

密级: _____

中国科学院研究生院

硕士学位论文

太湖浮游植物初级生产力遥感估算及时空演化规律研究

作者姓名: _____ 殷 燕

指导教师: _____ 张运林 研究员

_____ 中国科学院南京地理与湖泊研究所

学位类别: _____ 理学 硕 士

学科专业: _____ 环境科学

培养单位: _____ 中国科学院南京地理与湖泊研究所

二零一二年 五 月

Remote sensing estimation and spatial-temporal variability
of phytoplankton primary production in Lake Taihu

By
Yin Yan

A Dissertation Submitted to
Graduate University of Chinese Academy of Sciences
In partial fulfillment of the requirement
For the degree of
Master of Environmental Science

Nanjing Institute of Geography and Limnology
Chinese Academy of Sciences

May 2012

致 谢

日月如梭，岁月如流。三年的研究生求学生活转瞬即逝。站在毕业的门槛上，回首这三年来的点点滴滴，可谓感慨万千。三年前，我有幸师从于张运林研究员，进而加入了我们这个团结有爱的大团队。三年来，不管是在北京研一的学习生活，还是之后回南京的两年实验生涯，都值得我一辈子去怀念。值此毕业论文完成之际，我谨向所有关心、爱护、帮助我的人们表示最诚挚的感谢与最美好的祝愿。

首先，我要感谢我的导师张运林研究员。从本论文的选题、设计到野外采样以及室内实验的开展、数据的处理、毕业论文的撰写，张老师都给了莫大的指导、支持和信任。张老师渊博的知识、开阔的视野以及对科研的严谨执着都一直指引着我前进。我深刻记得在我撰写第一篇文章时，张老师一遍又一遍、不厌其烦的帮助我修改，直至最终发表，这些都让我深深的感动并铭记于心，而我将努力撰写好这最后一篇论文，以此来答谢张老师这三年来的辛苦栽培。

感谢我们团队的秦伯强老师、高光老师、朱广伟老师、龚志军老师、罗澈葱老师、杨宏伟老师、李未老师、李慧赟老师、吴挺峰师兄、汤祥明师兄、许海师兄，老一辈科学家陈伟民老师、周万平老师，实验室张成英阿姨，感谢您们对我学习研究上的指导和帮助，在这里祝愿各位老师身体健康、万事如意。

感谢太湖站薛静琛老师、黄建明老师、钱荣树老师等人在野外实验中给予的帮助，感谢太湖站为我的论文提供的非常宝贵的水文资料，让我能顺利的完成我的毕业论文，在此表示衷心的感谢。另外，在这三年的学习生活中，还有很多老师给予了我帮助，他们是陈非洲老师、王建军老师等，在此一并感谢。

感谢研究生处的卞怡老师、顾维玮老师及陈源高老师对我的学习和生活的关心与照顾，在此向他们表示最真诚的感谢。

感谢团队的师兄师姐师弟师妹们，他们是：师兄刘明亮、晁建颖、冯龙庆、邵克强、迟克续、蔡永久、蔡贤雷、戴江玉、邓建明、马建荣等，师姐姚昕、董百丽、丁艳青、沈燕、蔡琳琳、刘丽珍等，同门朱梦圆、戴淑君、李艳、时志强、赵林林等，师弟薛庆举、顾钊、周永强等，师妹刘笑菡、王明珠、陈丹等，因为有了你们的陪伴，才让我觉得实验室是欢乐的，生活是多姿多彩的。

感谢我的舍友张波、赵璐，谢谢你们这三年对我生活上的帮助，是缘分让我们能相遇到一起，并共同生活了三年，谢谢你们。感谢硕士班的全体同学，尤其是相景昌、饶家旺，谢谢你们对我学习上的帮助。

感谢我的父母与家人，你们的鼓励和支持是我这三年来不断前进的动力。家是每一个人的港湾，这三年，每当我心情低落，压力大时，你们都会默默在我身边陪伴我，是我强大的精神支柱。感谢我的男友侯林锋，空间的距离并没有阻断我们两个人之间的感情，感谢你陪我走过这段难忘的岁月，以及对我的理解和支持，我将继续努力，与你携手创造出新的美好生活。

最后，衷心感谢答辩委员会的各位老师，您们百忙之中抽出时间来审阅论文，为我指点迷津，谢谢你们。

本论文得到了江苏省自然科学基金面上项目“太湖湖泊初级生产力的遥感估算及时空演化机理研究”（BK2009336）、国家自然科学基金重点项目“大型浅水湖泊-沉积物微界面的环境特征及其环境效应”（40730529）和中国科学院知识创新工程方向性项目“太湖水体生物光学特性动态变化的关键过程研究”（KZCX2-YW-QN312）的联合资助，在此表示感谢。

殷燕

二零一二年五月 南京

摘要

本文以太湖为研究对象,通过室内实验系统地分析了光照强度与温度对太湖优势藻种铜绿微囊藻和斜生栅藻生物光学特性和最佳光合速率的影响,为垂向归纳模型 (Vertically Generalized Production Model: VGPM) 能更好的运用于太湖浮游植物初级生产力估算奠定基础。然后基于室内实验、野外观测数据以及 MODIS 影像数据,并结合 VGPM 估算了太湖 2009~2010 年逐月浮游植物初级生产力,利用太湖同步实测初级生产力数据对 VGPM 模型估算得到的初级生产力进行验证,进而获得 VGPM 模型能否良好运用于太湖浮游植物初级生产力的估算。在初级生产力估算和验证的基础上进一步分析探讨了悬浮物浓度对初级生产力的影响以及初级生产力对温度、光照强度、叶绿素 a 浓度 (Chla) 的敏感性响应,并建立了敏感性分析矩阵,为太湖富营养化的监测与预报都提供了一定的理论依据。

通过室内培养铜绿微囊藻和斜生栅藻,监测其不同光温条件下的生长趋势,分析了光照强度和温度对两种藻 Chla 浓度、吸收系数、比吸收系数、叶绿素荧光参数的影响。结果表明,两种藻在光照强度为 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 中生长的最好,吸收系数达到最大。铜绿微囊藻受高光照强度的抑制比斜生栅藻明显,两种藻在低光照条件下生长都很缓慢。两种藻在 25°C 环境下有着良好的生长趋势,低温抑制了铜绿微囊藻的生长,高温对斜生栅藻的培养后期有着明显的抑制,并且这种抑制是不可逆的。在不同光温条件下,铜绿微囊藻及斜生栅藻在 440、675nm 处均有明显的吸收峰,Chla 浓度与藻类特征波段 440、675nm 吸收系数存在着幂函数关系,而线性关系则能更好的说明藻细胞密度与吸收系数之间的关系。比吸收系数随着光强的增大而增大,随着温度的升高而减小,而铜绿微囊藻比吸收系数比斜生栅藻大可能是由于粒径不同导致。另外,在适应的温度 (25°C) 及光照条件下,两种藻的 PS II 最大潜在光合效率 (F_v/F_m) 与 Chla 浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数呈现出显著的负相关关系,并分别回归得到了多元函数耦合关系模型,有望改进 VGPM 模型最大光合速率算法,进而服务于内陆水体浮游植物初级生产力估算。

基于野外实验以及 MODIS 影像数据估算了太湖真光层深度、Chla 浓度、最大光合速率的时空分布。结果表明,真光层深度在不同季节都有着不同的空间变化规律,其受到 Chla 浓度、悬浮物浓度等的影响。而 Chla 浓度大致呈现出梅梁湾、竺山湾>贡湖湾>西岸区、南太湖>湖心区的规律,夏、秋季节>春、冬季节;最大光合速率除了在太湖的边缘地区出现异常高值,其他湖区分布都

比较均匀，并且在夏季达到最大。

通过对太湖真光层深度、最大光合速率、Chl a 浓度的时空分布研究，结合 VGPM 模型，估算了太湖 2009~2010 年逐月初级生产力并对 VGPM 模型估算得到的初级生产力进行了验证。结果表明，太湖实测初级生产力与 VGPM 模型估算得到的初级生产力两者之间呈现出显著的正相关，VGPM 模型能反映 77% 的太湖初级生产力的实际情况。太湖初级生产力最高出现在夏秋季节，而最低出现在 2 月份。不同季节有着不同的空间分布差异。而悬浮物浓度与初级生产力呈现出显著的负相关性，说明沉积物再悬浮会显著降低浮游植物初级生产力。温度、光照强度、叶绿素 a 浓度（真光层深度、光照周期）对太湖初级生产力的敏感性分析表明，太湖初级生产力与温度呈现出正相关关系，与光合有效辐射强度无明显相关性，与叶绿素 a 浓度呈现出正相关性，VGPM 模型对叶绿素 a 浓度（真光层深度、光照周期）的响应程度最大

关键词：VGPM 模型；初级生产力；MODIS 数据；时空分布；敏感性分析

ABSTRACT

The study firstly explored the effect of the different irradiation and temperature on the typical phytoplankton species in Lake Taihu: *Microcystis aeruginosa* (*M. aeruginosa*) and *Scenedesmus obliquus* (*S. obliquus*) through the laboratory incubation experiments, which will be helpful for the estimation of phytoplankton primary production using the Vertically Generalized Production Model (VGPM). The spatial and temporal variations of phytoplankton primary production in Lake Taihu were obtained and validated through in situ observation and lab experiment using MODIS data based on VGPM model. The present study revealed the effect on the phytoplankton primary production (PP_{eu}) caused by the sediment resuspension and analyzed the sensitivity of PP_{eu} to primary parameters such as water temperature, photosynthetically active radiation (PAR), chlorophyll a (Chla) of VGPM model using uncertainty and sensitivity matrix.

In this study, cell number, cell size, Chla concentration, absorption and specific absorption coefficients, chlorophyll fluorescence characteristics of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* were determined in the different culture time at three different irradiation intensity and different temperature. The results showed that the two algae grew best under the light condition with $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ with the largest values of these parameters while strong irradiation restrained the growth of *M. aeruginosa*. Moreover, the best growth trend was found in the temperature of 25°C and *M. aeruginosa* was inhibited by low temperature while *S. obliquus* restrained by high temperature. In addition, correlation analysis showed that there were significant positive correlations between phytoplankton absorption coefficients at 440 and 675nm $a_{ph}(440)$, $a_{ph}(675)$ and Chla concentration under three different irradiation intensity and different temperature ($p < 0.001$) for *M. aeruginosa* and *S. obliquus*. Power correlation could be best used to describe the correlations between $a_{ph}(440)$, $a_{ph}(675)$ and Chla concentration, while the linear correlation could be used to explain the relationship between $a_{ph}(440)$, $a_{ph}(675)$ and cell number. Meanwhile, the specific absorption coefficients of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* fluctuated within small range in the different irradiation intensity and different temperature at different experimental period, increasing with increasing irradiation intensity and decreasing

with increasing temperature. Besides, the negative correlation was found between the maximum photosynthetic efficiency of PS II (F_v/F_m) and Chl *a* concentration, cell number, $a_{ph}(440)$, $a_{ph}(675)$, which will be incorporated into the improved algorithm of the maximum carbon fixation rate in phytoplankton primary production VGPM model used in inland lake waters.

The spatial and temporal variations of the euphotic depth, Chl *a* concentration and the maximum carbon fixation rate were obtained by the field trial and MODIS data during 2009 to 2010. The euphotic depth differed from seasons and regions caused by Chl *a* and total suspended solid concentrations. There were significant spatial variations in the monthly Chl *a* concentration decreasing from Meiliang Bay and Zhushan Bay, Gonghu Bay, western region and southern lake, to the lake centre. Furthermore, the Chl *a* concentration in summer and autumn were higher than in winter and spring. Meanwhile, the maximum carbon fixation rate remained the same value in the lake except the edge area and was highest in summer.

In our present study, phytoplankton primary production in the whole Lake Taihu, was estimated based on VGPM using the MODIS-derived data for chlorophyll *a*, euphotic depth, maximum carbon fixation rate during 2009~2010. Furthermore, the estimated primary production by VGPM was validated using the measured primary production. The results concluded that there was significant positive correlation between measured primary production and estimated primary production ($R^2=0.77$, $p<0.0001$). In addition, the highest primary production was found in August and the lowest value was found in February. Different months had different spatial variations and a significant negative relationship was also found between the total suspended solid concentration and the primary production estimated by VGPM. The analysis was based on an uncertainty and sensitivity matrix with two fixed parameters and the third one was given with a change of decreasing /increasing 10% (or 1 degree), 20% (or 2 degree), 30% (or 3 degree), 40% (or 4 degree), 50% (or 5 degree), respectively. The results showed the primary production in Lake Taihu increased with the increase of temperature and Chl *a* concentration (or euphotic depth, photoperiod), and has no obvious relationship with photosynthetic available radiation intensity. Meanwhile, the Chl *a* (or euphotic depth, photoperiod) was the most sensitivity factor to VGPM model.

Keywords: Vertically generalized production model, primary production, MODIS data, spatial and temporal variations, sensitivity analysis

目 录

致 谢.....	I
摘 要.....	III
ABSTRACT	V
目 录.....	VII
图和表清单.....	X
图录.....	X
表录.....	XII
符号对照表.....	XIII
第一章 绪论.....	1
1.1 研究意义.....	1
1.2 国内外研究进展.....	2
1.2.1 初级生产力的估算研究.....	2
1.2.2 湖泊初级生产力反演涉及到的遥感参数反演.....	6
1.2.3 影响水体初级生产力的主要因素.....	8
1.2.4 水体光学特性.....	10
1.3 研究目标.....	10
1.4 研究内容.....	11
1.5 论文创新点.....	11
第二章 光照强度对铜绿微囊藻和斜生栅藻生长及吸收特性的影响研究.....	13
2.1 引言.....	13
2.2 材料与方法.....	14
2.2.1 实验材料.....	14
2.2.2 实验方法.....	14
2.2.3 参数测定.....	14
2.2.4 分析与统计.....	15
2.3 结果与讨论.....	15
2.3.1 不同光照条件对铜绿微囊藻、斜生栅藻生长的影响.....	15
2.3.2 光照强度对两种藻的吸收系数的影响.....	17

2.3.3 光照强度对两种藻比吸收系数的影响.....	22
2.4 结论.....	25
第三章 温度对铜绿微囊藻和斜生栅藻生长、吸收及叶绿素荧光特性的影响研究.....	26
3.1 引言.....	26
3.2 材料与方法.....	27
3.2.1 实验材料.....	27
3.2.2 实验方法.....	27
3.2.3 参数测定.....	27
3.2.4 分析与统计.....	28
3.3 结果.....	28
3.3.1 不同温度条件下对铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长的影响.....	28
3.3.2 两种藻吸收系数受不同温度变化的影响.....	30
3.3.3 两种藻比吸收系数受不同温度变化的影响.....	31
3.3.4 不同温度处理对铜绿微囊藻及斜生栅藻叶绿素荧光参数的影响.....	32
3.4 讨论.....	34
3.4.1 Chla 浓度、藻细胞密度与藻类吸收系数、比吸收系数的关系.....	34
3.4.2 粒径大小对不同温度下的藻类比吸收系数、色素的影响.....	39
3.4.3 叶绿素荧光参数与温度、浮游植物吸收系数等的关系.....	41
3.5 结论.....	42
第四章 VGPM 模型各输入水色参数的反演及时空分布规律研究.....	44
4.1 引言.....	44
4.2 研究区概况.....	44
4.2.1 现场采样及站位.....	44
4.2.2 样品采集及测定.....	45
4.2.3 数据源及数据分析.....	46
4.3 VGPM 中各参数获取及其时空分布规律研究.....	46
4.3.1 真光层深度的反演.....	46
4.3.2 基于温度的 P_{opt}^B 反演.....	51
4.3.3 叶绿素 a 浓度的反演.....	54
4.3.4 E_0 及 D_{irr} 的获取.....	56
4.4 小结.....	57

第五章 太湖浮游植物初级生产力的遥感反演及时空分布规律研究.....	58
5.1 引言	58
5.2 材料与方法.....	59
5.2.1 野外采样点位.....	59
5.2.2 初级生产力测量方法.....	59
5.2.3 数据分析.....	59
5.3 结果	60
5.3.1 太湖初级生产力的逐月空间分布特征.....	60
5.3.2 太湖遥感反演初级生产力的季节性变化.....	62
5.3.3 基于 VGPM 模型的初级生产力的验证	63
5.4 讨论	64
5.4.1 沉积悬浮物对初级生产力的影响.....	64
5.4.2 VGPM 模型输入参数的敏感性分析.....	66
5.5 小结	70
第六章 结论与展望.....	72
6.1 结论	72
6.2 展望	73
参考文献.....	74
作者简介及在学期间发表的学术论文与研究成果.....	86
作者简历:.....	86
已发表（或正式接受）的学术论文:	86
主要参与项目:	88
主要学术活动:	88
获奖情况.....	88

图和表清单

图录

第二章:

图2.1 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻生长曲线

图2.2 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻Chl a 浓度随时间变化

图2.3 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养期的吸收光谱

图2.4 铜绿微囊藻及斜生栅藻吸收系数与Chl a 浓度的关系

图2.5 铜绿微囊藻及斜生栅藻吸收系数与藻细胞密度的关系

图2.6 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养时期的比吸收光谱

图2.7 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻比吸收系数平均光谱

第三章:

图3.1 Phyto-PAM浮游植物荧光仪实图

图3.2 不同温度条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻生长曲线

图3.3 不同温度条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻Chl a 浓度随时间的变化

图3.4 不同温度条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养期的吸收光谱

图3.5 不同温度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养时期的比吸收光谱

图3.6 不同温度下铜绿微囊藻与斜生栅藻在整个培养周期内的平均比吸收光谱

图3.7 不同温度条件对铜绿微囊藻及斜生栅藻叶绿素荧光参数的影响

图3.8 2005~2006太湖北部湖区浮游植物群落结构的逐月变化图(引自Zhang et al., 2012)

图3.9 太湖2005~2006年水温变化图

图3.10 铜绿微囊藻及斜生栅藻吸收系数与Chl a 浓度的关系

图3.11 铜绿微囊藻及斜生栅藻比吸收系数与Chl a 浓度的关系

图3.12 铜绿微囊藻和斜生栅藻平均比吸收系数光谱

图3.13 40倍焦距下铜绿微囊藻和斜生栅藻在不同温度下的细胞粒径图片

图3.14 不同温度下铜绿微囊藻及斜生栅藻细胞粒径对比

第四章:

图4.1 太湖采样点的分布(引自李云亮, 2009a)

图4.2 太湖的8个分区

图4.3 太湖漫射衰减与859处遥感反射率的多元回归分析(A)和基于模型的预测值与实测值之间的比较(B)

图4.4 太湖2年(2009~2010)平均各月 $R_{rs}(859)$ 分布图

图4.5 太湖2年(2009~2010)平均各月真光层深度分布图

图4.6 太湖各湖区真光层深度的季节变化图

图4.7 最大光合速率 P_{opt}^B 与海表面温度之间的关系(引自Behrenfeld & Falkowski, 1997b)

图4.8 太湖2009~2010年平均各月 P_{opt}^B 的分布图

图4.9 太湖2009~2010年平均遥感反演叶绿素a浓度逐月变化

图4.10 不同湖区太湖叶绿素a浓度的逐月变化

图4.11 太湖各月日光照周期平均值

图4.12 太湖各月日PAR平均值

第五章:

图5.1 实测初级生产力的站点

图5.2 太湖2009~2010平均遥感初级生产力逐月变化

图5.3 太湖不同湖区的月变化

图5.4 初级生产力实测值与模型反演值之间的相关关系

图5.5 太湖悬浮物5个梯度平均值与对应的初级生产力平均值关系图

图5.6 悬浮物浓度与初级生产力之间的关系

图5.7 VGPM模型敏感性因子变化图

表录

第二章:

表2.1 不同光照强度下铜绿微囊藻与斜生栅藻440、675nm吸收系数与藻细胞密度(AD)、Chl a 浓度的关系

表2.2 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在整个培养期内比吸收系数值($\text{m}^2/(\text{mgChl}a)$)

第三章:

表3.1 不同温度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在整个培养期内比吸收系数值 $\alpha^*_{\text{ph}}(\lambda)$ ($\text{m}^2/(\text{mgChl}a)$)

表3.2 不同温度下铜绿微囊藻与斜生栅藻440、675nm吸收系数与藻细胞密度(AD)、Chl a 浓度的关系 ($p<0.001$)

第五章:

表5.1 遥感反演得到的太湖各湖区在不同季节的初级生产力比较

表5.2 悬浮物浓度梯度分类

表5.3 太湖水温增减变化后初级生产力(PP_{eu})的统计结果

表5.4 太湖光照强度增减变化后初级生产力(PP_{eu})的统计结果

表5.5 太湖Chl a 浓度增减变化后初级生产力(PP_{eu})的统计结果

表5.6 太湖 PP_{eu} 主要影响因子的敏感性分析矩阵

符号对照表

$a_{ph}(\lambda)$	浮游植物吸收系数 (m^{-1})
$a^*_{ph}(\lambda)$	比吸收系数 ($m^2/(mgChl a)$)
AD	藻细胞密度 (cells/mL)
AOPs	表观光学特性
Chl a	叶绿素 a 浓度 ($\mu g/L$)
C_{opt}	最大光合速率所在深度的叶绿素 a 浓度 ($\mu g/L$)
C_z	z 深度的叶绿素浓度 ($\mu g/L$)
D	细胞粒径 (μm)
D_{irr}	光照周期 (h)
E_0	海表面日光合有效辐射强度 ($mol quanta/m^2$)
E_{opt}	最大碳固定速率所在深度的 PAR 强度 ($mol quanta/m^2$)
E_z	z 深度的 PAR 强度 ($mol quanta/m^2$)
F_v/F_m	藻类 PS II 最大潜在光合效率 (最大量子产量)
IOPs	固有光学特性
$K_d(PAR)$	漫射衰减系数 (m^{-1})
OD_s	校正后的滤膜上悬浮颗粒物吸光度
P	水柱日毛生产量 ($gO_2/(m^2 \cdot d)$)
PP	日平均初级生产力 ($mgC/m^2/d$)
PP_{eu}	从表层到真光层积分的初级生产力 (mgC/m^2)
P^B_{opt}	水柱的最大碳固定速率 ($mgC/(mgChl \cdot h)$)
QFT	定量滤膜技术
$R(\lambda_i)$	波段 λ_i 的遥感反射率
$rETR_{max}$	最大电子传递速率 ($mmol/(S \cdot m^2)$)
S	滤膜上颗粒物的有效面积 (m^2)
SS	悬浮物浓度 (mg/L)
T	水温 ($^{\circ}C$)
V	过滤的藻液体积 (mL)
VGPM	垂向归纳模型
Z_{eu}	真光层深度 (m)
β_d	P-I 曲线 (光合作用速率与光强之间的对应关系) 的初始斜

α 率
反映光能利用率

第一章 绪论

1.1 研究意义

湖泊中初级生产者（光合自养生物）通过光合作用将无机物（ CO_2 和无机营养盐）转化为有机物（如葡萄糖、淀粉等），从而将太阳能转化为化学能储存在有机物中并支持整个湖泊生态系统的食物链，因此湖泊光合自养生物的光合作用被称为初级生产（韩博平等, 2003; 宋星宇, 2004）。水体初级生产者主要包括浮游植物、着生藻类、水生大型植物和自养细菌（金相灿和屠清瑛, 1990）。对于湖泊而言，浮游植物是其最主要的初级生产者。湖泊初级生产力是表征水体物质循环及能量流动的一个重要指标，一定程度上决定了湖泊渔业产量。同时，湖泊初级生产过程也是碳、氮等生源要素的生物地球化学循环和湖泊生态系统的能力流、物质流的基础，在某个程度上影响到湖泊生态系统的结构和功能（Ayalew *et al.*, 2007; McIntire *et al.*, 2007）。

长江中下游是我国淡水湖比较集中的地区，也是我国经济较发达的区域。太湖是我国第三大淡水湖，是长江三角洲经济区的重要水源区。太湖是一个典型的大型浅水湖泊，其面积达到 2338km^2 ，水深最大不超过 3m ，平均水深为 1.9m （秦伯强等, 2004）。近年来，随着长江中下游地区工业和经济快速发展，在环太湖地区，大量工厂排放废水以及周边农业、生活污水等伴随着入湖河流进入太湖，致使太湖地区水质污染、富营养化等问题日渐突出（许朋柱&秦伯强, 2005; 逢勇等, 2008; 秦伯强等, 2011）。水体富营养化就是指水体中氮、磷等植物生长所必需的生命元素大量增加，使得水体生态系统的初级生产力增加。湖泊富营养化的最终表现是水体浮游植物旺发，初级生产力大幅增加。湖泊富营养化最终会导致湖泊生态系统结构和功能退化，蓝藻水华频繁爆发，水质问题日益严重，并且造成巨大的经济损失。因此，对于像太湖这种富营养化程度严重的大型浅水湖泊，研究初级生产力时空变化不但对深刻理解太湖整个生物地球化学循环等过程具有极其重要的意义，以期为保护太湖生态环境、合理开发利用太湖资源和富营养化的监测与预报都提供一定的重要理论依据。

因此，本文旨在通过室内实验研究不同光照强度与温度条件下，太湖优势藻种铜绿微囊藻和斜生栅藻的生长趋势以及藻类生理指标的变化，从而尝试得到不同环境条件下藻类吸收系数、比吸收系数与叶绿素 a 浓度、藻细胞密度之间的关系模型，潜在的最大光合效率与藻类叶绿素 a 浓度、吸收系数、藻细胞密度之间的耦合关系模型等，为初级生产力垂向归纳模型（Vertically generalized

Producton Model: VGPM) 的应用打下良好的基础。另外,以太湖为研究对象,利用 2009-2010 年卫星遥感监测以及短波近红外校正得到的 MODIS 影像数据图结合修正后的垂向归纳模型来估算全太湖浮游植物初级生产力的时空分布演化规律,并利用太湖实测的初级生产力值对 VGPM 模型估算得到的初级生产力进行验证。另外着重分析了悬浮物浓度对初级生产力的影响,以及温度、光照强度、叶绿素 a 浓度对基于 VGPM 模型遥感反演的初级生产力的敏感性,进一步为太湖初级生产力的演化奠定了坚实的理论依据。

1.2 国内外研究进展

1.2.1 初级生产力的估算研究

湖泊浮游植物初级生产力的估算主要有以下几种,分为基于现场测定的估算、基于经验模型的估算和基于分析模型的遥感估算。

(1) 基于现场测定的估算

传统的初级生产力测定一般有黑白瓶法(金相灿和屠清瑛, 1990), ^{14}C 同位素法(Ryther & Yentsch, 1957; Evans *et al.*, 1987; 沈国英, 2002)。黑白瓶法就是将白瓶和黑瓶悬挂于一定的深度进行培养 24h, 曝光结束之后取出固定溶解氧进行测定。主要测定的是初始瓶、黑瓶以及白瓶中的溶解氧, 通过对溶解氧的计算得到水层日生产量的一种方法(金相灿和屠清瑛, 1990)。而 ^{14}C 同位素示踪法主要原理则是把一定数量的含有放射性碳的物质加入到水样中, 经过一段时间的培养, 测定水体中浮游植物细胞内的有机 ^{14}C 的数量, 从而计算出浮游植物的光合作用速率, 最终得到水柱的初级生产力(Evans *et al.*, 1987)。不管是黑白瓶法还是 ^{14}C 同位素示踪法, 其测定的结果都比较准确(Torremorell *et al.*, 2009; Peltomaa & Ojala, 2010; 张运林等, 2004a), 但是此种方法必须在野外原位定点培养, 既费时又费力, 而且不管是从时间序列还是空间分布看都是离散的, 如果用所测得的值来代表某一个水域的值则有失偏颇, 产生很大的误差。如果是在大范围的海域或者是在大型浅水湖泊比如太湖上进行多点原位的测定则是很难做到的。张运林等(2004a, 2005a)在太湖进行初级生产力的原位测定也只是选择了太湖北部的梅梁湾区域进行研究。

(2) 基于经验模型的估算

经验模型主要是基于叶绿素 a 浓度及初级生产力之间的对应关系而发展起来的。80 年代以来, 已有不少学者在不同海域研究所得叶绿素 a 浓度与初级生产力呈现线性关系(Eppley *et al.*, 1985; Joint & Groom, 2000; 费尊乐和李宝华, 1990; 蔡后建等, 1994; 吴培中, 1994; 杨顶田等, 2002)。Epply 等(1985)在南加利福尼亚湾建立了叶绿素 a 浓度、温度、日长和初级生产力的关系, 而且叶

绿素 a 浓度能解释 33% 的初级生产力变化。费尊乐等 (1990) 在日本以南海域测得在高生产力海域表层叶绿素 a 含量、真光层叶绿素 a 积分值与初级生产力存在着显著的相关性。而蔡后建等 (1994) 在太湖梅梁湾湾口测得水柱日毛生产量与叶绿素 a 含量之间存在显著正相关关系, 其经验公式可以表示为如下形式:

$$P = -0.63 + 0.197 \text{Chla} \quad (R = 0.90) \quad (\text{式 1.1})$$

其中: P 为水柱日毛生产量, 单位 $\text{gO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$; Chla 为叶绿素 a 含量, 单位为 mg/m^3 。

之后张运林等 (2004) 同样在梅梁湾利用 1998 年至 1999 年不同季节所观测到的数据进行回归分析得到了春季梅梁湾表层叶绿素 a 浓度与初级生产力的关系式:

$$PP = 0.0149 \text{Chla} + 0.1133, \quad (R^2 = 0.76, n = 25, P < 0.0001) \quad (\text{式 1.2})$$

其中: PP 是日平均初级生产力 ($\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$), Chla 为表层叶绿素 a 浓度 ($\mu\text{g}/\text{L}$)。

浮游植物初级生产力与叶绿素 a 浓度、温度等一些因素建立起来的经验模型可能在小尺度范围内的水域具有一定的使用价值, 但是因为其理化因子可能随着时间、空间的变化而变化, 由此初级生产力与理化因子之间的转换关系并非恒定不变。这对于研究海洋或大型浅水湖泊初级生产力有一定的限制力。目前已很少有学者产用经验模型来研究初级生产力。

(3) 基于分析模型的遥感估算

随着天基海洋探测技术以及遥感卫星地理空间技术的发展, 卫星遥测海洋初级生产力已成为新的技术手段。其基本思想就是先通过反演各个水质参数, 然后再估算初级生产力。基本的建模过程主要是先估算叶绿素 a 的垂直分布情况, 其次建立光谱强度的垂直分布, 最终把光强、叶绿素 a 浓度的垂直分布作为输入, 得到各深度的水体初级生产力 (韩博平等, 2003; 郝镔, 2010):

当然基于遥感发展起来的初级生产力估算模型有很多, Platt & Syathyendanath (1993) 提出了一个基于光合作用与光照关系曲线的算法。Balch 等 (1989) 提出的基于色素与温度的算法, 简称 PT 算法。当然, 初级生产力模式按照积分固有层次的不同还可以分为 4 类: 波长保留模型 (WRMs)、波长积分模型 (WIMs)、时间积分模型 (TIMs)、深度积分模型 (DIMs) (Behrenfeld & Falkowski, 1997a)。在众多的模型中, 又以 Behrenfeld & Falkowski (1997a) 提出的垂向归纳模型 (Vertically Generalized Production Model: VGPM) 物理意义最坚实并最具有代表性。

Behrenfeld & Falkowski (1997a) 等收集 1971 年至 1994 年间北纬 80°N 至 70°S 共 1698 个测站的 11283 个数据。数据集包含了一类和二类水体的寡营养环

流海域到高度富营养水域的不同区域的实测资料。根据这些实测资料, Behrenfeld & Falkowski (1997a) 发现在初级生产力中标准化 (归一化) 叶绿素浓度、光照周期和真光层深度后, 所有实测资料的初级生产力垂直分布呈相同形式。在此基础上, Behrenfeld & Falkowski (1997a) 建立了海洋初级生产力计算的深度垂向归纳模型 (VGPM 模型: Vertically Generalized Production Model)。VGPM 模型经历了长时期、大范围、不同水域的上千个站点的上万个实测数据的验证, 不仅计算精确, 而且应用广泛, 它的表达式为:

$$PP_{eu} = P_{opt}^B \cdot D_{irr} \cdot \int_{z=0}^{Z_{eu}} \frac{(1 - e^{\frac{-E_z}{E_{max}}}) e^{(\beta_d \cdot E_z)}}{(1 - e^{\frac{-E_{opt}}{E_{max}}}) e^{(\beta_d \cdot E_{opt})}} \cdot C_z \cdot dz \quad (式 1.3)$$

式中: PP_{eu} 为从表层到真光层积分的初级生产力 ($\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$), P_{opt}^B 为水柱的最大碳固定速率 ($\text{mg C}/(\text{mg Chl} \cdot \text{h})$), C_z 为 z 深度的叶绿素浓度, E_z 为 z 深度的 PAR (Photosynthetically Available Radiation) 强度 ($\text{mol quanta}/\text{m}^2$), E_{opt} 为所在深度的 PAR 强度, β_d 为 P-I 曲线 (光合作用速率与光强之间的对应关系) 的初始斜率, D_{irr} 为光照周期, Z_{eu} 为真光层深度。

之后, Behrenfeld & Falkowski (1997a) 又对模型进行了简化, 使得模型中各个参数都可以通过遥感的手段获得, 表达如下:

$$PP_{eu} = 0.66125 P_{opt}^B \cdot \frac{E_0}{E_0 + 4.1} \cdot Z_{eu} \cdot C_{opt} \cdot D_{irr} \quad (式 1.4)$$

其中, P_{opt}^B 为水柱的最大碳固定速率, E_0 是海表面日光合有效辐射强度 ($\text{mol quanta}/\text{m}^2$), 而 C_{opt} 是最大光合速率所在深度的叶绿素 a 浓度 ($\mu\text{g}/\text{L}$), Behrenfeld & Falkowski (1997a) 发现叶绿素在水下的分布状况在统计并不影响模型的预测能力, 因此可以用表层叶绿素 a 浓度来代替。 D_{irr} 是光照周期 (h), Z_{eu} 是真光层深度 (m);

从公式 (1.4) 可以看出, 简化后的 VGPM 模型输入参数主要有 5 个, 即最大光合速率、光合有效辐射强度、叶绿素 a 浓度、真光层深度以及光照周期。在这几个反演参数中, E_0 和 D_{irr} 的反演精度很高, E_0 甚至可以用自动气象站观测的数据。因此在这里可以忽略这两个参数对模型的反演误差。与一类大洋水体不同, 太湖属于二类浑浊水体, 水下光衰减主要受制于水体中非藻类颗粒物 (Zhang *et al.*, 2007; 张运林等, 2004b), 因此真光层深度的反演不能仅仅依靠叶绿素 a 浓度, 而应该考虑悬浮浓度对其影响。在太湖, 已经开展了一系列对真光层深度遥感反演的研究, 并得到了很好的反演的精度 (Zhang *et al.*, 2006; 李云亮, 2009a)。因此, VGPM 模型估算 PP_{eu} 的主要误差来自于叶绿素 a 的遥感

反演和 P_{opt}^B 计算。

Behrenfeld & Falkowski (1997a) 认为最佳光合速率是温度的函数, 因为温度是调节酶活性的一个重要指标, 而光合作用主要是受酶的控制。最佳光合速率与温度存在如下多重换算关系:

$$P_{opt}^B = \begin{cases} 1.13 & \text{当 } T \leq -1.0 \\ 4.00 & \text{当 } T \geq 28.5 \\ P_{opt}^{B'} & \text{其他} \end{cases} \quad (\text{式 1.5})$$

另外, 水表面温度 T ($^{\circ}\text{C}$) 为 $-1.0 < T < 28.5$ 时,

$$P_{opt}^{B'} = 1.2956 + 2.749 \times 10^{-1}T + 6.17 \times 10^{-2}T^2 - 2.05 \times 10^{-2}T^3 + 2.462 \times 10^{-3}T^4 - 1.348 \times 10^{-4}T^5 + 3.4132 \times 10^{-6}T^6 - 3.27 \times 10^{-8}T^7 \quad (\text{式 1.6})$$

但是事实上光合速率不只是与温度有关, 其还受到水温、光照、营养盐条件、浮游植物粒径结构的综合影响, 并不是单一的温度因子能反映其变化的。Kameda 等 (2003, 2005) 提出了基于温度与叶绿素的最佳光合速率模型, 并且还将浮游植物分为大和小两种尺度。修正的光合速率模型可表示为如下: (式 1.7)

$$P_{opt}^B = \frac{0.071T - 3.2 \times 10^{-3}T^2 + 3.0 \times 10^{-5}T^3}{C_{opt}} + (1.0 + 0.17T - 2.5617 \times 10^{-3}T^2 - 8.0 \times 10^{-5}T^3)$$

随着VGPM模型的广泛发展及研究, 已有很多学者根据不同水域环境的变化特征对VGPM模型进行了改进或修正, 从而结合SeaWifs、AVHRR、MODIS等遥感资料进行了海洋初级生产力的估算 (Moore & Abbott, 2000; Li *et al.*, 2004; Ishizaka *et al.*, 2007; Tilstone *et al.*, 2009; 李小斌等, 2006; 檀赛春和石广玉, 2006)。檀赛春等 (2006) 利用分级初级生产力模式反演估算了2003-2005年渤海、北黄海和南黄海等平均初级生产力的状况, 并分析了其时空演化机理。而叶绿素a浓度、海表温度、光合有效辐射、季风活动、河流排放、上升流、黑潮以及沿岸流等物理化学环境因子是造成中国近海初级生产力时空演化的主要原因; Li 等 (2004) 基于SeaWiFS的海洋叶绿素浓度反演结果, 在东海海域分别建立了一、二类水体的修订模式, 获得了我国东海海域1998年各月叶绿素浓度的分布; 郝铨等 (2007) 通过SeaWiFS和AVHRR提供的叶绿素a浓度、光合有效辐射强度和水表面温度等遥感数据产品结合VGPM模型计算得到了模式所需的各项参数, 结合现场实测数据对模式进行了修订和误差分析。在此基础之上通过反演获得了南海北部海域平均初级生产力逐月分布图像。Ishizaka等 (2007) 则发现用VGPM模型估算出的初级生产力与实测值相比较存在着高估的现象。

1.2.2 湖泊初级生产力反演涉及到的遥感参数反演

VGPM 模型中的参数除了光合有效辐射强度和光照周期外, 其他参数诸如叶绿素 a 浓度、温度、真光层深度都是可以通过遥感反演得到。海洋水色遥感反演参数的方法已经很成熟, 而湖泊水色遥感在理论技术、方法和手段上很多方面也都秉承和发展了海洋水色遥感研究 (马荣华等, 2010)。湖泊水体水质参数的反演模型经历了从经验、半经验到半分析算法的发展过程。

(1) 大气校正

水色参数反演模型至关重要的就是大气校正。而因为湖泊水体面积小, 又受到陆地影响强烈, 气溶胶变化较强, 水体在近红外波段的信号很弱, 难以准确测量 (马荣华等, 2009, 2010)。另外, Ma 等 (2006) 认为湖泊水体离水辐射包含来自水体的贡献外, 也有来自湖底底质的贡献。因此, 假设近红外波段离水辐射率为零将会导致所有波段总吸收系数偏小而散射系数偏大。而 Gordon & Wang 提出的离水辐射率计算方法基于的原理就是在海水中近红外波段离水辐射率为零, 先计算出海水在红外波段的气溶胶散射, 再推出其他波段的气溶胶散射, 最终计算出可见光波段的离水辐射率 (Gordon & Wang, 1994a, 1994b)。这种方法在大洋一类水体应用很成功, 但是在内陆湖泊二类水体中如果产用这种方法得到的结果是不准确的。

目前, 国际水色遥感基于亮像元的大气校正算法, 也就是假设近红外波段不为零的算法已处于试验阶段, 该算法大致包括迭代算法、基于小范围内大气均一的假设来进行大气校正、包括神经网络算法在内的优化算法 (马荣华等, 2010)。对于像太湖这样高浑浊的水体, 采用 Wang 等 (2007b) 提出的基于 MODIS/Aqua 的两个短波红外波段 (2130nm、1240nm) 在高浑浊水体中的离水辐射近似为零的特征, 发展了一套新的大气校正气溶胶查找表, 从而完成了二类水体遥感数据的大气校正。短波红外波段大气校正方法在沿岸海域以及浑浊的内陆湖泊水体都得到了很好的应用 (Wang *et al.*, 2011; Shi & Wang, 2007; Gilerson *et al.*, 2010)。

(2) 叶绿素 a 浓度的遥感反演

叶绿素 a 作为 VGPM 模型中主要输入参数, 对于它的浓度反演精度是估算初级生产力至关重要的一步。叶绿素 a 浓度的遥感反演从数据源的角度来看主要是有基于实测高光谱数据的定量反演和基于遥感影像的定量反演 (李云亮, 2009b)。基于实测高光谱数据的定量反演主要有以下几种方法: (1) 三波段模型、(2) 两波段模型、(3) 反射峰位置法、(4) 一阶微分法。

Dall'Olmo 等 (2003) 提出估算水体色素的三波段遥感反射率模型, 计算式如下:

$$\text{Chla} \propto [R^1(\lambda_1) - R^1(\lambda_2)] \times R(\lambda_3) \quad (\text{式 1.8})$$

式(1.8)中 $R(\lambda_i)$ 为波段 λ_i 的遥感反射率, λ_1 和 λ_2 分别是对叶绿素吸收最敏感和最不敏感的波段, $R^1(\lambda_1) - R^1(\lambda_2)$ 消除的是非色素颗粒物、有色可溶性有机物的影响, 但仍然是受到向后散射的影响 (Gitelson *et al.*, 2007)。 $R(\lambda_3)$ 则用来抵消样品间后向散射的影响, 因此 λ_3 处需受各成份吸收影响最小。Dall'Olmo 等 (2003) 研究设定 3 个波段取值范围分别为: λ_1 660~690nm, λ_2 700~750nm, λ_3 730~760nm。两波段模型则是三波段模型的特殊形式, 当 λ_1 处浮游植物吸收远大于后向散射以及非色素颗粒物和 CDOM 吸收系数之和时, 三波段模型就可简化为如下形式 (Dall'Olmo & Gitelson, 2005):

$$\text{Chla} \propto R^1(\lambda_1) \times R(\lambda_3) \quad (\text{式 1.9})$$

三波段与两波段模型在叶绿素 a 浓度的遥感反演中运用的比较成熟 (Zimba & Gitelson, 2006; Gitelson *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2009; Yacobi *et al.*, 2011; 段洪涛等, 2006; 周冠华等, 2008; 李云亮等, 2009b)。比如 Zhang 等 (2009) 在太湖运用三波段模型反演得到的叶绿素 a 浓度精度很高, 与实测叶绿素 a 浓度存在显著的相关性, 决定系数达到 0.94。Yacobi 等 (2011) 利用短波近红外大气校正方法结合三波段模型或两波段模型反演了中度富营养化的 Kinneret 湖。而反射峰位置法就是利用 705nm 附近的反射峰位置与叶绿素 a 浓度之间的关系建立函数关系, 一阶微分则是 690nm 附近反射率的一阶微分与叶绿素 a 浓度相关系数最大, 常被用于估算叶绿素 a 浓度。吕恒等 (2006) 利用地物光谱仪研究了太湖水体的反射光谱特征与叶绿素 a 浓度之间的关系, 发现用反射率位置法比用一阶微分更能很好的估算出叶绿素 a 浓度。Rundquist 等 (1996) 发现在 690nm 波段处的反射峰与叶绿素 a 存在很显著的相关性。但是目前反射峰位置法与一阶微分法并不常见用于叶绿素 a 的反演, 而三波段模型和两波段模型因为波段取值范围在红外与近红外之间, 在基于遥感影像反演叶绿素 a 浓度中已有良好的应用前景 (李云亮等, 2009a)。

(3) 真光层深度的遥感反演

VGPM 模型中另一个重要参数即是真光层深度, 真光层深度被定义为水下光强为水面光强的 1% 的深度。水体真光层的遥感计算主要有两种形式, 一种基于叶绿素 a 浓度等的经验模型 (Morel *et al.*, 2007; Shang *et al.*, 2011;), 另一种是基于水体固有光学特性的半分析模型 (Inherent Optical Properties, IOPs) (Lee *et al.*, 2007), 真光层深度与漫射衰减系数存在如下定量关系:

$$Z_{\text{eu}}(\text{PAR}) = 4.605 / K_d(\text{PAR}) \quad (\text{式 1.10})$$

式中, $Z_{\text{eu}}(\text{PAR})$ 为 PAR 真光层深度, $K_d(\text{PAR})$ 为漫射衰减系数。

由于太湖是浑浊的内陆水体, 悬浮物浓度是影响水体透明度的主要因素,

其次才是浮游植物色素 (Zhang *et al.*, 2006; 张运林等, 2008; 李云亮等, 2009c), 因此在计算真光层深度的遥感反演时, 要考虑非色素颗粒物与叶绿素 a 浓度对真光层的共同影响。Zhang 等 (2006) 通过对太湖春夏秋冬连续 4 天的水下辐照度观测, 得出太湖真光层深度与悬浮物浓度之间的耦合关系模型: $Z_{eu}(\text{PAR}) = 4.605 / (0.062\text{SS} + 1.6068)$ 。真光层深度的研究对于湖泊初级生产力、营养盐估算、湖泊生态修复以及改善水质方面都发挥着很大的作用。

(4) 温度的遥感反演

劈窗算法是目前由热红外遥感数据获取地面表面温度的最主要的方法, 以地表热辐射传导方程为基础, 以及两个相邻热红外通道对大气吸收作用的不同建立方程来反演地表温度的一种方法 (毛克彪等, 2005; 丁莉东等, 2005)。

1.2.3 影响水体初级生产力的主要因素

海洋浮游植物的生物量不到陆地植物生物量的 1%, 但初级生产力却占全球初级生产力的 50% (韩博平等, 2003)。由此类推到湖泊生态系统也是同样的道理。湖泊富营养化的本质就是水体初级生产力过高的现象。水体初级生产力的时空分布受到理化因素和生物因素的共同作用。理化因素主要包括光照强度、营养盐、温度及水体运动, 生物因素主要就是浮游植物自身生物量的变化 (韩博平等, 2003)。

(1) 浮游植物现存量

不论是海洋还是湖泊, 水柱初级生产力主要是与浮游植物的现存量和分布有关。通常用叶绿素 a 浓度来表征浮游植物的现存量。李小斌等 (2006) 在南海进行初级生产力研究发现, 初级生产力与叶绿素 a 浓度往往同时出现高峰期; 另外, 浮游植物的粒径结构也受到了诸多关注 (Ho *et al.*, 2010; 乐凤凤等, 2008)。乐凤凤等 (2008) 在南海北部区域发现, 粒径小于 $2\mu\text{m}$ 的 Pico 级浮游植物对总生物量的贡献较大, 在寡营养区域对初级生产力的影响很大。Ho 等 (2010) 认为在 Hong Kong 水域浮游植物生物量以及生产力主要是由大粒径浮游植物 (主要是硅藻) 所控制。

(2) 光照强度

浮游植物进行光合作用所需要的能量来源主要是光, 它也是决定初级生产力的最重要的环境因子。初级生产的垂直分布与水下光场密切相关。到达水表面的太阳辐射中约有 50% 的辐射能处于 $400\sim 700\text{ nm}$ 可见光波段。由于植物光合作用所需的波长也几乎都处于这一波段上, 因此可见光谱光辐射又称为光合作用有效光辐射 (付翔, 2007)。一般定义当水下某深度处的光照强度为水面的 1% 时, 此处的深度称为真光层深度 (Zhang *et al.*, 2006; 张运林等, 2003)。换言

之,在此处的水柱日净初级生产力刚好为零。光进入水体,随着深度的增加而不断的衰减。光强与光合速率也存在着一定的关系,并不是呈现线性关系,当光强过饱和时,光合速率反而会下降,表现出光抑制现象。当水表面的光强过高时,水体浮游植物光合作用速率反而会下降,但是浮游植物本身就有适应光强的调控机制,如果光强过强,细胞就会启动保护机制来避免强光的伤害或者是增强对光的忍受能力(韩博平等,2003)。

(3) 营养盐

营养盐对初级生产力的影响主要有3个方面(韩博平等,2003):其一,氮、磷等营养盐底物浓度的限制。其二,营养盐的供应状况影响着细胞内物质的合成水平,叶绿素、光合作用所需要的酶都是直接影响到浮游植物光合作用的水平。其三,细胞内的某些成分也是由营养盐组成,营养盐供应不足对浮游植物生长有显著的影响。Qin等(2006)认为高营养盐负荷将导致高附着生物的生物量和生产力,而营养盐负荷很低的情况下,附着生物的生物量和生产力就会受到遏制。Lee等(2004,2005)对中国南海水域进行研究发现,水表层氮营养盐浓度与生产力成显著正相关,氮是春季浮游植物生长的限制因子。Lohrenz等(1999)在Mississippi River进行初级生产力研究时把营养盐作为主要影响因素来考虑。

(4) 温度

温度对于水体初级生产力主要的影响表现在影响水体浮游植物光合作用过程中的各种生化反应的反应速率。一般来说,生化反应的反应速率随着温度的升高而加快。但Behrenfeld & Falkowski(1997)却认为初级生产力与温度之间是呈现先上升后下降的趋势。高温会使得细胞内有些生化反应的平衡被打破,温度超过一定阈值之后,光合速率反而会随之下降。Siswanto等(2006)和Nguyen & Vo(2010)发现最大光合速率与温度呈现幂函数关系,而光合速率在一定程度上影响着水体的初级生产力。

(5) 水体运动等

湖泊中的水体总是处于不断运动的状态下,对流混合与上升流过程同时影响着水体的初级生产力。对流混合主要就是将底层的营养盐输送到上层水体,补充真光层中由于颗粒有机物沉降向下方输出营养物质而导致的营养盐消耗,从而来维持水体真光层初级生产力(宋加磊,2004)。当然将底层营养盐带入到真光层还要靠上升流的作用,上升流带入的营养盐速率高,数量大,而且上升流区通常具有很高的初级生产力,浮游植物生长也很旺盛(韩博平等,2003)。

当然,影响初级生产力的因子不仅仅只有以上这些。有文献表明,风浪扰动造成大量悬浮物底泥发生再悬浮,释放出营养盐,会部分增加水体的初级生

产力 (Schallenberg & Burns, 2004); 另一方面, 悬浮物浓度的增加引起水体透明度和真光层深度的下降, 从而制约了水体的初级生产力 (Zhang *et al.*, 2006; 何文珊和陆健健, 2001; 张运林等, 2004c, 2005b; 朱伟等, 2010)。何文珊等 (2001) 在长江河口区的研究也表明浑浊的悬浮物的消光作用大于营养盐的释放作用从而抑制了长江口的初级生产力。殷燕等 (2012) 对太湖梅梁湾初级生产力进行研究发现沉积悬浮物对水体初级生产力的抑制作用要大于由于营养盐释放对初级生产力的促进作用。

1.2.4 水体光学特性

Kirk (1994) 把水体光学成分定义为四种物质: 纯水、有色可溶性有机物、浮游植物和非藻类颗粒物。其中固有光学特性 (Inherent Optical Properties, IOPs) 指的是与水体有关而不随着光照条件改变而改变的光学特性, 表征的参数有纯水、有色可溶性有机物、浮游植物和非藻类颗粒物的光束衰减系数、吸收系数、比吸收系数、散射系数等。表观光学特性 (Apparent Optical Properties, AOPs) 指的是不但与水体组分有关, 而且也会随着光照条件变化而变化的光学特性, 表征的参数有向下辐照度、向下辐亮度、辐照度比、离水辐射率、遥感反射率、漫射衰减系数等。其中, 漫射衰减系数在水体光学环境与生态效应的研究中比较重要, 而离水辐射率、遥感反射率在水色遥感研究中比较重要 (张运林, 2005c)。

1.3 研究目标

通过室内培养太湖优势藻种铜绿微囊藻及斜生栅藻, 建立不同光照条件下浮游植物比吸收系数、吸收系数与叶绿素 a 浓度、藻细胞密度之间的耦合关系模型, 为之后卫星遥感监测太湖水质提供理论基础; 尝试建立最大光合速率与叶绿素 a 浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数之间的半分析模型, 为以后 VGPM 模型能更好的运用于太湖初级生产力的估算打下良好的基础。另外, 鉴于基于 VGPM 模型来估算湖泊初级生产力的研究还比较少, 而 Zhang 等 (2007) 利用实测的叶绿素 a 浓度, 估算得到的真光层深度, 结合 VGPM 模型估算了梅梁湾 1995-2003 年逐月初级生产力。殷燕等 (2012) 利用 MODIS 影像数据图反演的叶绿素 a、真光层深度以及 VGPM 模型估算了 2009 年梅梁湾浮游植物初级生产力。但是这些研究都是只涉及到太湖的某一个区域, 所利用的 MODIS 影像数据其利用的大气校正方法在二类水体中应用的并不好, 最关键的是并没有对 VGPM 模型估算得到的初级生产力进行验证。本研究试图通过对 VGPM 模型修正, 结合利用短波近红外大气校正方法得到的 MODIS 估算全太湖的初级生产力的时空分布规律, 尤其是利用太湖 2009、2010 年实测初级生产力的值对

VGPM 估算得到的初级生产力进行验证, 另外全面系统的分析探讨了叶绿素 a 浓度、悬浮物浓度等因子对太湖初级生产力的影响, 为太湖富营养化研究及治理提供理论依据。

1.4 研究内容

(1) 分析探讨了不同光照强度下太湖优势藻种铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长趋势; 测定了两种藻的藻细胞密度、叶绿素 a 浓度、吸收系数及比吸收系数等指标; 讨论了不同光照条件下两种藻的吸收系数、比吸收系数与叶绿素 a 浓度、藻细胞密度之间的关系, 分析了光照强度、粒径对比吸收系数的影响。

(2) 研究了不同温度下太湖优势藻种铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长趋势; 测定了不同温度下两种藻的藻细胞密度、叶绿素 a 浓度、吸收系数及比吸收系数、叶绿素荧光等指标; 讨论了不同温度下两种藻的吸收系数、比吸收系数与叶绿素 a 浓度、藻细胞密度之间的关系, 探讨了温度、粒径对比吸收系数的影响。通过对 PS II 最大潜在光合效率与叶绿素 a 浓度、吸收系数、藻细胞密度之间的相互关系, 建立了 PS II 最大潜在光合效率与叶绿素 a 浓度等之间的定量耦合关系模型, 有望耦合到 VGPM 模型用于改进最大光合速率算法, 使得 VGPM 模型在内陆湖泊水体中应用更科学。

(3) 结合前期所得到的大量的野外固有、表观光学的实测资料, 建立了叶绿素 a 浓度、真光层深度等的半分析模型, 利用由短波近红外校正方法得到的 MODIS 影像图以及中科院遥感应用研究所提供的 MODIS 影像图, 反演了 2009-2010 年叶绿素 a、真光层深度、温度等逐月时空分布图, 并且分析探讨了其时空分布的机理。

(4) 结合太湖站光合有效辐射强度数据以及太湖区域光照周期的数据代入 VGPM 模型, 结合上述真光层深度、叶绿素 a 浓度、最佳光合速率时空分布图来估算太湖 2009-2010 年逐月初级生产力, 利用太湖 2009、2010 年实测初级生产力的值对 VGPM 估算得到的初级生产力进行验证。着重分析了沉积悬浮物浓度对初级生产力的影响, 以及温度、光照强度、叶绿素 a 浓度对基于 VGPM 模型估算的太湖初级生产力的敏感性分析; 最终探讨太湖初级生产力的演化机理。

1.5 论文创新点

(1) 本文首次尝试通过室内培养典型藻种, 研究不同光温条件对其影响。在不同光照强度及不同温度环境下其生长趋势, 测定了两种藻的比吸收系数、吸收系数、叶绿素 a 浓度、藻细胞浓度、光合速率等指标, 以期能得到浮游植物光合速率与温度、叶绿素 a 浓度、比吸收系数等之间的耦合关系模型, 为以后更进一步修正 VGPM 模型估算太湖初级生产力打下良好的基础。

(2) 通过对水体固有、表观光学特性的测定, 根据辐射传输理论, 建立了适合太湖水体叶绿素 a 浓度、真光层深度的遥感半分析模型。结合 2009-2010 年 MODIS 影响图反演了太湖 2009-2010 年太湖叶绿素 a 浓度、真光层深度以及最佳光合速率的时空分布图, 并分析了其演化机理。

(3) 结合叶绿素 a 浓度、真光层深度的半分析模型, 修正了 VGPM 模型, 系统地估算了太湖全湖不同时空尺度上浮游植物初级生产力, 并试图揭示叶绿素 a、悬浮物浓度等因素对初级生产力的影响机制并且利用太湖实测初级生产力数据对 VGPM 模型估算得到的初级生产力进行验证。

第二章 光照强度对铜绿微囊藻和斜生栅藻生长及吸收特性的影响研究

2.1 引言

浮游植物作为水体主要初级生产者及光能利用者,其光吸收特性成为了水体生物光学中最关键的问题之一,通常是用浮游植物吸收系数来表征(韩冰等, 2009)。浮游植物吸收光谱反映了色素的组成、种类及比例(孙德勇等, 2009),而浮游植物比吸收系数是浮游植物吸收系数与叶绿素a浓度的比值,其表征的是单位叶绿素a浓度对光的吸收能力。一方面,比吸收系数是水色遥感模型、水体初级生产力估算模型的重要输入参数和不确定性来源(Dall'Olmo & Gitelson, 2005; Hubert *et al.*, 2010; Uitz *et al.*, 2010),另一方面通过比吸收系数这个参数水色遥感的发展将逐步由水色组分浓度的反演向色素组成、浮游植物粒径及种群组成识别方向深入(Sathyendranath *et al.*, 2004, 2005; Mouw & Yoder, 2010)。由此国内外展开了一系列对浮游植物吸收系数及比吸收系数的研究(Sathyendranath *et al.*, 1987; Bricaud *et al.*, 2004; Matsuoka *et al.*, 2009; Eduardo & Roberto, 2010; Zhang *et al.*, 2010; 周虹丽等, 2010),例如周虹丽等(2010)对室内培养的不同藻类生长期的吸收光谱及比吸收系数进行了比较研究,对吸收光谱与叶绿素a(Chla)浓度之间的关系进行了分析。Eduardo & Roberto(2010)和Bricaud等(2004)则认为藻类粒级结构大小及色素成分对比吸收系数有着显著的影响,比吸收系数是浮游植物生物量与色素吸收之间联系的纽带。而Matsuoka等(2009)研究发现比吸收系数的某个特征波段与硝酸盐浓度呈显著的正相关,而与温度无显著相关。Sathyendranath(1987)等早期对8种浮游植物比吸收系数进行测定,在440nm处比吸收的变化范围为0.019-0.047 m²/mgChla,而导致比吸收系数不同的原因是由于细胞粒径、包裹效应及色素组成的差异。

太湖水体浮游植物群落演替存在明显季节变化,在夏季以蓝藻为主,而在其它季节则以绿藻、硅藻和鞭毛藻为主(Chen *et al.*, 2003)。蓝藻和其它藻类在细胞粒径大小、光合色素组成上都存在很大差异,这会影响到浮游植物比吸收系数,进而会影响浮游植物叶绿素a浓度的遥感反演。此外,光是水体浮游植物进行光合作用的主要限制因子,浮游植物生长过程中随光强增加光合色素浓度会有所降低,相伴随的辅助光合色素也会降低(Fujiki *et al.*, 2002)。变化光强下光合以

及辅助光合色素的变化势必也会引起浮游植物比吸收系数变化 (Fujiki *et al.*, 2002)。因此本研究选择太湖优势藻种铜绿微囊藻及斜生栅藻为研究对象, 通过室内培养, 得到了不同光照强度下两种藻的生长趋势, 并通过测得两种藻在不同光照强度下的吸收系数、比吸收系数, 建立了叶绿素a浓度、藻密度与其之间的关系, 最终分析并探讨了两种藻吸收系数、比吸收系数差异及其对不同光照强度的响应, 为了进一步研究太湖蓝藻水华爆发形成机理及利用遥感技术识别浮游植物种群奠定了一定的基础。

2.2 材料与方法

2.2.1 实验材料

实验选用的铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 和斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 均来自于中国科学院水生生物研究所的藻种库, 两者都为单细胞生物。

2.2.2 实验方法

铜绿微囊藻和斜生栅藻的藻种均保存于光照培养箱。胡小贞等 (2005) 研究发现, 铜绿微囊藻生长的最适光照强度为 $30\text{--}35\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 四尾栅藻 (与斜生栅藻同属于绿藻门) 生长的最适光照强度为 $60\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。由此实验过程中设置低、中、高 3 个光照水平: 5, 50, $100\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 温度设置为藻类培养的最佳温度 25°C , 光暗周期比为 12:12。采用 BG11 培养液 (<http://algae.ihb.ac.cn/>) 进行培养, pH 为 7.1。把在光照培养箱中驯化一周处于对数期的铜绿微囊藻以及斜生栅藻接种于已灭菌的培养液中, 培养液与藻液浓度比为 6:1, 以达到铜绿微囊藻的接种密度为 $60\times 10^4\text{cells/mL}$ 左右, 斜生栅藻的接种密度为 $40\times 10^4\text{cells/mL}$ 左右。每个处理设置 3 个平行样。

实验持续时间为 17d, 采样频率为每隔 1d 测定一次, 共采样 9 次。取样过程均在无菌操作台进行。测定的指标如下: 藻细胞个数、细胞粒径、Chl_a 浓度、浮游植物吸收及比吸收系数。

2.2.3 参数测定

(1) 藻密度 (AD) 及粒径 (D) 的测定: 自接种开始, 每天均在光周期开始 1 小时后取样, 每个锥形瓶用灭菌取液枪取 0.1mL 藻液于 0.1mL 藻类计数框上, 在 OLYMPUS U-TVO.63XC 显微镜下计算 10 个视野取平均值。在实验结束后, 随机选取不同光照下不同藻种的不同处理下的 30 张藻细胞图片, 利用专业的图像处理软件 Image-Pro Express 6.0 来测定藻细胞粒径。

(2) Chla 浓度测定: 用 Whatman GF/F 滤膜过滤水样, 冷冻 48h 后, 利用 90% 的热乙醇于 85℃ 水浴锅中萃取, 在暗处静置 4~6 小时后在 UV2550 分光光度计上进行测定。分别测定波长在 665nm 和 750nm 处的吸光度, 随后用 1mol/L 的盐酸进行酸化, 再次测定波长在 665nm 及 750nm 处的吸光度, 根据两次测得的吸光度进行 Chla 浓度的计算 (陈宇炜等, 2006)。

(3) 浮游植物吸收系数 $a_{ph}(\lambda)$ 、比吸收系数 $a_{ph}^*(\lambda)$ 的测定: 浮游植物吸收系数采用定量滤膜技术 QFT(Quantitative Filter Technique) (Mitchell, 1990) 得到, 用 25mm 的 Whatman GF/F 膜过滤 10mL 左右的藻液, 用同样湿润程度的空白膜作参比, 在 UV-2550PC 型分光光度计下用 ISR-240A 型积分球在反射率模式下采用 T-R 方法测定滤膜上颗粒物在 350~800 nm 波长范围的吸光度。之后用各波段的吸光度减去 750nm 波长处的吸光度, 采用如下公式进行放大因子校正 (Tassan & Ferrari, 2002):

$$OD_s = 0.423 OD_f + 0.479 OD_f \quad OD_s \leq 0.4 \quad (\text{式 2.1})$$

式中: OD_s 为校正后的滤膜上悬浮颗粒物吸光度; OD_f 为在仪器上直接测得的滤膜上悬浮颗粒物的吸光度。

实验中滤膜上富集的是纯藻, 没有非藻类颗粒物, 因此滤膜上悬浮的颗粒物的光谱吸收系数即为浮游植物吸收系数, 由如下公式得到:

$$a_{ph}(\lambda) = 2.303(S/V)OD_s(\lambda) \quad (\text{式 2.2})$$

式中: $a_{ph}(\lambda)$ 为波长在 λ 处的浮游植物吸收系数 (m^{-1}), S 为滤膜上颗粒物的有效面积 (m^2), V 则为过滤的藻液体积 (mL)。

由此浮游植物比吸收系数可以表示为:

$$a_{ph}^*(\lambda) = a_{ph}(\lambda)/Chla \quad (\text{式 2.3})$$

式中, $a_{ph}^*(\lambda)$ 、 $a_{ph}(\lambda)$ 为波长在 λ 处浮游植物吸收系数 (m^{-1}) 和比吸收系数 ($m^2/mgChla$), $Chla$ 为叶绿素 a 浓度 (ug/L)

2.2.4 分析与统计

单因素方差分析、表格绘制等均采用 SPSS16.0 统计软件; 曲线拟合及数据图均在 Origin7.5 软件中完成。

2.3 结果与讨论

2.3.1 不同光照条件对铜绿微囊藻、斜生栅藻生长的影响

图 2.1 是铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同光照强度下的生长曲线, 两种藻在光照强度为 $50\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 和 $100\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 条件下呈现出“S”型生长曲线; 而在弱光照强度 $5\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 下生长呈持续缓慢增长, 在整个培养周期内, 铜绿微囊

藻最大藻细胞数目为 2.10×10^6 cells/mL, 栅藻为 1.22×10^6 cells/mL。由图 2.1a 可以看出, 在光照强度为 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的条件下, 由单因素方差分析结果表明, 在第 5d 之前铜绿微囊藻在这两种体系下藻细胞数目比较接近, 无显著差异 ($p > 0.05$); 而在第 5d 以后, 生长趋势开始分离, 在 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下, 铜绿微囊藻呈现出良好的继续增长的生长趋势, 最大生物量达到了 9.53×10^6 cells/mL; 而在 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下, 尤其在培养的第 9d 以后, 则开始趋于生长的稳定期, 铜绿微囊藻的生长受到了一定程度的抑制, 整个培养期内最大生物量达到 6.22×10^6 cells/mL。从图 2.1b 可以看出, 在第 7d 之前斜生栅藻在 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照条件下的各个培养时间段的藻细胞数目比较接近, 而在第 8d 之后, 单因素方差分析表明, 两种体系下斜生栅藻细胞密度差异非常显著 ($p < 0.001$)。但与铜绿微囊藻相比较, 斜生栅藻不受到高光照强度的抑制, 反而保持着良好的生长优势, 而且有较长的指数生长期。

不同光照强度对铜绿微囊藻及斜生栅藻 Chla 浓度的影响见图 2.2a 和图 2.2b。单因素方差分析结果表明, 第 1~5d, 光照强度对铜绿微囊藻 Chla 浓度差异均不显著 ($p > 0.05$), 而从第 6d 开始, Chla 浓度受光照强度的影响差异显著 ($p < 0.001$)。培养结束时, 与初始 Chla 浓度相比, 光照强度分别为 5、50、 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, Chla 增加的倍数为 2.85、20.06、10.19。对于斜生栅藻而言, 自培养的第 3d 开始, 在这三种光照条件下 Chla 浓度差异明显 ($p < 0.001$), 至培养结束, Chla 浓度比初始 Chla 浓度在光照强度分别为 5、50、 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时增加了 3.00、10.67、7.28 倍。

从培养的过程中藻液颜色也能看出, 在高光照条件下, 铜绿微囊藻在培养后期呈现黄绿色, 中光照条件下呈现蓝绿色, 而低光照条件下呈现淡蓝色; 斜生栅藻则在高光照及中光照条件下都呈现出黄绿色, 在弱光照条件下呈现出淡黄色。从图 2.1 和图 2.2 可推断出, 藻类的生长有着一个适宜的光照条件, 光能不足或者光能过饱和对于藻类进行光合作用都会产生不利的影响, 从而降低藻类的生物量 (Stramski *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2009; 陈书秀和梁英, 2009)。陈书秀等 (2009) 认为, 光能不足时能限制藻类进行光合碳同化, 而由于关键性酶没有进行彻底活化最终导致光合作用降低。实验中弱光照条件下的藻类细胞密度以及 Chla 浓度都很低。

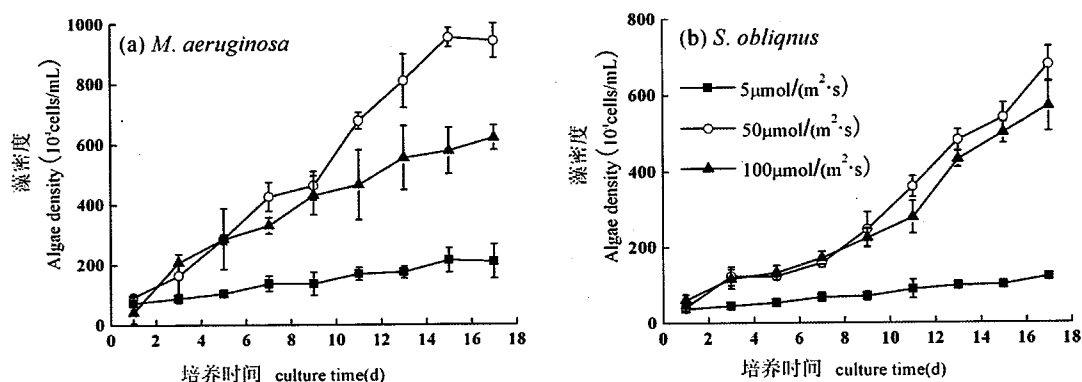


图 2.1 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻生长曲线

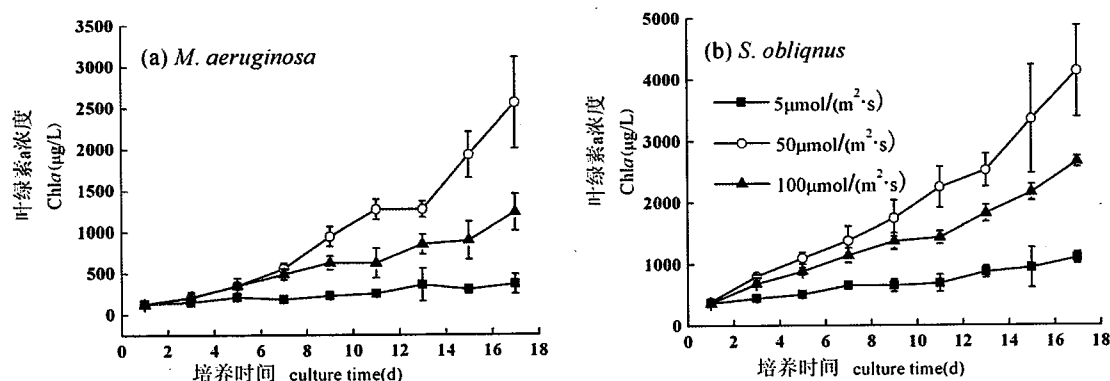
Fig.2.1 Growth curve of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* at different irradiation intensity

图 2.2 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻 Chl a 浓度随时间变化

Fig.2.2 Variations of the Chl a concentrations of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* at three different irradiation intensity

2.3.2 光照强度对两种藻的吸收系数的影响

不同光照强度下整个培养期间铜绿微囊藻以及斜生栅藻的吸收光谱如图 2.3 所示。从图 2.3 中可以看出，光照强度对这两种藻类吸收光谱的变化趋势没有影响，吸收系数均随着藻类密度的增加而增加。由于 Chl a、类胡萝卜素等的影响，铜绿微囊藻和斜生栅藻在 440nm 和 675nm 附近都有明显的吸收峰，而从这两种藻的吸收光谱也能看出藻类不同的色素种类及组成能影响藻类的吸收光谱的形状。由于铜绿微囊藻属蓝藻门，受到藻蓝素的影响使得铜绿微囊藻的吸收光谱在 625nm 附近有个次吸收峰，在光照强度为 50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件下此吸收峰尤为明显(如图 2.3b 所示)。斜生栅藻在 485nm 处有一次吸收峰，相对于 440nm 处的吸收峰，显的比较平缓，主要是由叶绿素 b 贡献的(图 2.3d、图 2.3e 和图

2.3f)。由于蓝藻在 625nm 存在一个吸收次峰, 许多研究基于蓝藻在 625nm 处的特征吸收峰利用对应波段的遥感反射率发展了藻蓝素定量反演模型以及蓝藻水华的遥感定量识别 (Simis *et al.*, 2007; Hunter *et al.*, 2008)。

两种藻的吸收系数在不同的光照强度下有着显著的差异。整个培养期, 光照强度分别为 5、50、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 铜绿微囊藻 440nm 吸收系数的变化范围分别为 4.7-9.9、5.0-55.2、4.8-44.5 m^{-1} , 675nm 吸收系数的变化范围为 2.6-5.9、2.7-33.4、2.6-20.4 m^{-1} ; 对应的 Chla 浓度变化范围为 128.5-366.7、127.5-2558.1、120.9-1231.8 $\mu\text{g}/\text{L}$ 。在光照强度分别为 5、50、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 下斜生栅藻 440、675nm 吸收系数变化范围分别为 6.3-18.0、7.3-66.7、7.7-58.9 m^{-1} , 4.4-13.5、5.2-51.6、5.2-41.1 m^{-1} , 对应的 Chla 平均浓度变化范围在 366.5-1100.4、387.5-4133.0、365.6-2660.9 $\mu\text{g}/\text{L}$ 。由此可见, 尽管两种藻在不同光照强度下的波谱特征相似, 但其吸收系数值差异显著 ($p<0.001$)。

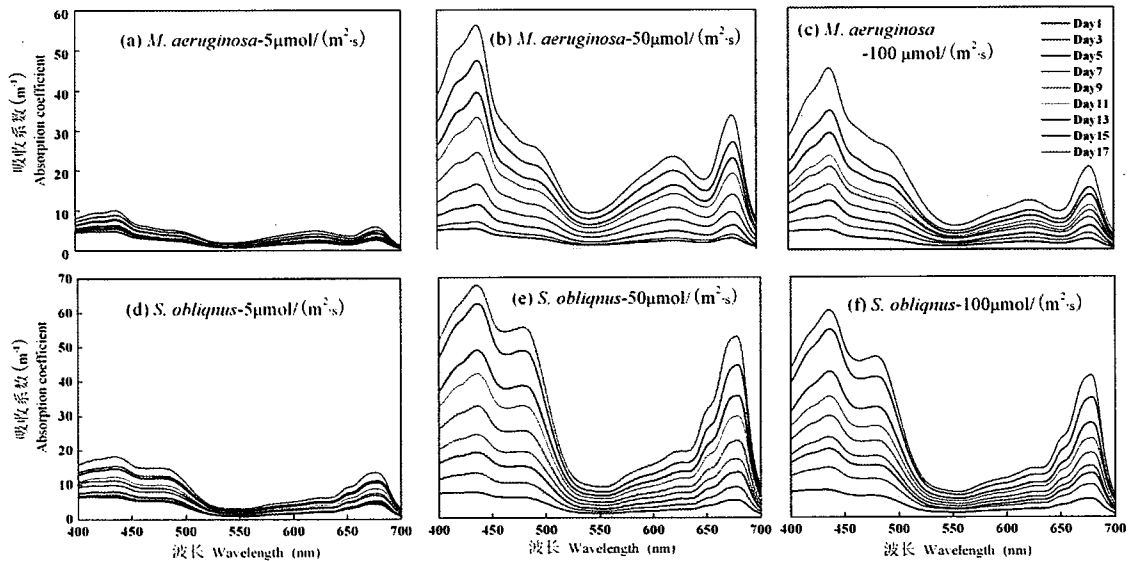


图 2.3 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养期的吸收光谱, 其中, (a)和(d)代表光照强度为 5 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, (b)和(e)代表光照强度为 50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, (c)和(f)代表光照强度为 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

Fig.2.3 Absorption spectra of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the different culture time at different irradiation intensity: 5 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (Fig.2.3a, 2.3d), 50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (Fig.2.3b, 2.3e), 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (Fig.2.3c, 2.3f)

表 2.1 不同光照强度下铜绿微囊藻与斜生栅藻 440、675nm 吸收系数与藻细胞密度 (AD)、Chla 浓度的关系 ($p<0.001$)

Table 2.1 Relationships between *M. aeruginosa*, *S. obliquus* absorption coefficients and algae density (AD), Chla at different irradiation intensity

藻种类别	光照强度 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	回归式	R^2	N
铜绿微囊藻 (<i>M. aeruginosa</i>)	5	$a_{ph}(440)=3E-06AD+2.398$	0.856	27
		$a_{ph}(675)=2E-06AD+0.979$	0.800	27
		$a_{ph}(440)=0.273\text{Chla}^{0.590}$	0.812	27
		$a_{ph}(675)=0.118\text{Chla}^{0.634}$	0.721	27
	50	$a_{ph}(440)=5E-06AD-2.478$	0.943	26
		$a_{ph}(675)=3E-06AD-1.854$	0.928	26
		$a_{ph}(440)=0.089\text{Chla}^{0.827}$	0.980	26
		$a_{ph}(675)=0.039\text{Chla}^{0.862}$	0.979	26
	100	$a_{ph}(440)=6E-06AD-2.090$	0.879	25
		$a_{ph}(675)=3E-06AD-0.613$	0.880	25
		$a_{ph}(440)=0.072\text{Chla}^{0.889}$	0.982	25
		$a_{ph}(675)=0.025\text{Chla}^{0.933}$	0.982	25
斜生栅藻 (<i>S. obliquus</i>)	5	$a_{ph}(440)=1E-05AD+1.266$	0.904	27
		$a_{ph}(675)=1E-05AD+0.226$	0.905	27
		$a_{ph}(440)=0.022\text{Chla}^{0.948}$	0.918	27
		$a_{ph}(675)=0.01\text{Chla}^{1.023}$	0.901	27
	50	$a_{ph}(440)=9E-06AD+6.352$	0.923	27
		$a_{ph}(675)=7E-06AD+3.423$	0.916	27
		$a_{ph}(440)=0.020\text{Chla}^{0.980}$	0.974	27
		$a_{ph}(675)=0.011\text{Chla}^{1.016}$	0.978	27
	100	$a_{ph}(440)=9E-06AD+5.856$	0.950	27
		$a_{ph}(675)=6E-06AD+3.473$	0.950	27
		$a_{ph}(440)=0.015\text{Chla}^{1.047}$	0.974	27
		$a_{ph}(675)=0.010\text{Chla}^{1.042}$	0.975	27

在遥感监测蓝藻水华、赤潮中常以 Chla 浓度作为指标,对两种藻 440、675nm 吸收系数与 Chla 浓度进行相关性分析发现,两者在不同的光照强度下都存在着显著的正相关关系($p<0.001$) (表 2.1),而幂函数关系能最好的说明浮游植物吸收系数随着 Chla 浓度增加而增加。但从表 2.1 也可得出,铜绿微囊藻及斜生栅藻在光照强度为 50 和 $100\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件下,440、675nm 吸收系数与 Chla 浓度的相关性比在弱光照条件下显著。对于铜绿微囊藻而言, $R^2\{(\text{Chla})-a_{ph}(440)\} > R^2\{(\text{Chla})-a_{ph}(675)\}$,由此说明 Chla 浓度对于铜绿微囊藻 440、675nm 波段吸收系数贡献依次减小。斜生栅藻在光照强度为 50 和

100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件下, $R^2\{(\text{Chla})-a_{\text{ph}}(440)\} < R^2\{(\text{Chla})-a_{\text{ph}}(675)\}$ 。对此次培养过程中的所有的铜绿微囊藻及斜生栅藻 440、675nm 吸收系数与 Chla 浓度分别进行相关性分析, 并同样进行幂函数的拟合, 得到了两种藻吸收系数与 Chla 浓度之间的关系, 由图 2.4 可知, 两种藻 440、675nm 吸收系数与 Chla 浓度的相关性低于光照强度为 50 和 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件, 而高于在 5 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光照条件下培养的藻吸收系数与 Chla 浓度的相关性。周虹丽等 (2009) 对室内培养的小球藻、扁藻、裸甲藻及混合藻吸收系数与 Chla 浓度进行分析, 也发现两者之间存在显著的幂函数关系, R^2 最大达到 0.986。

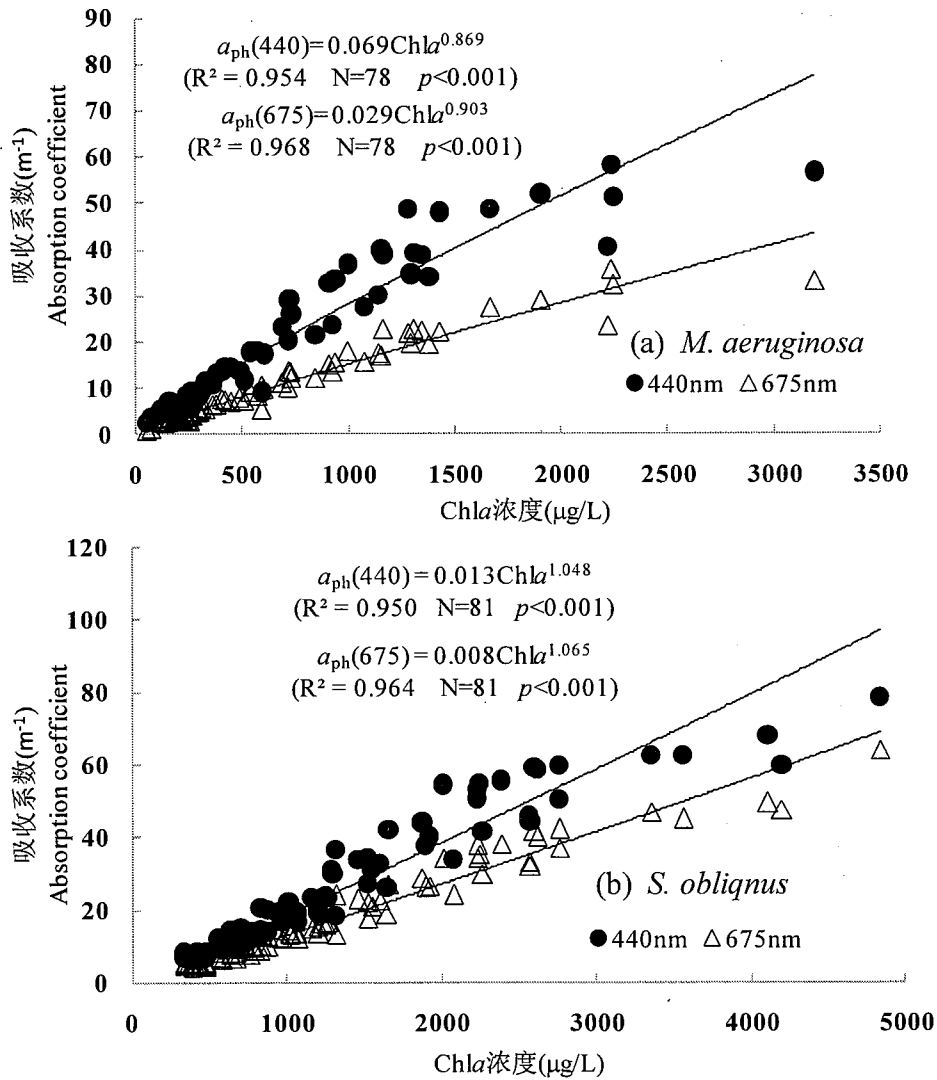


图 2.4 铜绿微囊藻及斜生栅藻吸收系数与 Chla 浓度的关系

Fig. 2.4 Correlations between *M. aeruginosa*, *S. obliquus* absorption coefficients and Chla concentration

藻细胞密度常作为衡量藻类生长状况的最主要的指标, 但鲜有文献报道其

与其它指标的联系。对藻细胞密度与藻类 440、675nm 处吸收系数进行相关性分析,发现两者之间存在显著的正相关 ($p<0.001$) (表 2.1)。铜绿微囊藻在光照为 $50\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件下,440、675nm 吸收系数与藻细胞密度相关性要好于弱光照及高光照条件下两者之间的相关性,决定系数 R^2 分别为 0.943、0.928。对于斜生栅藻而言,任一光照条件下的 440、675nm 处吸收系数与藻细胞密度相关性都非常显著 ($R^2>0.9, p<0.001$)。图 2.5 是三种光照强度体系下的铜绿微囊藻和斜生栅藻 440、675nm 处的吸收系数与藻细胞密度的线性回归。结果表明,决定系数 R^2 要比单个体系的 R^2 值大,以后在研究混合藻浮游植物吸收系数过程中就可以用图 2.5 中的模型来进行铜绿微囊藻及斜生栅藻 440、675nm 吸收系数的估算,从而也为实验室混合藻种光谱分解作出贡献。

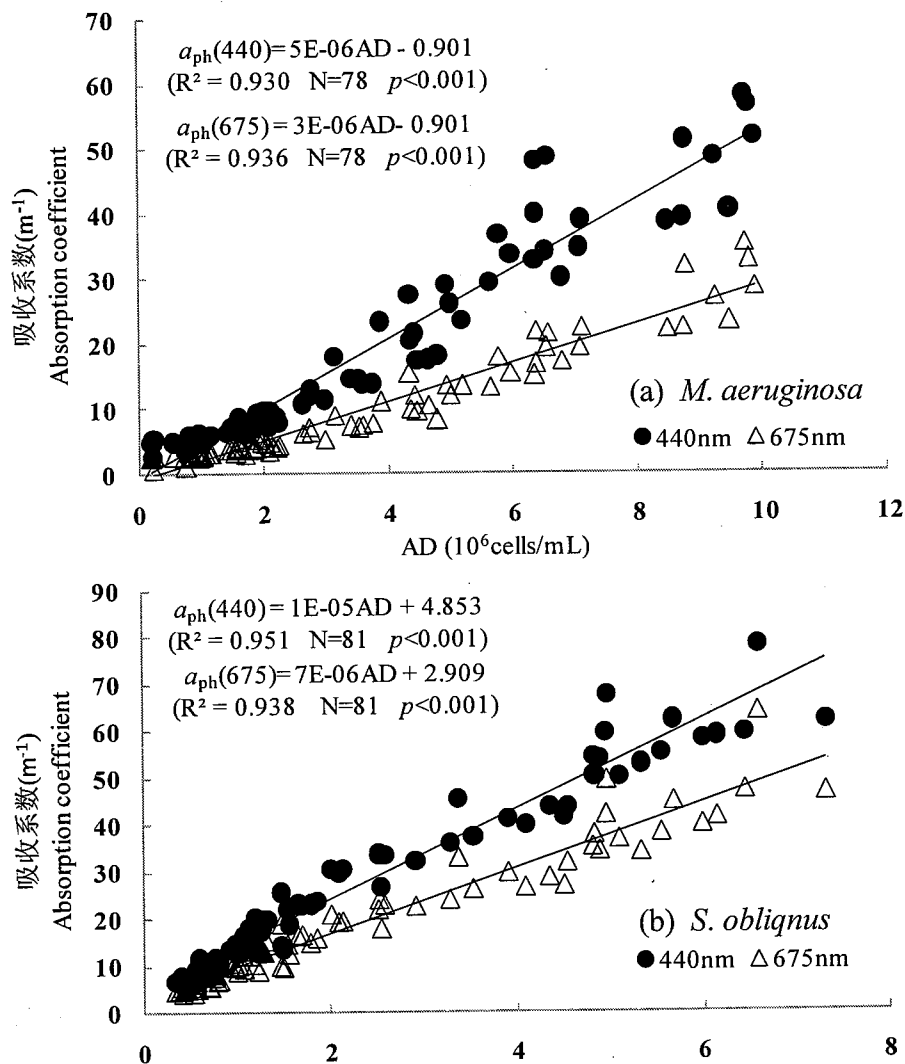


图 2.5 铜绿微囊藻及斜生栅藻吸收系数与藻细胞密度的关系
Fig. 2.5 Correlations between *M. aeruginosa*, *S. obliquus* absorption coefficients and algae density

2.3.3 光照强度对两种藻比吸收系数的影响

两种藻的吸收系数在培养期内量值变化很大, 而比吸收系数却是在一定小的范围内波动 (图 2.6)。研究发现在高光照条件下的铜绿微囊藻及斜生栅藻比吸收系数平均光谱量值最大 (图 2.7), 440nm 处分别为 0.0364 ± 0.0028 、 $0.0222 \pm 0.0016 \text{ m}^2/(\text{mgChla})$ (表 2.2), 而光照强度在 5 和 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下两种藻比吸收系数平均光谱在量值较为接近 (图 2.7), 其特征波段 440、675nm 比吸收系数值见表 2, 均落在前人的报道范围内 (Sathyendranath *et al.*, 1987; Eduardo & Roberto, 2010; 周秀丽等, 2010)。Fujiki 和 Taguchi (2002) 通过对 8 种藻在 6 种光强下比吸收系数的测定发现, 比吸收系数随光强增加呈现对数增加。研究中由于只有 3 个光强梯度没法进行方程拟合, 但比吸收系数随光强增加而增加的趋势基本上是一致的。对不同光照强度下的铜绿微囊藻及斜生栅藻进行 400-700nm 波段积分, 得到了两者在此范围内的平均比吸收系数分别为 0.0144、0.0134、0.0160 $\text{m}^2/(\text{mgChla})$, 0.0086、0.0088、0.0105 $\text{m}^2/(\text{mgChla})$ 。由此结合图 2.7 也可以看出, 不管哪种光照强度, 铜绿微囊藻 440、675nm 处比吸收系数均大于斜生栅藻, 两者有着显著的差异 ($p < 0.01$), 这主要是由于两种藻类细胞粒径不同导致。如铜绿微囊藻和斜生栅藻在光照强度为 5、50、 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 藻细胞粒径分别为 3.04、3.13、3.27, 7.00、7.19、7.56 μm , 斜生栅藻平均藻细胞粒径 ($7.24 \pm 0.79 \mu\text{m}$) 是铜绿微囊藻 ($3.14 \pm 0.43 \mu\text{m}$) 的 2 倍多。许多研究均表明, 随细胞粒径增加, 浮游植物比吸收系数明显降低 (Bricaud *et al.*, 2004; Sathyendranath *et al.*, 1987; Fujiki & Taguchi, 2002)。

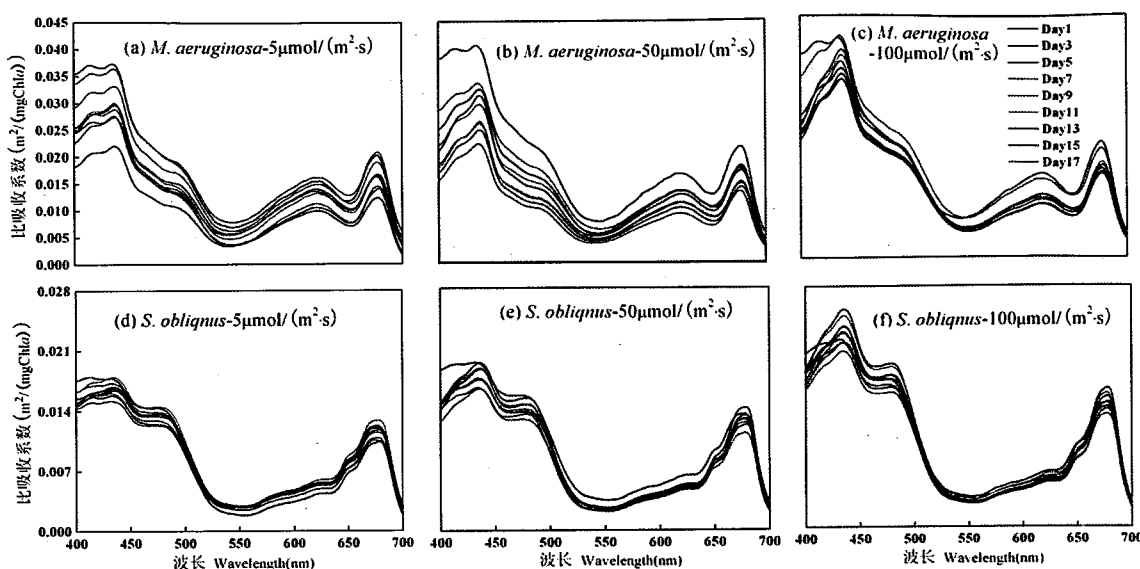


图 2.6 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养时期的比吸收光谱。其中, (a)和(d)代表光照强度为 $5\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, (b)和(e)代表光照强度为 $50\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, (c)和(f)代表光照强度为 $100\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

Fig. 2.6 Specific absorption spectra of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the different culture time at different irradiation intensity: $5\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (Fig.2.6a, 2.6d), $50\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (Fig.2.6b, 2.6e), $100\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (Fig.2.6c, 2.6f)

表 2.2 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在整个培养期内比吸收系数值($\text{m}^2/(\text{mgChla})$)

Fig.2.2 Specific absorption coefficients of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the whole culture time at different irradiation intensity

藻种	光照强度 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	440nm					675nm				
		平均值	标准差	中值	最大值	最小值	平均值	标准差	中值	最大值	最小值
铜绿微囊藻	5	0.0298	0.0046	0.0294	0.0364	0.0218	0.0164	0.0029	0.0162	0.0205	0.0121
	50	0.0290	0.0054	0.0291	0.0394	0.0216	0.0162	0.0025	0.0167	0.0212	0.0131
	100	0.0364	0.0028	0.0361	0.0406	0.0330	0.0174	0.0020	0.0168	0.0215	0.0154
斜生栅藻	5	0.0163	0.0009	0.0163	0.0176	0.0149	0.0116	0.0008	0.0117	0.0128	0.0103
	50	0.0178	0.0011	0.0184	0.0191	0.0161	0.0127	0.0008	0.0128	0.0140	0.0111
	100	0.0222	0.0016	0.0221	0.0249	0.0200	0.0146	0.0010	0.0143	0.0159	0.0130

另外光照强度还影响了两种藻 440、675nm 比吸收系数极值到达的时间。在高光照强度下, 铜绿微囊藻 440、675nm 比吸收系数极小值都出现在培养的第 9d, 分别为 0.0330 、 $0.0154 \text{ m}^2/(\text{mgChla})$ (表 2.2); 而在 $50\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件下, 两者的极小值出现在培养的最后一天; 对于弱光照条件而言, 440 和 675nm 比吸收系数极小值出现在培养期的第 13d。铜绿微囊藻 440、675nm 吸收系数在不

同光照强度下的极大值都出现在培养的前3天。对于斜生栅藻, 440、675nm 比吸收系数最小值出现在藻类生长的指数期, 而最大值出现在生长阶段的后期。但从表 2.2 也可看出, 440、675nm 处最大值与最小值之差最大仅为 0.0049、0.0029, 其比吸收系数光谱相对于铜绿微囊藻而言在整个培养时期内最为一致(图 2.6d、2.6e、2.6f)。周虹丽(2010)等人也证实 440、675nm 比吸收系数极值出现时间保持相对一致是可能由于色素组成及色素包裹效应而致。

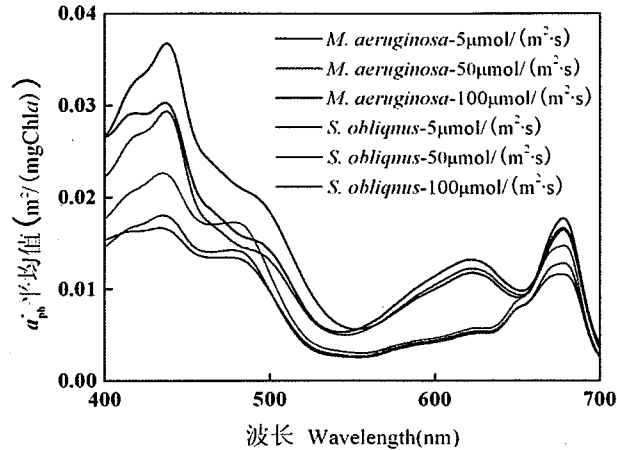


图 2.7 不同光照强度下铜绿微囊藻及斜生栅藻比吸收系数平均光谱

Fig.2.7 Average specific absorption spectra of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* at different irradiation intensity

浮游植物比吸收系数与 Chla 浓度之间的非线性关系已有诸多文献报道(Le *et al.*, 2009; 王桂芬等, 2005), 在本研究中分别两种藻不同光照条件下的 440、675nm 处比吸收系数与 Chla 浓度进行非线性拟合。拟合结果发现, 铜绿微囊藻在不同光照条件下比吸收系数与 Chla 浓度存在着显著的负相关, 并有着幂函数关系。说明在室内培养的铜绿微囊藻在这两个峰都有着色素包裹效应。对比 440 和 675nm 处吸收系数, 都存在如下规律: $R^2\{(Chla)-a^*_{ph}(440)\} > R^2\{(Chla)-a^*_{ph}(675)\}$ 。当光照强度分别为 5、50、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 675、440nm 比吸收系数与 Chla 幂函数拟合的决定系数 R^2 的值分别为 0.461、0.675, 0.552、0.684, 0.227、0.467。铜绿微囊藻比吸收系数随着 Chla 浓度的增加而减小。对于斜生栅藻而言, 比吸收系数与 Chla 浓度基本没有关系, 实验条件下并没有明显的包裹效应。当光照强度分别为 5、50、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, Chla 浓度分别在 339.7-1312.9、338.0-2762.5、366.2-4837.7 $\mu\text{g}/\text{L}$ 变化范围内时, 斜生栅藻 440nm 比吸收系数变化范围很小, 分别在 0.0138-0.0211、0.0142-0.0231、0.0176-0.0275 $\text{m}^2/(\text{mgChla})$ 之间。

2.4 结论

(1) 光照强度对铜绿微囊藻及斜生栅藻生长趋势有着显著的影响。在 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 中光照强度下, 两种藻的生长趋势最好。铜绿微囊藻受高光照强度的抑制比斜生栅藻明显, 在培养的后期生长逐渐缓慢。低光照条件对两种藻的生长都有着不利的影响。

(2) 光照强度对两种藻吸收系数有着显著的影响, 在各个培养阶段, 有着适宜光照条件 ($50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 下的两种藻吸收系数最大, 而光能不足时吸收系数最小。Chl a 浓度与藻类特征波段 440、675nm 吸收系数存在着幂函数的关系, 而线性关系能更好的说明藻细胞密度与吸收系数之间的关系。

(3) 在不同的光照条件以及不同的培养时期, 两种藻的比吸收系数在一定的范围内波动, 但趋势基本相同, 其中高光照条件下比吸收系数值相对比较大, 表现出比吸收系数随着光强的增大而增大的趋势。铜绿微囊藻比吸收系数比斜生栅藻大, 可能是由于藻细胞粒径不同导致。另外铜绿微囊藻在任一光照条件下比吸收系数与 Chl a 浓度存在着显著的负相关, 而纯培养的斜生栅藻比吸收系数则与 Chl a 浓度基本没有关系。

第三章 温度对铜绿微囊藻和斜生栅藻生长、吸收及叶绿

素荧光特性的影响研究

3.1 引言

湖泊富营养化的本质就是水体初级生产力过高的现象,而导致这一现象的发生却有着很多不同的因素。在第二章,我们已讨论过光照对太湖优势藻种铜绿微囊藻和斜生栅藻的生长及吸收特性的影响,但影响水体初级生产力的另外一个最重要的因素就是温度。在第一章我们介绍了估算太湖初级生产力的 VGPM 模型, Behrenfeld & Falkowski (1997b) 就认为最大光合速率是一个温度的函数。温度直接影响了藻类的光合作用、呼吸作用和生长速率(秦伯强, 2011)。韩博平等(2003)认为温度对水柱初级生产的影响主要表现在对光合作用过程中各种生化反应的反应速率的影响上。而各种化学反应的反应速率一般都是随温度的升高而加快,但高温会使细胞内各生化反应之间的平衡受到破坏,甚至对细胞造成不可逆的伤害。大多数藻类能在一个很宽的温度范围内生长,一般情况下,蓝藻的最适温度是 25~35℃ (Yamagu-chi *et al.*, 2000),略高于绿藻与硅藻。当然,传统的测定藻类的适宜温度主要还是通过测定其藻细胞密度,此方法固然可用,但却繁琐。有研究表明,细胞体内活体叶绿素荧光与光合作用中的各种反应密切相关,几乎所有的光合作用过程的变化均可通过叶绿素荧光反应出来,活体叶绿素荧光是光合作用的探针(韩博平等, 2003)。通过对体内叶绿素荧光参数的测定能简捷、快速、可靠的反映出多种逆境因子对植物的光合作用的影响(张曼等, 2007; 梁英等, 2008)。

虽然有关于温度对藻类生长的影响的报道很多(Robarts & Zohary, 1987; Ambrosio *et al.*, 2006; Chu *et al.*, 2007; 谭啸等, 2009),但很少有研究藻类叶绿素荧光特性与藻细胞密度、叶绿素浓度,浮游植物比吸收系数、吸收系数等之间的相互关系。由此,本章通过室内培养实验,选择太湖优势藻种铜绿微囊藻及斜生栅藻为研究对象,得到了不同温度下两种藻的生长趋势,并通过测得两种藻在不同温度下的 Chl_a 浓度、吸收系数、比吸收系数、叶绿素荧光参数 PS II 最大光合效率即最大量子产量 F_v/F_m , 最大相对电子传递速率 $rETR_{max}$ 以及表征光能利用效率的 α 等,建立了叶绿素 a 浓度、藻密度与吸收系数、比吸收系数之间的关系,两种藻的 F_v/F_m 与 Chl_a 浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数的多

元函数耦合关系模型。最终分析并探讨了两种藻吸收系数、比吸收系数差异及其对温度的响应以及细胞粒径对吸收系数、比吸收系数的影响,为进一步修正估算初级生产力的 VGPM 模型以及遥感监测蓝藻水华爆发奠定了基础。

3.2 材料与方法

3.2.1 实验材料

实验选用的铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 和斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 均来自于中国科学院水生生物研究所的藻种库,两者都为单细胞生物。

3.2.2 实验方法

铜绿微囊藻和斜生栅藻的藻种均保存于光照培养箱。实验过程中设置低、中、高 3 个温度梯度: 15、25、35℃, 每一个温度设置 3 个平行组。光照强度设置为 $50\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 光暗周期比为 12:12。采用 BG11 培养液 (<http://algae.ihb.ac.cn/>) 进行培养, pH 为 7.1。把在光照培养箱中驯化一周处于对数期的铜绿微囊藻以及斜生栅藻接种于已灭菌的培养液中, 最终以达到铜绿微囊藻的接种密度为 $8 \times 10^5 \text{ cells/mL}$ 左右, 斜生栅藻的接种密度为 $3 \times 10^5 \text{ cells/mL}$ 左右, 两种藻的叶绿素 a 浓度为 $130\mu\text{g/L}$ 。

实验持续 15d, 采样频率为每隔 1d 测定一次, 共采样 8 次。取样过程均在无菌操作台进行。测定的指标如下: 藻细胞个数、细胞粒径、Chla 浓度、浮游植物吸收与比吸收系数及叶绿素荧光参数。

3.2.3 参数测定

藻密度 (AD)、粒径 (D)、Chla 浓度、浮游植物吸收与比吸收系数测定方法参见第二章。

铜绿微囊藻及斜生栅藻叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 $rETR_{\max}$ 、 α 均由 Phyto-PAM 浮游植物荧光仪 (Phyto-PAM, ED, Walz, Effeltrich, Germany) (图 3.1) 测定。实验过程中, 采用铜绿微囊藻及斜生栅藻作为蓝藻和绿藻的参照, 而硅藻则采用系统配置参照。将待测水样用 $0.22\mu\text{m}$ 滤膜过滤, 并将过滤后的水样用于空白校正。之后对每一个水样进行藻类潜在光合效率 F_v/F_m (量子产量)、快速光合曲线的测定, 而最大电子传递速率及反映光能利用率的 α 均可由快速光合曲线直接得到。

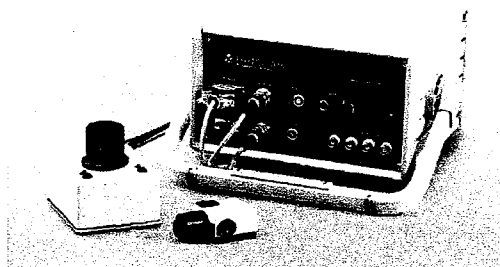


图 3.1 Phyto-PAM 浮游植物荧光仪实图

Fig.3.1 Photo of Phyto-PAM

3.2.4 分析与统计

单因素方差分析、表格绘制等均采用 SPSS16.0 统计软件；曲线拟合及数据图均在 Origin7.5 软件中完成。

3.3 结果

3.3.1 不同温度条件下对铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长的影响

不同温度条件下两种藻的生长曲线见图 3.2。在实验的过程中，随着温度的变化，铜绿微囊藻和斜生栅藻的藻细胞密度变化各不相同。从图 3.2a 可以看出铜绿微囊藻在不同温度下的生长趋势，在 25℃ 下有着良好的生长趋势，大致呈现出“S”曲线，在第 9 天之前细胞密度快速增长，而之后呈现稳定的趋势，最大细胞密度 ($7.40 \times 10^6 \text{ cells/mL}$) 在实验结束的最后一天出现。铜绿微囊藻在低温 15℃ 下，整个培养周期内，细胞密度呈现非常缓慢的增长，由最初的 $7.04 \times 10^5 \text{ cells/mL}$ 到实验结束时的 $1.71 \times 10^6 \text{ cells/mL}$ 。铜绿微囊藻同时也受到高温的胁迫而致使其在 35℃ 条件下的细胞密度仅略高于低温环境下的藻细胞密度。与铜绿微囊藻的生长趋势相比较，不同温度度下，斜生栅藻藻细胞密度在前 5 天无显著差异 (ANOVA, $p > 0.05$) (图 3.2b)。而在第 5 天之后，处于 25℃ 条件下的斜生栅藻生长趋势逐渐分离，之后增长迅速，有较长的指数生长期，最大藻细胞密度达到 $5.39 \times 10^6 \text{ cells/mL}$ 。由图 3.2b 可以看出，斜生栅藻在低温环境下有很缓慢的适应期，在第 9 天之后，与在高温 35℃ 环境下的斜生栅藻生长趋势分离，并呈现快速增长趋势，而斜生栅藻在整个培养周期内，一直受着高温环境的抑制，最大藻细胞密度才达到 $2.04 \times 10^6 \text{ cells/mL}$ 。

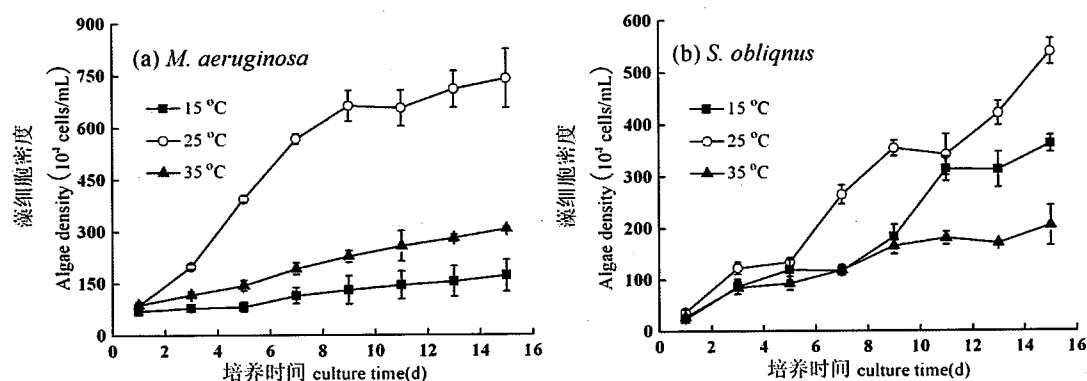


图 3.2 不同温度条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻生长曲线

Fig.3.2 Growth curve of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* at different temperatures

图 3.3 是铜绿微囊藻及斜生栅藻 Chla 浓度随温度的变化而变化。由单因素方差分析及配对样本 t 检验得出, 温度对铜绿微囊藻叶绿素 a 浓度有显著差异 ($p < 0.001$), 对于每一培养时间, Chla 浓度随着温度的升高而增大, 在 35 °C 条件下一直呈现增长趋势, 而在低温环境中 Chla 浓度则几乎没有改变 (图 3.3a)。培养结束时, 与初始 Chla 浓度相比, 在温度 15、25、35 °C 下 Chla 浓度增加的倍数分别为 1.28、6.87 和 6.43 倍。斜生栅藻在 25 °C 下一直呈现快速增长的趋势 (图 3.3b), 最大 Chla 浓度达到 $2613.52 \mu\text{g/L}$, 而在高温环境中, 培养初期呈现指数增长趋势, 但至第 5 天后受高温环境影响, Chla 浓度一直稳定在 $1200 \mu\text{g/L}$ 左右, 而到培养后期则出现下降趋势。斜生栅藻 Chla 浓度在低温环境下的趋势与其藻细胞密度的趋势类似, 在培养的后期出现快速增长的趋势, 至培养结束时, Chla 浓度达到了 $1493.56 \mu\text{g/L}$ 。

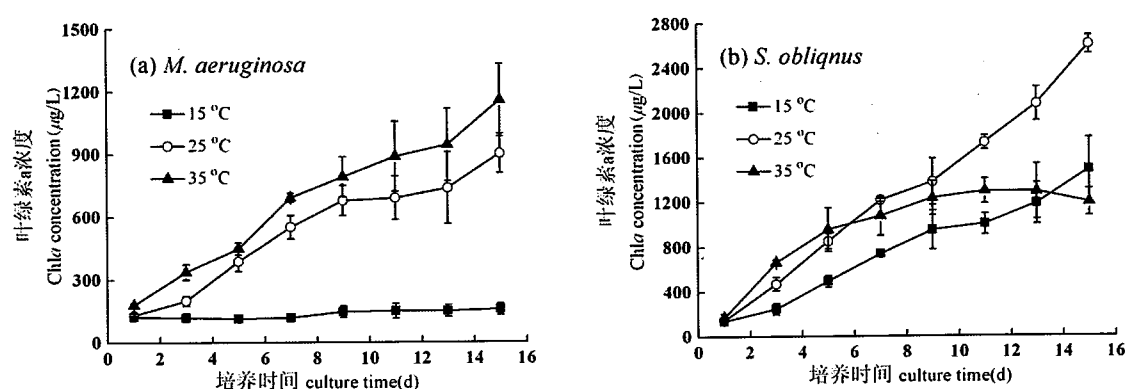


图 3.3 不同温度条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻 Chla 浓度随时间的变化

Fig.3.3 Variations of the Chla concentrations of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* at three different temperatures

3.3.2 两种藻吸收系数受不同温度变化的影响

在整个培养周期内，铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同温度下的吸收系数有着显著的差异（图 3.4），但温度的改变不影响吸收光谱的变化趋势。藻类不同的色素组成及比例改变了藻的吸收光谱形状，由于受到叶绿素 a、类胡萝卜素的影响，铜绿微囊藻及斜生栅藻在 440、675nm 处均有明显的吸收峰，而由于铜绿微囊藻属于蓝藻门，其特有的藻蓝素使其在 625nm 波段左右有着明显的次吸收峰，当然此吸收峰在低温环境并不明显（图 3.4a），在我们以往类似的实验中发现此波段吸收系数与藻蓝素浓度存在极显著正相关（Zhang *et al.*, 2002），进一步佐证了此次研究中 625nm 波段次吸收应该由蓝藻特有的藻蓝素吸收引起。

铜绿微囊藻在温度为 15、25、35℃ 下，铜绿微囊藻吸收系数随着培养天数的增加而增加，对应的 440、675nm 吸收系数的范围分别为 4.78-6.45、5.54-27.00、6.18-28.92 m^{-1} ，2.35-2.90、2.76-12.48、3.07-15.94 m^{-1} 。由此更进一步证实，低温抑制了铜绿微囊藻的生长。反观斜生栅藻，在 15、25、35℃ 下，对应的 440nm 吸收系数的最大值分别为 36.61、47.06、25.36 m^{-1} ，而 675nm 处吸收系数的最大值为 24.30、34.36、15.21 m^{-1} 。在高温环境下，斜生栅藻在培养后期吸收光谱几乎重叠，说明其藻细胞活性很低，已提前进入生长的稳定期或者衰亡期。

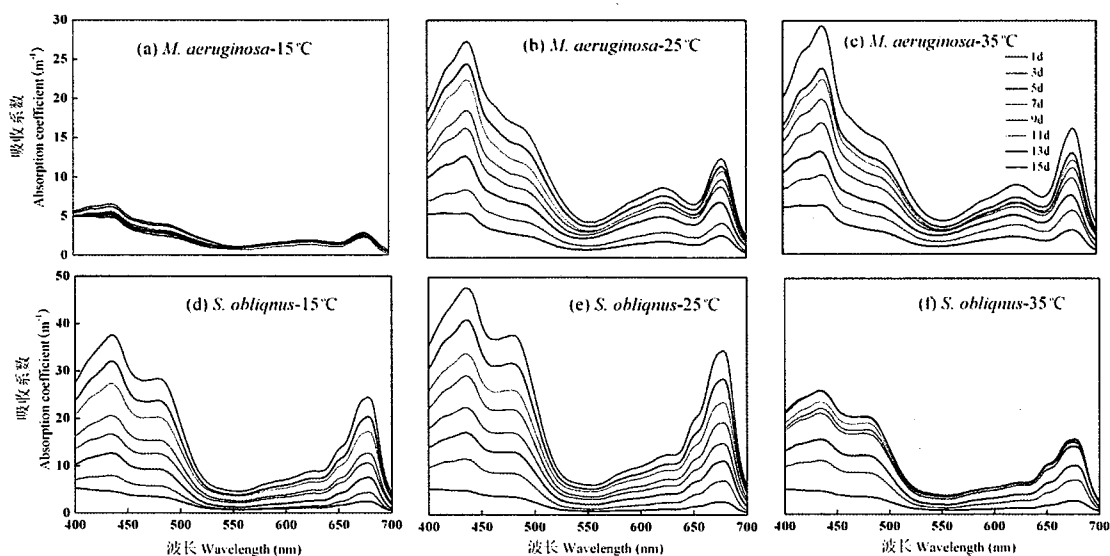


图 3.4 不同温度条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养期的吸收光谱。

其中，(a)和(d)代表温度为 15℃，(b)和(e)代表温度为 25℃，(c)和(f)代表温度为 35℃

Fig.3.4 Absorption spectra of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the different culture time at different temperature: 15℃ (Fig.3.5a, 3.5d), 25℃ (Fig.3.5b, 3.5e), 35℃ (Fig.3.5c, 3.5f)

3.3.3 两种藻比吸收系数受不同温度变化的影响

浮游植物比吸收系数受藻类、光照、生长周期等多种因素的影响，但每一个温度梯度下的藻类比吸收系数在整个培养期内波动幅度不大（图 3.5），温度为 15、25、35℃ 下，440、675nm 两种藻的比吸收系数范围见表 3.1。研究表明，铜绿微囊藻及斜生栅藻的比吸收光谱形状不受温度的变化而变化，铜绿微囊藻在 440、625 及 675nm 处均有吸收峰，这与其吸收系数光谱特征保持一致，而斜生栅藻在 440nm 与 675nm 处存在着显著的吸收峰。对不同温度下的铜绿微囊藻及斜生栅藻进行 400-700nm 波段积分，得到了两种藻在 15、25、35℃ 下平均比吸收系数分别为 0.0188、0.0155、0.0122 $\text{m}^2/(\text{mgChla})$ ，0.0121、0.0103、0.0098 $\text{m}^2/(\text{mgChla})$ ，所得到的值与第二章不同光照强度下两种藻平均比吸收系数所得到的值接近。

由图 3.6 可以看出，两种藻的比吸收系数随着温度的增大而呈现降低的趋势，对于铜绿微囊藻而言，低温 15℃ 环境下 440nm 处比吸收系数值是高温环境下的 1.5 倍，而斜生栅藻低温环境下的 440nm 处比吸收系数值是高温环境下的 1.33 倍。

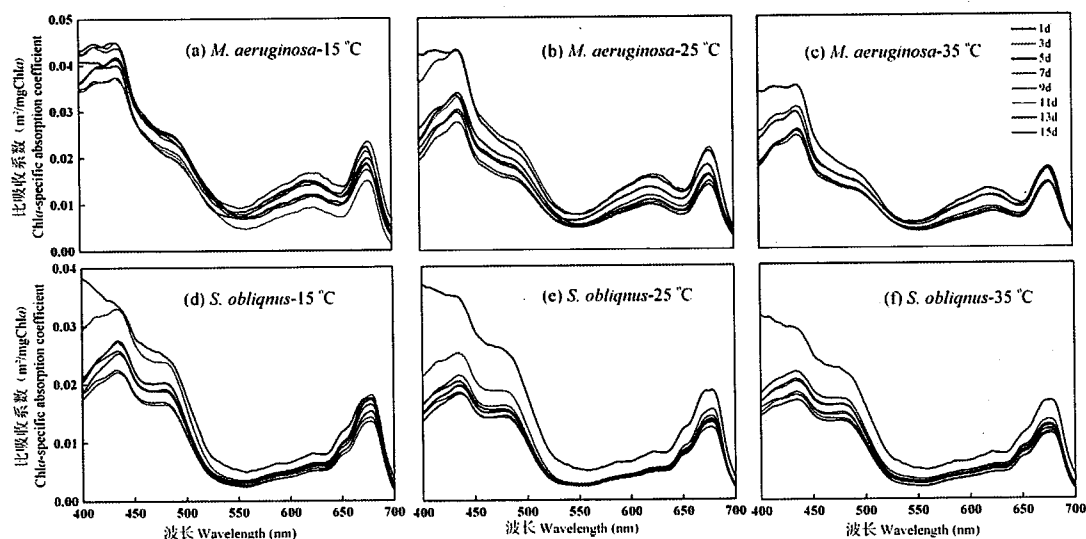


图 3.5 不同温度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在不同培养时期的比吸收光谱。

其中，(a)和(d)代表温度为 15℃，(b)和(e)代表温度为 25℃，(c)和(f)代表温度为 35℃

Fig.3.5 Specific absorption spectra of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the different culture time at different temperature: 15℃ (Fig.3.5a, 3.5d), 25℃ (Fig.3.5b, 3.5e), 35℃ (Fig.3.5c, 3.5f)

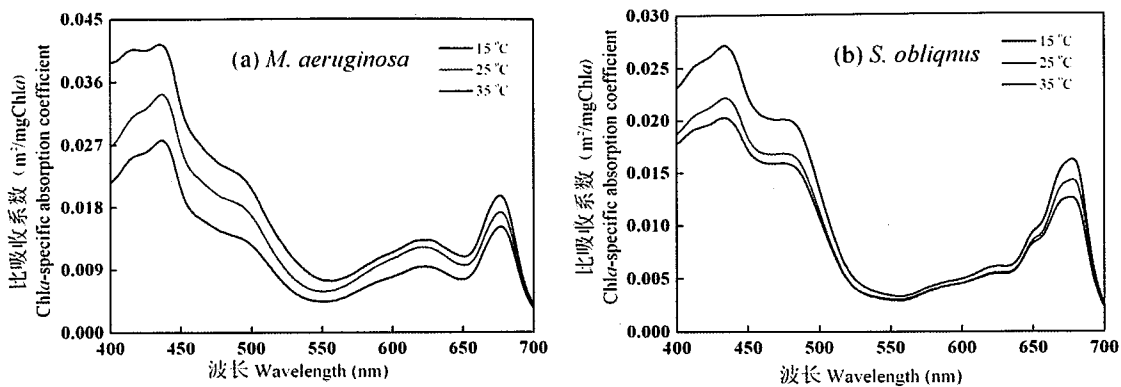


图 3.6 不同温度下铜绿微囊藻与斜生栅藻在整个培养周期内的平均比吸收光谱

Fig. 3.6 Comparison of the average specific absorption spectra of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the whole culture time at different temperature

表 3.1 不同温度下铜绿微囊藻及斜生栅藻在整个培养期内比吸收系数值 $\alpha^*_{ph}(\lambda)$
($m^2/(mgChl-a)$)

Fig.3.1 Specific absorption coefficients of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in the whole culture time at different temperature

藻种	温 度 (°C)	440nm					675nm				
		平均值	标准差	中值	最大值	最小值	平均值	标准差	中值	最大值	最小值
铜绿 微囊 藻	15	0.0406	0.0030	0.0408	0.0439	0.0364	0.0195	0.0027	0.0191	0.0232	0.0150
	25	0.0337	0.0058	0.0324	0.0426	0.0273	0.0172	0.0029	0.0161	0.0217	0.0138
	35	0.0272	0.0036	0.0253	0.0344	0.0240	0.0150	0.0016	0.0140	0.0171	0.0136
斜生 栅藻	15	0.0263	0.0041	0.0256	0.0324	0.0215	0.0161	0.0016	0.0167	0.0179	0.0135
	25	0.0216	0.0052	0.0196	0.0333	0.0180	0.0142	0.0019	0.0136	0.0185	0.0123
	35	0.0198	0.0037	0.0187	0.0281	0.0165	0.0126	0.0018	0.0121	0.0166	0.0110

3.3.4 不同温度处理对铜绿微囊藻及斜生栅藻叶绿素荧光参数的影响

如图 3.7，温度对两种藻的叶绿素荧光各项参数 PS II 的最大光合效率 (F_v/F_m)、 $rETR_{max}$ 、 α 有着显著的影响。对于铜绿微囊藻而言，与初始相比，35℃下， F_v/F_m 保持在较高的水平，平均达到 0.42，而在低温环境中， F_v/F_m 在培养的前 5 天降低了 74%，之后铜绿微囊藻潜在活性缓慢增加，至培养的第 11 天比之初始只下降了 46.9%，培养结束时 F_v/F_m 的值为 0.15，远小于在高温环境下的 F_v/F_m 。在 25℃下的 F_v/F_m 一直呈现下降的趋势，至实验结束，比之初始下

降了 73.3%(图 3.7a)。不同温度下铜绿微囊藻最大电子传递速率趋势、 α 与 F_v/F_m 保持一致(图 3.7c、e),只是在培养的中期,25℃下的 $rETR_{max}$ 比 35℃下的略高。与初始相比,15、25℃ $rETR_{max}$ 、 α 分别下降了 45.7%、45.5%,55.4%、58.5%。以上结果表明,高温能使铜绿微囊藻在整个生长过程中保持较高的光合作用活性,而中温下随着铜绿微囊藻的生长营养盐消耗等多种因素的刺激,逐渐阻碍了 PS II 的电子传递、光合效率和光能利用效率。铜绿微囊藻在低温环境中有一个缓慢的适应过程,因为生长缓慢,导致营养盐消耗慢,在培养的后期 PS II 的电子传递、光合效率和光能利用效率反而逐渐增大。

斜生栅藻叶绿素荧光各项参数 PS II 的最大量子产量 (F_v/F_m)、 $rETR_{max}$, α 在不同温度下的变化趋势与铜绿微囊藻的有着明显的差异(图 3.7 b、d、f)。高温环境下, F_v/F_m 、 $rETR_{max}$, α 比初始值分别降低了 71.9%、92.0%、80.9%。而 15 和 25℃下斜生栅藻在整个培养周期各叶绿素荧光参数都保持着较高的水平, F_v/F_m 、 $rETR_{max}$, α 的平均值分别为 0.653 ± 0.006 、 $139.9 \pm 10.6 \text{ mmol}/(\text{S} \cdot \text{m}^2)$ 、 0.249 ± 0.005 , 0.658 ± 0.004 、 $127.0 \pm 6.1 \text{ mmol}/(\text{S} \cdot \text{m}^2)$ 、 0.255 ± 0.003 。结果表明,斜生栅藻能在低温环境中良好的生长,保持较高的光合活性以及电子传递速率,而高温环境能使得斜生栅藻的正常的细胞新陈代谢发生紊乱,从而表现出藻体本身光合效率、电子传递速率以及光能利用率的降低,而且这种改变是不可逆的。

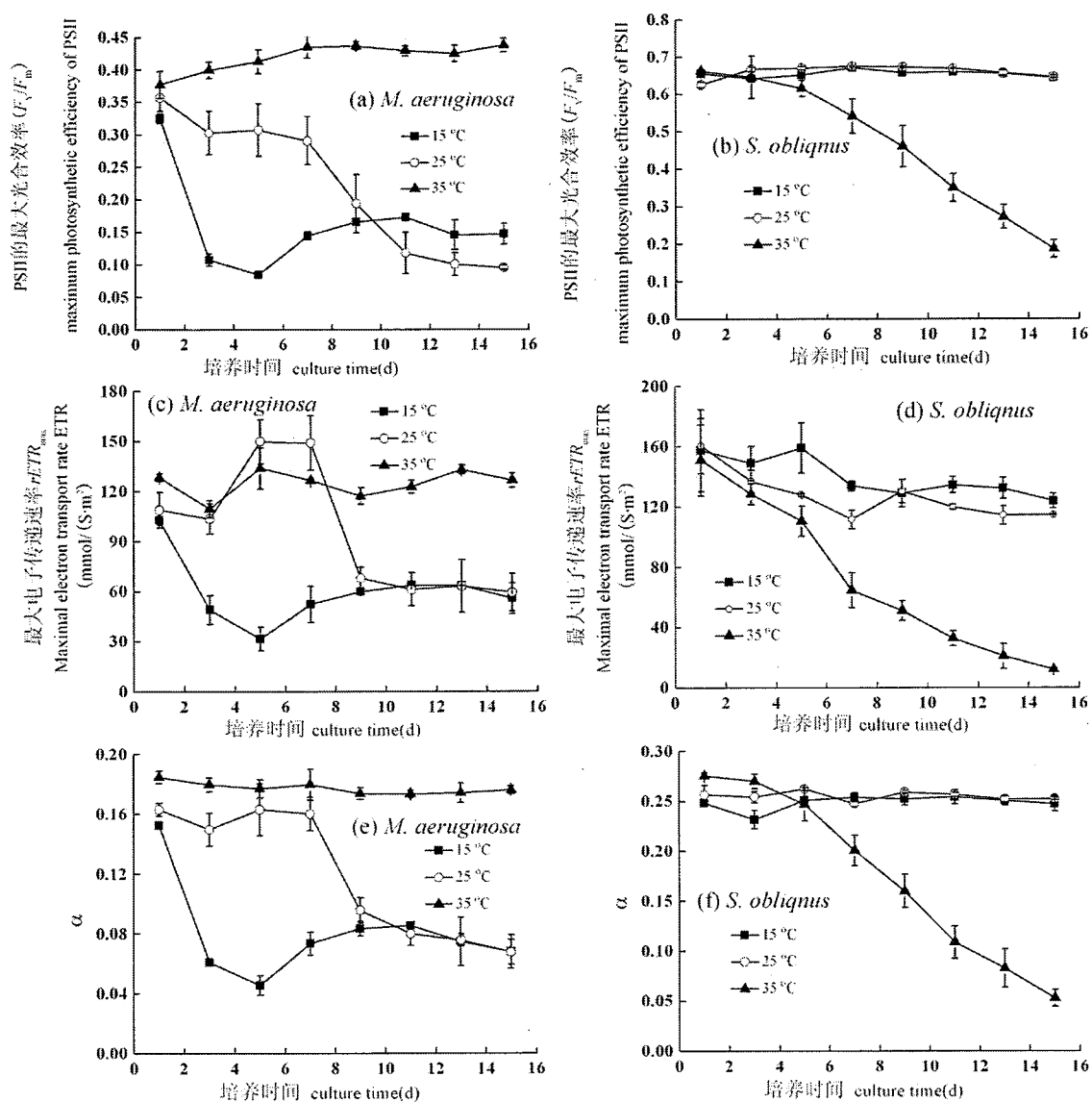


图 3.7 不同温度条件对铜绿微囊藻 (a,c,e) 及斜生栅藻 (b,d,f) 叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3.7 Effects of temperature on the chlorophyll fluorescence parameters of *M. aeruginosa* (a, c, e) and *S. obliquus* (b, d, f)

3.4 讨论

3.4.1 Chla 浓度、藻细胞密度与藻类吸收系数、比吸收系数的关系

在第二章也讨论过, 不同光照条件下铜绿微囊藻及斜生栅藻 440、675nm 吸收系数与藻细胞密度、Chla 浓度都存在着不同程度的相关性, 而在此实验中, 结果表明不同温度下的两种藻在 440、675nm 吸收系数与藻细胞密度、Chla 浓度也存在着显著的正相关关系 (表 3.2, $p < 0.001$)。如表 3.2 所示, 线性函数与

幂函数能更好的分别来表征两种藻的藻细胞、Chla 浓度与吸收系数之间的关系。对于铜绿微囊藻而言, 25、35℃下两种藻的藻细胞、Chla 浓度与吸收系数之间的相关性优于低温环境, 而斜生栅藻则是 15、25℃下优于高温环境, 由此表明温度对于两种藻的藻细胞、Chla 浓度与吸收系数之间的相关性有着显著的影响, 微囊藻不适合在低温下生长, 而斜生栅藻则不适合在高温下生长。实验所得的这个结论佐证了太湖野外浮游植物群落结构演替规律。在太湖春季或者春夏之交时, 优势藻种是绿藻, 这个时候微囊藻等蓝藻的比例非常低, 随温度升高到 5 月份之后, 蓝藻快速繁殖, 浮游植物群落立马以蓝藻为主, 图 3.8 很好的给出了太湖北部湖区 2005、2006 年浮游植物群落结构的年变化图 (Zhang *et al.*, 2012)。而从图 3.9 也可以看出 2 至 5 月份温度在 23℃以下, 主要由绿藻主导, 至 6 月份开始, 温度逐渐升高, 绿藻受到高温环境的抑制, 被蓝藻取代, 即使在 10 月份温度回落到 20℃左右仍旧是蓝藻占优势, 这种优势地位一直持续到下一年的 1 月份, 这其中可能是由于夏季蓝藻大量爆发, 而使得在冬季即使蓝藻腐烂降解仍有很多残留下来。

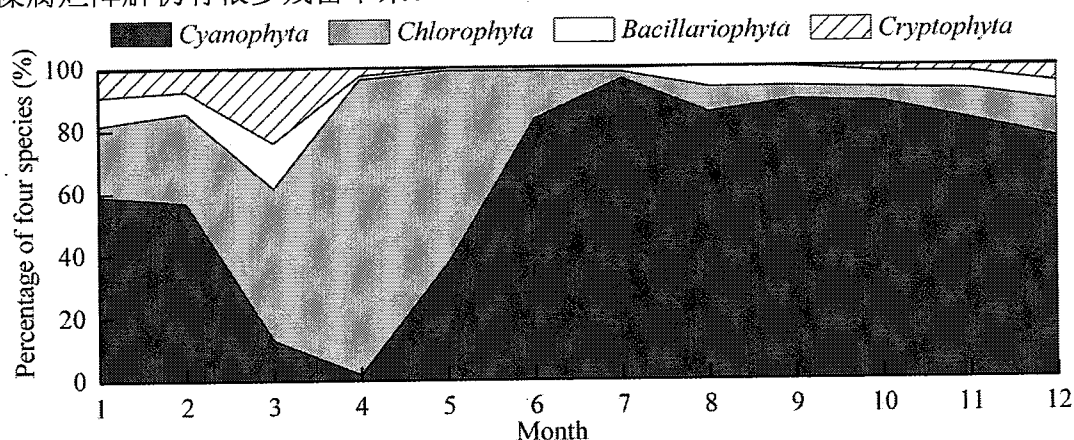


图 3.8 2005~2006 太湖北部湖区浮游植物群落结构的逐月变化图 (引自 Zhang *et al.*, 2012)

Fig.3.8 Monthly variation of phytoplankton community composition in Lake Taihu (data pooled for 8 sites in 2005 and 2006). (Cited from Zhang *et al.*, 2012)

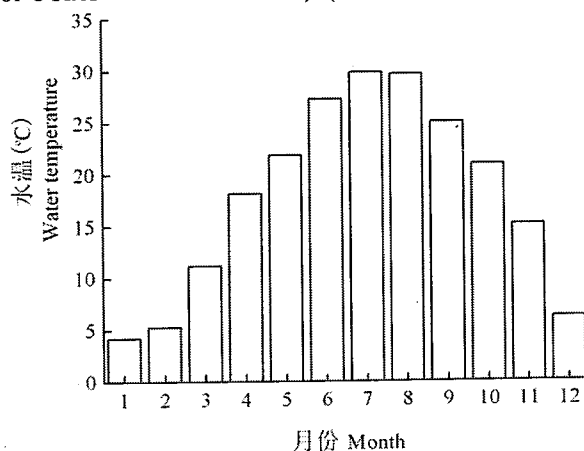


图 3.9 太湖 2005~2006 年水温变化图

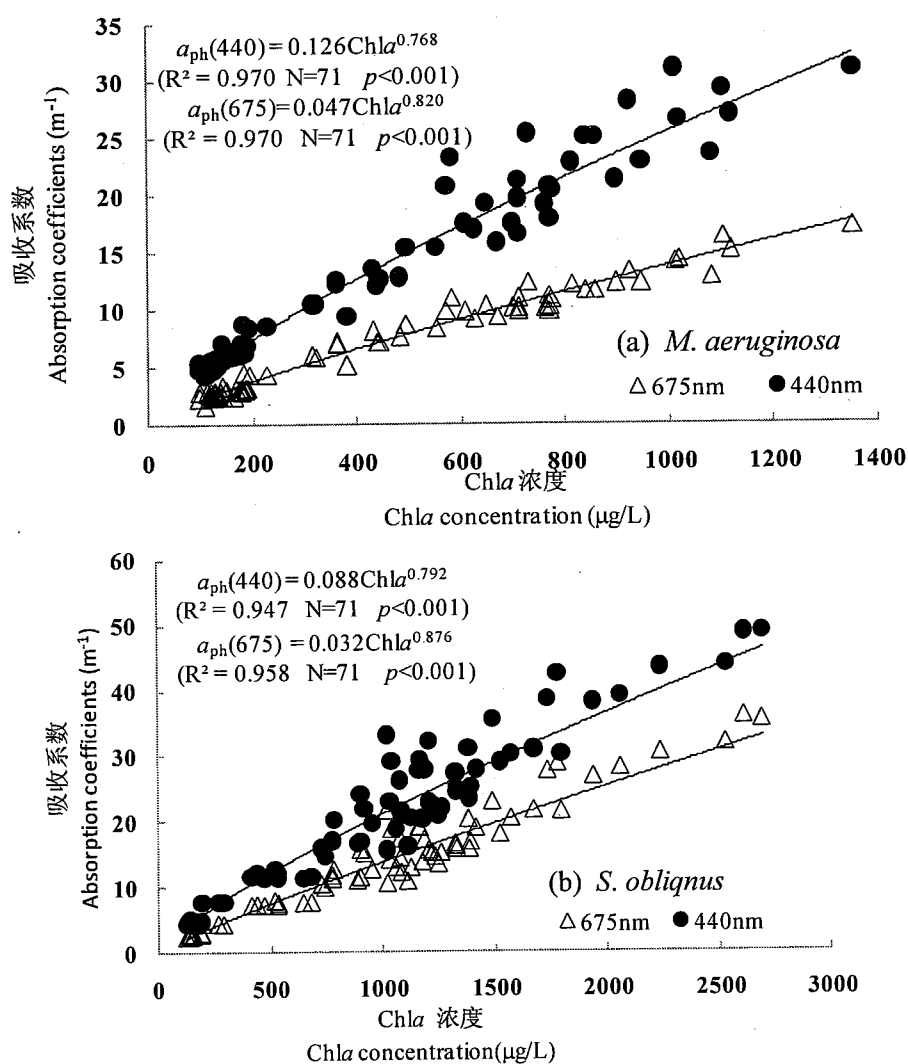
Fig.3.9 Variations of water temperature in Lake Taihu during 2005 to 2006

对此次培养过程中的所有的铜绿微囊藻及斜生栅藻 440、675nm 吸收系数与 Chla 浓度分别进行相关性分析, 并同样进行幂函数的拟合, 得到了两种藻 440、675nm 吸收系数与 Chla 浓度之间的正相关关系 (图 3.10), 吸收系数均随着 Chla 浓度的增加而增加, 这与第二章所得出的结论保持一致, 而有些文献则表明两种藻吸收系数与 Chla 浓度之间存在着显著的线性关系 (Le *et al.*, 2009), 但本实验却证实幂函数关系更能体现在不同环境中生长的铜绿微囊藻及斜生栅藻的特征波段的吸收系数与 Chla 浓度两者之间的关系。

表 3.2 不同温度下铜绿微囊藻与斜生栅藻 440、675nm 吸收系数
与藻细胞密度 (AD)、Chla 浓度的关系 ($p < 0.001$)

Table 3.2 Relationships between *M. aeruginosa*, *S. obliquus* absorption coefficients
and algae density (AD), Chla at different temperatures

藻种类别	温度 (°C)	回归式	R ²	N
铜绿微囊藻 (<i>M. aeruginosa</i>)	15	$a_{ph}(440)=2E-06AD+3.554$	0.763	23
		$a_{ph}(675)=5E-07AD+2.207$	0.332	23
		$a_{ph}(440)=0.268Chla^{0.613}$	0.612	23
		$a_{ph}(675)=0.316Chla^{0.427}$	0.260	23
	25	$a_{ph}(440)=3E-06AD+1.942$	0.895	24
		$a_{ph}(675)=1E-06AD+1.456$	0.952	24
		$a_{ph}(440)=0.126Chla^{0.780}$	0.959	24
		$a_{ph}(675)=0.073Chla^{0.759}$	0.971	24
	35	$a_{ph}(440)=9E-06AD-1.079$	0.942	24
		$a_{ph}(675)=5E-06AD-0.421$	0.921	24
		$a_{ph}(440)=0.095Chla^{0.800}$	0.974	24
		$a_{ph}(675)=0.042Chla^{0.836}$	0.972	24
斜生栅藻 (<i>S. obliquus</i>)	15	$a_{ph}(440)=9E-06AD+2.584$	0.933	24
		$a_{ph}(675)=6E-06AD+0.996$	0.924	24
		$a_{ph}(440)=0.067 Chla^{0.850}$	0.961	24
		$a_{ph}(675)=0.023 Chla^{0.94}$	0.966	24
	25	$a_{ph}(440)=8E-06AD+2.389$	0.960	24
		$a_{ph}(675)=6E-06AD+0.483$	0.955	24
		$a_{ph}(440)=0.090 Chla^{0.788}$	0.982	24
		$a_{ph}(675)=0.032 Chla^{0.881}$	0.985	24
	35	$a_{ph}(440)=1E-05AD+3.561$	0.873	23
		$a_{ph}(675)=7E-06AD+2.640$	0.824	23
		$a_{ph}(440)=0.075 Chla^{0.799}$	0.942	23
		$a_{ph}(675)=0.037 Chla^{0.839}$	0.957	23

图 3.10 铜绿微囊藻及斜生栅藻吸收系数与 Chl *a* 浓度的关系Fig.3.10 Correlations between *M. aeruginosa*, *S. obliquus* absorption coefficients and Chl *a* concentration

张运林等 (2005c) 对野外水样分析, 发现浮游植物 440nm 处比吸收系数与 Chl *a* 浓度存在着显著的负相关, 而在 675nm 处基本没有相关性, 而 Millán-Núñez 等 (2010) 以及 Bricaud 等 (1995) 也研究证实浮游植物 440nm 处比吸收系数与 Chl *a* 浓度和生物量均存在显著负相关, 张运林等 (2005c) 解释 440nm 存在显著负相关是由于在 440nm 浮游植物吸收受到非藻类颗粒物的干扰而出现包裹效应, 使得比吸收系数随 Chl *a* 浓度增加而降低, 675nm 处没有出现相关是因为不存在包裹效应。但在本实验中, 因为是纯藻培养, 所以本身就没有受到非藻类颗粒物的影响, 但分析发现, 两种藻 440、675nm 处比吸收系数与 Chl *a* 浓度却存在着显著的负相关关系 (图 3.11), 且幂函数更好的反映了

两者之间的关系,铜绿微囊藻及斜生栅藻比吸收系数均随着 Chla 浓度的增加而呈现出幂函数递减。而王鑫等(2007)在室内培养微囊藻及栅列藻却发现两种藻比吸收系数与 Chla 浓度基本上没有关系,与本实验所得结论相悖。但实则上一些研究已经表明,675nm 处比吸收系数在 0.02-0.03m²/(mgChla)之间时一般不存在包裹效应 (Johnsen *et al.*, 1997; Stramski *et al.*, 2002),而本实验中,由表 3.1 可以看出,铜绿微囊藻和斜生栅藻 675nm 处比吸收系数均小于 0.02 m²/(mgChla),而且比吸收系数与 Chla 浓度又存在着显著的负相关,从而说明室内培养的铜绿微囊藻和斜生栅藻同样可能存在着色素的包裹效应。

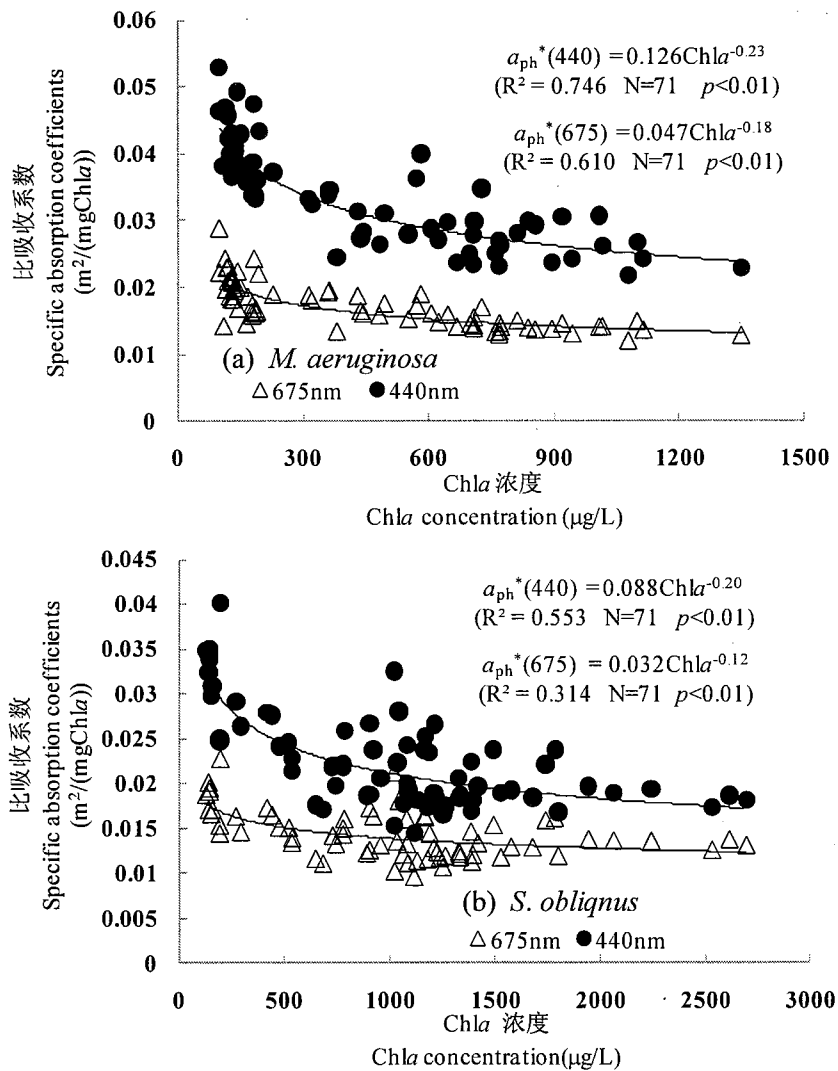


图 3.11 铜绿微囊藻及斜生栅藻比吸收系数与 Chla 浓度的关系

Fig.3.11 Correlations between *M. aeruginosa*, *S. obliquus* specific absorption coefficients and Chla concentration

3.4.2 粒径大小对不同温度下的藻类比吸收系数、色素的影响

浮游植物细胞粒径大小对生源要素生物地球化学循环以及食物链过程、水体生物光学特性、遥感反演等有着重要的作用 (Bouman *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007a; Hirata *et al.*, 2008; Guidi *et al.*, 2010; Mouw, 2010; Mouw *et al.*, 2012)。Hirata 等 (2008) 利用 443nm 处的吸收系数以及海洋水色遥感数据建立了浮游植物吸收系数与其细胞粒径大小的模型, 来估算水体表层的浮游植物种类。另外, 很多文献也已表明研究浮游植物粒径对于初级生产力模型的构建有着显著的影响 (Uitz *et al.*, 2008; Uitz *et al.*, 2010)。普遍认为, 粒径 $<2\mu\text{m}$ 的是微微型浮游生物, $2\sim5\mu\text{m}$ 是超微型浮游生物, 而 $5\sim20\mu\text{m}$ 则是微型浮游生物 (Ciotti *et al.*, 2002; Bouman *et al.*, 2003; Kostadinov *et al.*, 2010)。

此次实验过程中发现, 铜绿微囊藻的比吸收系数在 400~700nm 波段大于斜生栅藻的比吸收系数, 在特征吸收峰波段左右更加明显 (图 3.12)。很多文献表明, 浮游植物粒径大小对比吸收系数有着显著的影响, 随粒径增大, 比吸收系数呈现下降的趋势 (Fujiki & Taguchi, 2002; Millán-Núñez & Millán-Núñez, 2010)。浮游植物粒径越大, 细胞间包裹效应越强 (Bricaud *et al.*, 2004; Uitz *et al.*, 2008)。图 3.13 和图 3.14 分别表示的是在 40 倍焦距下观察到的不同温度下的铜绿微囊藻及斜生栅藻的细胞粒径图片以及两种藻细胞粒径值的对比, 得出在 15、25、35℃ 下, 斜生栅藻细胞粒径分别是铜绿微囊藻的 2.53、2.19、1.64 倍, 由此与上述文献所报道相符, 粒径越大, 比吸收系数越小。另外, 在不同温度条件下, 单位藻细胞所含 Chl a 浓度也不相同。铜绿微囊藻和斜生栅藻在 15、25、35℃ 下, 单位藻细胞 Chl a 浓度分别为 0.0001、0.0001、0.0003, 0.0004、0.0004、0.0007($\mu\text{g mL}^{-1}$)/(L-cells)。在之前已讨论过温度对浮游植物比吸收系数的影响 (图 3.5), 随着温度的升高比吸收系数呈现下降的趋势, 而图 3.14 可以看出随着温度的升高, 铜绿微囊藻的细胞粒径呈现增大的趋势, 而斜生栅藻无显著影响, 由此也可以推断出温度通过影响铜绿微囊藻细胞粒径的变化进而影响比吸收系数, 而温度对斜生栅藻的比吸收系数的影响则可能不是通过细胞粒径的变化来发生作用的。

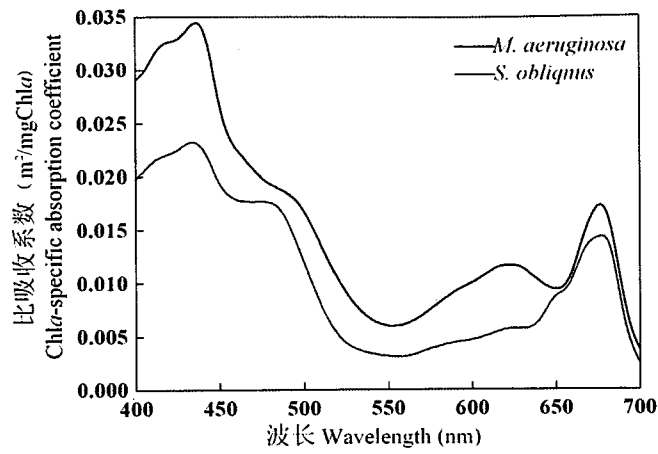


图 3.12 铜绿微囊藻和斜生栅藻平均比吸收系数光谱

Fig.3.12 Mean spectral Chl a-specific absorption coefficients of *M. aeruginosa* and *S. obliquus*

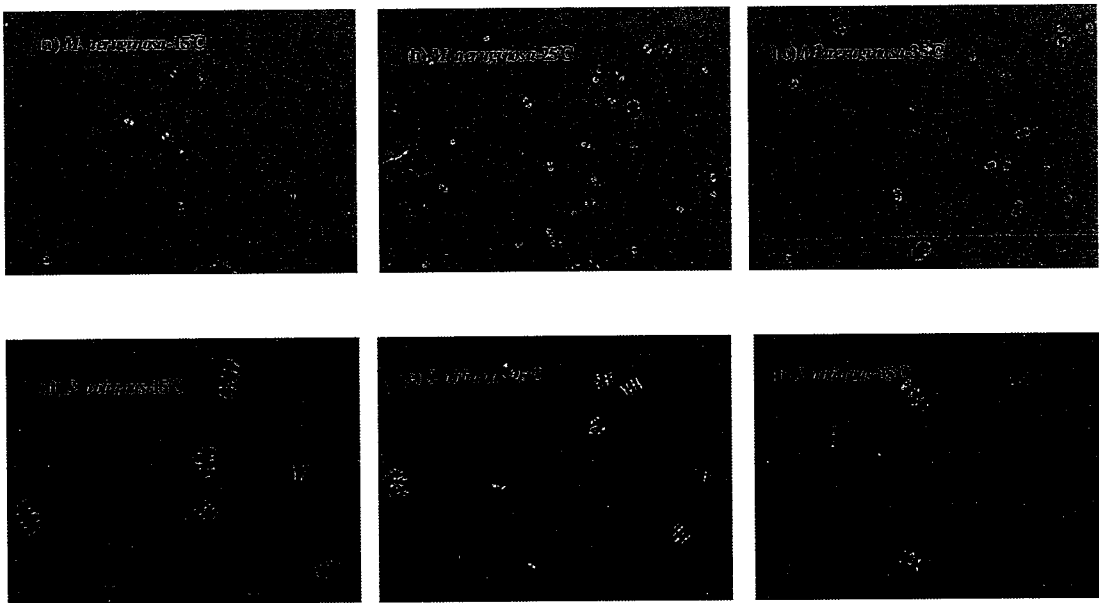


图 3.13 40 倍焦距下观察到的铜绿微囊藻和斜生栅藻在不同温度下的细胞粒径图片，其中 15°C (a, d)、25°C (b, e) 和 35°C (c, f)

Fig.3.13 Photographs of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* cells at 40 times magnification in different temperatures: 15°C (a, d), 25°C (b, e) and 35°C (c, f)

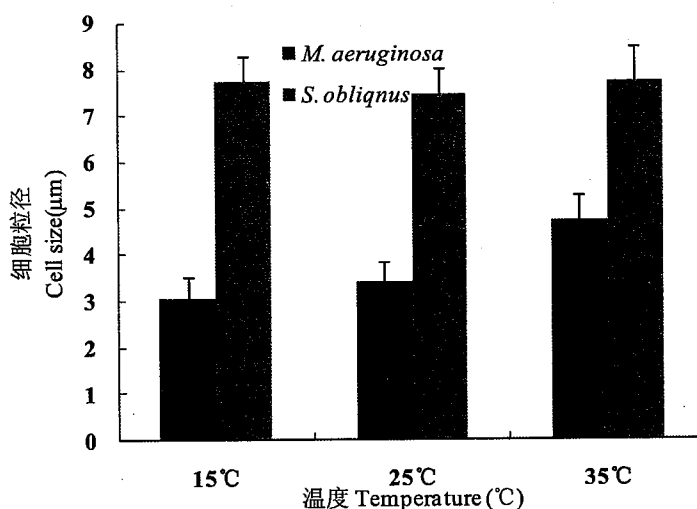


图 3.14 不同温度下铜绿微囊藻及斜生栅藻细胞粒径对比

Fig.3.14 Comparison of cell sizes of *M. aeruginosa* and *S. obliquus* in different temperatures

3.4.3 叶绿素荧光参数与温度、浮游植物吸收系数等的关系

叶绿素荧光是光合作用的良好指标和指示针,通过对各种叶绿素荧光参数的分析,可以得到浮游植物在不同环境下利用光能的能力,同时也能看出其受胁迫的能力 (Wu *et al.*, 2008; Pescs *et al.*, 2010; 张曼等, 2007; 陈雷等, 2009), 甚至于把其运用在初级生产力模型上 (Jakob *et al.*, 2005; 付翔, 2007)。应用Phyto-PAM浮游植物荧光仪来研究浮游植物时,常需要分析其光能利用效率和光合特征,其中就包括浮游植物的最大量子产量,有效量子产量以及基于电子传递速率的快速光响应曲线,通过这个响应曲线能得到光响应曲线的斜率 (α),反映的是光能的利用效率;最大电子传递速率 ($rETR_{max}$) 及半饱和光照强度 (张曼和曾波, 2007)。而在本实验中主要测定的就是PS II的最大量子产量 (F_v/F_m)、 $rETR_{max}$, α 。梁英等 (2008) 认为 F_v/F_m 在正常状态下变化极小,不受物种和生长条件的影响,而在逆境环境下参数下降,比如低温环境。图3.7可以看出低温环境对铜绿微囊藻产生了胁迫反应,但是铜绿微囊藻对胁迫反应具有一定的容忍性,而高温环境则对斜生栅藻产生了胁迫,并且这种胁迫不是可逆的,在整个培养期的过程中浮游植物的潜在最大光合能力一直呈现下降的趋势。有文献也表明蓝藻在较高的温度下比斜生栅藻生长的更好,在高温下也就具有竞争优势 (Elliott *et al.*, 2006)。对于铜绿微囊藻而言, 15°C 的处理组在接种后的第1天至第5天各荧光参数 F_v/F_m , $rETR_{max}$, α 都有明显的下降,表明低温降低了铜绿微囊藻通过光合作用利用光能的能力,也影响了最大相对电子传递速率,但是在第5天之后开始恢

复,至培养结束时,能恢复至初始的一半水平。这可能是铜绿微囊藻能启动恢复机制,也可能是其抗逆性很强(Wu *et al.*, 2008)。梁英等(2008)在三角褐藻中也发现了其在低温下的胁迫是可逆的。

Behrenfeld & Falkowski (1997b) 认为最大光合速率与温度有关,是温度的函数,但事实上光合速率是受水温、光照、叶绿素a浓度、浮游植物种群等综合影响的,并不是某个单一的环境因子能准确描述它的变化(Kameda & Ishizaka, 2005; Hyde *et al.*, 2008)。铜绿微囊藻在低温环境下PS II的最大量子产量 F_v/F_m 也就是潜在的最大光合效率与Chla浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数无显著相关性,点成离散分布,而在25℃环境下, F_v/F_m 与Chla浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数分别成显著负相关($p<0.001$),在高温环境, F_v/F_m 与Chla浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数分别成显著正相关($p<0.001$)。Isada等(2010)也发现最大光合效率与特征波段吸收系数存在着显著的正相关关系($R^2=0.77$)。在SPSS16.0中对25℃环境下的 F_v/F_m 与Chla浓度、藻细胞密度、 $a_{ph}(440)$, $a_{ph}(675)$ 进行多元函数回归以及方差分析发现, $F_v/F_m = 0.339 - 2.57 \times 10^{-5} \text{Chla} - 4.90 \times 10^{-8} \text{AD} - 0.040 a_{ph}(440) + 0.096 a_{ph}(675)$ ($R^2=0.88$, $p<0.0001$), 35℃环境下则是 $F_v/F_m = 0.369 - 5.44 \times 10^{-6} \text{Chla} + 2.84 \times 10^{-8} \text{AD} - 0.012 a_{ph}(440) + 0.022 a_{ph}(675)$ ($R^2=0.64$, $p<0.001$)。对于斜生栅藻而言,低温环境下 F_v/F_m 与Chla浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数也是无显著关系,而25℃下从培养的次日起, F_v/F_m 与Chla浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数呈现出显著的负相关关系,进行多元函数回归分析得到如下关系式: $F_v/F_m = 0.666 - 3.32 \times 10^{-6} \text{Chla} - 8.56 \times 10^{-11} \text{AD} - 0.007 a_{ph}(440) - 0.010 a_{ph}(675)$ ($R^2=0.73$, $p<0.0001$)。 F_v/F_m 与Chla浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数之间的多元函数耦合关系模型对于VGPM模型的修订有着极其重要的贡献。

3.5 结论

(1) 温度对铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长趋势有着显著的影响。两种藻在25℃环境下有着良好的生长趋势,而铜绿微囊藻受低温环境的抑制,在整个培养期生长趋势缓慢;斜生栅藻在高温环境下的生长趋势受到抑制,而且这种抑制在培养的后期更为明显,并且不可逆。

(2) 温度对藻类的吸收系数、比吸收系数均有着显著的影响,但不改变其光谱形状。铜绿微囊藻及斜生栅藻在440、675nm处均有明显的吸收峰。两种藻的比吸收系数随着温度的增大而呈现降低的趋势。浮游植物粒径大小对比吸收系数有着显著的影响,随粒径增大,比吸收系数呈现下降的趋势。温度通过影响铜绿微囊藻细胞粒径的变化进而影响比吸收系数,而温度对斜生栅藻的比

吸收系数的影响则可能不是通过细胞粒径的变化来发生作用的

(3) 不同温度条件下, Chl a 浓度与藻类特征波段 440、675nm 吸收系数存在着幂函数的关系, 吸收系数均随着 Chl a 浓度的增加而增加。而线性关系能更好的说明藻细胞密度与吸收系数之间的关系。两种藻 440、675nm 处比吸收系数与 Chl a 浓度却存在着显著的负相关关系, 均随着 Chl a 浓度的增加而呈现出幂函数递减。

(4) 高温能使铜绿微囊藻在整个生长过程中保持较高的光合作用活性, 而中温下随着铜绿微囊藻的生长营养盐消耗等多种因素的刺激, 逐渐阻碍了 PS II 的电子传递、光合效率和光能利用效率。铜绿微囊藻在低温环境中有一个缓慢的适应过程, 在培养的后期 PS II 的电子传递、光合效率和光能利用效率逐渐增大。斜生栅藻能在低温环境中生长良好, 保持较高的光合活性以及电子传递速率, 而高温环境使得斜生栅藻正常的细胞新陈代谢发生紊乱, 从而表现出藻体本身光合效率、电子传递速率以及光能利用率的降低, 而且这种改变是不可逆的。在适应的温度 (25℃) 及光照条件下, 两种藻的 F_v/F_m 与 Chl a 浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数呈现出显著的负相关关系, 并分别回归得到了多元函数关系。

第四章 VGPM 模型各输入水色参数的反演及时空分布规律研究

4.1 引言

在绪论中我们已提到 Behrenfeld & Falkowski (1997a) 提出的简化后的模型共有 5 个主要输入参数: 最大光合速率 P_{opt}^B 、真光层深度 Z_{eu} 、叶绿素 a 浓度 C_{opt} 、光合有效辐射强度 E_0 和光照周期 D_{irr} 。而运用 VGPM 模型来精确的反演太湖初级生产力则主要是提高这 5 个参数的反演精度。在本章中, 利用 MODIS 影像数据以及实测数据对这 5 个参数进行反演并且验证, 先得到这 5 个参数在时空上的异质性, 以期能对之后太湖初级生产力的反演打下良好的基础, 并且提供可靠的依据。

4.2 研究区概况

4.2.1 现场采样及站位

太湖位于 $30^{\circ}56' \sim 31^{\circ}34'N$, $119^{\circ}54' \sim 120^{\circ}36'E$, 面积约为 2338 km^2 , 最大水深 3.3m , 平均水深 1.9m , 是一个典型的浅水平原型湖泊。全湖主要有藻型湖区(主要是梅梁湾、竺山湾区等)、草型湖区(东太湖、胥口湾等)、草-藻型湖区(贡湖湾区等)(图4.1)。本研究在太湖布设了50个采样点, 分别于2006年冬季(1月7日至9日)、夏季(7月29日至8月1日)、秋季(10月12日至15日)和2007年冬季(1月7日至9日)、春季(4月25日至27日)进行太湖水面反射光谱测量和表层水质采样, 采样于水面以下 50cm , 基本覆盖整个太湖不同湖区。采样的过程中天气晴好, 风速较小, 湖面相对平静。图4.2是太湖的8个湖区的大致分区。

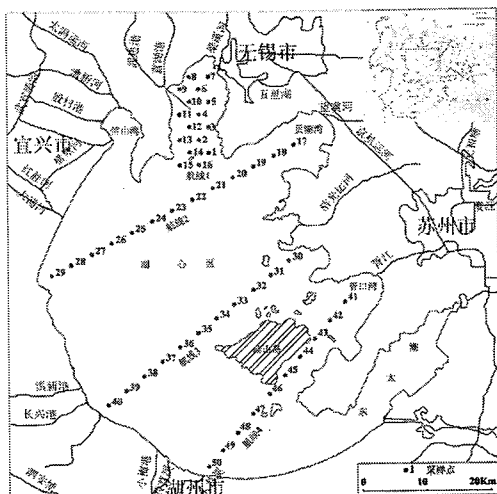


图 4.1 太湖采样点的分布 (引自李云亮, 2009a)

Fig. 4.1 Distribution of sampling stations in Lake Taihu

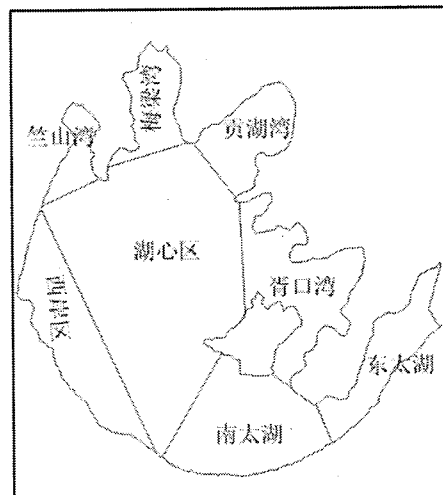


图 4.2 太湖的 8 个分区

Fig. 4.2 Eight spatial distribution region in Lake Taihu

4.2.2 样品采集及测定

4.2.2.1 漫射衰减系数的测定

Kirk (1994) 提出的漫射衰减系数计算公式如下:

$$K_d(\text{PAR}) = -\frac{1}{z} \ln \frac{E_d(\text{PAR}, z)}{E_d(\text{PAR}, 0)} \quad (\text{式 4.1})$$

式中, $K_d(\text{PAR})$ 为 PAR 漫射衰减系数, z 为从湖面到测量处的深度, $E_d(\text{PAR}, z)$ 为深度 z 处的向下辐照度, $E_d(\text{PAR}, 0)$ 为水面起始向下辐照度。选用美国 LI-COR 公司的 Li-cor192SA 水下光量子仪进行测定, 分水下 0, 0.2, 0.5, 0.75, 1.0, 1.5m 共 6 层, 每层记录 3 个数据, 取平均值。通过对不同深度处水下辐照度进行指数回归得到 $K_d(\text{PAR})$, 回归结果只有当 $R^2 \geq 0.95$, 深度数 $N \geq 3$ 时 $K_d(\text{PAR})$ 才被接受 (李云亮等, 2009a)。

4.2.2.2 遥感反射率的测定

采用美国 ASD 公司生产的 FieldSpec3 系列野外便携式地物波谱仪进行水面光谱的测定。该仪器能实时观察并测量反射率、透射率和辐照度, 波谱的测量范围在 350-1050nm。水面以上反射率光谱数据的采集和处理方法参照唐军武等 (2004)。采集数据时, 用杆子将仪器伸出船外 1m 左右, 目的是尽量减少船体的阴影带来的影响。仪器观测平面与太阳入射平面夹角在 90° - 145° 之间, 以避免大部分直射和反射的太阳光 (李铜基等, 2001; 钱昊钟等, 2011)。其算法如下:

$$R_{rs} = L_w/E_d(0^+) \quad (\text{式 4.2})$$

$$L_w = L_{sw} - rL_{sky} \quad (\text{式 4.3})$$

$$E_d(0^+) = \pi L_p / \rho_p \quad (\text{式 4.4})$$

其中 R_{rs} 为遥感反射率, L_w 为水体辐亮度, L_{sw} 为总的水体辐亮度, L_{sky} 为天空漫反射光, L_p 为标准灰板的测量值; $E_d(0^+)$ 为水面入射总辐照度, ρ_p 为标准板的反射率, 一般采用 $10\% \leq \rho_p \leq 30\%$ 的标准板, 以便使得仪器在观测水体和标准板时工作在同一状态, r 为气-水界面反射比。

4.2.3 数据源及数据分析

数据源一部分来源于利用 1640、2130 nm 短波近红外大气校正方法得到的 2009 年至 2010 年的太湖每天的离水辐亮度数据, 另一部分来自于中国科学院南京地理与湖泊研究所主持的中国科学院重大交叉项目“湖泊富营养化过程监测与水华灾害预警技术研究及系统集成”第 2 课题承担单位中国科学院遥感应应用研究所提供的 MODSI 影像图。

数据分析采用 SPSS16.0 及 Origin 7.5 完成, 各参数的均方根误差 (RMSE) 以及平均相对误差 (MRE) 采用如下公式:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_{Est,i} - x_{Obs,i})^2}{n}} \quad (\text{式 4.5})$$

$$MRE = \frac{\sum_{i=1}^n \left| \frac{x_{Est,i} - x_{Obs,i}}{x_{Obs,i}} \right|}{n} \times 100\% \quad (\text{式 4.6})$$

其中, $x_{Est,i}$, $x_{Obs,i}$ 分别是模型估算值和实测值, n 是样本数

而各参数的遥感反演图均在 Arcgis9.0 中完成。

4.3 VGPM 中各参数获取及其时空分布规律研究

4.3.1 真光层深度的反演

在第一章中已讨论过, 真光层深度的反演主要是有两种模式, 在本研究中, 尝试采用 2006、2007 年太湖采样的实验数据建立起遥感反射率与漫射衰减系数之间的关系以及第一章中公式 (1.10), 再结合 MODIS 影像数据从而直接推导出太湖 2009~2010 年真光层深度的时空分布变化图, 这样可以综合反映悬浮物、浮游植物以及有色可溶性有机物对真光层深度的影响。

选取实测数据中有效的 100 个样本, 对波段在 859 处的遥感反射率与漫射衰减系数进行多元函数回归分析, 发现两者之间存在着显著的函数关系, 并有着图 4.3 A 中的模型关系式, 而决定系数达到 0.824。利用另外有效的 30 个样

本对模型进行检验, 得到 MRE 为 16.1%, 图 4.3B 表明实测值与预测值均匀的散落在 1:1 直线的两侧。而图 4.4 则是波段在 859 处的太湖遥感反射率的时空分布图, 结合图 4.3A 中的公式 $\text{Ln}K_d(\text{PAR})=0.137(\text{Ln}R_{rs})^2+2.16 \text{Ln}R_{rs}+8.95$ 就可以得到太湖漫射衰减系数的时空分布图。从图 4.4 可以看出, 在 4-9 月份图像上会出现部分条带, 这主要是由于用于大气校正的 1640 nm 处部分探测器失效, 而在这些季节由于天气原因晴天有效 MODIS 影像数据天数有限, 致使部分水域数据缺失, 这也影响到后面真光层深度和估算的初级生产力的空间分布图。对于这些数据缺失的水域, 不纳入真光层深度和初级生产力数据平均。

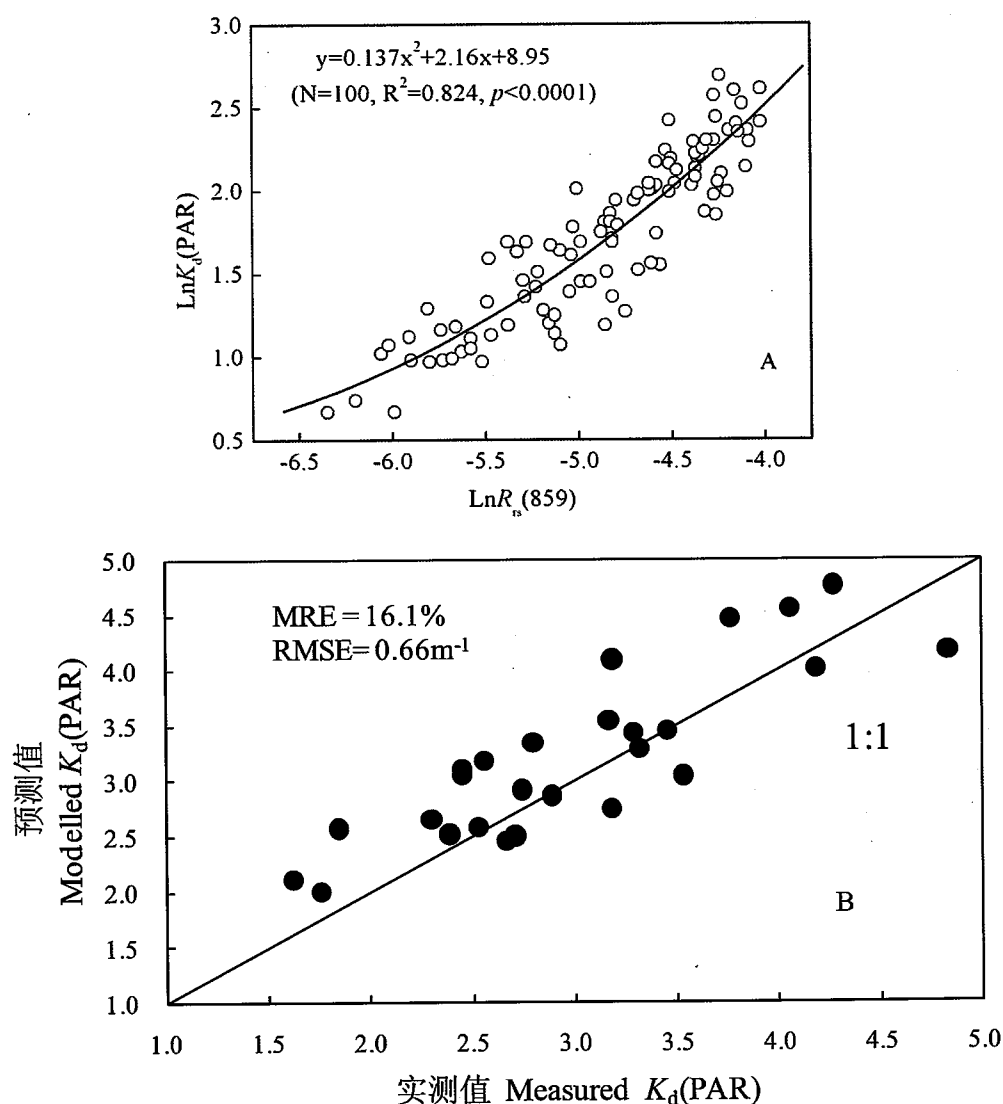


图 4.3 太湖漫射衰减与 859 处遥感反射率的多元回归分析 (A) 和基于模型的预测值与实测值之间的比较 (B)

Fig.4.3 Multiple regression analysis between $K_d(\text{PAR})$ and $R_{rs}(859)$ (A) and comparison of the measured and estimated $K_d(\text{PAR})$ based on the model(B).

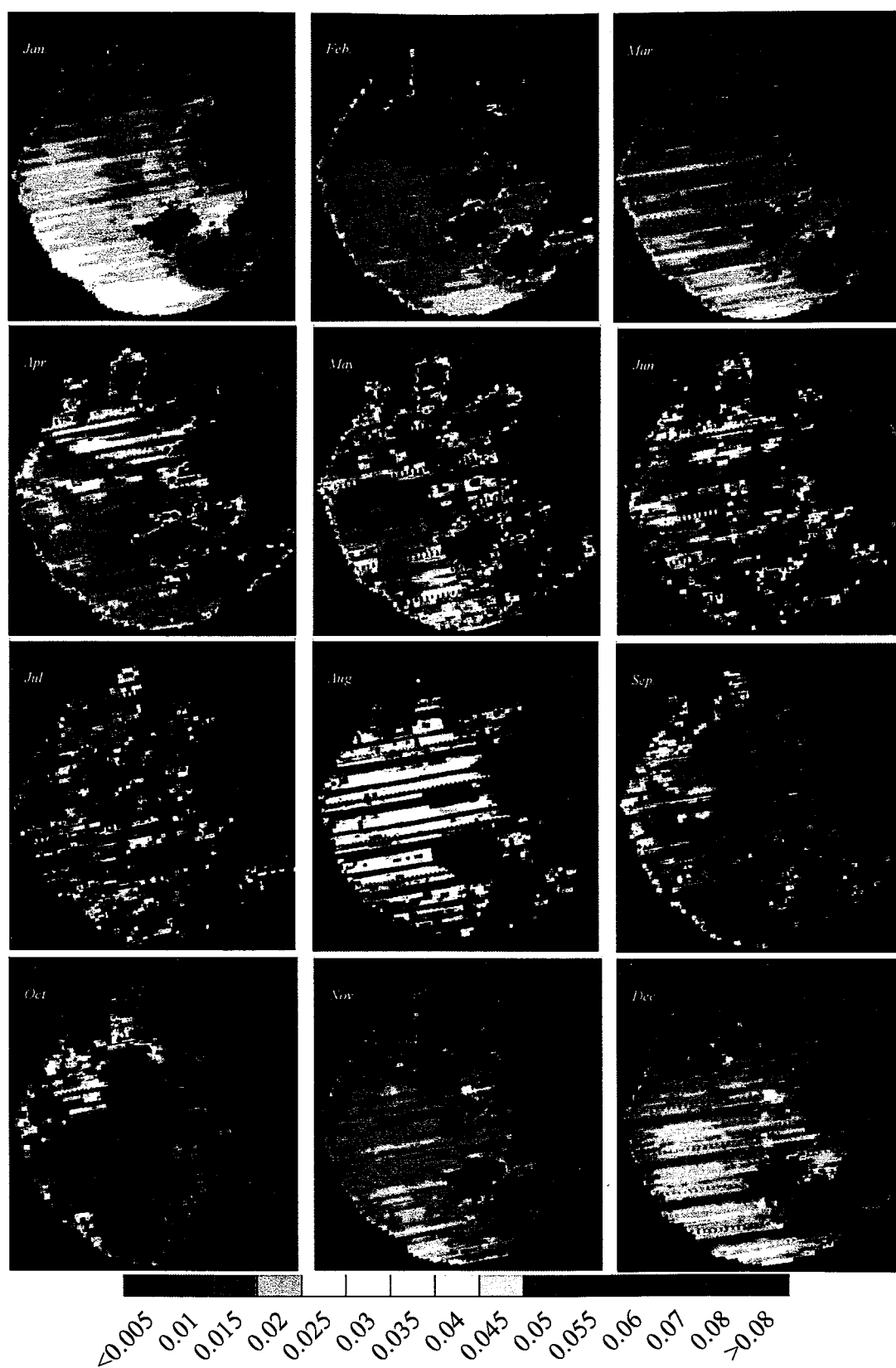


图 4.4 太湖 2 年（2009~2010）平均各月 $R_{rs}(859)$ 分布图

Fig.4.4 Temporal-spatial variations of averaged $R_{rs}(859)$ of Lake Taihu from 2009 to 2010.

将反演所得到的公式代入公式 $Z_{eu}(PAR) = 4.605/K_d(PAR)$ 中可得到太湖 2009 年至 2010 年各月真光层深度的时空分布图, 值得注意的是若计算得到的真光层深度大于实际水深, 则用水深代替真光层深度。图 4.5 是太湖 2009 年至 2010 年平均各月真光层深度分布图。为了很直观的了解太湖真光层深度的时空分布规律, 本研究将太湖分为了 8 个湖区, 为湖心区、梅梁湾、竺山湾、西岸区、贡湖湾、东太湖、胥口湾和南太湖 (图 4.2)。从图 4.5 中可以看出太湖真光层深度存在着很显著的空间分布, 而且不同季节, 空间分布差异显著 (图 4.6)。春季, 真光层平均深度的变化规律为: 南太湖 < 西岸区、东太湖 < 胥口湾 < 湖心区 < 竺山湾 < 梅梁湾 < 贡湖湾; 夏季, 东太湖 < 竺山湾 < 胥口湾 < 梅梁湾 < 西岸区、南太湖 < 贡湖湾 < 湖心区; 秋季, 东太湖 < 梅梁湾、竺山湾 < 西岸区、胥口湾 < 南太湖 < 湖心区 < 贡湖湾; 冬季, 南太湖 < 西岸区、胥口湾 < 湖心区 < 东太湖 < 梅梁湾、贡湖湾 < 竺山湾。本研究冬季的研究结果与李云亮(2009c) 利用陆地卫星 TM 数据与同步地面水质参数数据反演得到的太湖真光层深度的空间分布规律相同, 而夏季存在着差异。而张运林等 (2008) 利用实测数据估算了太湖秋季真光层深度的变化为高值出现在东太湖, 胥口湾等草藻型湖区处, 低值出现在梅梁湾等藻型湖区处, 与本研究的結果有所不同, 本论文中秋季最低值出现在东太湖, 而梅梁湾、竺山湾也是低值区, 但高值区出现在贡湖湾。

由于太湖地区季节性风速、风向的影响, 真光层深度除了具有一定的空间变化外, 季节性变化也很显著 (Zhang *et al.*, 2006; 张运林等, 2006)。从全湖平均看, 差异并不大, 但夏季略小于各季节。而从图 4.6 看, 不同湖区的季节性变化显著。如湖心区秋季节大于其他各季节, 这与张运林等 (2006) 所得出的结果一致。对于梅梁湾和竺山湾而言春冬季节显著大于夏秋季节 ($p < 0.01$), 对于东太湖而言, 春季明显大于其他季节。张运林等 (2006) 认为太湖地区春冬季节湖心区风速大而且持续时间长导致底泥再悬浮, 从而使透明度下降, 最终导致真光层下降。对于典型藻型湖区的梅梁湾和竺山湾, 除了受到悬浮物浓度的影响, 还要考虑浮游植物的生长影响。夏季是浮游植物大量生长繁殖的季节, 梅梁湾等处由于表层覆盖了大量的浮游藻类, 从而降低了真光层的深度。

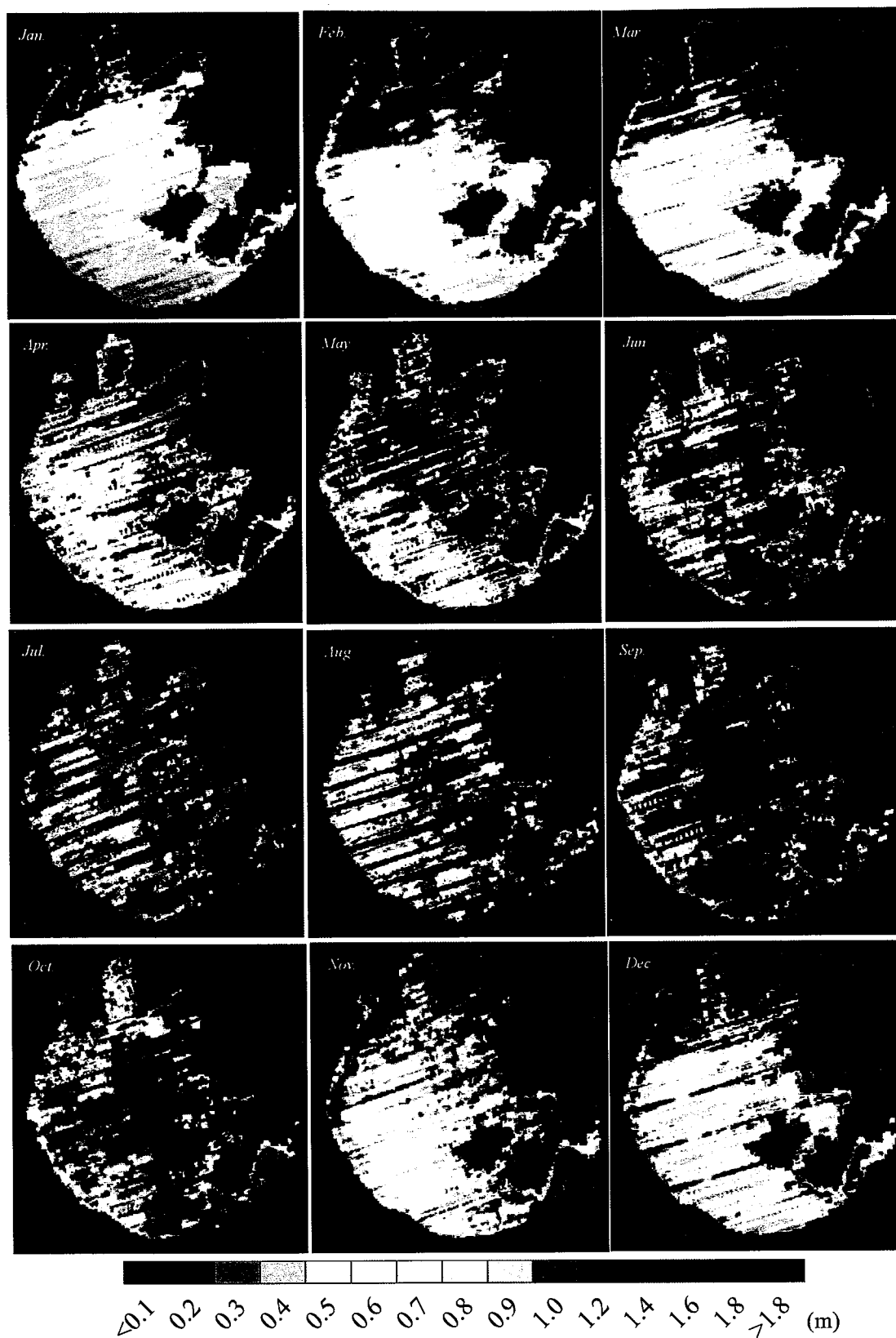


图 4.5 太湖 2 年（2009~2010）平均各月真光层深度分布图.

Fig.4.5 Temporal-spatial variations of averaged euphotic depth of Lake Taihu from 2009 to 2010.

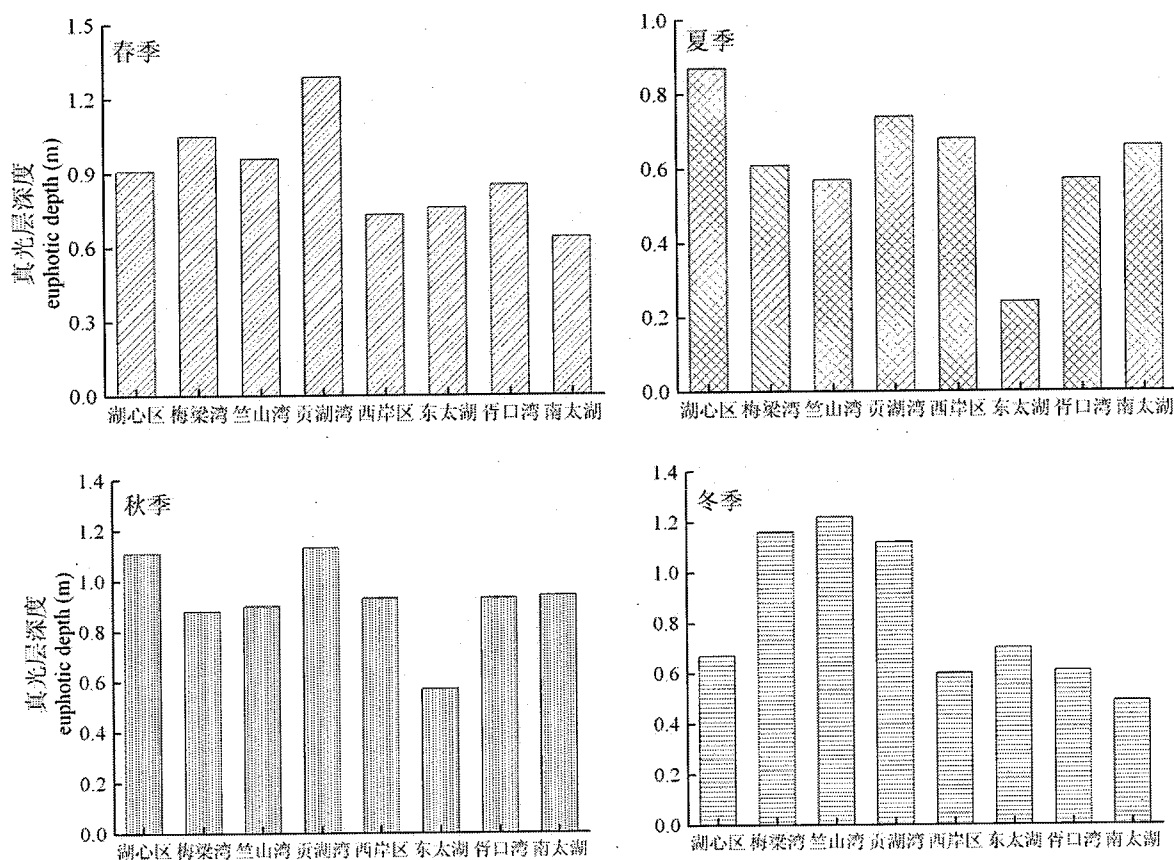


图 4.6 太湖各湖区真光层深度的季节变化图

Fig.4.6 Seasonal variations of euphotic depth of every lake regions in Lake Taihu

4.3.2 基于温度的 P_{opt}^B 反演

Behrenfeld & Falkowski (1997a,1997b) 表明水柱最大光合速率是温度的一个函数, 而且与温度之间呈现先上升后下降的关系 (图 4.7)。

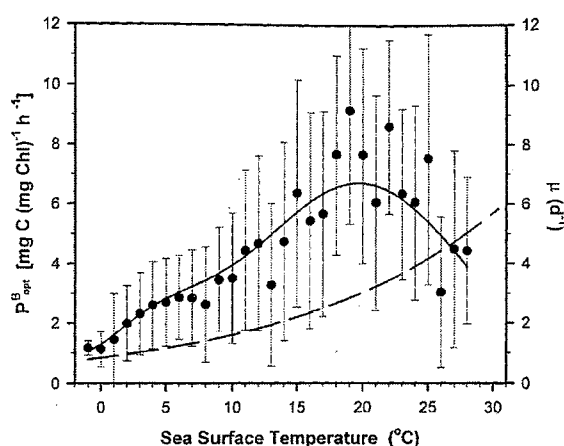


图 4.7 最大光合速率 P_{opt}^B 与海表面温度之间的关系 (引自 Behrenfeld & Falkowski, 1997b), 其中 ● 为实测平均值, 实线为拟合曲线。

Fig. 4.7 The relationship between and sea surface temperature (Cited from Behrenfeld & Falkowski, 1997b), ● represents the mean measured value and the full line represents the fitted curve.

由此本论文中采用公式 1.5 和 1.6, 通过太湖水温计算最大光合速率。太湖水面温度资料直接来自于中国科学院遥感所提供的 MODIS 影像图, 该数据的网格精度是 $1\text{Km} \times 1\text{Km}$, 然后插值成 $250\text{m} \times 250\text{m}$ 的分辨率。太湖水温的遥感反演采用劈窗算法 (毛克彪等, 2005; 丁莉东等, 2005), 图 4.8 是太湖各月最大光合速率的遥感反演图, 由图中可以看出, 太湖最大光合速率存在着显著的空间差异以及季节性差异。从空间分布来看, 全年 1、2、3、4、10、11 及 12 月 P_{opt}^B 的高值区都出现在太湖边界处, 而逐渐递减至湖中心, 其余月份则出现相反的趋势。从季节分布来看, 夏季 ($6.15 \pm 0.33 \text{ mg C}/(\text{mg Chl} \cdot \text{h})$) > 秋季 ($5.80 \pm 1.06 \text{ mg C}/(\text{mg Chl} \cdot \text{h})$) > 春季 ($5.08 \pm 1.47 \text{ mg C}/(\text{mg Chl} \cdot \text{h})$) > 冬季 ($2.92 \pm 0.56 \text{ mg C}/(\text{mg Chl} \cdot \text{h})$)。夏季最大光合速率是冬季的 2 倍, 全湖几乎都在 $6.0 \text{ mg C}/(\text{mg Chl} \cdot \text{h})$ 以上。夏季太湖浮游植物大量生长繁殖, 其又由于温度高, 光合有效辐射强度大, 光照周期长, 从而浮游植物的光合速率高。

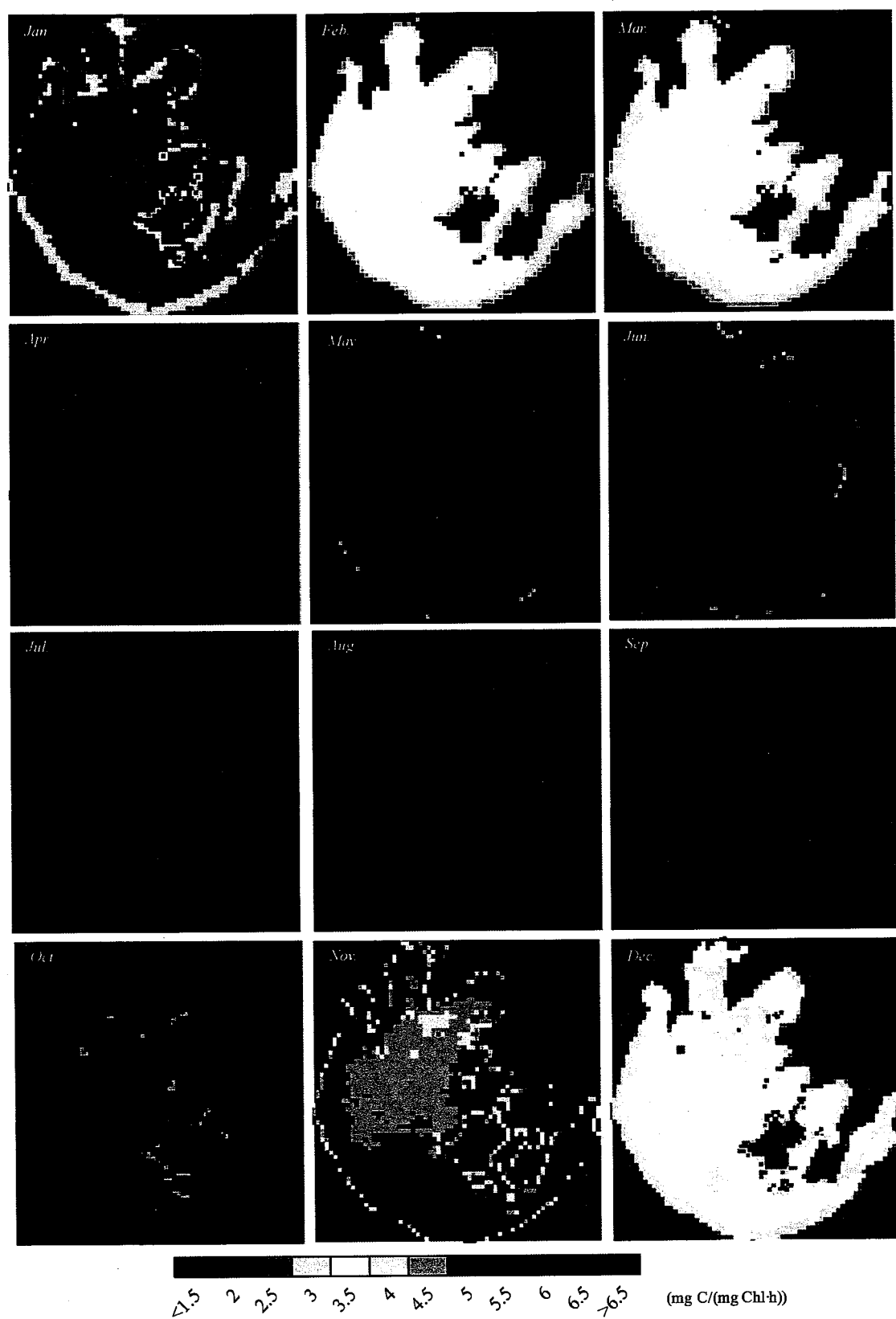


图 4.8 太湖 2009~2010 年平均各月 P_{opt}^B 的分布图 (mg C/(mg Chl·h))

Fig. 4.8 Temporal and spatial distributions of the average monthly P_{opt}^B in

Lake Taihu during 2009~2010.

4.3.3 叶绿素 a 浓度的反演

叶绿素是浮游植物进行光合作用的主要色素，是湖泊海洋初级生产者现存量的一个良好指标（高爽, 2009）。在 VGPM 模型中，最重要的输入参数之一就是叶绿素 a 浓度，由此叶绿素 a 浓度的高精度的反演对于太湖初级生产力的正确估算有着巨大的影响。但是对于像太湖这样的二类浑浊水体，叶绿素 a 浓度的遥感估算具有极大的挑战性（Dall'Olmo & Gitelson, 2005; Gitelson *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2009; 王世新等, 2008）。本研究直接选用中国科学院遥感研究所提供的叶绿素 a 浓度数据，其遥感反演的原理是基于藻华爆发阶段叶绿素 a 浓度空间差异剧烈的状况，发展起来的叶绿素 a 浓度分段模型（杜聪等, 2009），其精度比传统经验模型要高。数据的网格精度为 $250\text{m} \times 250\text{m}$ 。

图 4.9 是太湖两年平均的每月叶绿素 a 浓度的遥感反演图，图 4.10 是不同湖区的太湖叶绿素 a 浓度的逐月变化，由这两张图可以看出，太湖叶绿素 a 浓度存在着显著的空间、时间异质性。从季节来看，夏季、秋季的叶绿素 a 浓度显著高于冬季和春季（ANOVA, $p < 0.001$ ），对遥感反演出的叶绿素 a 浓度进行数值提取，以竺山湾为例，叶绿素 a 浓度平均值各个季节分别为，春季 $44.82 \pm 16.82 \mu\text{g/L}$ ，夏季 $120.87 \pm 19.74 \mu\text{g/L}$ ，秋季 $85.23 \pm 26.58 \mu\text{g/L}$ ，冬季 $36.62 \pm 15.57 \mu\text{g/L}$ 。从整个全湖看，夏季平均叶绿素 a 浓度是冬季的 3 倍。在本论文的第二章和第三章，也讨论过太湖优势藻种铜绿微囊藻及斜生栅藻在低温环境中生长受到限制，而图 4.8 也表明太湖浮游植物在夏季时最大光合速率达到最大，而冬季浮游植物生长活性低。由此，遥感反演得到的叶绿素 a 浓度的季节性变化与最大光合作用速率是相辅相成的。

从空间分布格局来看，全湖共被分成 8 个湖区（图 4.2），除了东太湖、胥口湾之外，其他各个湖区在每个季节的叶绿素 a 浓度分布的规律大致呈现出梅梁湾、竺山湾最高，其次为贡湖湾，然后西岸区和南太湖，最低在湖心区。由图 4.9 可以直观的看出在太湖边缘处往往叶绿素 a 浓度很高，尤其是在 7、8、9、10 月份，这可能是由于湖岸带大量浮游植物堆积而成。而湖心区在每一个月份相较于其他都是最低的，一方面由于湖心区悬浮物浓度一向很高，导致其透明度下降，真光层深度下降，浮游植物在此处得不到充足的光照导致其生长活性低，从而叶绿素 a 浓度低。另一方面，可能由于太湖风向的影响，把湖心区的浮游植物吹向岸边，导致太湖边缘区叶绿素 a 浓度过高。对于东太湖和胥口湾来说，反演的叶绿素 a 浓度异常高，但是实际观测时发现这两个湖区湖水清澈（杨再福等, 2003; 马荣华等, 2005），这两个湖区是典型的草型湖区，沉水植被、挺水植被丛生，而且又由于其反演光谱的特征与蓝藻很相似（李云亮, 2009a），造成 MODIS 影像反演的误差。而围网养殖沼泽化又影响了 MODIS 影像的辐亮

度。而对于梅梁湾、竺山湾这种藻型湖区，其在湖区内也有着显著的空间差异。例如在梅梁湾叶绿素 a 浓度大致呈现出湾内向湾口逐渐递减的趋势。

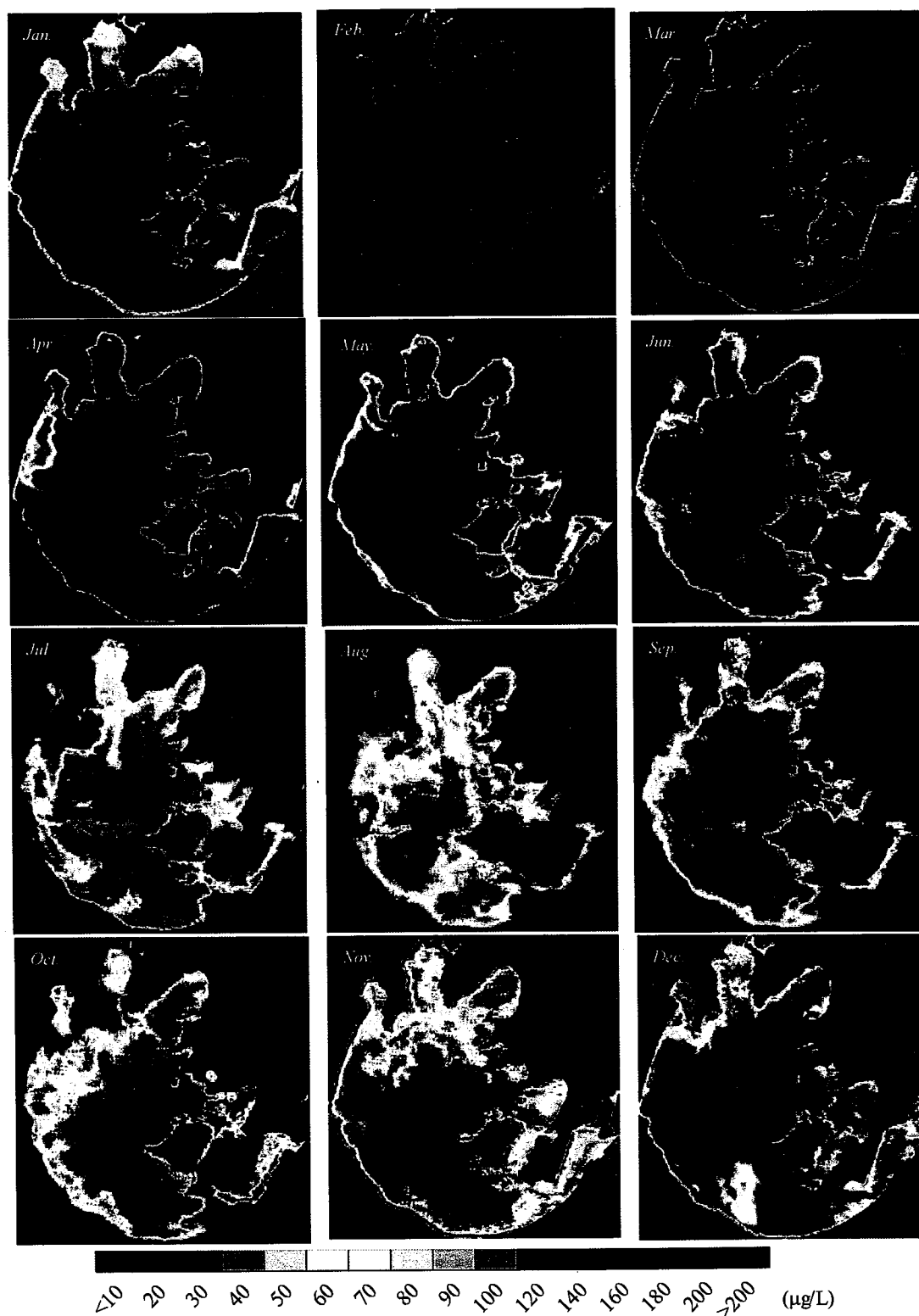


图 4.9 太湖 2009~2010 年平均遥感反演叶绿素 a 浓度逐月变化

Fig. 4.9 Monthly variations of modeling remote sensing retrieving Chl a concentration in Lake Taihu during 2009~2010.

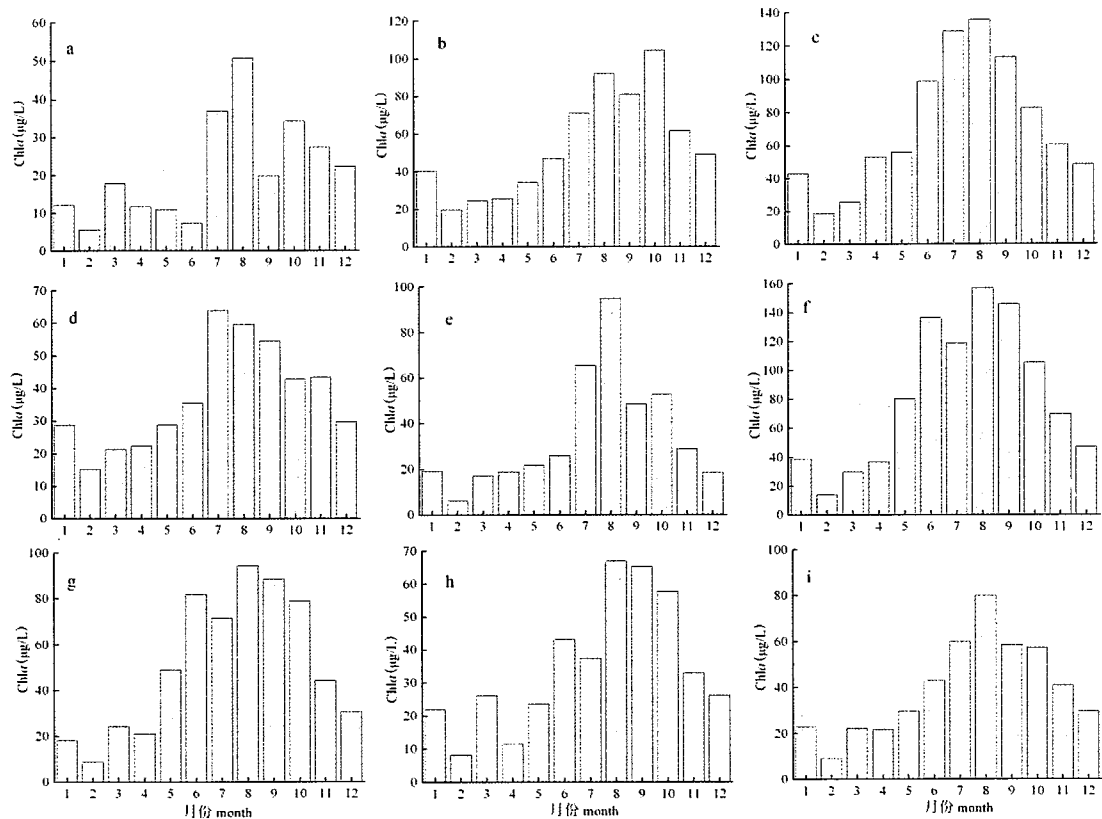


图 4.10 不同湖区太湖叶绿素 a 浓度的逐月变化, 其中, a.湖心区 b.梅梁湾 c.竺山湾 d.贡湖湾 e.西岸区 f.东太湖 g.胥口湾 h.南太湖 i. 全湖

Fig. 4.10 Monthly variations of Chla concentrations in different regions of Lake Taihu. a. lake centre b. Meiliang Bay c. Zhushan Bay d. Gonghu Bay e. the western region f. eastern lake g. Xukou Bay h. southern lake i. the whole lake

4.3.4 E_0 及 D_{irr} 的获取

光照周期 (D_{irr}) (图4.11) 根据经纬度计算得到, 具体算法参照 (<http://www.xdanger.com/vendors/suntime/>), 时间为月平均, 选用的时间范围和空间范围都与其他参数一致。而光合有效辐射强度数据则来自于中国科学院太湖湖泊生态系统研究站气象观测数据 (图4.12)。

太湖地区日光照周期出现单峰值, 在一年中的6月达到最大, 为14.14h。以6月中间向两边递减, 在冬季的1月、12月光照周期低至10.37、10.16h。对于PAR而言, 夏季>春季>秋季>冬季, 而全年最高日光合有效辐射强度出现在5月份, 为54.55 mol quanta/(m²·d), 6-8月份光合有效辐射强度略低于5月份可能是由于6-8月降水和阴天比较多造成光合有效辐射最大值不是出现在夏季, 最低出现在12月份, 为19.83 mol quanta/(m²·d)。

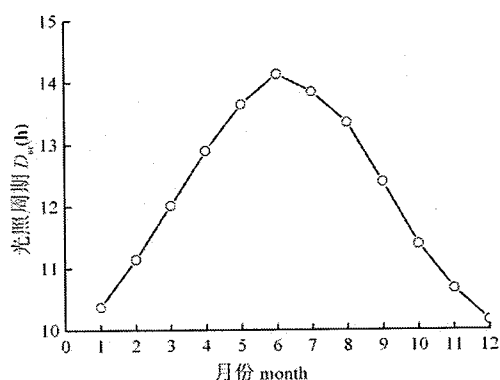


图 4.11 太湖各月日光照周期平均值

Fig. 4.11 Mean monthly value of daily photoperiodicity in Lake Taihu

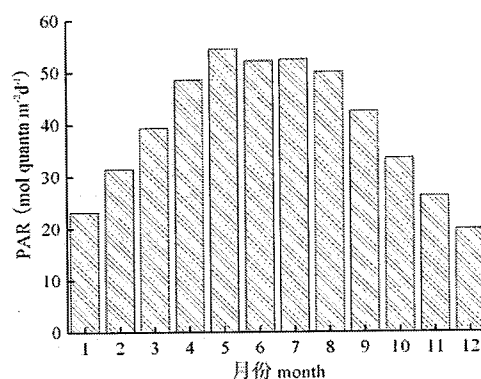


图 4.12 太湖各月日 PAR 平均值

Fig.4.12 Mean monthly value of daily photosynthetic available radiation intensity in Lake Taihu

4.4 小结

VGPM 模型中 5 个输入参数都有着各自的时空分布规律, 叶绿素 a 浓度大致呈现出梅梁湾、竺山湾>贡湖湾>西岸区、南太湖>湖心区的规律, 夏、秋季>春、冬季节; 最大光合速率在大多数月份呈现出太湖边缘区域为高值区, 而逐渐往湖中心递减的规律, 并且夏季>秋季>春季>冬季; 由于太湖整个水域光照周期与光合有效辐射强度在空间上存在很微小的差异, 所以只得出其时间变化规律: 光照周期出现单峰值, 在 6 月份达到最大, 而逐渐往两边递减; 光合有效辐射强度一年超过 $40 \text{ mol quanta } / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 有 6 个月份, 在冬季时光合有效辐射强度最低; 对于真光层深度而言, 不同湖区在不同季节都出现不同的变化规律, 其受到叶绿素 a 浓度、悬浮物浓度等多种因素的影响。

第五章 太湖浮游植物初级生产力的遥感反演及时空分布规律研究

5.1 引言

水体初级生产力是浮游植物进行光合作用把无机物转化成有机物的能力，是表征水体物质循环及能量流动的一个重要指标，一定程度上决定了湖泊渔业产量。湖泊富营养化的最终表现是水体浮游植物旺发，初级生产力大幅增加。随着海洋卫星遥感及传感器的发展，利用卫星遥感技术法来监测海洋初级生产力比传统的黑白瓶法或者同位素固碳法有着更大的优势（Pan *et al.*, 2005; 唐世林等, 2006）。近年来国内外学者相继提出了计算反演初级生产力的一些经验的、半经验半理论或者解析模式的计算模型（Platt, 1986; Behrenfeld & Falkowski, 1997a; Pérez *et al.*, 2005; 邹亚荣等, 2005）。以 Behrenfeld & Falkowski (1997a) 提出的垂向归纳模型（Vertically Generalized Production Model）为最佳估算海洋初级生产力的模型（Siswanto *et al.*, 2006; Kahru *et al.*, 2009; Nguyen & Vo, 2010），并逐渐对 VGPM 模型改进以适应不同水域环境的变化特征，同时利用 SeaWiFs、AVHRR、MODIS 等遥感资料进行了海洋初级生产力的估算（Moore & Abbott, 2000; Li *et al.*, 2004; Kameda & Ishizaka, 2005; Ishizaka *et al.*, 2007; 李小斌等, 2006; 檀赛春和石广玉, 2006）。但是借助遥感卫星的手段来估算湖泊初级生产力却鲜有报道（Bergamino *et al.*, 2010）。

在第一章中，本论文已着重讨论了 VGPM 模型，其主要有 5 个输入参数，见公式 1.4。之后在第四章已分析探讨了这几个参数的时空分布变化规律，由此在本章中主要是利用这几个参数以及 VGPM 模型来反演太湖初级生产力的时空分布变化规律，之后利用 2009、2010 年在太湖实测数据对基于 VGPM 模型估算得到的初级生产力进行验证。本章还分析了沉积悬浮物对太湖初级生产力的影响以及温度、光照强度、叶绿素 a 浓度对 VGPM 模型的敏感性响应。

$$PP_{cu} = 0.66125 P_{opt}^B \cdot \frac{E_0}{E_0 + 4.1} \cdot Z_{cu} \cdot C_{opt} \cdot D_{irr} \quad (\text{式 1.4})$$

5.2 材料与方法

5.2.1 野外采样点位

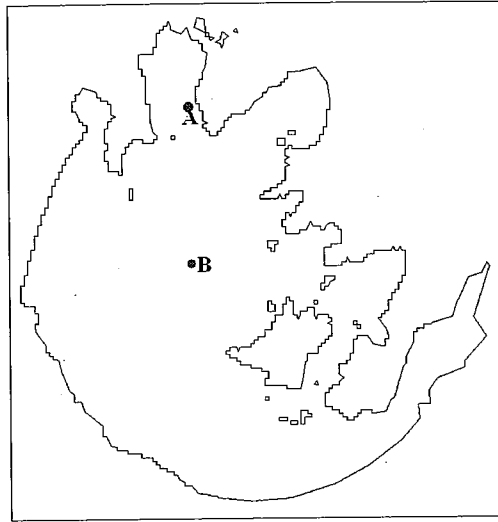


图 5.1 实测初级生产力的站点

Fig.5.1 Two stations of measured primary production

于 2009 年、2010 年每个月的 15 号左右在 A、B 两点取水样挂黑白配进行初级生产力的测定，站点位置见图 5.1。A 点位于梅梁湾，而 B 点位于太湖中心区域。

5.2.2 初级生产力测量方法

初级生产力用黑白瓶溶氧法测定（张运林等, 2004a），事先将 A、B 点的水样都取到太湖湖泊生态系统研究站栈桥边，统一进行曝光初级生产力的测定，黑白瓶悬挂深度为 0.2m，曝光时间 24h。黑瓶和白瓶体积为 250mL，采样时需固定初始的溶氧。由于黑白瓶悬挂深度只有 0.2m 一层，代表的只是这一水层的浮游植物初级生产力，为了与 VGPM 模型估算的水柱初级生产力进行比较验证，需要将实测的 0.2m 处净初级生产力换算成水柱净初级生产力。本论文中利用 1998 年至 1999 年在太湖梅梁湾不同水层测得初级生产力进行分析发现，水深 0.2cm 处的初级生产力大约占整个水柱的初级生产力的 26%。由于 VGPM 模型估算得到的初级生产力的单位是 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ，而实测初级生产力的单位是 $\text{mgO}_2/(\text{L} \cdot \text{d})$ ，因此根据刘世英（1981）对初级生产力结果换算的研究，得到 $1\text{mgC}=3.33\text{mg O}_2$ 。

5.2.3 数据分析

太湖初级生产力图采用 Arcgis 9.0 完成，其他分析则在 Excel, origin 7.5 中完成。

5.3 结果

本研究收集了太湖 $30^{\circ}56' \sim 31^{\circ}34'N$, $119^{\circ}54' \sim 120^{\circ}36'E$ 范围内 2009、2010 年间 MODIS 水色遥感资料, 在第四章中绘制了太湖逐月的最大光合速率、真光层深度、叶绿素 a 浓度的逐月分布图, 结合太湖站气象观测数据及由经纬度计算得到的光照周期, 利用公式 1.4, 估算并获得了太湖各湖区的逐月初级生产力分布图。

5.3.1 太湖初级生产力的逐月空间分布特征

图 5.2 是遥感反演得到的太湖 2009、2010 年平均每月的初级生产力空间变化图。从图中可以看出, 太湖初级生产力空间分布差异显著。与第四章类似, 把全湖分成了 8 个湖区, 即湖心区、梅梁湾、竺山湾、贡湖湾、西岸区、东太湖、胥口湾和南太湖, 见图 4.2。

1、2 月份, 初级生产力在梅梁湾、竺山湾、贡湖湾初级生产力大于 $400 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 而其他湖区初级生产力水平差距不大, 都在 $200 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 以下。3、4 月份, 初级生产力有了明显的提高, 而高值区仍旧位于太湖北部湖区, 东太湖和胥口湾初级生产力也有了略微的提高。4 月份时, 梅梁湾、竺山湾初级生产力已提高至 1 月份的 2.15、3.46 倍。5 月份, 浮游植物旺发, 除湖心区和西岸区外, 其他湖区初级生产力都达到 $1000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 最高出现在东太湖, 其次是竺山湾。6、7、8 月份, 由于传感器的缺失造成的 MODIS 影像条带的产生, 使得最后反演出来的初级生产力图存在多个条带。但是仍旧能看出很显著的空间分布差异。以 8 月份为例, 低值区 ($<2000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$) 出现在南太湖、贡湖湾, 中值区 ($2000 \sim 3000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$) 在湖心区、梅梁湾、胥口湾, 高值区 ($>3000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$) 则位于竺山湾、西岸区、东太湖。而对于整个夏季而言, 竺山湾初级生产力 ($4318.87 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$) 是湖心区 ($1508.33 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$) 的 2.86 倍 (表 5.1), 而事实证明, 竺山湾的富营养化程度也远比湖心区严重。9、10 月份, 太湖初级生产力空间分布趋势仍旧延续夏季的分布趋势, 只是有些湖区出现初级生产力回落降低的趋势, 比如湖心区和西岸区。11 月份, 全湖初级生产力显著降低, 除竺山湾仍旧保持在 $2000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 以上, 其他湖区都回落至 $1000 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右, 这与图 4.8 的 11 月份的叶绿素 a 浓度存在着对应的趋势, 而直至 12 月份, 各湖区的初级生产力跌至一年的最低谷, 全湖空间分布趋势与 1 月份类似, 不同区域的初级生产力差异差距减小。在分析的湖区中, 东太湖与胥口湾往往会出现异常的高值, 在第四章中我们也讨论过, 这两个湖区是草型湖区, 由于反演时沉水植被、挺水植被的遥感反射光谱与蓝藻反射光谱特征相类似, 造成反演的叶绿素 a 浓度的偏大, 从而这两个湖区初级生产力的

反演值也是偏高的。

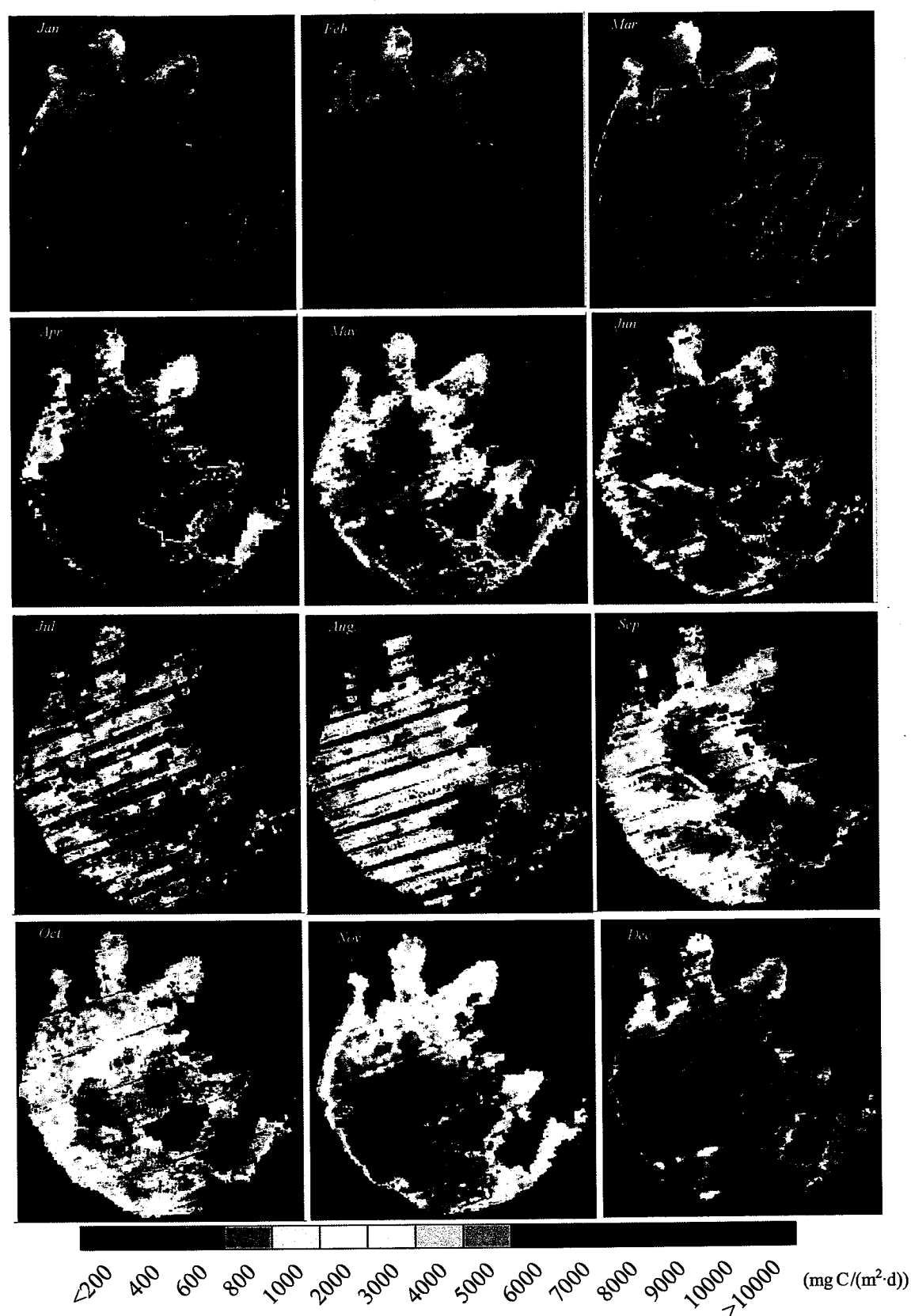


图 5.2 太湖 2009~2010 平均遥感初级生产力逐月变化

Fig. 5.2 Monthly variations of the mean primary production estimated by VGPM model and MODIS data

表 5.1 遥感反演得到的太湖各湖区在不同季节的初级生产力比较

Table 5.1 Primary production variations of different seasons in different regions

湖区	遥感反演的平均初级生产力 PP_{eu} ($mgC/(m^2 \cdot d)$)				
	春季	夏季	秋季	冬季	年平均
湖心区	480.25	1508.33	1128.67	154.63	817.969
梅梁湾	1227.66	2152.46	2943.77	666.79	1747.67
竺山湾	1920.01	4318.87	3451.73	783.48	2618.52
贡湖湾	1233.21	2030.00	2119.07	471.30	1463.39
西岸区	577.92	2159.14	1698.69	153.96	1147.43
东太湖	1474.34	2399.32	3122.48	329.00	1831.28
胥口湾	1190.60	2263.99	2717.66	212.84	1596.27
南太湖	577.88	1197.28	1749.77	154.79	919.931
全湖	763.68	1834.92	1748.63	246.38	1148.4

在每一个湖区内也存在着显著的空间差异，比如梅梁湾，则出现湾内至湾口初级生产力逐渐递减的趋势，靠近河口区初级生产力最高，而后逐渐递减直至梅梁湾中心水域，初级生产力的最小值出现在梅梁湾湾口通往湖心的区域。河口区由于有着太湖主要的入湖河流，通过径流携带了大量的外源营养盐进入梅梁湾，湾内充足的营养物质为藻类提供了良好的生长条件，由此湾内初级生产力往往比湾口高。而对于湖心区而言，越往湖心聚集，其低值区密度越高，湖心区的外围初级生产力比内围高。

5.3.2 太湖遥感反演初级生产力的季节性变化

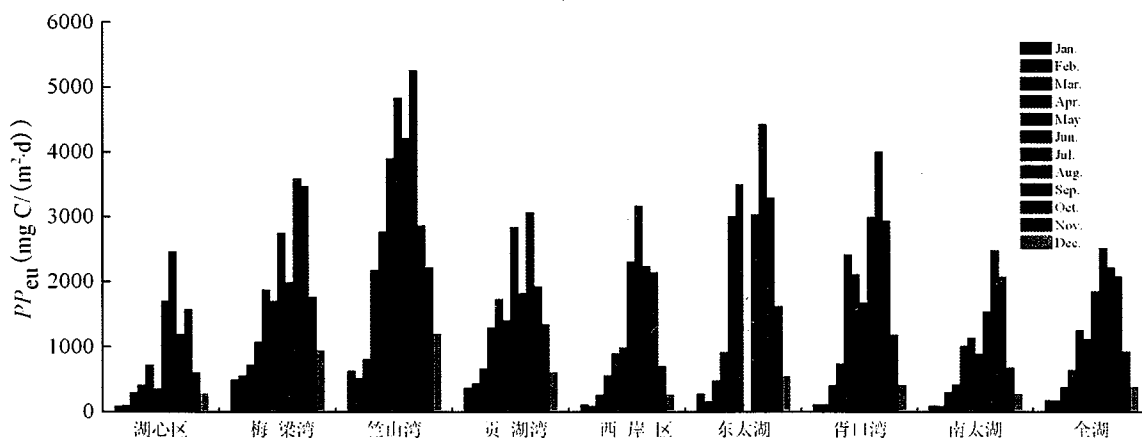


图 5.3 太湖不同湖区的月变化

Fig. 5.3 Monthly variations of the different lake regions in Lake Taihu

从全太湖初级生产力整体分布的月变化来看（图 5.3），全年最高初级生产

力在 8 月份, 为 $2524.90 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 而最低初级生产力在 2 月份, 为 $171.77 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。年平均初级生产力 $1148.40 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 约为贫营养的坦噶尼喀湖的 2 倍, 贫富营养两个湖泊之所以相差不大, 主要是由于两个湖泊水深相差太大, 太湖尽管是富营养化湖泊, 但其平均水深只有 1.89 m, 最大水深只有 3 m, 而坦噶尼喀湖平均水深是太湖水深的数百倍, 最大水深更是深达 1470 m (Bergamino *et al.*, 2010)。太湖浮游植物在 5 月份开始生长旺发, 初级生产力较之前有了明显的提高, 直至 8 月份, 初级生产力达到了最顶峰, 之后由于温度、光照强度、光照周期等因素的变化, 初级生产力在秋季有所回落, 至 12 月份降到最低。在表 5.1 中也看出, 夏季初级生产力占全年初级生产力的 39.9%, 冬季仅占 5.4%, 这与蔡后建等在 1991 年至 1993 年对梅梁湾进行黑白瓶溶氧法测初级生产力得出的结论以及 Zhang 等利用 1995 年至 2003 年在梅梁湾实测叶绿素数据、真光层深度及 VGPM 模型估算得到的初级生产力的结论相一致 (Zhang *et al.*, 2007; 蔡后建等, 1994)。但在有些海域, 不管是现场实测还是利用 VGPM 模型反演海域初级生产力, 得到的结论却是夏季初级生产力降到最低, 而在冬季回升至高峰 (Lee, 2005; 李小斌等, 2006)。其最主要原因还是浮游植物繁殖的季节差异。

从太湖各湖区看, 不同湖区初级生产力最高值与最低值出现的月份不同, 初级生产力大多都集中在 7、8、9、10 月份。表 5.1 也证实, 不同湖区初级生产力有着显著的季节差异, 其中, 湖心区、竺山湾、西岸区呈现出夏季>秋季>春季>冬季的规律, 梅梁湾、贡湖湾、东太湖、胥口湾、南太湖呈现出秋季>夏季>春季>冬季的规律。综上可得出遥感反演太湖初级生产力的基本季节性规律为夏秋季节>春冬季节。

5.3.3 基于 VGPM 模型的初级生产力的验证

由于 A、B 两个站点有着精确的经纬度, 而本论文中 VGPM 估算得到的初级生产力的分布图却是 $250\text{m} \times 250\text{m}$ 精度, 不可能完全在图中定位至与 A、B 两个站点一样的经纬度来提取初级生产力的值, 所以本论文提取了几个栅格的数据进行平均得到了相对应日期的 VGPM 估算的初级生产力值。

利用 2009、2010 年在梅梁湾、湖心区的实测初级生产力数据与本论文估算得到的初级生产力进行分析发现 (图 5.4), 两者之间存在着良好的线性关系, 而且决定系数达到 $R^2=0.77$, 且相关关系显著 ($p<0.0001$), 由此说明 VGPM 模型能反映 77% 的太湖水域初级生产力的实际情况, 可以用于太湖浮游植物初级生产力的估算。

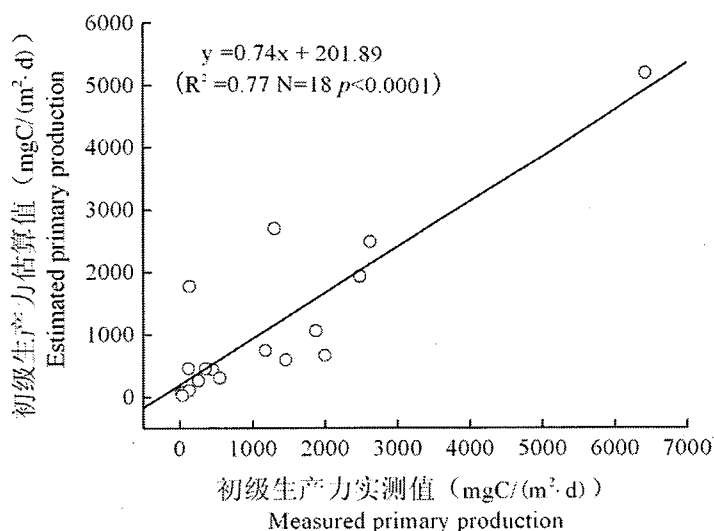


图 5.4 初级生产力实测值与模型反演值之间的相关关系

Fig. 5.4 Relationship between measured primary production and estimated primary production by VGPM

5.4 讨论

5.4.1 沉积悬浮物对初级生产力的影响

水体真光层是浮游植物进行光合作用的主要场所，而初级生产力能表征浮游植物光合作用的强度。在太湖，真光层深度主要受到悬浮物浓度的影响，其次是叶绿素 a 浓度，溶解性物质对其影响比较小 (Zhang *et al.*, 2006)。已有文献表明，风浪扰动造成大量悬浮物底泥发生再悬浮，释放出营养盐，会部分增加水体的初级生产力 (Schallenberg & Burns, 2004)；另一方面，悬浮物浓度的增加引起水体透明度和真光层深度的下降，从而制约了水体的初级生产力 (Zhang *et al.*, 2006; 何文珊和陆健健, 2001; 张运林等, 2004c, 2005b; 朱伟等, 2010)。朱伟等 (2010) 认为泥沙的悬浮改变了水体的环境条件从而抑制藻类生长。何文珊等 (2001) 在长江河口区的研究也表明浑浊的悬浮物的消光作用大于营养盐的释放作用从而抑制了长江口的初级生产力。由此沉积悬浮物浓度的改变对水体初级生产力的影响是一个矛盾的过程。

表 5.2 悬浮物浓度梯度分类

Table 5.2 Level of suspended solid concentration

类别	1	2	3	4	5
悬浮物浓度 (mg/L)	<40	40-60	61-80	81-100	>100
N	11	24	26	12	15

表 5.2 是太湖悬浮物浓度梯度的分级，按照浓度大小分为五大类。从图 5.5

中可以看出,当悬浮物浓度分别增加 60.6%、133.8%、184%及 296.6%时,初级生产力分别降低了 31.8%、66.7%、72.8%及 90.2%。当悬浮物浓度与初级生产力进行相关性分析时发现,两者之间存在着显著的负相关,通过幂函数拟合,得到了悬浮物浓度与初级生产力的幂函数经验模式,见图 5.6。

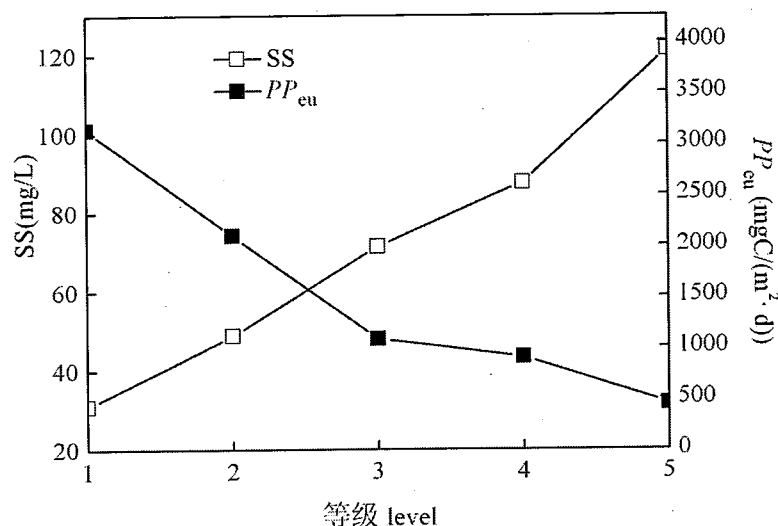


图 5.5 太湖悬浮物 5 个梯度平均值与对应的初级生产力平均值关系图
Fig.5.5 Mean values of five levels for suspended solid concentration and the corresponding mean value of primary production

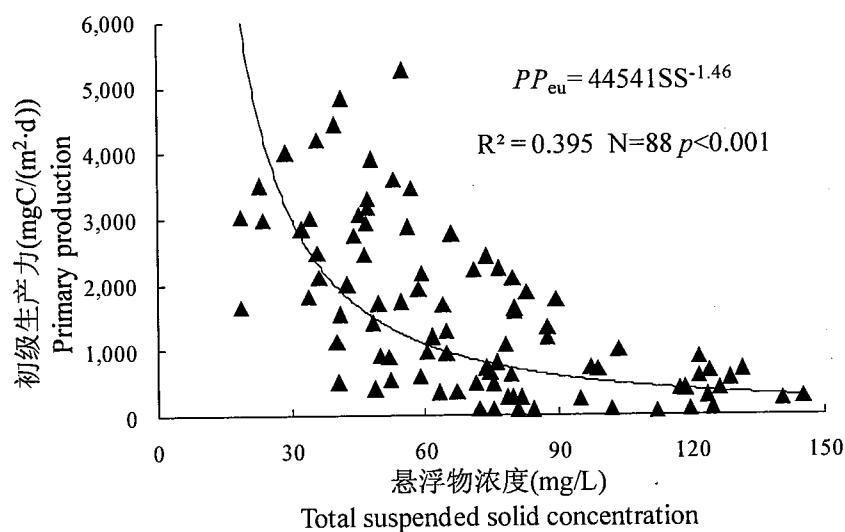


图 5.6 悬浮物浓度与初级生产力之间的关系

Fig.5.6 Correlations between total suspended solid concentration and primary production estimated by VGPM model

太湖夏秋季节悬浮物浓度分别为 44.75、64.77mg/L, 对应的初级生产力为 1834.92、1748.63 mgC/(m²·d)。而春冬季节悬浮物浓度为 103.78、92.03 mg/L,

对应的初级生产力为 763.68、246.38 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。光洁等 (2007) 通过 Landsat TM/ETM 图像和准同步的水质采样数据同样得出太湖地区冬春季节悬浮物浓度大于夏秋季节。夏秋季节太湖地区风速较小, 持续的时间又比较短, 因此悬浮物浓度要比冬春季低, 而夏秋季节初级生产力远高于春冬季节, 结合图 5.6 可以推测出沉积悬浮物对水体初级生产力的抑制作用要大于由于营养盐释放对初级生产力的促进作用。

5.4.2 VGPM 模型输入参数的敏感性分析

遥感反演中, 参数敏感程度对反演成败至关重要。李小文等 (1997) 提出敏感矩阵: $S(i, j) = \Delta \text{BRDF}(i, j) / \text{BRDF}_{\text{exp}}(i)$, 其中, $\Delta \text{BRDF}(i, j)$ 为第 i 个方向采样在其他参数固定在期待值时, 第 j 个参数在其不确定范围内导致 BRDF 的最大值与最小值之差; $\text{BRDF}_{\text{exp}}(i)$ 是所有参数固定在期待值时第 i 个方向采样出 BRDF 的值, 从而将 S 称为“不确定性和敏感性矩阵”。自李小文等 (1997) 提出这个矩阵后, 国内外学者分别采用此种方法进行模型敏感性的分析 (Dufrêne *et al.*, 2005; 张霞等, 2000), 但是对海洋湖泊初级生产力估算模型的敏感性分析却很少报道, 在此基础上, 本论文尝试围绕 VGPM 模型中 5 个主要因子: 温度、叶绿素 a 浓度、光照强度、真光层深度和光照周期, 其中叶绿素 a 浓度、真光层深度和光照周期是属于同一个敏感性变化, 利用所提到的敏感性分析矩阵, 对太湖水域初级生产力估算模型, 研究其输入参数对太湖初级生产力的敏感性。

本研究选用的是太湖 2 月份 MODIS 影像图作为数据源, 分辨率已都调整为 $250\text{m} \times 250\text{m}$ 。

5.4.2.1 温度因子敏感性分析

温度是水体浮游植物大量生长的必要条件, 而且在第 3 章中也证实适宜的温度条件有利于促进浮游植物生长, 当周围环境温度过高或者过低, 对浮游藻类的光合作用和呼吸作用又产生了不同程度的负影响, 从而对藻类的生长出现抑制作用。王得玉等 (2008) 和姜晟等 (2009) 研究了基于 MODSI 数据下蓝藻爆发与水温的关系, 发现水体温度是影响太湖蓝藻生长的重要因子。本论文在此基础上对 2 月份平均水温升高或者降低 1、2、3、4、5 $^{\circ}\text{C}$ 的情况下, 观察太湖初级生产力的变化, 从而为全球变暖条件下湖泊初级生产力的变化提供理论依据。

表 5.3 太湖水温增减变化后初级生产力 (PP_{eu}) 的统计结果Table 5.3 PP_{eu} statistical results of increasing and decreasing temperature in Lake Taihu

变化量 (°)	平均值 ($\text{mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$)	标准偏差 ($\text{mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$)	差值 ($\text{mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$)
+5	264.24	331.6	80.67
+4	245.26	308.21	61.69
+3	227.72	286.02	44.15
+2	211.96	265.72	28.39
+1	197.99	247.61	14.42
-1	173.63	216.89	-9.94
-2	161.67	202.79	-21.9
-3	148.64	188.16	-34.93
-4	133.8	172.03	-49.77
-5	117	153.86	-66.57

模拟结果表明, 温度升高使得太湖初级生产力增大, 而温度降低使得水域初级生产力减少。温度与初级生产力之间表现出一种正相关关系。表 5.3 是对上述 10 种情况下计算得到的初级生产力的结果, 把平均值与原始计算的结果进行比较, 计算两者之间的差值和研究区域的总的偏差。从表 5.3 中可以看出, 当温度增减幅度相同时, 计算得到的 PP_{eu} 与原始 PP_{eu} 的差值绝对值并不相同, 说明初级生产力与温度之间并不是单纯的线性关系。当温度增加 3°C 时, PP_{eu} 增加 $44.15 \text{ mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$; 当温度增加 5°C 时, PP_{eu} 增加 $80.67 \text{ mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$; 当温度降低 3°C 时, PP_{eu} 降低 $34.93 \text{ mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$; 当温度降低 5°C 时, PP_{eu} 降低 $66.57 \text{ mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ 。由此可以看出, 温度一旦升高, 对于太湖地区浮游植物初级生产力有这一定的显著影响, 而温度降低对于初级生产力的影响弱于前者。

5.4.2.2 光照强度敏感性分析

表 5.4 太湖光照强度增减变化后初级生产力 (PP_{eu}) 的统计结果Table 5.4 PP_{eu} statistical results of increasing and decreasing PAR in Lake Taihu

变化量 (%)	平均值 ($\text{mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$)	标准偏差 ($\text{mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$)	差值 ($\text{mgC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$)
+50	191.04	233	7.47
+40	188.96	230.6	5.39
+30	188.76	230.35	5.19
+20	187.3	228.58	3.73
+10	185.64	226.55	2.07
-10	181.49	221.48	-2.08
-20	178.58	217.93	-4.99
-30	175.05	213.62	-8.52
-40	170.28	207.8	-13.29
-50	164.67	200.95	-18.9

太阳辐射是水体初级生产者主要能量来源, 其大小变化能直接影响到湖

泊水体生态系统的结构功能及演变。而对于湖泊富营养化的众多因子分析, 太阳辐射是影响藻类生长和湖泊富营养化的主要因子。在本论文的研究中, 假定其他参数保持不变的情况下, 光合有效辐射强度增大或者减少 50%、40%、30%、20%和 10%, 对初级生产力的影响。表 5.4 是光合有效辐射强度变化情况下 PP_{eu} 的平均值、标准偏差的统计分析。

从表中可以看出, 太湖初级生产力随着光合强度的增大而增大, 随着光合强度的减少而减少, 呈现出微弱的正相关关系。光照强度这个因子对于 VGPM 模型也有着一定的影响。太湖地区光照强度越强, 浮游植物光合作用可利用光就增多, 初级生产力越大。光照强度增大 50%的情况下, 初级生产力只增大了 $7.47 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 而减少 50%时, 却下降了 $18.9 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。VGPM 模型对于光照强度下降的响应的敏感性要大于对于光照强度增加的响应。但是从总体上来看, 初级生产力随光照强度增大而增大, 减小而减小的趋势表现的并不明显, 增大 30%与 40%, 平均值几乎保持不变, 而整体上与原始水平最大的差值还不到 $20 \text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。从可能变化的范围内来讲, 太湖地区光照强度的增减对估算太湖水体初级生产力的 VGPM 模型表现的并不敏感。

5.4.2.3 叶绿素 a 浓度 (真光层深度、光照周期) 敏感性分析

表 5.5 太湖 Chla 浓度增减变化后初级生产力 (PP_{eu}) 的统计结果

Table 5.5 PP_{eu} statistical results of increasing and decreasing Chla concentration in Lake Taihu

变化量 (%)	平均值 ($\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$)	标准偏差 ($\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$)	差值 ($\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$)
+50	275.66	336.4	92.09
+40	257.28	313.97	73.71
+30	238.9	291.55	55.33
+20	220.53	269.12	36.96
+10	202.15	246.69	18.58
-10	165.4	201.84	-18.17
-20	147.02	179.41	-36.55
-30	128.64	156.99	-54.93
-40	110.26	134.56	-73.31
-50	91.89	112.13	-91.68

叶绿素 a 浓度作为 VGPM 模型中最重要的输入参数之一, 研究其对模型的敏感性有则重要的作用。从表 5.4 中可以看出, 叶绿素 a 浓度与初级生产力存在着显著的正相关关系, 而且当增加或减少相同的比例时, 计算得到的 PP_{eu} 与原始 PP_{eu} 的差值绝对值大致相同, 说明叶绿素 a 浓度与初级生产力之间存在着一定的线性关系。而文献也有报道太湖地区实测叶绿素 a 浓度与初级生产力之间存在着显著的正相关性 (Zhang *et al.*, 2007; 张运林等, 2005a)。

研究模型可以得出, 真光层深度和光照周期与叶绿素 a 浓度相似, 增减相

同幅度后,太湖初级生产力的变化是一致的,也即初级生产力随着真光层深度与光照周期的增加而增加,减少而减少。

5.4.2.4 太湖 PP_{eu} 敏感性分析矩阵

由表 5.3、5.4、5.5 可以看出,太湖 PP_{eu} 与温度呈现正相关关系,与降水量无明显相关关系,与叶绿素 a 浓度(真光层深度、光照周期)呈现正相关关系,各影响因子的响应程度有所不同。根据王培娟等(2008)在对长白山地区森林植被净初级生产力各因子的敏感性分析中提出了模型参数的敏感性计算公式进行改进,得出了 VGPM 模型参数对太湖锤击生产力的敏感性计算公式如下:

$$P_{\Delta PP_{eu}}^{\text{factor} \pm \Delta} = (PP_{eu \text{ factor} \pm \Delta} - PP_{eu}) / PP_{eu} \times 100\% \quad (\text{式 5.1})$$

其中, $P_{\Delta PP_{eu}}^{\text{factor} \pm \Delta}$ 是在某一个输入因子增加或减少 Δ 时 PP_{eu} 相对初始值的变化量,也就是对参数的敏感性; $PP_{eu \text{ factor} \pm \Delta}$ 是在某一个参数增加或减少 Δ 时模拟得到的 PP_{eu} 的结果; PP_{eu} 是原始的 2 月份的初级生产力。由此,把温度、光照强度、叶绿素 a 浓度(真光层深度、光照周期)增减变化量代入公式, Δ 与上述保持一致,取 10% (或 1 度)、20% (2 度)、30% (3 度)、40% (4 度)、50% (5 度),得到了三个因子增加或者减少一定程度后 PP_{eu} 对参数的敏感性,如图 5.7 和表 5.6。

从图 5.7 和表 5.6 可以看出太湖水域初级生产力与温度、叶绿素 a 浓度(真光层深度、光照周期)呈现正相关性,而与光照强度无明显的相关关系,这一结果对于以后我们利用 VGPM 模型结合 MODIS 影像估算太湖湖泊初级生产力提供了一定的理论依据,注重对 PP_{eu} 影响幅度比较大的参数的准确遥感反演,从而避免因参数的不确定而对 VGPM 模型遥感反演的结果带来很大的误差。

表 5.6 太湖 PP_{eu} 主要影响因子的敏感性分析矩阵

增减量	+50%	+40%	+30%	+20%	+10%	-10%	-20%	-30%	-40%	-50%
	/5°	/4°	/3°	/2°	/1°	/1°	/2°	/3°	/4°	/5°
温度	43.95	33.61	24.05	15.47	7.86	-5.41	-11.93	-19.03	-27.11	-36.26
光照强度	4.07	2.94	2.83	2.03	1.13	-1.13	-2.72	-4.64	-7.24	-10.30
Chla 浓度	50.17	40.15	30.14	20.13	10.12	-9.90	-19.91	-29.92	-39.94	-49.94

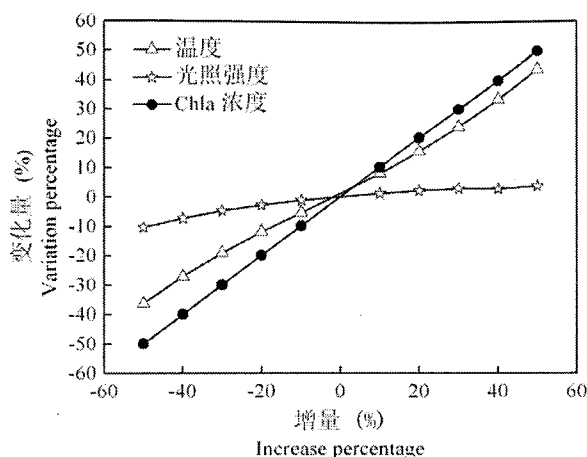


图 5.7 VGPM 模型敏感性因子变化图

Fig. 5.7 Change map for different sensitivity parameters of VGPM model

5.5 小结

本章利用 VGPM 模型以及两年的 MODIS 影像估算了太湖地区 2009~2010 年逐月的初级生产力空间分布图, 并分析探讨了悬浮物浓度对太湖初级生产力的影响以及 VGPM 模型主要的输入参数温度、光照强度、叶绿素 a 浓度对太湖初级生产力的敏感性, 有如下结论:

(1) VGPM 模型估算得到的初级生产力与实测初级生产力之间存在着显著的线性关系, 决定系数达到 0.77, 由此说明 VGPM 模型能反映 77% 的太湖水域初级生产力的实际情况。

(2) 太湖初级生产力分布有着显著的空间差异。冬季, 高值区位于太湖北部, 而其他区域初级生产力分布均匀。春季, 由于浮游植物旺发, 在 5 月份时初级生产力有了很大的提高, 最高出现在东太湖, 其次是竺山湾。夏季以 8 月份为例, 呈现出南太湖<梅梁湾、贡湖湾<湖心区<东太湖、胥口湾<西岸区<竺山湾的规律, 而秋季初级生产力的分布趋势延续夏季的分布趋势, 只在湖心区和西岸区初级生产力出现回落的趋势。在遥感反演各湖区中, 东太湖和胥口湾由于其是典型的草型湖区, 反演时沉水植被、挺水植被的遥感反射光谱与蓝藻反射光谱特征相类似从而造成最终反演得到的初级生产力会出现异常高值。另外, 每一个湖区内也存在着显著的空间差异, 比如梅梁湾, 则出现湾内至湾口初级生产力逐渐递减的趋势。

(3) 太湖最高初级生产力出现在 8 月份, 最低初级生产力出现在 2 月份, 夏季初级生产力占全年初级生产力的 39.9%, 而冬季仅为夏季的 0.13 倍。不同

湖区初级生产力的最高值与最低值出现的月份不同,有着显著的季节差异,但综合来看遥感反演太湖初级生产力的基本季节规律为:夏秋季节>春冬季节。

(4) 沉积悬浮物浓度与初级生产力呈现出显著的负相关性,而且存在着幂函数关系,决定系数达到 0.395,从而说明风浪引起的沉积物再悬浮对初级生产力的抑制作用大于促进作用。

(5) 五个因子对初级生产力的敏感性表明,初级生产力随着水温的增大而增大,减小而减小,表现出正相关关系,而对升高温度响应程度大于降低温度的响应程度,因此两者之间并不是线性关系。初级生产力与光照强度无明显的相关关系,当增量在+50%~-50%之间变化时,计算所得到的初级生产力变量仅在+4.07%~-10.30%范围内。初级生产力与叶绿素 a 浓度(真光层深度、光照周期)之间存在着显著的正线性相关关系,当叶绿素 a 浓度(真光层深度、光照周期)增加或者减少相同量时,初级生产力也相应的增加或者减少相同量。

第六章 结论与展望

6.1 结论

本文基于室内培养实验、野外原位实验、结合 MODIS 影像图和 VGPM 模型估算了太湖初级生产力, 并分析探讨了其时空分布的规律以及温度等因子对估算的太湖初级生产力的敏感性。主要得到以下结论:

(1) 光照强度对铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长趋势、吸收系数、比吸收系数都有着显著的影响。两种藻在 $50\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 中光照强度下生长最好, 吸收系数最大。比吸收系数表现出随着光强的增大而增大的趋势。铜绿微囊藻比吸收系数比斜生栅藻大, 可能是由于藻细胞粒径不同导致。Chla 浓度与藻类特征波段 440、675nm 吸收系数存在着幂函数的关系, 而线性关系能更好的说明藻细胞密度与吸收系数之间的关系。

(2) 温度对铜绿微囊藻及斜生栅藻的生长趋势、吸收系数、比吸收系数以及荧光参数都有着显著的影响。铜绿微囊藻受低温环境的抑制, 而斜生栅藻在高温环境下的生长趋势受到抑制。两种藻的比吸收系数随着温度的增大而呈现降低的趋势。浮游植物粒径大小对比吸收系数有着显著的影响, 随粒径增大, 比吸收系数呈现下降的趋势。两种藻 440、675nm 处比吸收系数与 Chla 浓度却存在着显著的负相关关系, 均随着 Chla 浓度的增加而呈现出幂函数递减。在适应的温度 (25°C) 及光照条件下, 两种藻的 F_v/F_m 与 Chla 浓度、藻细胞密度、特征波段吸收系数呈现出显著的负相关关系, 并分别回归得到了多元函数关系, 有望耦合到 VGPM 模型用于改进最大光合速率算法, 使得 VGPM 模型在内陆湖泊水体中应用更科学和合理。

(3) VGPM 模型中 5 个输入参数都有着各自的时空分布规律, 叶绿素 a 浓度大致呈现出梅梁湾、竺山湾>贡湖湾>西岸区、南太湖>湖心区的规律, 夏、秋季节>春、冬季节; 最大光合速率呈现出太湖边缘区域为高值区, 而逐渐往湖中心递减的规律, 并且夏季>秋季>春季>冬季; 光照周期出现单峰值, 在 6 月份达到最大, 而逐渐往两边递减; 光合有效辐射强度一年超过 $40\text{molquanta}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ 有 6 个月份, 在冬季时光合有效辐射强度最低; 对于真光层深度而言, 不同湖区在不同季节都出现不同的变化规律, 其受到叶绿素 a 浓度、悬浮物浓度等多种因素的影响。

(4) 太湖初级生产力有着显著的时空分布差异。不同季节其空间分布差异

明显。太湖最高初级生产力出现在 8 月份, 最低出现在 2 月份, 夏季初级生产力占全年初级生产力的 39.9%, 夏秋季节大于春冬季节。沉积悬浮物浓度与初级生产力呈现出显著的负相关性, 从而说明风浪引起的沉积物再悬浮对初级生产力的抑制作用大于促进作用。五个因子对初级生产力的敏感性表明, 太湖 PP_{eu} 与温度呈现正相关关系, 与降水量无明显相关关系, 与叶绿素 a 浓度 (真光层深度、光照周期) 呈现正相关关系, 各影响因子的响应程度有所不同。

(5) VGPM 模型估算得到的初级生产力与实测初级生产力之间存在着显著的线性关系, 决定系数达到 0.77, 由此说明 VGPM 模型能反映 77% 的太湖水域初级生产力的实际情况, 可以用于太湖浮游植物初级生产力估算。

6.2 展望

(1) 本实验虽然得到了最大光合效率与叶绿素 a 浓度、藻细胞密度等因子之间的耦合关系模型, 但由于试验条件的限制, 室内试验光照强度以及温度的梯度设置太少, 以致于没有得到最大光合效率与温度和光照强度之间的完整耦合关系模型, 在今后的实验中有望加强改进, 进而进一步改进 VGPM 模型中最大光合速率算法, 使之更适合用于内陆湖泊水体。

(2) 本论文中选用的是 2009 年至 2010 年的 MODIS 影像数据, 虽得到了全太湖的逐月初级生产力的时空分布图, 但对于太湖历年来的初级生产力的变化却因为数据量太少而没有得到, 在以后的研究中拟打算选取 2002 年至 2011 年的 MODIS 数据进行分析。

(3) 最后, 本研究局限于在其他参数保持不变的条件下, 改变其中某一个参数, 研究该参数对基于 VGPM 模型估算的初级太湖初级生产力的敏感性, 然而一个参数改变的同时, 也会引起其他参数的变化, 最终影响到太湖的初级生产力。在今后的工作中, 可继续在此方向开展相应的研究。