第 30 卷 第 6 期
1999 年 11 月

海 洋 与 湖 沼
OCEANOLOGIA ET LIMNOLOGIA SINICA

Vol.30 No.6
Nov., 1999

海洋浮游生态系统连续介质动力学模型的建立*

万振文 袁业立

(国家海洋局第一海洋研究所 青岛 266003)

提要 运用质点、连续介质和状态变量等观点来描述海洋浮游生态系统,根据生物生命运动、生化反应、水动力学和物质守恒等基本规律,建立海洋浮游生态系统动力学的模型方程。推广地球流体力学的湍流二阶闭合理论,建立实用的雷诺平均生态系统动力学模型方程及其二阶相关项的闭合模型方程,将生态动力学状态变量的湍扩散参数化。本文还讨论了该模型与通常的 N-P-Z-D模型的关系,提出了其适用范围。

关键词 浮游生态系统 连续介质 动力学模型

学科分类号 Q141

由于生物系统自身的多样性和复杂性以及环境影响因子的瞬变性,传统生态学很难像数学、物理和化学等基础学科那样进行精确的定量化研究。近年来,计算机技术的发展和对生态环境观测资料的积累无疑为定量化研究创造了有利条件,作为定量化研究有力工具的生态动力学模型由此得到很大的发展。描写各种具体过程的模型方程(Evans *et al*, 1985; Eileen, 1988; Cui *et al*, 1997)不断地被提出和运用,这些模型的运用在一定程度上刻划了实际情况,丰富了人们对复杂生态世界中许多现象的认识。然而,由于各模型作者(Bannister, 1974; Kremer *et al*, 1978; Stigebrandt *et al*, 1987; Fasham *et al*, 1990)对生态变量、生态过程乃至于动力学等概念的认识未能达到统一,因而不利于模型的推广应用,同时也不便于充分发挥连续介质力学和场论数学等较为成熟的定量化研究方法的应用。

以海洋浮游生态系统为研究对象,借鉴经典连续介质力学的分析方法,在目前被较为广泛地引用的 D-N-P-Z模型(Changsheng Chen *et al*, 1998[1]; Morten, 1995)的基础上,对相关概念在连续介质动力学观点下进行廓清或重新定义,更充分地考虑水动力的影响,由此建立的生态动力学模型应该能够具有更广泛的适用性。海洋浮游生态系统本身就是以海水这种经典连续介质为载体,浮游动物和浮游植物等生态参量在海水的强烈湍混合作用下通常呈现出较好的稠密性和均匀性,这些特性为连续介质动力学概念的移植及其分析方法的运用提供了可能性。

---

* 国家海洋局青年基金资助项目,98304 号。万振文,男,出生于 1970 年 10 月,博士,Fax:0086-0532-2879562

1) Changsheng Chen, Rubao Ji, 1998. Influence of physical processes on ecosystem in Jiaozhou Bay: a coupled physical and biological model experiment (in press)

收稿日期:1998-12-15,收修改稿日期:1999-06-15

1 连续介质动力学观点下的海洋浮游生态系统

1.1 生物个体的质点模型

在海洋生态系统中，生物个体是千差万别的。首先是物种的差别，这是分类学的研究内容。其次，同种个体之间还存在粒径大小、所处发育期的不同和其它特征量多少之间的差别。如果过分看重这种差别，那么仅仅是分类这项工作就远未结束，更何况准确确定同种个体之间的差别几乎没有现实的可能性。但是，如果在生物个体的其它特征参量的差别可以忽略的前提下，把生物个体看作是只有基本生物量的“点”，这样显然就简单得多。这就是生物个体的质点模型思想。这样的质点是可以分类的。这种分类是按研究者感兴趣的某种特征量的大小来分类，而有别于分类学的分类。同类质点中特征量的大小是其所代表的生物个体的统计平均值。

本文对浮游生态系统中生物个体的质点模型定义为：每一个生物个体都是一个质点，每个质点除了有表示个体含生物量多少的唯一差别之外，而没有其它生物学意义上的差别。比如一个单细胞浮游植物是一个含一定叶绿素 a 的质点，一个浮游动物是一个含一定量有机碳的质点。

1.2 生物群体的连续介质模型

根据以上的质点模型，一个生物群体就是质点的一个集合，那么这样的集合很自然除了有集合元素的个数差别之外，还有各元素含量多少的差别。可以看出，保留群体个数之间的差别，标记一个群体中各个体的空间位置和其所含生物量也不是那么必要。然而，显而易见，完全不考虑个体的空间位置却是不可以的。那么，当生物群体中个体之间的相对运动可以忽略时，把它看作是具有一定空间分布的连续介质是方便的。由此，生物群体的连续介质模型定义为：一个生物群体是一团连续介质，该介质除了有一定生物量密度空间分布的差别之外，并无其它生物学的差别。

1.3 海洋浮游生态系统连续介质动力学的状态变量

基本生物量的空间分布应该是首要的状态变量，包括浮游动物、浮游植物和微生物等。其它的环境影响因子原则上都属于动力因素，是引起基本生物量分布变化的动力。生态动力学研究生物与环境之间的关系，包括环境对生物的影响，也包括生物对环境的影响。温度、光照和水动力是单向影响生物的环境因子，因而不宜作为独立变量。海水中的无机盐和悬浮有机碎屑是生物生长的重要营养环境，同时生物的生命运动过程也对营养环境有显著影响，因此它可以作为辅助变量，起着闭合方程的作用。至于底栖生物和游泳生物以及人类活动等的影响只能作为浮游生态系统的边界约束或者源汇项的分布，而不宜作为独立变量。

尽管生态系统中生物的个体构成、生命运动、生化反应和理化反应的复杂性，然而，如果把要研究区域内的海水整体所弥漫的空间看成一个控制体，那么，除了边界上的物质交换之外，控制体内的物质元素总量是守恒的，虽然元素所构成的具体物质形态可以运动变化。把以上控制体内的元素按几类具体物质形态区分开来，那么复杂的生态运动可以抽象为几类物质形态之间元素量的流动和分布变化。举例说明，海水中的氮元素总量主要包括海水中的可溶性无机氮、可溶性有机氮、构成生物活体物质的有机氮和非生物活体的颗粒态的有机氮，那么控制体中除边界效应之外，这个总量是不变的，虽然各具体物质形

态中的元素量和分布浓度可以变化。综上所述，连续介质动力学观点下的海洋浮游生态系统的状态变量可以定义为一种有代表性的物质元素以某种具体物质形态而存在的浓度分布。比如，浮游植物的生物量可以看作是单位控制体空间中浮游植物活体内有机氮的元素量。

2　海洋浮游生态系统连续介质动力学模型的推导

2.1　状态变量的选取

生态动力学模型状态变量选取通常要根据所研究问题的特征以及观测和取样的方便而确定。这里选取浮游动物 Z、浮游植物 P、无机盐 N 和有机碎屑 D 为状态变量。状态变量 P、Z、N、D 全部为空间浓度分布，它们在空间任意点上的取值(以元素氮为示踪)分别为该点上单位微元体中活体浮游植物体内的有机物(氮)元素量、活体浮游动物体内有机物(氮)元素量、海水中无机物(氮)元素量和有机碎屑中的有机物(氮)元素量。

2.2　概念模型

首先，在任意微元体中考虑以 P 形态存在的元素量(浮游植物生物量)的变化和平衡。P 出入于微元体的界面主要表现为水动力的对流和扩散，分别以算子 $Adv \cdot P$ 和 $Diff \cdot P$ 表示；P 与 Z 之间元素量的变化表现为浮游植物被浮游动物所摄食，以算子 $Grey \cdot Z$ 表示；P 与 D 之间元素量的变化表现为浮游植物死亡，以算子 $Die \cdot P$ 表示；P 与 N 之间元素量的变化表现为浮游植物光合生长，把无机物变换成有机物，以算子 $Grow \cdot P$ 表示，同时，浮游植物的代谢，消耗有机物，以算子 $Meta \cdot P$ 表示。以 $\frac{\partial P}{\partial t}$ 表示单位时间中微元体内 P 形态存在的元素量的变化，那么可得算子表达的平衡方程：

$$\frac{\partial P}{\partial t} = (-Adv + Diff + Grow - Meta - Die) \cdot P - Grey \cdot Z \tag{1}$$

其次，考虑任意微元体中以 Z 形态存在的元素量(即浮游动物生物量)的变化和平衡，Z 的水动力作用分别以算子 $Adv \cdot Z$ 和 $Diff \cdot Z$ 表示；Z 与 P 之间元素量的变化表现为浮游动物摄食浮游植物而生长，以算子 $Grow \cdot Z$ 表示；Z 与 D 之间元素量的变化表现为浮游动物的死亡，以算子 $Die \cdot Z$ 表示；Z 与 N 之间没有直接的元素量的交换。$\frac{\partial Z}{\partial t}$ 表示时间导数，那么可得算子表示的平衡方程：

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = (-Adv + Diff + Grow - Meta - Die) \cdot Z \tag{2}$$

再次，考虑任意微元体中以 N 形态存在的元素量(即海水中无机物)的变化和平衡。N 的水动力作用分别以 $Adv \cdot N$ 和 $Diff \cdot N$ 表示；N 与 P 之间的变化前面已表述过，以 $Grow \cdot P$ 和 $Meta \cdot P$ 表示；N 与 D 之间元素量的变化表现为有机碎屑中的有机物在微生物作用下矿化成无机物，以算子 $Rem \cdot D$ 表示。以 $\frac{\partial N}{\partial t}$ 表示时间导数，则有：

$$\frac{\partial N}{\partial t} = (-Adv + Diff) \cdot N - (Grow - Meta) \cdot P + Rem \cdot D \tag{3}$$

最后，考虑任意微元体中以 D 形态存在的元素量(即有机碎屑)的变化和平衡。D 的

式中，m_{Z_m} 为浮游动物在 0℃时的最大代谢率，γ_Z 是代谢率随温度变化的指数因子。

$$Die \cdot Z = d_Z \frac{Z}{Z+K_Z} \cdot Z \tag{13}$$

式中，d_Z是浮游动物最大自然死亡率，K_Z是半饱和死亡率常数。

$$\mathrm{Sin}K \cdot D = W_S \frac{\partial D}{\partial Z} \tag{14}$$

式中，W_S为有机碎屑的沉降速率。

$$Rem \cdot D = e \cdot D \tag{15}$$

式中，e 为有机碎屑的再矿化率。

假设α_P、α_Z、α_N和α_D分别为 P、Z、N和 D 的分子扩散系数，那么将(5)—(15)式代入(1)—(4)式，并联立，可得方程组：

$$\left\{\begin{aligned}
\frac{\partial P}{\partial t} &= -V_k\frac{\partial P}{\partial x_k} + \frac{\partial}{\partial x_k}\left(\alpha_P\frac{\partial P}{\partial x_k}\right) + \left(g_{P_m} e^{\mu_P T}\frac{N}{N+K_N}\frac{I}{I_0} e^{1-I/I_0}\right. \\
&\quad \left. - m_{P_m} e^{\gamma_P T} - d_P\frac{P}{P+K_P}\right)P - g_{Z_m} e^{\mu_Z T}(1-e^{-\lambda P})Z && \text{(16a)} \\
\frac{\partial Z}{\partial t} &= -V_k\frac{\partial Z}{\partial x_k} + \frac{\partial}{\partial x_k}\left(\alpha_Z\frac{\partial Z}{\partial x_k}\right) + \left[\beta g_{Z_m} e^{\mu_Z T}(1-e^{-\lambda P})\right. \\
&\quad \left. - m_{Z_m} e^{\gamma_Z T} - d_Z\frac{Z}{Z+K_Z}\right] Z && \text{(16b)} \\
\frac{\partial N}{\partial t} &= -V_k\frac{\partial N}{\partial x_k} + \frac{\partial}{\partial x_k}\left(\alpha_N\frac{\partial N}{\partial x_k}\right) + \left(-g_{P_m} e^{\mu_P T}\frac{N}{N+K_N}\frac{I}{I_0} e^{1-I/I_0}\right. \\
&\quad \left. + m_{P_m} e^{\gamma_P T}\right)P + eD && \text{(16c)} \\
\frac{\partial D}{\partial t} &= -V_k\frac{\partial D}{\partial x_k} + \frac{\partial}{\partial x_k}\left(\alpha_P\frac{\partial D}{\partial x_k}\right) + W_S\frac{\partial D}{\partial Z} + d_P\frac{P}{P+K_P}P + \left[d_Z\frac{Z}{Z+K_Z}\right. \\
&\quad \left. + (1-\beta) g_{Z_m} e^{\mu_Z T}(1-e^{-\lambda P}) + m_{Z_m} e^{\gamma_Z T}\right] Z - eD && \text{(16d)}
\end{aligned}\right.$$

2.4 模型方程的湍流二阶闭合的设想

从以上推导过程可以看出，模型方程中 P、Z、N、D、V_K、T实质是指状态变量的瞬时值，众所周知，海洋中的流体运动是典型的湍流运动，因而，仅有瞬时值的方程是不方便于实用的。为此，对方程(16)中状态变量全部以湍流时均量和脉动量之和的形式代入，如$P=\bar{P}+P'$。为了书写方便，对方程中部分项仍采用算子形式，其定义仍为式(7)—(15)。由此，可以得到分别由平均量表示的方程：

$$
\left\{
\begin{aligned}
\frac{\partial \bar{P}}{\partial t} &= -\overline{V_K}\frac{\partial \bar{P}}{\partial x_K} + \frac{\partial}{\partial x_K}\left(\alpha_P \frac{\partial \bar{P}}{\partial x_k}\right) - \frac{\partial \langle V_K P \rangle}{\partial x_K} \\
&\quad + (Grow - Meta - Die) \cdot \bar{P} - Grey \cdot \bar{Z} \\
\frac{\partial \bar{Z}}{\partial t} &= -\overline{V_K}\frac{\partial \bar{Z}}{\partial x_K} + \frac{\partial}{\partial x_K}\left(\alpha_Z \frac{\partial \bar{Z}}{\partial x_k}\right) - \frac{\partial \langle V_K Z \rangle}{\partial x_K} \\
&\quad + (Grow - Meta - Die) \cdot \bar{Z} \\
\frac{\partial \bar{N}}{\partial t} &= -\overline{V_K}\frac{\partial \bar{N}}{\partial x_K} + \frac{\partial}{\partial x_K}\left(\alpha_N \frac{\partial \bar{N}}{\partial x_k}\right) - \frac{\partial \langle V_K N \rangle}{\partial x_K} \\
&\quad + (-Grow + Meta) \cdot \bar{P} - e\bar{D} \\
\frac{\partial \bar{D}}{\partial t} &= -\overline{V_K}\frac{\partial \bar{D}}{\partial x_K} + \frac{\partial}{\partial x_K}\left(\alpha_D \frac{\partial \bar{D}}{\partial x_k}\right) - \frac{\partial \langle V_K D \rangle}{\partial x_K} + W_S \frac{\partial \bar{D}}{\partial t} \\
&\quad + (Die + Grey - Grow + Meta) \cdot \bar{Z} - e\bar{D}
\end{aligned}
\right.
\tag{17}
$$

式中，上标“－”表示湍流平均值，以下为了书写方便，湍流平均值的符号中省略上标“－”。以上算子实际是非线性算子，但表达算子的代数式总不可避免地具有一定的主观任意性，也即所选的表达式总是近似地代表实际的生理和生化过程，因而在对其作雷诺平均时把非线性算子作拟线性处理。

为了进一步建立实用的方程，把坐标系 $O\text{–}x_1x_2x_3$ 变换到 $O\text{–}xyz$，$x = x_1$ 代表东经，$y = x_2$ 代表北纬，$z = x_3$ 代表垂直于海平面向上。在中小尺度下，$O\text{–}xyz$ 仍然可以是正交直角坐标系。此时，流速分量 $U = v_1$，$V = v_2$，$W = v_3$。沿用普遍接受的地球流体力学问题的边界层近似，即海流的运动可以看作是流体的边界层运动，垂向变化梯度大。因此，对于垂向湍流扩散采用二阶闭合方法(Mellor, *et al*, 1982)，定义如下形参函数：

$$
\left\{
\begin{aligned}
&-\langle WX \rangle = V_{MX}\frac{\partial X}{\partial Z} \\
&V_{MX} = l_q S_X, \ (X = P, Z, N, P)
\end{aligned}
\right.
\tag{18}
$$

式中，V_{MX} 代表 V_{MP}、V_{MZ}、V_{MN}、V_{MD}，分别为 P、Z、N、D 的垂向湍扩散形参函数。l 为湍流长度尺度，$\frac{1}{2}q^2$ 为湍动能(Mellor, 1973)。S_X 代表 S_P、S_Z、S_N、S_D，为派生无量纲形参函数，它们的取值可以参考湍流普朗特数 S_H(Mellor *et al*, 1982)的推导方法，通过湍流二阶闭合模型方程给出(这一部分的具体过程，限于本文的篇幅，作者拟另文发表)。边界层运动中水平湍扩散引用 Smagorinsky 公式，为此，定义如下形参函数：

$$
\left\{
\begin{aligned}
&-\langle VX \rangle = H_{MX}\frac{\partial X}{\partial x}, \ -\langle VX \rangle = H_{MX}\frac{\partial X}{\partial y} \\
&H_{MX} = C_X \Delta x \Delta y \frac{1}{2} |\nabla \vec{V} + (\nabla \vec{V})^T|, \ (X = P, Z, N, D)
\end{aligned}
\right.
\tag{19}
$$

式中，H_{MX} 代表 H_{MP}、H_{MZ}、H_{MN}、H_{MD} 分别为 P、Z、N、D 的水平扩散形参函数，C_X 代表 C_P、C_Z、C_N、C_D，为无量纲常数，要通过实验或预估校正的方法来确定。Δx、Δy 为水平数值网格间

距，$\vec{V}$为流速矢量，∇为拉普拉斯算子，$\nabla\vec{V}$为速度梯度张量，$(\nabla\vec{V})^T$为速度梯度的转置张量，$\|$为张量模。至此，把方程(17)变换成 O–xyz 坐标系下，并代入式(18)和(19)，并考虑湍扩散远大于分子粘性扩散，因而忽略分子扩散，可得：

$$\begin{cases} \dfrac{\partial P}{\partial t} = -Adv \cdot P + \left[\dfrac{\partial}{\partial x}\left(H_{MP}\dfrac{\partial P}{\partial x}\right) + \dfrac{\partial}{\partial y}\left(H_{MP}\dfrac{\partial P}{\partial y}\right) + \dfrac{\partial}{\partial z}\left(V_{MP}\dfrac{\partial P}{\partial z}\right)\right] \\ \qquad + (Grow - Meta - Die)\cdot P - Grey \cdot Z \\ \dfrac{\partial Z}{\partial t} = -Adv \cdot Z + \left[\dfrac{\partial}{\partial x}\left(H_{MZ}\dfrac{\partial Z}{\partial x}\right) + \dfrac{\partial}{\partial y}\left(H_{MZ}\dfrac{\partial Z}{\partial y}\right) + \dfrac{\partial}{\partial z}\left(V_{MZ}\dfrac{\partial Z}{\partial z}\right)\right] \\ \qquad + (Grow - Meta - Die)\cdot Z \\ \dfrac{\partial N}{\partial t} = -Adv \cdot N + \left[\dfrac{\partial}{\partial x}\left(H_{MN}\dfrac{\partial N}{\partial x}\right) + \dfrac{\partial}{\partial y}\left(H_{MN}\dfrac{\partial N}{\partial y}\right) + \dfrac{\partial}{\partial z}\left(V_{MN}\dfrac{\partial N}{\partial z}\right)\right] \\ \qquad - (Grow - Meta)\cdot P + eD \\ \dfrac{\partial D}{\partial t} = -Adv \cdot D + \left[\dfrac{\partial}{\partial x}\left(H_{MD}\dfrac{\partial D}{\partial x}\right) + \dfrac{\partial}{\partial y}\left(H_{MD}\dfrac{\partial D}{\partial y}\right) + \dfrac{\partial}{\partial z}\left(V_{MD}\dfrac{\partial D}{\partial z}\right)\right] + W_S\dfrac{\partial D}{\partial Z} \\ \qquad + Die \cdot P + (Die + Grey + Grow + Meta)\cdot Z - eD \end{cases} \tag{20}$$

3 讨论与结论

从方程(18)、(19)和(20)作为本文所最终给出的海洋浮游生态系统动力学模型的具体形式来看，该模型除了由湍流二阶闭合理论给出湍扩散之外，与通常的 N–P–Z–D模型并没有其它方面在本质上的不同。然而，从建立模型过程的思想方法来说，本文是对生态动力学的一般问题给出连续介质观点的数学物理提法。同时，模型指出其算子表达式并不是唯一的，因而具有更大的灵活性和概括性。充分地考虑了水动力的作用和影响，模型具有适应较大空间尺度问题的优点。模型在生物学和水动力学方面都有较多的待定参数，这是该模型需要进一步发展和完善之处。值得一提的是，作者已把该模型应用到胶州湾浮游生态系统的年变化模拟中，取得了令人满意的初步结果(万振文等，1999)[1)]。

作者认为，本文有以下两点值得指出：

(1) 对生态动力学问题给出连续介质力学观点的数学物理提法，从而建立海洋浮游生态系统动力学模型；

(2) 把湍流二阶闭合的理论和方法推广运用到描述湍流对生态动力学状态变量的扩散作用的研究中。

参 考 文 献

Bannister T T, 1974. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. Limnol Oceanogr, 19:1—12

Carpenter E J, Guillard R L, 1971. Intraspecific differences in nitrate half-saturation constants for three species of marine phytoplankton. Ecology, 52:183—185

Cui Maochang, Wang Rong, Hu Dunxin, 1997. Simple ecosystem model of the central part of the East China Sea in spring. J Ocean Liminol, 15(1):80—87

1) 万振文，袁业立，1999．海洋浮游生态系统连续介质模型的应用．海洋与湖沼(待刊)

Eileen E Hofmann, 1988. Plankton dynamics on the outer southeastern V. S. continental shelf. Part III: A coupled physical-biological model. J Mar Res, 46:919—946

Eppley R W, 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish Bull, 70:1 063—1 085

Evans G T, Parslow J S, 1985. A model of annual plankton cycles. Biol Oceanogr, 3:327—347

Fasham M J, Ducklow H W, Mckelvie S M, 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. J Mar Res, 48:591—639

Kremer J N, Nixon S W, 1978. A Coastal Marine Ecosystem. Berlin, Heidelberg and New York: Springerverlag, 1—211

Mellor G L, 1973. Analytic prediction of the propertion of stratified planetary surface layers. J Atmos Sci, 30:1 061—1 069

Mellor G L, Tetsuji Yamada, 1982. Development of a turbulence closure model for geophysical fluid problems. Reviews Geophysics and Space Physics, 20(4):851—875

Morten D Skogen, 1995. Modelling the primary production in the North Sea using a coupled three-dimensional physical-chemical-biological ocean model. Estuar Coast Shelf Sci, 41:545—565

Steele J H, 1962. Environmental control of photosynthsis in the sea. Limnol Oceanogr, 7:137—150

Stigebrandt A, Wulff F, 1987. A model for the dynamics of nutrients and oxygen in the Baltic proper. J Mar Res, 45:729—759

DEVELOPING A CONTINUOUS MEDIUM DYNAMICS MODEL FOR OCEAN PLANKTON ECOSYSTEM

WAN Zhen-wen, YUAN Ye-li

(*First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao*, 266003)

Abstract Many ecosystem dynamics models have been given in these decades, but none was derived according to a few basic hypothesizes by logically reasoning. This paper instructively treated organism individuals as particles and organism colonies as continuous medium, divided complex ecosystems as a few variables, and regarded diverse ecological movement as processes that different substance forms of common trace element converted each other. A conceptual dynamics model for ocean plankton ecosystem, where items were expressed by math operators, was developed according to basic rules in organism movement, biochemistry reaction, hydrodynamics and mass conservation. The way to express math operators was discussed, then the conceptual model was rewritten as the math model on the premise that some common expressions of items in the models given by other authors were dependable. The idea of turbulent 2-order closure in geophysical fluid was put forward to evaluate diffusion parameter as exactly as possible. This paper tentatively gave ecosystem dynamics model by logically reasoning, and it bridged complex ecosystem with conventional view of people in fields of physics and math.

Key words Ocean plankton ecosystem Continuous medium Dynamics model

Subject classification number Q141