。由 Morris 方法的原理知,基本效应的均值代表参数灵敏度的大小,标准差代表该参数与其它参数相互作用的 大小<sup>[27]</sup>。

# 2 结果与分析

#### 2.1 浒苔生长模型运行结果

由于我国浒苔通常在4月底5月初开始大规模繁殖,本文对浒苔生长进行了从5月1日起为期200天的

数值模拟。其中,幼体浒苔生物量的初值设为 50 mg C/m<sup>2[14]</sup>,成熟浒苔生物量初值设为 50 mg C/m<sup>2[14]</sup>,内部 氮含量的初值设置为 5.7  $\mu$ mol N/(mg C)<sup>[14</sup>],内部磷含量的初值设置为 0.258  $\mu$ mol P/(mg C)<sup>[14]</sup>;温度初始 值为 5 月 1 日的海表面温度(SST);环境中氮含量初值设为 24  $\mu$ mol N/L,环境中磷含量初值设为 2  $\mu$ mol P/ L;光通量密度设为 245  $\mu$ mol E/m<sup>2</sup>/s;盐度设为 34 psu。

模型模拟结果显示(图 2)。幼体浒苔生物量变化呈波动趋势,先单调递减,在第 42 天(6 月 11 日)达到 最小值 4.23 mg C/m<sup>2</sup>,然后单调递增,在第 96 天(8 月 4 日)达到最大值 104.97 mg C/m<sup>2</sup>,然后再次递减。成 熟浒苔生物量先缓慢递减后急剧递增,在第 83 天(7 月 22 日)达到峰值 1273.29 mg C/m<sup>2</sup>,然后开始递减,在 第 177 天(10 月 24 日)趋于 1.04 mg C/m<sup>2</sup>。内部氮含量呈单调递增趋势,在第 5 天开始趋于 9.28 μmol N/ (mg C)。内部磷含量呈单调递增趋势,在第 5 天开始趋于 0.51 μmol P/(mg C)。



图 2 浒苔模型模拟从 5 月 1 日起为期 200 天的测试结果



2.2 全局灵敏度分析结果

Morris 方法是一种基于统计抽样的全局灵敏度分析算法,可以通过多次重复实验提高灵敏度分析可靠性<sup>[28]</sup>,本文的重复实验次数设置为10000。对表1中的15个参数进行全局灵敏度分析。本文根据归一化后的基本效应的均值和标准差分别绘制了图3和图4,数值越大代表相应的基本效应的均值或标准差越大。

根据图 3,对于幼体浒苔生物量, $T_{opt}$ 最为灵敏, $Is \ G_{max} \ Z_{maxs}$ 比较灵敏, $Reprod_rate$  不灵敏;对于成熟浒苔 生物量, $T_{opt}$ 最为灵敏, $G_{max} \ kqn \ V_{maxn}$ 比较灵敏, $Reprod_rate$  不灵敏。对于内部氮含量, $V_{maxn}$ 最为灵敏, $kqn \ kqp \ Is$  比较灵敏, $\mu_{max}$ 不灵敏;对于内部磷含量,Is 最为灵敏, $T_{opt} \ V_{maxn} \ kqn$  比较灵敏, $\mu_{max}$ 不灵敏。

根据图 4,对于幼体浒苔生物量, $T_{opt}$ 与其他参数的相关性最强; $I_s \ C_{max} \ Z_{maxs}$ 与其他参数的相关性较强。 对于成熟浒苔生物量, $T_{opt}$ 与其他参数的相关性最强; $G_{max} \ kqn \ V_{maxn}$ 与其他参数相关性较强。对于内部氮含量, $V_{maxn}$ 与其他参数的相关性最强; $kqp \ Is \ R_{max20}$ 与其他参数的相关性较强。对于内部磷含量, $I_s$ 与其他参数的相关性最强; $T_{opt} \ kqn \ V_{maxn}$ 与其他参数的相关性较强。

根据各状态变量基本效应均值的排序,对2个以上状态变量最为灵敏的参数为T<sub>att</sub>,对2个以上状态变量



最为灵敏或比较灵敏的参数为 $T_{opt}$ 、Is、 $G_{max}$ 、kqn、 $V_{maxn}$ ,对两个以上状态变量不灵敏的参数为 $\mu_{max}$ 、 $Reprod_rate$ 。

图 3 各参数基本效应均值的示意图,(a)(b)(c)(d)分别代表幼体浒苔生物量、成熟浒苔生物量、内部氮含量、内部磷含量的基本效应的 均值

Fig.3 Radar graphs of mean Elementary Effects. (a) (b) (c) (d) represent the mean value of Elementary Effects of early life stage biomass, adult *Ulva prolifera* biomass, internal N and internal P, respectively

# 3 讨论

# 3.1 待优化参数选取

参数的灵敏度分析是建立生态模型的关键步骤<sup>[11]</sup>。参数灵敏度分析旨在评价模型中各参数对模型的影响程度,有助于参数优化策略的确立,即对灵敏度较高的参数进行参数优化并提高精度,对灵敏度较低的参数 采用经验数据,以此提高模型精度。由上述结果知,浒苔生长模型中非常灵敏的参数为 *T*<sub>opt</sub>,比较灵敏的参数 为 *Is*、*G*<sub>max</sub>、*kqn*、*V*<sub>maxn</sub>,因此在参数优化过程中这 5 个参数应当优先优化。不灵敏的参数为 μ<sub>max</sub>、*Reprod\_rate*,可以对这两个参数采用经验数据。其余参数可以采用经验数据,也可根据模型优化的需要在上述 5 个优先参数 后优化。

# 3.2 浒苔生长影响参数分析

相比其他关于大型藻类的模型模拟<sup>[8-10, 14, 16-17]</sup>,本文采用了全局灵敏度分析方法计算了模型的基本效应。通过分析基本效应可知,浒苔生长模型的15个主要参数中,有1个非常灵敏的参数,4个比较灵敏参数,8个不太灵敏参数,2个不灵敏参数。非常灵敏及比较灵敏的参数为*T*<sub>opt</sub>、*Is*、*G*<sub>max</sub>、*kqn*、*V*<sub>maxn</sub>,主要影响浒苔的发芽和生长的过程。其中,*T*<sub>opt</sub>最为灵敏,说明温度对浒苔的生长的限制最为明显,与 Ren 等<sup>[9]</sup>模型模拟的结论一致。*Is*、*G*<sub>max</sub>、*kqn*、*V*<sub>maxn</sub>比较灵敏,说明氮含量和光照、发芽率对浒苔的影响较为明显,浒苔生长主要受氮



图 4 各参数基本效应标准差的示意图,(a)(b)(c)(d)分别代表幼体浒苔生物量、成熟浒苔生物量、内部氮含量、内部磷含量的基本效应 的标准差

Fig.4 Radar graphs of the deviations of Elementary Effects. (a) (b) (c) (d) represent the deviations of Elementary Effects of early life stage biomass, adult *Ulva prolifera* biomass, internal N and internal P, respectively

限制、光照限制。Abreu 等<sup>[31]</sup>的实验结果表明,大型藻类生长对氮的需求大于磷,快速生长的海洋藻种对氮 有更高的需求,本文通过灵敏度分析对浒苔生长模型得出了相同的结论。光照强度对浒苔的光合作用速率有 显著影响,还能间接影响浒苔对营养盐的吸收过程<sup>[22]</sup>。温度、光照强度和氮浓度都对浒苔最大发芽率有影 响<sup>[32]</sup>,因而 *G*<sub>max</sub>也较为灵敏。

对于幼体浒苔生物量, *T*<sub>opt</sub>最为灵敏, *Is*、*G*<sub>max</sub>、*Z*<sub>mass</sub>比较灵敏, *Reprod\_rate*不灵敏。Ren 等<sup>[9]</sup>在模型模拟中 发现温度的耐受上下限对浒苔生长的影响较为显著, 而本文通过灵敏度分析发现浒苔生长的最适温度对幼体 浒苔生长同样具有显著影响。温度主要影响浒苔生长和发芽的过程, 对 *G*<sub>max</sub>产生明显影响<sup>[32]</sup>; 而 *G*<sub>max</sub>则通过 影响幼体浒苔发芽的过程从而影响成熟浒苔生物量。*Is* 较为灵敏说明光照强度对幼体浒苔光合作用速率以 及营养盐的吸收过程有明显影响, 从而影响浒苔生长的过程。*Z*<sub>maxs</sub>对幼体浒苔的存活率有影响, 从而影响成 熟浒苔的生物量。而 *Reprod\_rate* 的波动范围相对较小, 对幼体浒苔生物量无明显影响。

对于成熟浒苔生物量,  $T_{opt}$ 最为灵敏,  $G_{max}$ 、kqn、 $V_{maxn}$ 比较灵敏,  $Reprod_rate$ 不灵敏。 $T_{opt}$ 、Is和  $Reprod_rate$  对成熟浒苔生物量和幼体浒苔生物量的影响相似。kqn与 $V_{maxn}$ 对成熟浒苔的生物量有较大影响, 说明成熟浒 苔主要为氮限制, 而  $kqn \langle kqp \rangle V_{maxn}$ 和  $V_{maxn}$ 对幼体浒苔都不太灵敏, 说明营养盐对幼体浒苔的影响较小。

# 3.3 全局灵敏度分析的优势

为了进一步说明全局灵敏度分析相对于局部灵敏度分析的优势,本文以对参数 Tout为例进行了全局性和

局部性的灵敏度分析对比,结果见表 2。尽管两类分析结果的量级不同,但并不影响对参数灵敏度的分析。 结果表明,局部灵敏度分析存在 3 个明显缺陷,即:一次只能分析一个参数;参数灵敏度依赖于初值选取;其他 参数的不同取值会影响当前参数的灵敏度<sup>[27]</sup>。而全局灵敏度分析在整个参数取值范围上抽样,同时分析所

此外, Morris 方法的全局灵敏度分析可以通过基本效应的标准差表征参数间的相互作用。根据图 3 和图 4 可知,较为灵敏的参数其基本效应的离散程度也较大,受其他参数的影响也较大,灵敏度与基本效应的离散 程度存在一定的相关关系。本文分别对成熟浒苔的生物量、幼体浒苔生物量、内部氮含量、内部磷含量的基本 效应的均值和标准差进行了相关性分析, Pearson 相关系数分别为 0.678、0.808、0.967、0.984, 均具有非常显著 的相关性(P<0.01)。由此可知,灵敏度较大的参数往往和其他参数之间存在较大相关性,这与 Cossarini 等<sup>[28]</sup>的结果一致。

有参数的灵敏度,不存在上述3个缺陷,在复杂性较高的生态模型参数优化中尤为重要。

Table 2 Cor	nparison between global sensit	ivity and local sensitivity a	nalysis, taking $T_{opt}$ as an	example	
	局部灵每	敢度分析	全局灵敏度分析		
	Local sensiti	Local sensitivity analysis		Global sensitivity analysis	
参数取值 Values of the parameters.	对成熟浒苔 生物量的灵敏度	对幼体浒苔 生物量的灵敏度	对成熟浒苔 生物量的灵敏度	对幼体浒苔 生物量的灵敏度	
	Elementary effect on	Elementary effect on	Elementary effect on	Elementary effect on	
	adult biomass	early life stage biomass	adult biomass	early life stage biomass	
$\delta = 10\% T_{opt}$ , $T_{opt} = 22$ °C,	10.7450	1.2191	321.7902	138.1390	
Is = $320 \mu mol E/m^2/s$					
$\delta = 10\% T_{opt}$ , $T_{opt} = 22\%$ , Is = 304 µmol E/m <sup>2</sup> /s	12.5143	1.4409	321.7902	138.1390	
$\delta = 10\% T_{opt}, T_{opt} = 23.1\%$	7.8858	0.9562	321.7902	138.1390	
$1s = 320 \ \mu mol \ E/m^2/s$					

表 2	以 T <sub>opt</sub> 例的局部灵敏	度分析和全局灵敏度分析对比
-----	---------------------------	---------------

#### 4 结论

8

本文构建了浒苔生长模型,并分析了模型参数的全局性灵敏度。结果表明,*T*<sub>opt</sub>非常灵敏,*Is*、*G*<sub>max</sub>、*kqn*、 *V*<sub>maxn</sub>比较灵敏,*µ*<sub>max</sub>、*Reprod\_rate*不灵敏;浒苔生长主要受温度、光照和氮限制。相对于局部灵敏度分析来说, 全局灵敏度分析同时从各个参数的取值范围上分析参数对模型结果的影响,能揭示参数之间相互作用的影 响,结果具有较高的参考性和可靠性。此外,较为灵敏的参数往往和其他参数之间存在较大相关性,其基本效 应的波动范围较大。灵敏度分析是参数优化的前提和基础。由于浒苔生长模型结构复杂,参数优化对观测数 据的数量和优化算法的搜索能力具有很高的要求。对模型参数优化的探索将在本文后续研究中进行。

#### 参考文献(References):

- [1] 高嵩,范士亮,韩秀荣,李艳,王婷,石晓勇.浒苔绿潮与南黄海近岸海域水质的关系.中国环境科学,2014,34(1):213-218.
- [2] Liu D Y, Keesing J K, Xing Q G, Shi P. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China. Marine Pollution Bulletin, 2009, 58(6): 888-895.
- [3] Hu C M. A novel ocean color index to detect floating algae in the global oceans. Remote Sensing of Environment, 2009, 113(10): 2118-2129.
- [4] Pang S J, Liu F, Shan T F, Xu N, Zhang Z H, Gao S Q, Chopin T, Sun S. Tracking the algal origin of the Ulva bloom in the Yellow Sea by a combination of molecular, morphological and physiological analyses. Marine Environmental Research, 2010, 69(4): 207-215.
- [5] Wang J F, Jiang P, Cui Y L, Li N, Wang M Q, Lin H Z, He P M, Qin S. Molecular analysis of green-tide-forming macroalgae in the Yellow Sea. Aquatic Botany, 2010, 93(1): 25-31.
- [6] 李瑞香,吴晓文,韦钦胜,王宗灵,李艳,孙萍.不同营养盐条件下浒苔的生长.海洋科学进展,2009,27(2):211-216.
- [7] Huo Y Z, Hua L, Wu H L, Zhang J H, Cui J J, Huang X W, Yu K F, Shi H H, He P M, Ding D W. Abundance and distribution of *Ulva* microscopic propagules associated with a green tide in the southern coast of the Yellow Sea. Harmful Algae, 2014, 39: 357-364.

- [8] Boyer K E, Fong P. Macroalgal-mediated transfers of water column nitrogen to intertidal sediments and salt marsh plants. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2005, 321(1): 59-69.
- [9] Ren J S, Barr N G, Scheuer K, Schiel D R, Zeldis J. A dynamic growth model of macroalgae: Application in an estuary recovering from treated wastewater and earthquake-driven eutrophication. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2014, 148: 59-69.
- [10] Martins I, Marcotegui A, Marques J C. Impacts of macroalgal spores on the dynamics of adult macroalgae in a eutrophic estuary: High versus low hydrodynamic seasons and long-term simulations for global warming scenarios. Marine Pollution Bulletin, 2008, 56(5): 984-998.
- [11] 徐崇刚, 胡远满, 常禹, 姜艳, 李秀珍, 布仁仓, 贺红士. 生态模型的灵敏度分析. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1056-1062.
- [12] 石洪华, 沈程程, 李芬, 王勇智. 胶州湾生物-物理耦合模型参数灵敏度分析. 生态学报, 2014, 34(1): 41-49.
- [13] Zheng W, Shi H H, Fang G H, Hu L, Peng S T, Zhu M Y. Global sensitivity analysis of a marine ecosystem dynamic model of the Sanggou Bay. Ecological Modelling, 2012, 247: 83-94.
- [14] Martins I, Lopes R J, Lillebø A I, Neto J M, Pardal M A, Ferreira J G, Marques J C. Significant variations in the productivity of green macroalgae in a mesotidal estuary: implications to the nutrient loading of the system and the adjacent coastal area. Marine Pollution Bulletin, 2007, 54(6): 678-690.
- [15] Björnsäter B R, Wheeler P A. Effect of nitrogen and phosphorus supply on growth and tissue composition of Ulva fenestrata and Enteromorpha intestinalis (Ulvales, Chlorophyta). Journal of Phycology, 1990, 26(4): 603-611.
- [16] Martins I, Oliveira J M, Flindt M R, Marques J C. The effect of salinity on the growth rate of the macroalgae Enteromorpha intestinalis (Chlorophyta) in the Mondego estuary (west Portugal). Acta Oecologica, 1999, 20(4): 259-265.
- [17] Martins I, Marques J C. A model for the growth of opportunistic macroalgae (*Enteromorpha sp.*) in tidal estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2002, 55(2): 247-257.
- [18] 吴婷. 营养盐对浒苔生长的影响及浒苔对不同氮源吸收特性的初步研究[D]. 青岛:中国海洋大学, 2013.
- [19] 石洪华,丁德文,郑伟.海岸带复合生态系统评价、模拟与调控关键技术及其应用.北京:海洋出版社, 2012: 278-280.
- [20] Arhonditsis G B, Brett M T. Eutrophication model for lake Washington (USA): Part II -model calibration and system dynamics analysis. Ecological Modelling, 2005, 187(2/3): 179-200.
- [21] Paalme T, Kukk H, Kotta J, Orav H. 'In vitro' and 'in situ' decomposition of nuisance macroalgae *Cladophora glomerata* and *Pilayella littoralis*. Hydrobiologia, 2002, 475-476(1); 469-476.
- [22] 丛珊珊.环境因子对浒苔(Enteromorpha prolifera)生长、生存状态和营养吸收影响实验研究[D]. 青岛:中国海洋大学, 2011.
- [23] Lotze H K, Worm B. Variable and complementary effects of herbivores on different life stages of bloom-forming macroalgae. Marine Ecology Progress Series, 2000, 200: 167-175.
- [24] 陈群芳,何培民,冯子慧,汤文仲,李晓云,张婷,王阳阳,蔡春尔,霍元子,马家海.漂浮绿潮藻浒苔孢子/配子的繁殖过程.中国水产 科学,2011,18(5):1069-1076.
- [25] Saltelli A, Tarantola S, Campolongo F. Sensitivity analysis as an ingredient of modeling. Statistical Science, 2000, 15(4): 377-395.
- [26] Morris D J, Speirs D C, Cameron A I, Heath M R. Global sensitivity analysis of an end-to-end marine ecosystem model of the North Sea: Factors affecting the biomass of fish and benthos. Ecological Modelling, 2014, 273: 251-263.
- [27] 刘少博. 基于生态水文模型的参数估计算法和灵敏度分析算法的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [28] Morris M D. Factorial sampling plans for preliminary computational experiments. Technometrics, 1991, 33(2): 161-174.
- [29] Sobol' I M. Sensitivity estimates for nonlinear mathematical models. Mathematical Modelling and Computational Experiments, 1993, 14(4): 407-414.
- [30] Cossarini G, Solidoro C. Global sensitivity analysis of a trophodynamic model of the Gulf of Trieste. Ecological Modelling, 2008, 212(1/2): 16-27.
- [31] Abreu M H, Pereira R, Buschmann A H, Sousa-Pinto I, Yarish C. Nitrogen uptake responses of *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss under combined and single addition of nitrate and ammonium. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 407(2): 190-199.
- [32] Song W, Peng K Q, Xiao J, Li Y, Wang Z L, Liu X Q, Fu M Z, Fan S L, Zhu M Y, Li R X. Effects of temperature on the germination of green algae micro-propagules in coastal waters of the Subei Shoal, China. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2014, doi:10.1016/j.ecss.2014.08.007.