

太湖蓝藻生长特征的非线性动力学分析

周婕¹ 曾诚² 王玲玲³

(1. 河海大学环境科学与工程学院, 南京 210098; 2. 香港理工大学土木及结构工程学系, 红磡;
3. 河海大学水利水电工程学院, 南京 210098)

摘要:基于 Michaelis-Menten 方程, 利用非线性动力学理论对太湖淡水藻类生长特性进行了研究。通过数值模拟, 研究了磷对藻类生长的影响, 发现一定的初始磷浓度范围内, 初始磷浓度越大, 藻类生物量峰值越大且达到峰值浓度的时间越短; 藻类生物量最大值受最初现存量影响, 首次达到峰值浓度的时间随最初现存量增加而提前, 再次达到峰值浓度的时间和最初现存量多少并无关联; 藻类死亡率改变, 系统性质发生改变, 表现在磷浓度和藻类生物量随时间改变历程及最终的稳定状态不同等方面。由此得出结论: 藻类生长过程存在稳定状态, 且该状态和系统初值无关, 当系统参数发生改变时, 稳定状态随之改变。

关键词:非线性; 藻类; 水华; 分岔

中图分类号: Q718.1⁺1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2009)05-0931-06

藻类是湖泊系统中生产力的重要贡献者, 但有毒藻类的爆发性生长会对生态系统产生巨大危害。藻类通过食物链将毒性传递给浮游动物、贝类、鱼类等, 藻毒素会对饮用水造成污染进而危害人类健康。

藻类生长具有暴发性和周期性的特点, 所以研究其生长特性需用数学模型解释其内在的动力学机理。研究表明^[1], 水华暴发具有非线性特征。关于非线性现象的研究, 一直都是一热点问题。1939 年, Fleming^[2]首次从浮游动物对浮游植物的捕食关系入手, 采用常微分方程模拟了浮游植物生物量随时间变化规律。此后, 很多研究者^[3-7]相继给出多种浮游植物-浮游动物的二元关系模型。从 Monod 及 Michaelis-Menten 营养状态方程出发的模型应用十分广泛^[8-15]。Dent C L, et al.^[16]研究表明, 非线性模型可以描述生态系统的多稳态现象, 更能反映生命机理。Gregor F, et al.^[17]建立了氮、叶绿素、浮游动物的微分方程, 讨论了 Hopf 分岔特性, 指出简单的非线性模型能够很好地反映系统的循环、平衡和消失现象。Wang H L, et al.^[18]建立了两种藻类、浮游动物的非线性模型, 分析了其稳定性和分岔。但这些研究针对的是海洋藻类, 淡水藻类的研究可参考这些方法。本文从常参数模型入手, 以太湖蓝

藻为研究对象, 采用非线性动力学方法研究了淡水蓝藻生长的动力学特性。

1 模型方程

本文是太湖蓝藻暴发成因分析研究的一部分, 大量的太湖蓝藻研究结果表明, 藻类生长的主要限制性营养盐是磷, 故本文只考虑磷的影响。采用 Michaelis-Menten 方程描述营养物限制。模型方程如下:

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = P_r - \rho A - \rho_p P \\ \frac{dA}{dt} = \mu_{\max} \frac{P}{K_p + P} A - (r + l) A \end{cases} \quad (1)$$

式中: P 为磷的浓度 (mg/L); A 为藻类生物量 (mg/L); P_r 为磷入湖量初值 (mg/L · d); ρ 为藻类对磷的摄食率 (/d); ρ_p 为磷的流失率 (/d); μ_{\max} 为藻类最大比生长率 (/d); K_p 为半饱和常数 (mg/L); r 为死亡率 (/d); l 为沉降率 (/d)。

2 模型稳定性分析

令方程 1 的两式右边为零, 两式联立求得平衡点:

收稿日期: 2008-10-30; 修订日期: 2009-01-19

基金项目: 国家科技支撑计划资助 (2008BAB29B09); 国家自然科学基金项目 (50779028); 江苏省“青蓝工程”资助

作者简介: 周婕 (1981—), 女, 江苏宿迁人; 博士研究生; 主要从事湖泊富营养化及环境水力学方面研究

通讯作者: 周婕, E-mail: zhoujie@hhu.edu.cn

$$P_1^* = \frac{P_r}{p}, A_1^* = 0; P_2^* = \frac{r+l}{\mu_{\max} - r - l} K_p,$$

$$A_2^* = \frac{P_r}{p} - \frac{r+l}{\mu_{\max} - r - l} \frac{K_p}{p}$$

为研究两个平衡点的局部稳定性,进行坐标变换。令: $u = P - P^*, v = A - A^*$,坐标变换以后的方程:

$$\frac{du}{dt} = P_r - p(A^* + v) - p(P^* + u)$$

$$\frac{dv}{dt} = \mu_{\max} \frac{P^* + u}{K_p + (P^* + u)} (A^* + v) - (r + l)(A^* + v)$$

方程(1)的两个方程分别对 p 对 A 求导得到:

$$\text{Jacobin} = \begin{bmatrix} -p & -p \\ \frac{A^* \mu_{\max} K_p}{(K_p + P^*)^2} & \frac{\mu_{\max} P^*}{K_p + P^*} - (r + l) \end{bmatrix} \quad (2)$$

把 P_1^*, A_1^* 代入(2)式:

$$\text{Jacobin} = \begin{bmatrix} -p & -p \\ 0 & \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r} - (r + l) \end{bmatrix}$$

Jacobin的特征值 $\lambda_{1,2} = -p, \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r} - (r + l)$ 。

根据稳定性理论可知:当 $r + l > \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r}$ 时,两个特征根都为负值,所以该平衡点是稳定的节点。

当 $r + l < \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r}$ 时,该平衡点是不稳定鞍点^[19]。

把 P_2^*, A_2^* 代入(2)式:

$$\text{Jacobin} = \begin{bmatrix} -p & -p \\ \frac{(\mu_{\max} - r - l) [P_r(\mu_{\max} - r - l) - p K_p (r + l)]}{\mu_{\max} K_p} & 0 \end{bmatrix}$$

Jacobin 的特征值 $\lambda_{1,2} = -p \pm \sqrt{\frac{P_r(\mu_{\max} - r - l)^2 - p K_p (r + l)(\mu_{\max} - r - l)}{\mu_{\max} K_p}}$ 。根

据稳定性理论可知:当 $r + l < \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r}$ 时,两个特征根都为负值,所以该平衡点是稳定的节点。反之, $r + l > \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r}$ 时不稳定。选取 $r + l$ 为分岔参数,当

$r + l$ 通过点 $\frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r}$ 时,系统会发生跨临界分岔^[11],利用 matlab 做出分岔图。

图 1 中的虚线部分表示 A 的不稳定解,实线表示稳定的解。从图 1 可见,由于特征值实部不可能为零,无法出现纯虚根,所以相轨迹不会出现极限环。而当 $\frac{P_r(\mu_{\max} - r - l)^2 - p K_p (r + l)(\mu_{\max} - r - l)}{4 \mu_{\max} K_p} < 0$ 时,特征值出现虚部。解曲线会在相平面上旋转靠近第二平衡点 (P_2^*, A_2^*) 。

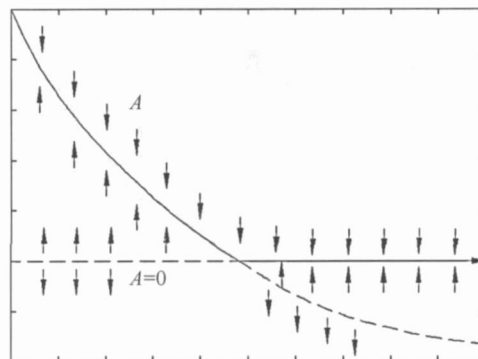


图 1 以 $r+l$ 为分岔参数藻类浓度分岔图

Fig. 1 Bifurcation of concentration of algae with the parameter $r+l$

3 数值仿真

参考有关太湖数值模拟的文献进行参数取值(表 1)。

表 1 参数意义及取值

Tab. 1 The meanings and value of the parameters

符号 Symbol	意义 Meaning	取值 Value
磷初值		
P_r	Initial value of phosphorus	0.0029mg/(L · d)
藻类对磷的摄食率		
p	Rate of predated phosphorus	0.005 /d
磷的流失率		
p	Loss rate of phosphorus	0.01 /d
藻类最大比生长率		
μ_{\max}	maximum growth rate	1.27 /d
吸收磷的半饱和常数		
K_p	half-saturation constant for phosphorus uptake	0.35mg/L
藻类死亡率		
r	Mortality of algal	0.17 /d
藻类沉降率		
l	Settling velocities of algal	0.013 /d

浮游植物浓度的初值取 0.05mg/L,根据《湖泊富营养化调查规范》^[20],选择三种初始磷浓度进行

模拟: 0.005 mg/L、0.01 mg/L、0.1 mg/L, 分别代表贫营养、中营养、富营养三种状态, 时间步长取 0.05d, 画出时间历程图 (图 2)。

从图 2 可以看出, 初始磷浓度的增加对藻类增殖有促进作用, 随着初始磷浓度的不同, 藻类达到峰值浓度的时间有所不同, 这与朱亮^[21]实验研究得到的初始磷浓度不同时叶绿素浓度达到最大的时间即开始进入衰亡期的时间不同的结论一致。钟远等^[22]在太湖梅梁湾进行的现场围隔试验也表明加磷促进了藻类增殖, 加快了水华暴发。初始磷浓度越大, 达到峰值浓度的时间越短, 即藻类生长率越大, 这与文献^[23-25]中当初始磷浓度不同时, 藻类增长速率随营养盐浓度升高而增大的结论一致。但初始磷浓度不同, 增殖速度的增幅不同, 初始磷浓度由 0.005 mg/L 增加到 0.01 mg/L 时藻类增殖速度并不快, 而初始磷浓度为 0.1 mg/L 时, 很快达到最大生物量。很多研究发现, 磷浓度存在一适宜藻类生长的浓度范围, 同样是铜绿微囊藻生长的室内模拟实验, 易文利^[24]研究发现使藻类生物量增加较快的

总磷浓度区间为: 0.02—0.2 mg/L, 而陈明曦^[26]的研究结果为: P 浓度在 0.14—0.62 mg/L 时, 铜绿微囊藻繁殖增长较快。尽管两人实验获得的浓度区间不同, 结合本文数值研究, 得到如下结论: 磷对藻类生长的影响表现之一是存在一使其增殖速度较快的初始磷浓度区间。此外, 初始磷浓度对藻类生物量峰值有影响, 虽然初始磷浓度取 0.005 mg/L 和 0.01 mg/L 时, 藻类生物量峰值没有太大变化, 但当初始浓度为 0.1 mg/L 时, 峰值有了较大提高。郑朔方等^[27]通过实验研究初始磷浓度对铜绿微囊藻生长最大现存量的影响时发现初始磷浓度在 0.05—0.5 mg/L 范围内时, 铜绿微囊藻生长最大现存量与磷的初始浓度之间存在较好相关性, 当初始磷浓度高于 0.5 mg/L 时, 与铜绿微囊藻生长最大现存量之间的相关性消失。这说明在一定的初始磷浓度范围内, 初始磷浓度越大, 藻类生物量峰值越大。以上研究表明初始磷浓度对藻类生长的影响体现在藻类达到峰值浓度的时间、增殖速度、最大现存量等方面。

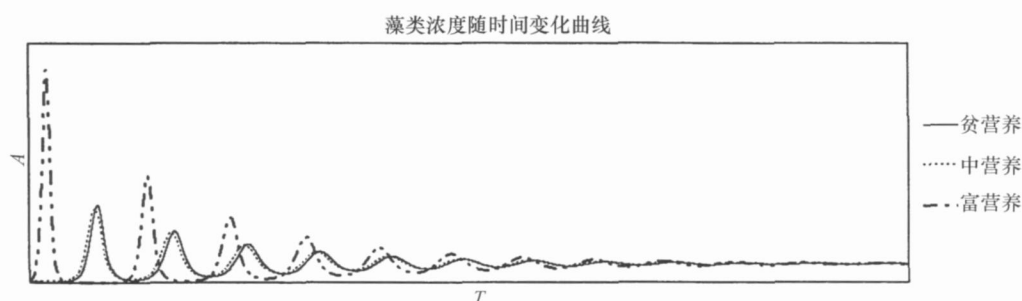


图 2 藻类浓度随时间变化曲线

Fig. 2 Time series of concentration of algae

但是, 不管初始磷浓度如何变化, 藻类生物量最终都稳定于同一水平。这一点也可以从相轨迹图 (图 3) 看出: 三种初始磷浓度下, 藻类生物量在足够长的时间内逐渐减少最终趋于同一稳定状态。

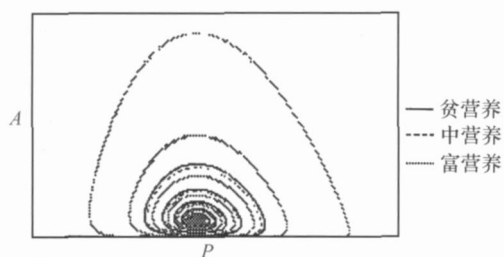


图 3 相轨迹图

Fig. 3 Phase space of concentration of algae

选取初始磷浓度为 0.2mg/L, 藻类生物量初始值分别为 0.05、0.5、1.5、4.0、8.0 mg/L, 分别代表极贫营养、贫营养、贫中营养、中营养、富营养^[28]五种状态, 研究磷浓度充足时, 藻类生物量初始值不同时的生长情况 (图 4)。

从图 4 可以看出, 随着藻类生物量初始值增加, 生长期的峰值浓度随之增加, 除了第一次达到峰值的时间和该初始值有关, 即初值越大则越快达到峰值浓度, 之后达到峰值浓度的时间长短和藻类生物量初值大小无关。在足够长的时间后, 五种情况下藻类生物量最终都稳定于同一状态。表明藻类生物量最大值受最初现存量影响, 首次达到峰值浓度的时间随最初现存量增加而提前, 再次达到峰值浓度的时间和最初现存量多少并无关联。从相轨迹图

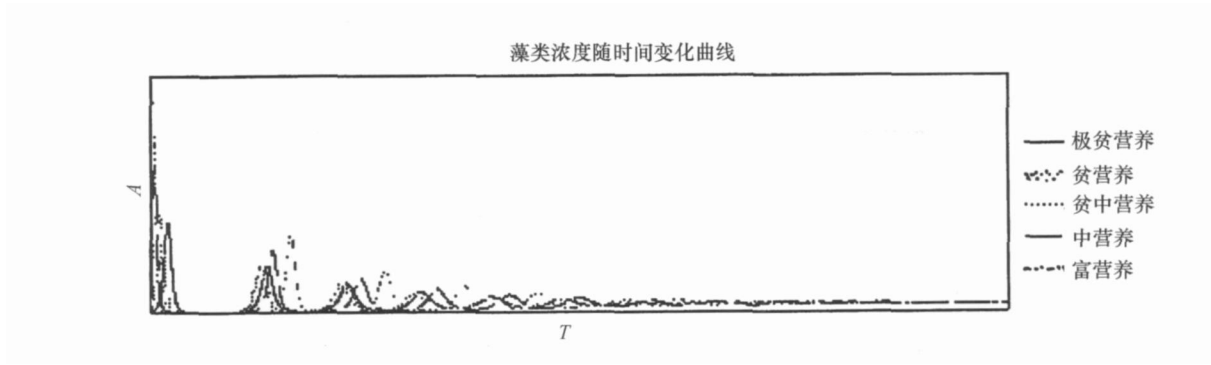


图 4 藻类浓度随时间变化曲线图
Fig. 4 Time series of concentration of algae

(图 5)可以看出不管初值为多少,最终都趋于同一稳定状态。

根据以上的非线性动力学模型分析并进行数值模拟,得到如下结论:不管系统最初状态如何,只要系统性质不变,即参数取值不变,系统最终都趋于同一稳定状态。

再做如下模拟,藻类死亡率取 0.17、0.5、0.58 时,其他参数不变,初始藻类生物量取 0.05mg/L,初始磷浓度取 0.01mg/L(图 6—8)。

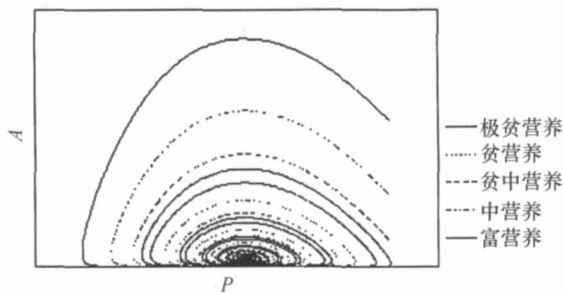


图 5 相轨迹图
Fig. 5 Phase space of concentration of algae

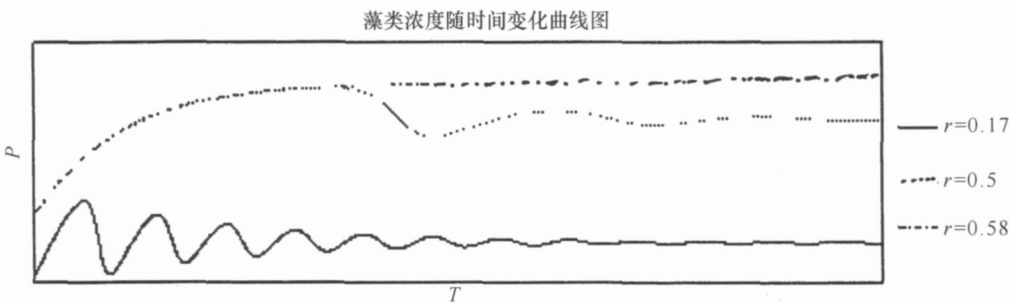


图 6 磷浓度随时间变化曲线图
Fig. 6 Time series of concentration of phosphorus

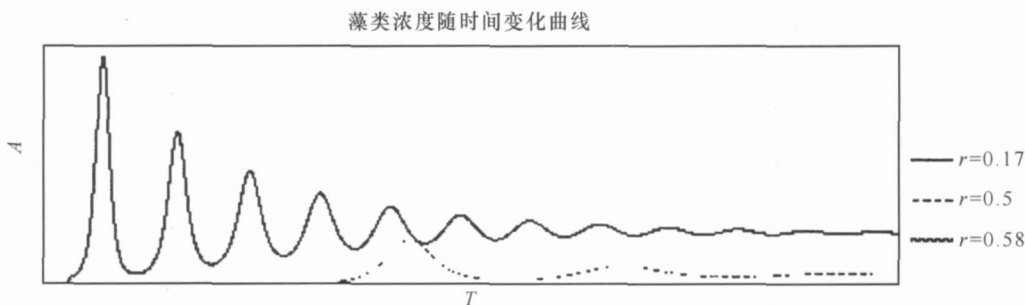


图 7 藻类浓度随时间变化曲线图
Fig. 7 Time series of concentration of algae

从图 6—8 可见,随着藻类死亡率的改变,系统性质发生了改变,表现在磷浓度和藻类生物量随时间改变历程及最终的稳定状态不同等方面。随着藻类死亡率的增大,藻类生物量很快稳定在一个较低的数值上,而磷浓度则稳定在较高的数值上,且死亡率越大,藻类生物量出现峰值的次数越少。当死亡率

率取为 0.58 时,满足 $r + l > \frac{\mu_{\max} P_r}{p K_p + P_r}$,系统发生分

岔,根据模拟结果,此时藻类浓度很快为 0,即藻类消失,这显然与实际不符,这种状态是不可能稳定存在的,即稍有扰动系统状态将发生改变。由此可见,藻类死亡率较高时有利于减少水华暴发次数和规模,但对生态系统而言,则不利于生态系统的平衡和稳定。

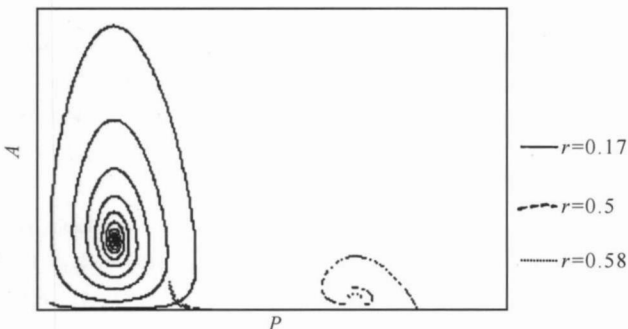


图 8 相轨迹图

Fig. 8 Phase space of concentration of algae

结合初始磷浓度改变和初始藻类生物量改变的研究可知,在封闭系统中,藻类生物量和磷浓度呈周期性变化,当生物量超过一特定值时,水华暴发,此后生物量经历先减少、再增加、再减少的循环过程,直至达到一平衡状态,而此平衡态和初始磷浓度、初始藻类生物量无关,只和系统性质有关,即和反映系统性质的参数取值有关。尽管实际的生态系统远不止营养盐—藻类这样简单的二元关系,而且也非封闭系统,但本文的研究展示了系统内部动力学关系最终将导致系统从无序发展为有序、从不稳定发展为稳定的特征,如何创造条件改变系统性质使这种发展加速,更快更好地构建稳定的生态系统是值得进一步探讨的问题。

4 结 论

水华暴发可以看作是一种系统失稳和突变现象,利用现代非线性分岔和混沌理论可以解释这类现象。本文应用非线性理论对藻类生长进行了初步研究,建立了磷和藻类生长的非线性关系,在此基础

上对模型方程可能的分岔行为进行了分析和讨论,初步研究了营养盐对藻类生长的影响,研究发现藻类最终的稳定浓度和初始条件无关,只和系统性质即系统参数有关,因此如何创造条件改变系统性质以构建稳定的生态系统是值得进一步探讨的问题。

参考文献:

- [1] Recknagel F, French M, Harkonen P, et al. Artificial neural network approach for modelling and prediction of algal blooms [J]. *Ecological Modelling*, 1997, **96**: 11—28
- [2] Fleming R H. The control of diatom populations by grazing [J]. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1939, **14**: 210—227
- [3] Segel L A, Jackson J L. Dissipative structure: an explanation and an ecological example [J]. *J. Theor. Biol.*, 1972, **37**: 545—559
- [4] Dubois D. A model of patchiness for prey-predator plankton populations [J]. *Ecol. Model.*, 1975, **1**: 67—80
- [5] Levin S A, Segel L A. Hypothesis for origin of planktonic patchiness [J]. *Nature*, 1976, **259** (5545): 659
- [6] Vinogradov M E, Menshutkin V V. The modeling of open sea ecosystems [A]. In: John Wiley & Sons. Ideas and observations on progress in the study of the sea [C]. The sea, Volume 10, The Global Coastal Ocean 1997
- [7] Minura M, Murray J D. On a diffusive prey-predator model which exhibits patchiness [J]. *J. Theor. Biol.*, 1978, **75**: 249—262
- [8] Steele J H, Henderson E W. A simple plankton model [J]. *Am. Nat.*, 1981, **117**: 676—691
- [9] Steele J H, Henderson E W. The role of predation in plankton models [J]. *J. Plankton Res.*, 1992, **14**: 157—172
- [10] Steele J H, Henderson E W. A simple model for plankton patchiness [J]. *J. Plankton Res.*, 1992, **14**: 1397—1403
- [11] Scheffer M. Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model [J]. *Oikos*, 1991, **62**: 271—282
- [12] Scheffer M. Ecology of shallow lakes [M]. New York: Springer-Verlag, LLC. 2004
- [13] Malchow H. Spatio-temporal pattern formation in nonlinear non-equilibrium plankton dynamics [J]. *Proc. R. Soc.*, 1993, **251**: 103—109
- [14] Truscott J E, Brindley J. Ocean plankton populations as excitable media [J]. *Bull. Math. Biol.*, 1994, **56**: 981—998
- [15] Truscott J E, Brindley J. Equilibria, stability and excitability in a general class of plankton population models [J]. *Philos. Trans. R. Soc. (London Ser. A)*, 1994, **347**: 703—718
- [16] Dent C L, Cumming G S, Carpenter S R. Multiple states in river and lake ecosystems [J]. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 2002, **357** (1421): 635—645
- [17] Fussmann G F, Ellner S P, Shertzer K W, et al. Crossing the Hopf bifurcation in a live predator-prey system [J]. *Science*, 2000, **290**: 1358—1360

- [18] Wang H L, Feng J F, Shen F, *et al* Stability and bifurcation behaviors analysis in a nonlinear harmful algal dynamical model [J]. *Applied Mathematics and Mechanics* (English Edition), 2005, **26**(6): 729—734
- [19] Cao J F, Han C Z, Fang Y W. Theory of nonlinear system with application [M]. Xi'an: Press of Xi'an Jiaotong University, 2006, 30 [曹建福, 韩崇昭, 方洋旺. 非线性系统理论及应用. 西安: 西安交通大学出版社. 2006, 30]
- [20] Jin X C, Tu Q Y. Investigate criterion of lake Eutrophication [M]. Beijing: Environmental Sciences Press of China, 1990, 300 [金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 北京: 中国环境科学出版社. 1990, 300]
- [21] Zhu L. Effects of Different P Concentration, Nitrogen Sources and Aeration Patterns on Growth of Algae in Freshwaters [D]. Thesis for Master of Science. Chongqing University, Chongqing, 2007 [朱亮. 不同磷浓度、氮源和曝气方式对淡水藻类生长的影响. 硕士学位论文, 重庆大学, 重庆. 2007]
- [22] Zhong Y, Jin X C, Sun L, *et al* Influence of phosphorus and environmental factors on algae growth and algal community structures in Taihu Lake [J]. *Urban Environment & Urban Ecology*, 2005, **18**(6): 32—36 [钟远, 金相灿, 孙凌, 等. 磷及环境因子对太湖梅梁湾藻类生长及其群落影响. 城市环境与城市生态, 2005, **18**(6): 32—36]
- [23] Yan R R, Pang Y, Wang K, *et al* Dynamics of microcystis aeruginosa and scene desmus obliquus in culture systems with different phosphorus concentration [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2008, **17**(2): 301—305 [颜润润, 逢勇, 王珂, 等. 不同磷条件下接种配比对两种淡水藻生长的影响. 长江流域资源与环境, 2008, **17**(2): 301—305]
- [24] Yi W L. The Influence of Nutrient on *M. aeruginosa* Growth in Simulative Equipment of Experiment [D]. Thesis for Master of Science Northwest A & F University, Yangling, 2005 [易文利. 不同营养盐对铜绿微囊藻生长的室内模拟研究. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 杨凌. 2005]
- [25] Hu Z X, Xu N, Li A F, *et al* Effects of different N: P ratios on the growth of *pseudonitzschia pungens*, *prorocentrum donghaiense* and *phaeocystis globosa* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, **32**(4): 482—487 [胡章喜, 徐宁, 李爱芬, 等. 氮磷比率对3种典型赤潮藻生长的影响. 水生生物学报, 2008, **32**(4): 482—487]
- [26] Chen M X. Simulation of the Mechanism of Blue-green Algal Bloom Formation and Disappearing [D]. Thesis for Master of Science China Three Gorges University, Yichang, 2007 [陈明曦. 蓝藻水华生消机制室内模拟试验研究. 硕士学位论文, 三峡大学, 宜昌. 2007]
- [27] Zheng S F, Yang S W, Jin X C. Dynamic studies on the effect of nutrients on the growth of *Microcystis aeruginosa* [J]. *Environmental Science*, 2005, **26**(2): 152—156 [郑朔方, 杨苏文, 金相灿. 铜绿微囊藻生长的营养动力学. 环境科学, 2005, **26**(2): 152—156]
- [28] Kuang Q J, Ma P M, Hu Z Y, *et al* Study on the evaluation and treatment of lake eutrophication by means of algae biology [J]. *Journal of Safety and Environment*, 2005, **5**(2): 87—91 [况琪军, 马沛明, 胡征宇, 等. 湖泊富营养化的藻类生物学评价与治理研究进展. 安全与环境学报, 2005, **5**(2): 87—91]

STUDY ON CHARACTERISTIC OF ALGAE GROWTH IN TAILAKE BASED ON NONLINEAR DYNAMIC ANALYSIS

ZHOU Jie¹, ZENG Cheng² and WANG Ling-Ling³

(1. College of Environmental Science and Engineering, Hehai University, Nanjing 210098;

2. The Hong Kong Polytechnic University, Dept. of Civil and Structural Engineering, Hong Kong, Kowloon;

3. College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, Hehai University, Nanjing 210098)

Abstract: Based on the equation of Michaelis-Menten, the theory of nonlinear system was used to study the characteristic of freshwater algae in Tai Lake. Numerical study was used to research the effects of phosphorus on the growth of algae. It was found that within determinate initial value of phosphorus, the more the initial value of concentration of phosphorus, the more the biomass of algae and the sooner it reached the peak value. Via numerical study, we also found that the more the standing crop biomass, the sooner it reached the first peak value, but the time reached the peak value again was independent of the standing crop biomass. When the mortality of algal was changed, the character of the system was changed too, because the variation of concentration of phosphorus and the biomass of algae with time and the final stable state of those were changed. The conclusion was that there was a stable state while the growth of algal, the state was independent of the initial value of the system, but it was changed when the parameter of the system changed.

Key words: Nonlinear; Algae; Algal bloom; Bifurcation