

综 述

湖泊生态系统稳态转换驱动因子 判定方法研究进展

赵磊¹, 刘永², 李玉照², 朱翔¹, 邹锐¹, 宋迪¹

(1. 云南省环境科学研究院, 云南省高原湖泊流域污染过程与管理重点实验室, 昆明 650034;

2. 北京大学环境科学与工程学院, 水沙科学教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要:湖泊生态系统会在长期的人为胁迫和短期的强扰动下发生稳态转换, 灾变性稳态转换将会导致湖泊水环境在短时间内急剧恶化, 进而延缓和加大治理的进程及成本。探求浅水湖泊稳态转换驱动因子是科学合理确定湖泊管理策略的关键所在, 现有的驱动因子判定方法主要有实验观测、统计分析和模型模拟。实验观测缺乏对生态系统整体的判断, 仅采用观测数据并不能得出导致稳态转换确切的原因和效应; 统计分析难以对未来作出预警; 模型模拟可有效规避上述2种方法存在的问题, 特别是机理模型是今后分析稳态转换的主要方法。有必要加强统计分析 with 模型模拟的结合、生态模型与传统水质水动力模型耦合等方面的研究工作。

关键词: 湖泊生态系统; 稳态转换; 驱动因子

中图分类号: Q141 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2017)01-0001-09

富营养化是湖泊生态系统稳态转换的典型现象 (Scheffer, 1993); 湖泊富营养化过程可以归结为湖泊生态系统在长期的人为胁迫和短期的强扰动下由清水稳态转换为浊水稳态, 生态系统结构与功能发生了根本性变化。关于稳态转换的概念有所不同 (Holling, 1973; May, 1977; Carpenter, 2003; Collie et al, 2004)。尽管表述有所不同, 但研究者对生态系统稳态转换内涵的认知基本一致, 主要为: (1) 稳态转换是在短时间内发生的, 具有突然性和难以预知性; (2) 系统的结构与功能发生明显变化, 存在多稳态现象; (3) 转换后生成另外一种稳态, 并且该稳态能够长期保持具有稳定性; (4) 具有非线性、多阈值、多稳态以及修复过程中的迟滞效应等特征。湖泊生态系统稳态转换的驱动因子可分为外部驱动和内部驱动两种类型, 其中外部驱动包括外源性氮磷负荷、气候变化、风浪、湖泊水位等因子; 内部驱动包括鱼类、水生植物等因子 (Scheffer et al, 1993)。理解湖泊生态系统稳态转换的首要问题是明确稳态转换发生的胁迫因素和驱动机制。

湖泊生态系统稳态转换为学者提供了一个分析诊断湖泊水环境问题的独特视角, 最为吸引人的是

湖泊对外来胁迫和内部驱动响应尽管是非线性的, 但似乎客观存在一定的灾变点和恢复点 (阈值), 研究者可以依据湖泊过去的状况对未来的发展作出预测预警、为扭转湖泊水环境恶化作出判定; 这既是现实的需求, 也是回答稳态转换的关键科学问题。长期以来, 很多学者一直在寻求科学合理的方法达到上述目的, Carpenter 等 (2011) 在 Science 上发表了“稳态转换的早期预警: 一个完整生态系统的实验”论文, 证实了某些统计指标能够指示湖泊生态系统食物链改变所引起的稳态转换; 归纳起来, 主要包括实验观测、统计分析和模型模拟。

1 实验观测

实验观测是揭示湖泊生态系统稳态转换过程、驱动力、阈值和迟滞现象的重要手段, 正是在大量实验及观测数据的基础上, 研究者才能够发现湖泊生态系统稳态转换现象、发展更符合实际情况的模型以及提出有针对性的控制措施。归纳起来, 针对湖泊生态系统稳态转换的实验观测主要有2类, 即特定湖泊的长时间序列观测数据分析、大范围样本实验观测。

1.1 长时间观测数据分析

长时间观测数据分析是研究湖泊生态系统稳态转换的最常用方法, 一般是根据观测数据结合统计方法, 分析稳态转换的存在性、营养盐阈值、稳态转换前后湖泊生态系统结构组成的变化以及推断引起

收稿日期: 2016-05-23

基金项目: 国家自然科学基金 (No. 41301599)。

作者简介: 赵磊, 1978年生, 男, 高级工程师, 主要从事湖泊污染治理研究。E-mail: zlzny@163.com

通信作者: 朱翔。E-mail: zx@yies.org.cn

稳态转换的主要驱动因子 (Van den Berg et al, 1999; Hargeby et al, 2007; Carpenter & Lathrop, 2007; Kamenir et al, 2008; Boll et al, 2012)。由于连续观测数据往往缺乏一些关键指标,例如大型水生植物、浮游动物以及鱼类等生态组分的组成结构等,研究者也在尝试采用遥感技术分析水生植物覆盖度变化和藻华变化等 (Yacob, 2006);利用沉积物硅藻记录和稳定同位素反演生态系统的变化过程等 (Boll et al, 2012)。

1.2 大范围样本实验观测

由于收集长时间序列数据较为困难,并且针对单个或有限几个湖泊的时间序列分析存在结果是否具有普遍的共性、湖泊的湖沼学特征是否会对结果

有所影响等问题 (Zimmer et al, 2009),研究者常用“空间取代时间”的方法,即大样本的湖泊调查和共性分析来揭示湖泊生态系统稳态转换机理;此类研究多集中于欧洲和美国,我国的相关研究集中于长江中下游湖泊群,表 1 列出了部分调查。此类调查在湖泊选择与调查因子上具有一些共性,值得借鉴,具体包括:①调查的湖泊富营养化程度、营养盐水平应具有明显的差异,能够涵盖贫营养到重富营养水平;②调查的因子应包括在湖沼学上具有明显生态指示意义的指标,包括 TN、TP、Chl-a、透明度等理化指标,水生植物、浮游动物、鱼类等生物指标。当为了特定目的时,也可增加鱼类、无脊椎动物、附着植物等生物指标。

表 1 部分大样本观测案例

Tab. 1 Cases of lake survey based on large samples

序号	湖泊数量/个	观测年限	营养指标	湖泊面积	湖泊水深/m	生物与理化指标	参考文献
1	17	1	TP:0.035 – 0.249 mg/L Chl-a:4 – 45 μg/L	0.7 – 14.7 hm ²	<3.5	无脊椎动物、水生植物、附着植物; SBR、TP、硝态氮、溶解性硅、Chl-a、pH、电导度	Jones & Sayer, 2003
2	319	16	TP:0.001 – 1.04 mg/L TN:0.043 – 3.79 mg/L Chl-a:1 – 241 μg/L	1 – 19808 hm ²	3.1	水生植物、附着植物; SBR、TP、TN、硝态氮、溶解性硅、Chl-a、pH、电导度、色度、透明度	Bachmann, et al, 2002
3	35	16	TP:0.004 – 0.513 mg/L	0.03 – 3555 km ²	0.7 – 177	水生植物、附着植物、浮游动物、鱼类; SBR、TP、TN、DIN、Chl-a、pH、电导度、色度、透明度	Jeppesen et al, 2005
4	14	1	TP:0.005 – 0.35 mg/L TN:0.022 – 4.56 mg/L Chl-a:2.3 – 184 μg/L	3.3 – 309 km ²	1.3 – 25.7	水生植物; TP、TN、Chl-a、透明度、COD _{Mn} 、浊度	常锋毅, 2009
5	8	1	TP:0.001 – 0.2 mg/L TN:0.7 – 2.8 mg/L Chl-a:9 – 230 μg/L	0.23 – 270 km ²	0.8 – 2.8	浮游植物、水生植物、附着植物、浮游动物; SBR、TP、TN、DIN、Chl-a、pH、电导度、色度、透明度	Zingel et al, 2006
6	72	2	TP:0.011 – 0.595 mg/L TN:0.45 – 6 mg/L Chl-a:1 – 242 μg/L	0.02 – 0.5km ²	0.5 – 7.5	水生植物、鱼类; TP、TN、Chl-a	Zimmer, 2009
7	83	3	TP:0.02 – 9.14 mg/L TN:0.1 – 25.8 mg/L Chl-a:0.6 – 2889 μg/L	0.09 – 2.53 km ²	0.5 – 4.5	浮游植物、水生植物、浮游动物、鱼类; TP、TN、Chl-a、pH、透明度	Kosten, 2009
8	148	1	TP:0.015 – 0.73 mg/L TDN:0.6 – 3.5 mg/L Chl-a:0.9 – 343 μg/L	0.02 – 0.5 km ²	0.3 – 1.9	水生植物覆盖度; TP、TDP、TDN、硝态氮、Chl-a、Mn、S、氯离子、DOC、pH、电导度、色度、透明度	Bayley & Prather, 2003

通过这些调查,研究者应用实例验证了一些重要的结论和共性的认识,例如不同稳态下湖泊生态系统主导物种以及氮磷营养水平、清水稳态与浊水稳态下蓝藻爆发与水生植物生长的氮磷阈值。尽管实验观测能够通过对已发生的稳态转换或特定条件下的操控湖泊的分析,得出具有重要意义的结论;然而实验观测无法对可能发生的进一步变化作出判定、预测和预警,并且实验观测和历史数据大多是针对特定的指标或特定的生物种群,缺乏对生态系统

整体的判断,难以建立起流域 – 湖泊 – 生态系统结构的定量响应,仅采用观测数据并不能得出确切的、导致稳态转换的原因和效应 (Havens & Aumen, 2000)。

2 统计分析

利用统计分析来揭示长时间序列监测数据的规律,并借以判断或者预警稳态转换现象的发生是目前常用的方法。统计分析主要是将稳态转换看作时

间序列上的突变,从而将其视为向量自我回归过程中的变化点加以分析。目前对阈值判定的常用统计方法主要有:①方差或标准偏差的增加;②偏度突变;③条件异方差;④干扰后的恢复速率;⑤自相关性增强(Van Nes et al, 2003; Qian et al, 2003; Schröder et al, 2005; Solow et al, 2005)。采用统计分析方法的优点是长时间序列统计量会在稳态转换发生前出现异常现象,而这些变量显著差异的观测并不需要掌握湖泊生态系统的复杂动态机制和过程。然而,湖泊生态系统在稳态转换前后将会发生系统结构上的根本变化,并且系统的恢复往往并非沿着预期发展,基于历史数据的统计分析方法难以对未来作出预警。

3 模型模拟

稳态转换领域中,为确定诱导稳态转换发生的外界因子,最有效的方法就是采用湖泊生态模型进行模拟。在湖泊生态模型的发展历程中,关注的焦点在于富营养化问题,因此早期乃至现在的绝大多数模型是针对湖泊藻类进行模拟,而对引起湖泊生态系统稳态转换的一些因素及其反馈关系进行了简化处理或者基本没有考虑(Mooij et al, 2010);例如水生植物、浮游动物、鱼类、透明度等。由于湖泊生态系统稳态转换过程中涉及到系统结构的变化,理论上来讲,准确的模拟预测湖泊生态系统稳态转换需要对绝大多数的生态过程,特别是水生植物-鱼类-浮游动物-附着植物-藻类等生物过程以及氮磷循环-光照-沉积物等物理化学过程有深入的了解并进行模拟,然而截至目前,还没有一个模型能够描述湖泊生态系统的所有过程(刘永等, 2005)。整合现有的模型以期能够模拟湖泊生态系统的绝大多数过程,而不是重复性构建模型或简单地应用模型,也许是湖泊生态模型发展的方向(Mooij et al, 2010)。出于以上原因,本文将对湖泊生态模型进行归纳,而限于湖泊生态系统稳态转换模型。

有学者将生态模型分为 5 类(Jørgensen, 2008; Mooij et al, 2010):静态模型(static model)、简单动力学模型(minimal dynamic model)、复杂动力学模型(complex dynamic model)、结构动力学模型(structural dynamic model)、个体模型(individual-based model)。

3.1 静态模型

静态模型主要为营养盐平衡模型,此类模型首先由 Vollenweider (1975) 提出,模型描述了湖泊总磷

含量的变化与总磷输入、输出以及沉降损失的关系,模型中的关键参数是沉降速率和滞留时间。经过多年发展,研究者对模型结构做了一些改进(Imboden & Gachter, 1978; Canfield & Bachmann, 1981);卢小燕(2003)总结了此类模型的 3 个重要发展历程:(1)结合了湖泊热分层以及湖泊上下层之间的营养物质交换;(2)建立了湖泊中水和底泥间的磷交换关系;(3)用米氏动力学代替一级动力学描述营养物和生物量浓度作为时间和深度的连续函数。

目前,此类模型仍然得到应用,主要是通过统计得到可靠的湖泊特征参数,模拟计算湖体营养盐浓度、叶绿素 a 含量、透明度等指标与营养盐输入、湖泊特征之间(例如湖泊深度、滞留时间等)的关系,得到诸如负荷削减率、富营养化的氮磷负荷阈值等湖泊环境管理有用的信息(卢小燕, 2003; Carpenter & Lathrop, 2008; Mooij et al, 2010);但此类模型同时也存在无法克服的弱点:(1)模型无法给出系统随时间变化的动力学过程;(2)无法对未来作出预警;(3)只能给出平均状况的评估(Jørgensen, 2008)。因此,只有当数据充足,并且有充分的证据证明静态模型能够准确描述湖泊生态系统(Jørgensen, 2008);或者在给出风险评估的情况下(Carpenter & Lathrop, 2008),此类模型的结果才可靠。

3.2 复杂动力学模型

复杂动力学模型是目前在湖泊环境管理、决策方面应用最为广泛的类型。此类模型以能量守恒、物质守恒和动量守恒为基础,其共性的核心模拟过程包括营养物质(N、P、C、Si、O 等)循环、藻类的生长消亡、沉积物,部分模型嵌合了水动力过程、生态过程(如水生植物、鱼类、浮游动物、底栖动物、鸟类)、沉积物再悬浮过程。

3.2.1 EFDC 环境流体力学代码(EFDC)最早由 Hamrick 在 1988 年研发完成(Hamrick, 1992),最初仅为水动力模拟,1995 年耦合了水质与沉积物模拟模块(Park, 1995)。模型的控制方程是一组联立的偏微分方程,包括多种水动力过程、21 个状态变量的水质与富营养化模型以及 27 个状态变量的底泥地球化学动力模型;其中 EFDC 的富营养化模型是以碳(C)为基础,以碳表征 4 种类型的藻类,3 种有机碳变量代表碳源 BOD 的化学基础。有机碳、氮和磷可以根据其活性分为 3 类:惰性颗粒态、不稳定颗粒态和不稳定溶解态。水质模型的动力学过程包括沉积物-水界面的物质交换过程以及沉积物需氧量

的变化等。EFDC 的应用对象非常广泛,包括海湾、湖泊、水库、河流、湿地等。作为一个环境管理的工具,EFDC 模型在国际上得到了广泛应用,主要应用于蓝藻对营养盐输入的响应以及总量控制、海湾的盐度分布、水库泥沙淤积评估、环境工程评估、沉积物再悬浮模拟等(Park et al, 2005; Zou et al, 2006; Zou et al, 2008; Liu & Huang, 2009; Gong & Shen, 2011; Zhao et al, 2012)。

该模型关注的核心是藻类,其优势在于综合考虑了水动力、沉积物再悬浮的地球化学过程模拟;此外,模型具有较强的灵活性,可以根据需要,用于零维、一维、二维和三维水环境模拟,但模型基本没有考虑水生植物、附着植物、鱼类等水生生态因素,当用于模拟发生明显物种结构变化的生态系统稳态转换过程时,需要对模型进行改进。

3.2.2 CE-QUAL-W2 此模型是由美国陆军工程兵团开发的高级水动力水质模型(CE-QUAL-W2)(Cole & Wells, 2011);最初的模型是由 Edinger & Buchak(1975)开发的被称作 LARM(立面水库模型)的模型。水质算法的加入与模型的改进导致了 CE-QUAL-W2 模型的诞生。该模型是一个用 FORTRAN 语言编码的二维、纵直两向水动力与迁移模型。模型的水质模块包含 27 个状态变量:无机悬浮颗粒、氮、磷、有机物质、藻类、水生植物、浮游动物、附着植物、溶解性铁等;此外,也可以根据需要采用零阶或一阶衰变速率(或者沉降)对保守物质、污染物、细菌等进行模拟。模型可以对多种水工构筑物进行模拟,包括闸、堰、泵等。

与 EFDC 类似,CE-QUAL-W2 在湖泊、河流、水库的水环境管理方面得到了广泛应用,特别是在总量控制、水库调度运行等方面。然而,模型是基于横向平均的二维模型,沉积物以及水生植物考虑的较为简单,这些不足使得模型在应用方面有一些限制,例如难以应用于湖面宽阔的湖泊、浅水湖泊以及需要非常精细模拟的环境工程评估等方面。

3.2.3 PCLake 此模型主要用于模拟浅水湖泊生态系统清水草型与浊水藻型稳态转换,重点回答以下问题:湖泊稳态转换的营养盐阈值、稳态转换的关键过程、湖泊生态系统富营养化以及修复过程的历时等(Janse, 2005)。

模型仅用于模拟无热力学分层的浅水湖泊,将湖泊水体与表层沉积物(0~10 cm)作为整体考虑,湖体进行完全混合的零维处理,没有考虑水动力过程。模型包含了营养盐循环过程、藻类生长消亡过

程、水生植物生长消亡过程以及食物链,其中食物链主要考虑了浮游动物、鱼类,采用干物质重量、营养盐含量(N、P、Si)表征各种生物因子。模型中水柱与沉积物之间通过无机物质、藻类、生物残体的沉降与营养盐释放建立联系;此外,水生植物的覆盖率直接影响沉积物的稳定性和营养盐释放速率。模型包括 17 个状态变量:无机物质、生物残体、无机营养盐、3 种藻类、水生植物、浮游动物、3 种鱼类等。模型采用灵活的方式处理状态变量,特别是水生植物和鱼类,例如水生植物可选择沉水植物、漂浮植物等。

3.2.4 CAEDYM CAEDYM (computational aquatic ecosystem dynamics model) 是由 University of Western Australia 的 CWR (centre for water research) 开发的水生态动力学模型,综合考虑了悬浮颗粒、溶解氧、有机和无机营养盐(C、N、P、Si)、7 种藻类、细菌、5 种浮游动物、高等水生生物(包括鱼类、大型藻类、底栖大型无脊椎动物、蚌类、大型水生植物)、病原体、地球化学指标(包括离子、pH、氧化还原电位、重金属);CAEDYM 可方便地与一些水动力学模型进行结合(Hipsey et al, 2008),如动态水库模型(DYRESM)和河口、湖泊及海湾模型(ELCOM)。总体来说,模型能够灵活地根据研究对象特征以及需要处理的问题选择相应的变量进行模拟。

3.2.5 AQUATOX 此模型主要用于模拟化学物质(包括营养物质和有机物质)的迁移转化及其对水生生态系统的影响。与其它模型不同的是,AQUATOX 不仅仅模拟藻类、大型水生植物以及高等水生动物的生长、消亡、沉积以及分解过程,同时也模拟有机物质在生物体的吸收、累积以及生态毒性。模型中含有很多美国湖泊的参数和经验公式,可以方便调用,不足在于应用到中国的湖泊时需要重新进行参数和经验公式修正。

3.2.6 ECOPATH 此模型基于物质与能量平衡描述物质与能量在生态系统食物网流动过程,模型利用营养动力学原理直接构造生态系统结构,基于不同物种的生物组划分确定生物量、生产量/生物量、消耗量/生物量、营养级和生态营养转换效率等重要生态学参数。模型需要的数据相对较少,可以方便地了解能量在生态系统中的转移过程,深入研究生态系统的特征和变化。ECOPATH 对水生生物的分类比较详细,要求输入不同物种之间量化的捕食与被捕食关系,因此适合于应用在水生生物研究开展得比较充分的湖泊。

3.3 简单动力学模型

简单动力学模型也称为策略模型 (Strategic models) (Levins, 1966) 或概念模型 (Conceptual models) (Grimm, 1994)。与静态模型的区别在于该模型包含了时间的变化, 含有 1 个或者几个常微分方程 (Van Nes & Scheffer, 2005), 集中解决系统的某个特定问题。

简单动力学模型一般是针对难以直观解释的生态系统某个现象用数学模型进行探讨 (Van Nes & Scheffer, 2005; Mooij et al, 2010), 从而验证某些假设, 得出在生态学上具有价值的一些结论。事实上, 正如 Grimm (1999) 指出, 通过简单动力学模型能够加深对生态系统的认识, 但这种认识是在个体层面的而不是系统层面。正是由于以上原因, 简单动力学模型更多是应用于基础理论研究方面, 而很少用于环境管理的应用方面。该模型一般是基于逻辑斯蒂增长模型、多种群竞争的 Lotka-Volterra 模型。由于生态系统的复杂性, 目前多采用多种群竞争的 Lotka-Volterra 模型, 利用几个联立常微分方程对导致某种现象的具有相互作用关系的生态系统核心过程进行模拟。

由于湖泊生态系统稳态转换具有多因素驱动、多阈值、突然性以及物种结构变化的复杂特征, 传统的复杂动力学模型由于缺乏对生态系统细节的描述或者涉及的过程过于庞杂、参数众多而难以模拟湖泊生态系统稳态转换 (Van Nes & Scheffer, 2005)。出于以上原因, 以 Scheffer 为代表的研究者采用简单动力学模型研究探讨稳态转换的驱动因素、机制以及阈值, 例如: 探讨人类活动影响下浅水湖泊藻类突发性爆发过程 (Motomi, 2007); 基于不确定性分析的富营养化磷负荷阈值 (Carpenter, 2008); 湖泊生态系统清水 - 浊水状态周期性变化机制 (Van Nes, 2007); 浅水湖泊不同物种 (如藻类与水生植物, 漂浮植物与沉水植物) 的竞争关系 (Scheffer, 2003)。

3.4 结构动力学模型

结构动力学模型是为了解决传统模型的固有缺陷应运而生的, 一是传统模型的参数是固定不变的, 但与生态系统的环境因子、物种组成、生态结构总是随着时间而发生变化的特性不适宜; 二是传统模型参数众多且存在较大的不确定性, 率定难度极大 (Zhang et al, 2011)。结构动力学模型采用目标函数和连续变化的参数反映生态系统内部结构的变化以及外部因素的响应, 在目标函数的约束下, 使得一

些重要参数例如藻类生长速率能够随着季节等外部条件、系统内部物种组成等内部条件的变化而变化, 参数能够更加真实的反映实际情况 (Zhang et al, 2004)。Exergy 是目前生态模型中应用最广的目标函数, 该函数可表示为生态系统在热平衡状态熵 (S_{eq}) 与非热平衡状态熵 (S) 的差值, 它表征着系统的稳定能力 (Jørgensen et al, 2002)。对湖泊生态系统而言, 系统总是在尽力保持其稳定性最大, 反映在模型上就是在参数选取时, 要尽可能地使 Exergy 达到最大 (刘永等, 2005)。

3.5 个体模型

个体模型是生态模型中一个重要的分支, 最早出现在 20 世纪 70 年代, Huston 等 (1988) 提出了发展个体模型的 2 个理由——个体的遗传独特性及个体有其特定的位置且有局部的相互作用; 该观点被广泛接受, 个体模型的概念及其在发展生态学理论上的作用得到认可。

常见的复杂动力学模型实质为状态变量模型, 此类模型并不描述个体的实际特性 (如物种的重量、高度、年龄等), 而是采用具有代表性的指标对个体行为进行描述, 例如生物体的碳含量、生物量等。正是由于传统状态变量模型的局限性, 而在生态学上希望了解个体行为如何决定系统特征 (Kaiser, 1979)。个体模型是针对单个物种或者具有类似性质物种集合的模拟, 模型最终目的是通过对个体的模拟回答物种相互作用下种群层面的变化特征 (Grimm, 1999); 同时回答单个或多个物种之间对光、营养物质等物理化学因子的相互竞争作用以及物种与物理、化学因子之间的相互反馈作用。

就湖泊生态系统而言, 个体模型经过多年发展, 在水生植物、鱼类种群模拟方面取得了较大进展, 从单个物种模拟发展至多个物种的集成与竞争模拟 (DeAngelis et al, 1979; Scheffer et al, 1993; Clark et al, 1997a; 1997b; Calado et al, 2000; Best et al, 2001; van Nes et al, 2002; van Nes et al, 2003)。以下重点介绍目前应用较为广泛和成功的水生植物模拟个体模型 (Charisma) 和鱼类模拟个体模型 (PISCATOR)。

Charisma 采用个体集合 (super-individual) 的方式对单个或多个物种进行模拟。模型在空间上将湖泊分为网格进行模拟, 每个网格可指定物种并且物种的种子可以在网格之间传播。模型模拟水生植物与外界因素相互反馈作用下的季节性生长消亡过程, 外界因素主要包括光、温度、鸟类捕食、风浪、bi-

carbonate;其中光照的模拟较为详尽,涉及到湖泊水位、浊度、辐射以及水生植物的遮阴作用。模型假设水生植物的生长从种子或块茎开始,指定年内的某个时间开始生长。水生植物的生长速率取决于光合作用、呼吸作用和死亡速率,光合作用是水生植物生物量增加唯一作用机制,光合速率取决于光照强度、温度、碳和水生植物最高点与水体表面的高度,采用 Monod 方程计算光合速率;水生植物死亡主要考虑风浪、鱼类捕食、植物密度过高时的相互竞争、季节性死亡 4 个因素。

鱼类种群模拟的难点在于鱼类生长过程中其功能生态位、捕食习惯等在发生变化;此外,鱼类是湖泊生态系统中的顶级群落,与系统中的其它物种存在复杂相互关系和下行效应(top-down effect)。PISCATOR 采用个体集合(super-individual)的方式对单个或多个物种进行模拟。模型模拟的组分为鱼类、捕鱼活动、食鱼性鸟类、浮游动物、底栖动物;浮游动物和底栖动物是鱼类的食物,模型缺省设置下包含 8 种鱼类物种、3 种捕鱼方式(刺网、围网、袋网),也可以根据需要增加鱼类物种数量。

4 研究展望

现有的湖泊生态系统稳态转换驱动因子判定方法均存在不足,实验观测缺乏对生态系统整体性的把握,难以得出确切的导致稳态转换的原因;统计分析难以对未来作出预警;模型模拟能够较好的规避上述问题,但现有的生态模型也存在局限性。因此,今后仍将在以下几个方面加强研究。

(1)结合统计分析与模型模拟深入剖析湖泊生态系统关键过程。统计分析能够有效剖析实验观测或者模拟结果隐藏的信息,为充分剖析模型模拟结果的非线性特征以及不确定性所揭示的稳态转换信号,应加强统计分析与模型模拟的结合;

(2)环境管理中浅水湖泊负荷-水质响应关系的深入与扩展。浅水湖泊稳态转换所导致的湖泊水环境非线性变化使得传统的以负荷-水质响应为基础的环境管理已无法满足需求,需要从浅水湖泊生态系统结构的层次了解导致稳态转换发生的驱动因子,并定量描述驱动因子-生态系统结构变化-负荷-水质的定量响应关系;

(3)生态模型与传统水质水动力模型的耦合。机理性数值模型能够在一定程度上再现稳态转换的关键过程并作出预警。但现有的机理性数值模型也存在局限性,如传统的水质水动力模型缺少或者过

于简化生态过程,难以描述稳态转换过程中复杂的反馈机制;而传统的对生态组分考虑较为全面的生态模型大多在空间上将湖泊作为整体考虑,空间分辨率较低,且没有考虑湖泊的水动力过程。为充分表达湖泊生态系统稳态转换过程,有必要耦合水质水动力模型与生态模型,有效剖析湖泊生态系统的内部结构、物质循环过程以及水动力特征,更好地为环境保护服务。

参考文献

- 常锋毅,2009. 浅水湖泊生态系统的草-藻型稳态特征与稳态转换研究[D]. 武汉:中国科学院水生生物研究所.
- 刘永,郭怀诚,范英英,等,2005. 湖泊生态系统动力学模型研究进展[J]. 应用生态学报, 16(6):1169-1175.
- 卢小燕,徐福留,詹巍,等,2003. 湖泊富营养化模型的研究现状与发展趋势[J]. 水科学进展, 14(6):792-798.
- Bachmann R W, Horsburgh C A, Hoyer M V, et al, 2002. Relations between Trophic State Indicators and Plant Biomass in Florida Lakes[J]. Hydrobiologia, 470(1/3):219-234.
- Bayley S E, Prather C M, 2003. DO Wetland Lakes Exhibit Alternative Stable States? Submersed Aquatic Vegetation and Chlorophyll II in Western Boreal Shallow Lakes[J]. Limnology and Oceanography, 48(6):2335-2345.
- Best E P H, Buzzelli C P, Bartell S M, et al, 2001. Modelling Submersed Macrophyte Growth in Relation to Underwater Light Climate: Modeling Approaches and Application Potential[J]. Hydrobiologia, 444(1/3):43-70.
- Best E P H, 1981. A Preliminary Model for Growth of Ceratophyllum Demersum L[J]. VerhInt Ver Theor Angew Limnol, 21:1484-1491.
- Boll T, Johansson L S, Lauridsen T L, et al, 2012. Changes in Benthic Macroinvertebrate Abundance and Lake Isotope(C, N) Signals following Biomanipulation: an 18-year Study in Shallow Lake Vaeng, Denmark[J]. Hydrobiologia, 686(1):135-145.
- Canfield D E, Bachmann R W, 1981. Prediction of Total Phosphorus Concentrations, Chlorophyll a, and Secchi Depths in Natural and Artificial Lakes[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38(4):414-423.
- Carpenter S R, Lathrop R C, 2008. Probabilistic Estimate of a Threshold for Eutrophication[J]. Ecosystems, 11(4):601-613.
- Carpenter S R, 2003. Regime Shifts in Lake Ecosystems: Pattern and Variation[A]. Volume 15 in the Excellence in Ecology Series [C]. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.

- Carpenter S R, Cole J J, Pace M L, et al, 2011. Early Warnings of Regime Shifts: a Whole-Ecosystem Experiment[J]. *Science*, 332:1079 – 1082.
- Clark M E, Rose K A, 1997. Factors Affecting Competitive Dominance of Rainbow Trout over Brook Trout in Southern Appalachian Streams: Implications of an Individual-based Model[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 126(1):1 – 20.
- Clark M E, Rose K A, 1997. Individual-based Model of a Stream-Resident Rainbow Trout and Brook Char: Model Description, Corroboration, and Effects of Sympatry and Spawning Season Duration [J]. *Ecological Modelling*, 94(2/3):157 – 175.
- Cole T M, Wells S A, 2011. “CE-QUAL-W2”: A Two-Dimensional, Laterally averaged, Hydrodynamic and Water Quality Model, Version 3.7[R]. Department of Civil and Environmental Engineering, Portland State University, Portland, OR.
- Collie J S, Richardson K, Steele J H, 2004. Regime Shifts: Can Ecological Theory Illuminate the Mechanisms? [J]. *Progress in Oceanography*, 60(2/4):281 – 302.
- DeAngelis D L, Cox D C, Coutant C C, 1980. Cannibalism and Size Dispersal in Young-of-the-year Largemouth Bass: Experiments and Model[J]. *Ecological Modelling*, 8(8):133 – 148.
- Edinger J E, Buchak E M, 1975. A Hydrodynamic, Two-Dimensional Reservoir Model: the Computational Basis[R]. Prepared for US Army Engineer division, Ohio River, Cincinnati, Ohio.
- Gong W, Shen J, 2011. The Response of Salt Intrusion to Changes in River Discharge and Tidal Mixing during the Dry Season in the Modaomen Estuary, China[J]. *Continental Shelf Research*, 31(7/8):769 – 788.
- Grimm V, 1994. Mathematical Models and Understanding in Ecology[J]. *Ecological Modelling*, 94:641 – 651.
- Grimm V, 1999. Ten Years of Individual-Based Modelling in Ecology: what have we learned and what could we learn in the future? [J]. *Ecological Modelling*, 115:129 – 148.
- Hamrick J M, 1992. A Three-Dimensional Environmental Fluid Dynamics Computer Code: Theoretical and Computational Aspect[R]. The college of William and Mary, Virginia Institute of Marine Science, Special Report 317.
- Hargeby A, Blindow I, Andersson G, 2007. Long-Term Patterns of Shifts between Clear and Turbid States in Lake Kränkejön and Lake Tåkern[J]. *Ecosystems*, 10(1):29 – 36.
- Havens K E, Aumen N G, 2000. Hypothesis-Driven Experimental Research Is Necessary for Natural Resource Management[J]. *Environmental Management*, 25(1):1 – 7.
- Holling C S, 2003. Resilience and Stability of Ecological Systems[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(2):1 – 23.
- Huston M, Deangelis D, Post W, 1988. New Computer Models Unify Ecological Theory[J]. *BioScience*, 38(10):682 – 691.
- Imboden D M, Gachter R, 1978. A dynamic lake model for trophic state prediction [J]. *Ecological Modelling*, 4(2/3):77 – 98.
- Janse J H, 2005. Model Studies on the Eutrophication of Shallow Lakes and Ditches[R/OL]. Wageningen University, Wageningen. <http://library.wur.nl/wda/dissertations/>.
- Jeppesen E, Søndergaard M, Jensen J P, et al, 2005. Lake responses to reduced nutrient loading-an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies[J]. *Freshwater Biology*, 50(10):1747 – 1771.
- Jones J I, Sayer C D, 2003. Does the Fish-Invertebrate-Periphyton Cascade Precipitate Plant Loss in Shallow Lake? [J]. *Ecology*, 84(8):2155 – 2167.
- Jørgensen S E, Ray S, Berce L, et al, 2002. Improved calibration of a eutrophication model by use of the size variation due to succession[J]. *Ecological Modelling*, 153(3):269 – 277.
- Jørgensen S E, 2008. Overview of the models types available for development of ecological models[J]. *Ecological Modelling*, 215(1):3 – 9.
- Kaiser H, 1979. The dynamics of populations as result of the properties of individual animals [J]. *Fortschr Zool*, 25(2/3):109 – 136.
- Kamenir Y, Winder M, Dubinsky Z, et al, 2008. Lake Tahoe vs. Kinneret phytoplankton: comparison of long-term taxonomic size structure consistency[J]. *Aquatic Sciences*, 70(2):195 – 203.
- Kosten S, Lacerot G, Jeppesen E, et al, 2009. Effects of Submerged Vegetation on Water Clarity Across Climates[J]. *Ecosystems*, 12(7):1117 – 1129.
- Levins R, 1966. The Strategy of Model Building in Population Biology[J]. *American Scientist*, 54(4):421 – 431.
- Liu Xiaohai, Huang Wenrui, 2009. Modeling sediment resuspension and transport induced by storm wind in Apalachicola Bay, USA[J]. *Environmental Modelling and Software*, 24(11):1302 – 1313.
- May R M, 1977. Thresholds and Breakpoints in Ecosystems with a Multiplicity of Stable States[J]. *Nature*, 269:471 – 477.
- Mooij W M, Trolle D, Jeppesen E, et al, 2010. Challenges and opportunities for integrating lake ecosystem modelling ap-

- proaches[J]. *Aquatic Ecology*, 44(3):633–667.
- Motomi G K, 2007. Regime shifts: catastrophic responses of ecosystems to human impacts[J]. *Ecological Research*, 22(2):214–219.
- Park K, Jung H S, Kim H S, et al, 2005. Three-dimensional hydrodynamic-eutrophication model (HEM-3D): application to Kwang-Yang Bay, Korea[J]. *Marine Environmental Research*, 60(2):171–193.
- Park K, Kuo A Y, Shen J, et al, 1995. A three-dimensional hydrodynamic-eutrophication model(HEM3D): description of water quality and sediment processes sub-models[R]. The college of William and Mary, Virginia Institute of Marine Science, Special Report.
- Qian S S, Stow C A, Borsuk M E, 2003. On Monte Carlo methods for Bayesian inference[J]. *Ecological Modelling*, 159(2/3):269–277.
- Scheffer M, Carpenter S R, 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(12):648–656.
- Scheffer M, Hosper S H, Meijer M L, et al, 1993. Alternative Equilibria in Shallow Lakes[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(8):275–279.
- Scheffer M, Bakema A H, Wortelboer F G, 1993. MEGA-PLANT: a simulation model for the dynamics of submerged plants[J]. *Aquatic Botany*, 45(4):341–356.
- Schroder A, Persson L, de Roos A M, 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review[J]. *Oikos*, 110(1):3–19.
- Solow A R, Beet A R, 2005. A test for a regime shift[J]. *Fisheries Oceanography*, 14(3):236–240.
- Van den Berg M S, Scheffer M, Van Nes E, et al, 1999. Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level[J]. *Hydrobiologia*, 408:335–342.
- Van Nes E H, Lammens E H R R, Scheffer M, 2002. PISCATOR, an individual-based model to analyze the dynamics of lake fish communities [J]. *Ecological Modelling*, 152(2/3):261–278.
- Van Nes E H, Rip W J, Scheffer M, 2007. A Theory for Cyclic Shifts between Alternative States in Shallow Lakes[J]. *Ecosystems*, 10(1):17–28.
- Van Nes E H, Scheffer M, van den Berg M S, et al, 2003. Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes[J]. *Ecological Modelling*, 159(2/3):103–116.
- Van Nes E H, Scheffer M, 2005. A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory [J]. *Ecological Modelling*, 185(2/4):153–164.
- Vollenweider R A, 1975. Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology[J]. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 37(1):53–84.
- Yacobi Y Z, 2006. Temporal and vertical variation of chlorophyll *a* concentration, phytoplankton photosynthetic activity and light attenuation in Lake Kinneret: possibilities and limitations for simulation by remote sensing[J]. *Journal of Plankton Research*, 28(8):725–736.
- Zhang J J, Jørgensen S E, Mahler H, 2004. Examination of structurally dynamic eutrophication model[J]. *Ecological modeling*, 173(4):313–333.
- Zhang J, Gurkan Z, Jørgensen S E, 2011. Application of eco-exergy for assessment of ecosystem health and development of structurally dynamic models[J]. *Ecological Modelling*, 221(4):693–702.
- Zhao L, Zhang X L, Liu Y, et al, 2012. Three-dimensional hydrodynamic and water quality model for TMDL development of Lake Fuxian, China[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 24(8):1355–1363.
- Zimmer K D, Hanson M A, Herwig B R, et al, 2009. Thresholds and Stability of Alternative Regimes in Shallow Prairie-Parkland Lakes of Central North America[J]. *Ecosystems*, 12(5):843–852.
- Zingel P, Nöges P, Tuvikene L, et al, 2006. Ecological process in macrophyte-and phytoplankton-dominated shallow lakes [J]. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology, Ecology*, 55(4):280–307.
- Zou R, Carter S, Shoemaker L, et al, 2006. Closure to “Discussion on an Integrated hydrodynamic and water quality modeling system to support nutrient TMDL development for Wissahickon Creek” [J]. *Journal of Environmental Engineering, ASCE*, 133(11):1073–1074.
- Zou R, Parker A, Bai S, 2008. Hydrodynamic and eutrophication modeling for a tidal marsh impacted estuarine system using EFDC[J]. *Coastal and Estuary Modeling*, 11:561–589.

(责任编辑 万月华)

Review on Driving Factor Detection Methods of Regime Shift in Lake Ecosystem

ZHAO Lei¹, LIU Yong², LI Yu-zhao², ZHU Xiang¹, ZOU Rui¹, SONG Di¹

(1. Yunnan Institute for Environmental Sciences, Yunnan Key Laboratory of Pollution Process and Management of Plateau Lake-Watershed, Kunming 650034, P. R. China;

2. College of Environmental Science and Engineering, Peking University, The Key Laboratory of Water and Sediment Sciences, Ministry of Education, Beijing 100871, P. R. China)

Abstract: The lake ecosystem would undergo regime shifts triggered by long-term human threats and short-term strong disturbance. The catastrophic shifts can cause sharp deterioration of lake ecosystem in a short period of time and defer the process of restoration. For scientific decision of lake management, it is therefore essential to reveal the mechanism of regime shifts and explore the driving factors. To date, experimental observation, statistical analysis and modeling are the primary methods used for detecting and identifying driving factor of regime shift. Experimental observation is limited for the lack of identification of lake ecosystem as a whole and it is difficult to identify driving factor exactly only with experimental observation. Statistical analysis is based on history data. However before and after the regime shifts, the ecosystem structure and key processes will change dramatically, which would limit the detection or forewarning of regime shifts using statistical analysis. Model simulation, especially mechanism model, is considered to be an effective way to identify driving factor of regime shift. Here, some potential research focus was proposed based on the intensive literature review, including: (a) combination of statistical analysis and model; (b) coupling ecological model with hydrodynamic and water quality model.

Key words: lake ecosystem; regime shift; driving factor