

# 经验动态建模方法在浮游动物群落动态变化预测中的应用:以胶州湾为例\*

于 垚<sup>1,2</sup> 胡仔园<sup>4</sup> 李超伦<sup>1,2,3①</sup>

(1. 中国科学院海洋研究所 深海极端环境与生命过程研究中心 山东青岛 266000; 2. 中国科学院大学 北京 100049;  
3. 中国科学院南海海洋研究所 广东广州 510301; 4. 中国科学院海洋研究所 山东胶州湾海洋生态系统国家  
野外科学观测研究站 山东青岛 266000)

**摘要** 浮游动物群落动态变化的模拟预测对于评估海湾生态系统健康至关重要。经典浮游生态系统动力学模型在浮游动物群落动态变化的定量预测方面仍有较大不确定性。研究选取面临人类活动和气候变化多重压力的中国近海典型海湾——胶州湾为研究对象,利用 1997~2010 年胶州湾浮游动物丰度、温度、盐度、营养盐、叶绿素 *a* 等环境因子的长期观测数据,采用经验动态建模方法,建立了胶州湾浮游动物丰度预测模型,获得了决定系数( $R^2$ )为 0.64、均方根误差(RMSE)为 108.6、相对误差为 42.5% 的有效预测结果。在遍历 15 380 937 种潜在组合的基础上,进一步分析确定了 1997~2010 年,温度和硅酸盐是影响胶州湾浮游动物丰度动态变化的重要驱动因子,且该变化是食物网上行控制和下行控制共同作用的结果。研究建立的浮游动物群落变化定量预测和驱动因子因果识别方法具有空间可迁移性,显示了未来其作为我国近海海湾生态系统健康评估模型基础方法的重要潜力。

**关键词** 经验动态建模方法; 浮游动物丰度; 环境因子; 胶州湾; 海湾生态系统健康评估

**中图分类号** Q958.8 **doi:** 10.11693/hyhz20250300060

海洋生态系统健康评估是海洋管理和开发利用的重要工具。海湾生态系统的健康评估不仅要考虑生物多样性因素,更要考虑生态系统中生物组成和数量的动态变化(孙松等, 2015)。浮游动物指生活在海洋中随波逐流的动物。作为从初级生产者向海洋食物网更高营养水平生物进行能量转移的关键组成部分,浮游动物既直接影响经济鱼类等上层捕食者种群数量,又深入参与到生物地球化学循环中,是指示海洋生态系统结构和功能变化的关键类群,在海洋生态系统中发挥着重要作用(Ndah *et al.*, 2022; Ratnarajah *et al.*, 2023)。因此,模拟预测浮游动物群落动态变化对评估海湾生态系统健康至关重要(孙晓霞等, 2025)。

通常利用浮游生态系统动力学模型模拟预测浮游

动物群落动态变化(Mackas *et al.*, 2010)。根据不同的研究方法、研究对象、研究区域等,目前常用的模型主要包括生物地球化学模型(如 Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus, NPZD 模型等)、生态系统模型(如 European Regional Sea Ecosystem Model, ERSEM 模型等)、个体发育种群模型(Individual Based Models, IBMs)等(Everett *et al.*, 2017)。近年来,随着对浮游生态系统物质循环和能量传递过程认识水平的不断提升,上述模型在浮游动物种群内部营养结构变化(Maps *et al.*, 2010)、群落水平的尺度进化规律(Wickman *et al.*, 2024)、浮游动物食物网结构及其对渔业资源影响(Hjøllo *et al.*, 2012)、全球碳循环及其对气候变化的反馈机制(Watanabe *et al.*,

\*国家重点研发计划项目, 2023YFC3108200; 国家重点研发计划项目, 2024YFF0506902; 中国科学院网络安全和信息化专项应用项目, CAS-WX2021SF-0108。于 垚, 博士研究生, E-mail: yuyao@qdio.ac.cn

① 通信作者: 李超伦, 博士生导师, 研究员, E-mail: lcl@qdio.ac.cn

收稿日期: 2025-03-12, 收修改稿日期: 2025-05-12

2011)等方面取得了显著进展。这类模型对变量的参数化方案极为敏感,不当的参数化则会严重影响模型定量模拟的预测准确度(Jeung *et al*, 2025)。同时,复杂的参数化方案又会导致模型自身耦合微分方程组的非线性特征急剧增加(Fennel *et al*, 2022),从而降低了数量特征预测的可信度(Löptien *et al*, 2019)。

经验动态建模方法(Empirical Dynamic Modeling, EDM)是一种基于数据驱动的混沌动力系统分析技术。该方法不依赖于系统过程的先验公式和变量的参数化方案,仅基于时间序列即可重构系统的动力学行为,所以近年来开始被广泛应用于生物种群动态变化预测研究(Sugihara *et al*, 1990, 2012; Sugihara, 1994; Ye *et al*, 2016)。利用该方法,已成功建立了加拿大弗雷泽河(Fraser River)鲑鱼数量与海表温度间的因果关系,并准确预测了鲑鱼的种群数量(Ye *et al*, 2015)。此外,该方法还被成功应用于美国加利福尼亚南岸(Southern California)赤潮暴发与环境因子的因果关系统度,并准确预测了叶绿素 *a* 的浓度变化(McGowan *et al*, 2017)。目前针对中国近海典型海湾的浮游动物丰度变化定量预测研究相对较少,亟须开展基于经验动态建模方法的浮游动物群落动态变化预测研究。

胶州湾位于黄海西岸,既受到黄海气候环境变化影响,也受到城市建设、工农业发展、海岸工程建设、旅游和水产养殖等人类活动的影响,是研究多重压力下我国海湾生态系统演变规律的典型海湾。孙松等(2011)基于胶州湾浮游动物长期观测资料,发现2000年之后胶州湾浮游动物多样性增加且生物量与丰度呈明显的上升趋势(孙松等, 2011),但目前对胶州湾浮游动物群落动态变化特征多以定性研究为主,尚缺乏定量模拟预测的有效手段。本研究利用胶州湾1997~2010年浮游动物和环境因子的长期观测资料,开展了基于经验动态建模方法的胶州湾浮游动物丰度变化预测研究,探讨了浮游动物丰度与环境因子间的因果关系,为后续我国典型海湾生态系统健康评估的模型建立奠定方法基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 采样站点与数据收集

本研究所用数据资料源自1997~2010年胶州湾海洋生态系统研究站长期观测数据资料(孙松等, 2011, 2015; 赵永芳等, 2020a, 2020b),于每年季度月(2月、5月、8月、11月)在胶州湾10个长期观测站位进行采样调查(表1),调查站位如图1所示。浮游动

表1 胶州湾观测站位基本信息  
Tab.1 The basic information of the observation stations in Jiaozhou Bay

| 经度            | 纬度           | 位置             | 观测站代码 |
|---------------|--------------|----------------|-------|
| 120°11'12"E   | 36°08'00"N   | 湾内,湾西区         | JZB01 |
| 120°15'00"E   | 36°09'30"N   | 湾内,湾北区         | JZB02 |
| 120°19'48"E   | 36°09'18"N   | 湾内,湾东区         | JZB03 |
| 120°10'36.9"E | 36°06'16.4"N | 湾内,湾西区,藻类贝类养殖区 | JZB04 |
| 120°15'00"E   | 36°06'00"N   | 湾内,湾中区         | JZB05 |
| 120°17'30"E   | 36°06'00"N   | 湾内,湾东区,贝藻混养区   | JZB06 |
| 120°14'00"E   | 36°04'00"N   | 湾内,湾口区         | JZB07 |
| 120°14'00"E   | 36°02'12"N   | 湾内,湾口区         | JZB08 |
| 120°17'12"E   | 36°01'48"N   | 湾内,湾口区         | JZB09 |
| 120°25'30"E   | 35°59'00"N   | 湾外             | JZB10 |

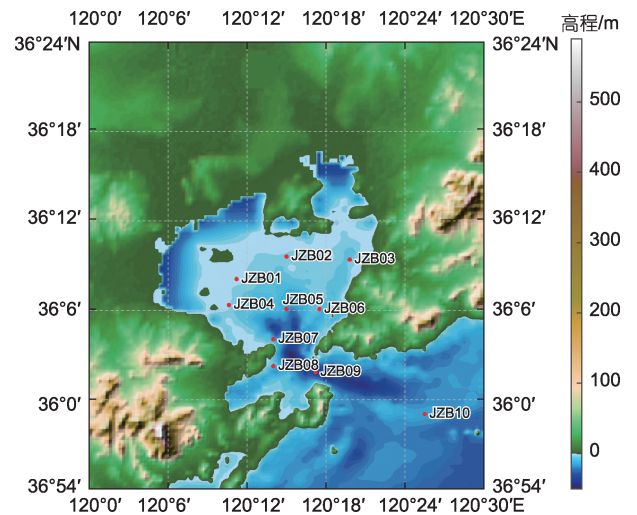


图1 胶州湾调查站位图

Fig.1 Sampling stations in Jiaozhou Bay

物采用浅水I型浮游生物网(网口内径50 cm,孔径505  $\mu\text{m}$ )由底至表垂直拖网,样品采集后立即使用5%福尔马林溶液保存,带回实验室通过镜检进行浮游动物种类鉴定,并计算浮游动物丰度(ind./m<sup>3</sup>)(孙松等, 2011)。海水表层温度和盐度由CTD(SBE 19 plus)测得。1997~2002年叶绿素 *a* 浓度按照联合国教科文组织推荐的分光光度法进行测定;2003~2007年叶绿素 *a* 浓度按照《海洋监测规范 第7部分:近海污染生态调查和生物监测》(GB 17378.7—1998)规定的荧光分光光度法,使用Turner Designs Model-10荧光光度计进行测定;2008~2010年叶绿素 *a* 浓度按修订版《海洋监测规范 第7部分:近海污染生态调查和生物监测》(GB 17378.7—2007)规定的荧光分光光度法测定(赵永芳等, 2020a)。

1997~2007 年按照《海洋监测规范 第 4 部分: 海水分析》(GB 17378.4—1998)的规定, 氨氮( $\text{NH}_4^+$ )的测定使用靛酚蓝法, 亚硝酸盐( $\text{NO}_2^-$ )的测定使用重氮偶氮法, 硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ )的测定使用镉-铜还原法, 磷酸盐( $\text{PO}_4^{3-}$ )的测定使用磷钼蓝法, 硅酸盐( $\text{SiO}_3^{2-}$ )的测定使用硅钼蓝法; 2008~2010 年氨氮( $\text{NH}_4^+$ )、亚硝酸盐( $\text{NO}_2^-$ )、硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ )、磷酸盐( $\text{PO}_4^{3-}$ )、硅酸盐( $\text{SiO}_3^{2-}$ )的测定按修订版《海洋监测规范 第 4 部分: 海水分析》(GB 17378.4—2007)的规定执行(赵永芳等, 2020b)。

## 1.2 经验动态建模方法

动力系统的吸引子(起始于其他状态空间的轨线都被吸引到该点附近)代表了系统非过渡态的行为特征(May *et al.*, 2010)。根据 Whitney(1936)和 Takens(1981)的理论, EDM 作为一种相空间重构(state space reconstruction, SSR)技术, 通过利用固定时间间隔的长时序观测变量重构整个系统的动态吸引子, 从而揭示系统的内蕴动力学特征和规律(Whitney, 1936; Takens, 1981)。EDM 包含多种用于研究动力系统的算法和功能(Chang *et al.*, 2017)如: (1)确定系统的复杂程度; (2)系统变量间的因果分析; (3)目标变量的有效预测。具体应用分析流程见图 2。本研究 EDM 分析均在 R 语言 rEDM 软件包(版本 4.4.1)进行。

**1.2.1 确定系统复杂性** 利用 EDM 中的单纯复形投影算法(Simplex projection)和  $S$ -map 算法可以确定动力系统的复杂程度(Sugihara *et al.*, 1990; Sugihara, 1994)。首先, 对目标时间序列数据集随机 50/50 分割, 然后通过单纯复形投影算法, 比较测试集(test set)中观测点和预测点的皮尔逊相关系数( $\rho$ )或平均绝对误差(MAE), 一般取  $\rho$  最大或 MAE 最小时对应的维数为嵌入维数( $E$ )。其次, 利用  $S$ -map 算法确定非线性参数  $\theta$ 。我们定义  $\Delta\rho$  代表  $\theta$  处的预测技能与线性自回归模型  $\rho_0$  差值的最大值。

$$\Delta\rho = \max(\rho_\theta - \rho_0), \quad (1)$$

式中,  $\rho_\theta$  表示  $\theta$  处的预测技能(皮尔逊相关系数或平均绝对误差),  $\rho_0$  表示模型为线性自回归时的预测技能, 如果  $\Delta\rho$  大于 0, 那么系统就是混沌动力系统。相应地, 使  $\rho_\theta$  与  $\rho_0$  差值取最大值的  $\theta$  即为非线性参数  $\theta$ 。

以经典的浮游生物 NPZ(Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton)模型为例, 考虑 3 个状态变量: 营养物质( $N$ )、浮游植物( $P$ )和浮游动物( $Z$ )。生态系统在时刻  $t$  的状态可以表示为一个三维向量:

$$X(t) \leq N(t), P(t), Z(t) >. \quad (2)$$

该向量对应三维相空间(O-NPZ)中的一个点。随着时间的演进, 整个动力系统的状态也随之改变, 进而在相空间(O-NPZ)中形成一系列状态变化的轨迹。而这些轨迹的极限集合即为系统的吸引子。根据单纯复形投影算法, 仅利用点集

$$<Z(t), Z(t-\tau), Z(t-2\tau), \dots, Z(t-(E-1)\tau)>. \quad (3)$$

即可重构 NPZ 模型的吸引子。其中,  $E$  表示嵌入维数;  $\tau$  表示时间序列集的固定时间间隔, 一般默认为数据集的采样间隔。

**1.2.2 系统变量间的因果分析** EDM 中的收敛交叉映射算法(Convergent cross mapping, CCM)可以用于分析系统变量间的因果效应。CCM 算法的核心思想是如果变量  $X$  是变量  $Y$  的原因( $X \rightarrow Y$ ), 那么  $Y$  的状态必然包含有助于重构  $X$  状态的信息(Wiener, 1949)。为测试变量  $X$  是否为  $Y$  的原因, 在对两组变量进行 Z-Score 标准化(Z-Score Normalization)后, 利用 CCM 算法检查对  $X$  的预测精度( $\rho$ )是否随着样本  $Y$  的数据量增加而增加并最终趋向收敛(Sugihara *et al.*, 2012)。

**1.2.3 目标变量的有效预测** 如果一个动力系统是混沌的, 那么系统内的变量有可能实现“短期”(即下一时间间隔)有效预测(Hastings *et al.*, 1993; Rogers *et al.*, 2022)。EDM 中可用作目标变量预测的算法包括单纯复形投影算法、多变量  $S$ -map 算法和多视图嵌入算法(multi-view embedding, MVE)等。单纯复形投影算法仅需要确定嵌入维数  $E$  和目标变量固定时间间隔的长时序数据即可预测下一时间间隔的变量值。根据广义 Takens 定理(Deyle *et al.*, 2011), 可以利用多变量的时间序列重构吸引子。仍以浮游生物 NPZ 模型为例, 点集  $<N(t), N(t-\tau), P(t-\tau), \dots, Z(t-(E-1)\tau)>$  或  $<N(t), P(t), Z(t-\tau), \dots, Z(t-(E-1)\tau)>$  均可重构吸引子。因此, 基于 CCM 确定的关键因子, 在对多个变量进行 Z-Score 标准化后, 利用 EDM 中的多变量  $S$ -map 算法, 通过遍历每一个可能的重构吸引子的多变量组合, 从而确定最优预测模型和预测值, 且最优多变量预测模型中确定的影响因子可以认为是对目标变量最关键的影响因子。而多视图嵌入算法(MVE)则是对前述所有的多变量组合按照预测精度[如皮尔逊相关系数( $\rho$ )]进行排序, 对排序后的前  $k$  个预测值做算术平均即可(Ye *et al.*, 2016)。

$$k = \sqrt{m}, m = \binom{nl}{E} - \binom{n(l-1)}{E}, \quad (4)$$

其中,  $E$  为嵌入维数,  $n$  为系统的变量个数, 每个变量最多

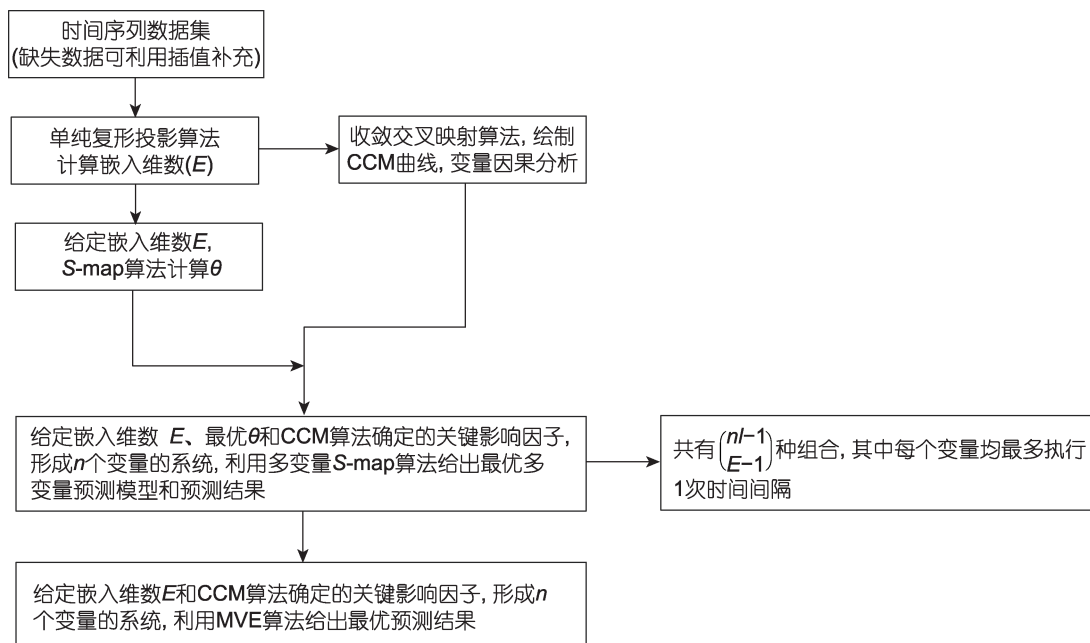


图 2 经验动态建模方法流程图

Fig.2 Flow of the modeling procedures with EDM

执行 1 次时滞。一般来说 3 种算法预测精度比较为: 多视图嵌入算法 > 多变量 S-map 算法 > 单纯复形投影算法。

## 2 结果

### 2.1 模型参数确定

为评估胶州湾浮游动物丰度序列演变特征, 利用单纯复形投影算法分析了 1997~2010 年的浮游动物丰度时间序列。因为时间序列长度仅有 52 个点, 为此利用平均绝对误差作为判断参数(Chang *et al.*, 2017)。结果显示, 在  $E=8$  时, MAE 值最小(图 3)。根据 Li 等(2021), 使用 EDM 时, 嵌入维数一般在 10 以内即为有效值。为此, 嵌入维数  $E$  确定为 8。在此条件下, 进一

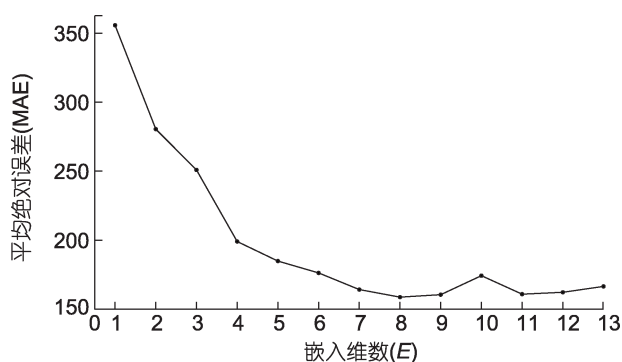


图 3 平均绝对误差(MAE)关于嵌入维数的变化曲线

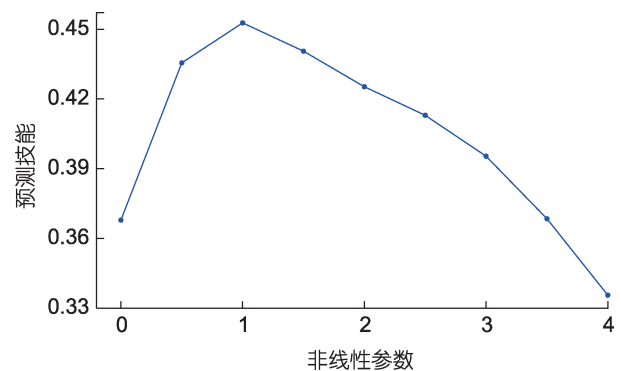
Fig.3 Mean absolute error (MAE) shown as a function of embedding dimension ( $E$ ) for simplex projection

注: 最佳的预测结果在维数  $E=8$  时取得

步利用 S-map 算法确定了非线性参数  $\theta$ 。结果表明, 当  $\theta=1$  时,  $(\rho_\theta - \rho_0)$  最大且  $\Delta\rho$  大于 0。这一结果也表明, 胶州湾浮游动物丰度演变呈现混沌动力系统特征, 并且可以利用相空间重构技术预测浮游动物丰度下一采样间隔的变量值(图 4)。

### 2.2 环境因子与浮游动物丰度的因果关系分析

利用收敛交叉映射算法进一步确定影响胶州湾浮游动物丰度动态变化的环境驱动因素。通过 CCM 曲线分析显示, 随着浮游动物丰度样本数量的增加, 对温度(图 5a, 红线)、盐度(图 5b, 红线)、硅酸盐(图 5g,

图 4 给定嵌入维数  $E=8$ , 预测技能( $\rho$ )关于非线性参数  $\theta$  的变化曲线Fig.4 With the embedding dimension  $E=8$ , the accuracy of S-map predictions is shown as a function of the nonlinear weighting  $\theta$ 

注: S-map 算法在  $\theta=1$  时取得最佳预测结果

红线)、叶绿素 *a*(图 5h, 红线)的预测能力在逐渐增加, 并呈现出收敛趋势。这表明这些环境因子与浮游动物丰度动态变化间存在潜在的因果关系。

### 2.3 浮游动物丰度的预报模型与最优多变量组合

为验证 EDM 模型是否可用于浮游动物丰度的预测, 我们按照机器学习中 80% 数据做训练集、20% 数据做预测集的既有标准, 选取 2008~2010 年每季度月的调查数据做验证集, 使用交叉留一验证(out-of-sample cross-validation)评估单纯复形投影算法、多变量 *S*-map 算法和多视图嵌入算法的预测能力。因为时间序列集按照每年季度月采样所得, 为此  $\tau$  取采样间隔时间为 3 个月。首先利用单纯复形投影算法, 在嵌入维数  $E=8$  时, 仅利用浮游动物丰度时间序列数据集, 本研究得出预测结果与验证集间的决定系数

( $R^2$ )仅为 0.11(图 6, 红线)。其次, 根据收敛交叉映射算法, 温度、盐度、硅酸盐和叶绿素 *a* 四个变量和浮游动物丰度间存在潜在因果关系。在此基础上, 使用多变量 *S*-map 算法, 在遍历了  $\binom{39}{7} = 15\,380\,937$  种吸引子组合并比较每种组合预测结果与验证集间决定系数的基础上, 得出最优预测组合为

$$\langle \text{zoo}(t-3\tau), \text{temp}(t), \text{temp}(t-5\tau), \text{temp}(t-6\tau), \\ \text{temp}(t-7\tau), \text{Si}(t-\tau), \text{Si}(t-3\tau) \rangle. \quad (5)$$

其决定系数  $R^2$  可提高至 0.6(图 6, 蓝线)。其中 zoo 代表浮游动物丰度, temp 代表温度, Si 代表硅酸盐。最后, 利用多视图嵌入算法进一步提升预测精度, 结果表明预测结果与验证集间的决定系数  $R^2$  可提升至 0.64(图 6, 绿线), 同时均方根误差(RMSE)为 108.6, 相对误差为 42.5%。

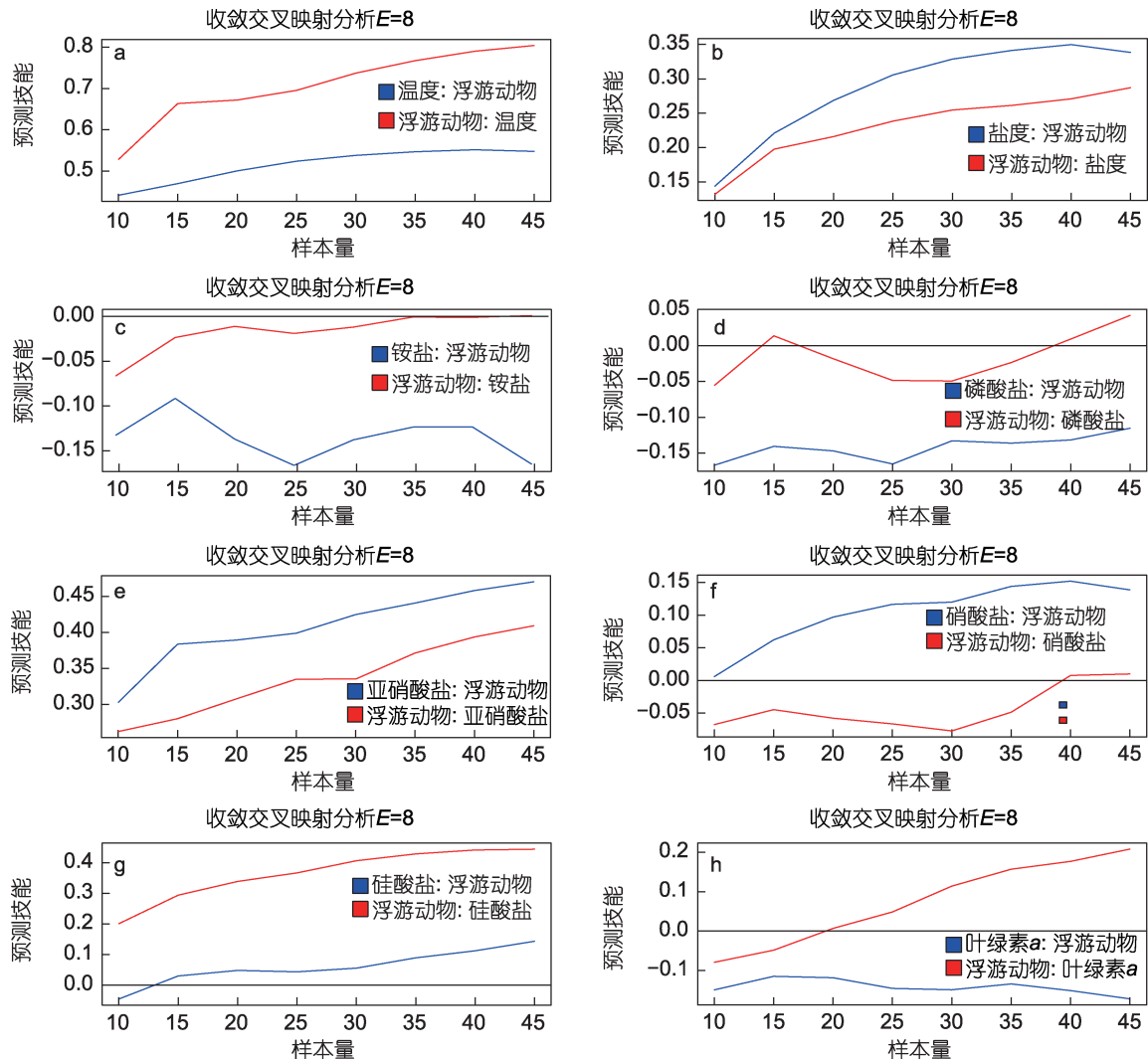


图 5 温度、盐度、营养盐和叶绿素 *a* 与浮游动物丰度的 CCM 曲线

Fig.5 Causality analysis based on convergent cross mapping

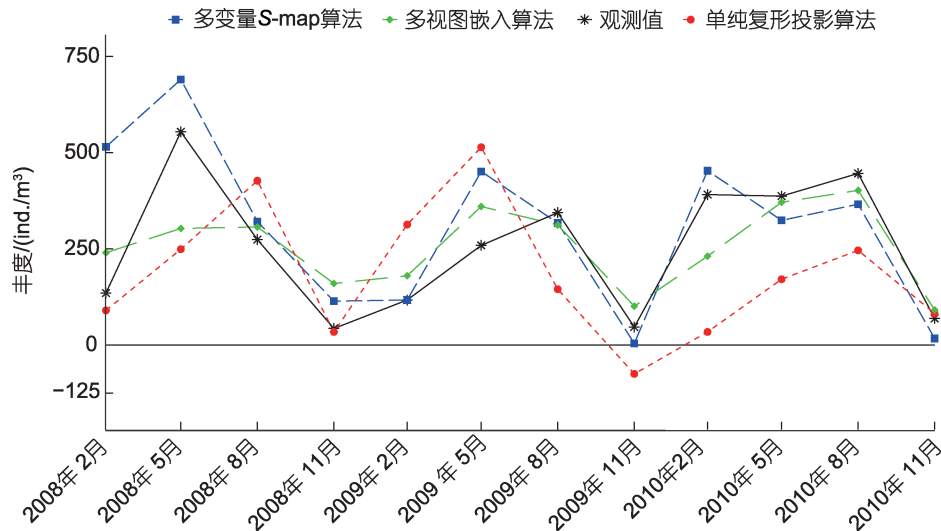


图6 2008~2010年每季度月浮游动物丰度观测值(黑色)和预测值(红色、蓝色、绿色)的时间序列图

Fig.6 Time series of the observed (black) and predicted (red, blue, and green) abundances of zooplankton among different seasons from 2008 to 2010

注: 基于单纯复形投影算法的单变量模型, 决定系数( $R^2$ )为 0.11(红色)。多变量 S-map 算法给出预测精度的决定系数( $R^2$ )为 0.60,  $P=0.003$ (蓝色)。多视图嵌入算法给出预测精度的决定系数( $R^2$ )为 0.64,  $P$  值=0.0017(绿色)。最优组合预测模型为:  $\langle \text{zoo}(t-3\tau), \text{temp}(t), \text{temp}(t-5\tau), \text{temp}(t-6\tau), \text{temp}(t-7\tau), \text{Si}(t-\tau), \text{Si}(t-3\tau) \rangle$

### 3 讨论

由于浮游动物对生态系统中物理、化学和生物环境等变化敏感, 因此经典浮游生态系统动力学模型在浮游动物群落动态变化的定量预测方面仍然面临巨大挑战(Banas, 2011; Löptien *et al.*, 2019; Ratnarajah *et al.*, 2023)。本研究利用经验动态建模方法, 首先验证了胶州湾浮游动物丰度数据构成的时间序列是混沌的, 这与以往研究结果一致(Beninca *et al.*, 2008; Rogers *et al.*, 2022)。在此基础上, 将浮游动物丰度数据按 80% 做训练集、20% 做预测集的方式做交叉留一验证, 实现了决定系数( $R^2$ )达 0.64、均方根误差(RMSE)为 108.6、相对误差为 42.5% 的有效预测(Cohen, 1988)。根据收敛交叉映射算法和多变量 S-map 算法, 我们得出在温度、盐度、铵盐( $\text{NH}_4^+$ )、亚硝酸盐( $\text{NO}_2^-$ )、硝酸盐( $\text{NO}_3^-$ )、磷酸盐( $\text{PO}_4^{3-}$ )、硅酸盐( $\text{SiO}_3^{2-}$ )等影响因子中, 温度和硅酸盐是 1997~2010 年间影响胶州湾浮游动物丰度变化的重要驱动因子。

#### 3.1 经验动态建模方法与经典浮游生态系统动力学模型的比较

基于生物地球化学模型或生态系统模型的浮游生态系统动力学模拟方法主要用于研究浮游生物种群间的相互作用机制。通过将水母纳入浮游动物种群动力学模型 PlankTOM11, 显示了水母在控制大型浮游动

物生物量及对整个生态系统的重要作用(Wright *et al.*, 2021)。这类模型需要充分刻画种群间相互作用的动态变化特征, 否则不当的参数化方案会严重影响模型定量模拟的预测准确度。如基于经典的 NPZD 模型, 利用超过 20 个参数对位于印度霍格利-马特拉(Hooghly-Matla)河口生态系统的萨加尔岛(Sagar Island)浮游动物群落生物量的模拟预测相对误差在 25% 以上(Mandal *et al.*, 2012)。而基于 NPZD 扩展的 PlankTOM10 模型, 利用超过 30 个参数对南大洋中型浮游动物(Mesozooplankton)群落生物量和大型浮游动物(Macroeoplankton)群落生物量的模拟预测相对误差则超过了 50%(Le Quéré *et al.*, 2016)。基于个体发育种群模型的研究则侧重于模拟特定种群在不同发育时期自身变量(年龄、大小、质量、丰度等)受环境变化影响的改变。如 Miller 等(1998)建立的北大西洋飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)基于个体发育种群模型, 实现了对美国乔治亚洲不同海区飞马哲水蚤各生命阶段丰度的有效模拟(Miller *et al.*, 1998)。由于个体发育种群模型需要详尽掌握模拟物种在发育、生长、代谢、死亡等方面的生物学特征信息才能设定严格的变量参数, 因此该模型目前仅应用于研究充分的少数浮游动物物种(Everett *et al.*, 2017)。

相较经典模型, 经验动态建模方法不需开展系统变量间复杂的参数化方案先验研究。本研究在仅利用

8 种基本环境参数的情况下,即实现对浮游动物丰度的有效预测和影响群落变化关键驱动因子的识别。本研究显示了未来其作为海湾生态系统健康评估模型基础方法的重要潜力。同时,本研究得到的预测结果相对误差超过了 40%,我们推测主要是模型中未考虑浮游动物的高级捕食者所造成的。胶州湾是重要的菲律宾蛤仔养殖区。滤食性贝类被认为对海湾浮游动物数量变动起到重要的控制作用。在美国切萨皮克湾(Chesapeake Bay)和我国荣成桑沟湾海域的研究发现,当地养殖的牡蛎或扇贝对浮游动物的数量变化起到重要控制作用(Newell, 1988; 张继红等, 2005)。因此,后续还应进一步补充关于菲律宾蛤仔的时间序列数据,提高模型的预测精度。

### 3.2 硅酸盐和温度与胶州湾浮游动物丰度变化间的因果关系

本研究结果表明在 1997~2010 年,硅酸盐和温度是影响胶州湾浮游动物丰度变化的重要驱动因子。浮游动物的生长繁殖需要浮游植物作为饵料基础。硅作为海水中的重要元素,虽然不能被浮游动物所直接利用,但是硅酸盐可以通过影响胶州湾浮游植物数量进而改变浮游动物丰度(孙晓霞等, 2011),体现了食物网中的上行控制(bottom-up control)作用。以往研究表明,胶州湾水域浮游植物的种类组成和细胞丰度以硅藻为主(刘淑雅等, 2021; 杨世民等, 2014)。硅藻的生长将消耗大量的硅,所以胶州湾海水中溶解硅酸盐含量成为对浮游植物生长的重要限制因子,进而影响胶州湾浮游动物丰度变化。关于硅酸盐为胶州湾浮游植物主要限制因子的结论与前期胶州湾沉积物和海水中硅及生物分析结果一致(沈志良, 2002; 李学刚等, 2005; 徐菡悦等, 2020)。

根据多变量  $S$ -map 算法的结果,温度是影响胶州湾浮游动物丰度的另一重要驱动因子。首先,温度是影响浮游动物主要优势类群生长的重要环境因子。孙松等(2011)的研究表明,1997~2010 年期间胶州湾浮游动物主要优势类群包括桡足类、毛颚类、被囊类、水母类和其他浮游动物。已有研究表明,温度显著影响了桡足类、毛颚类和水母类浮游动物生长(Huntley *et al*, 1992; Purcell *et al*, 2007; 张芳等, 2005; 刘青等, 2006; 黄凤鹏等, 2009)。其次,多变量  $S$ -map 算法表明温度对浮游动物丰度的影响存在一年期以上的滞后[最优组合中的变量:  $\text{temp}(t-5\tau)$ 、 $\text{temp}(t-6\tau)$ 、 $\text{temp}(t-7\tau)$ ,  $\tau$  为采样间隔 3 个月]。由于桡足类等浮

游动物世代周期多数不会超过一年,因此,这可能与食物网中高营养层次生物(如大型水母和渔业生物等)对浮游动物的下行控制(top-down control)有关。

综合上述分析,1997~2010 年胶州湾浮游动物丰度变化是受上行控制和下行控制共同调控的结果。但是关于下行控制存在的结论是基于间接迹象推断所得,缺乏直接捕食者种群的数据支持。同时,2010 年以来胶州湾主要营养盐浓度等环境因子已发生变化,如溶解磷酸盐浓度显著下降(徐菡悦等, 2020)。本研究关于硅酸盐和温度是影响胶州湾浮游动物丰度变化重要驱动因子的结论具有时间局限性。在后续研究中,应进一步扩展数据集的时间跨度并收集大型水母及渔业生物等历史数据,以期全面甄别影响浮游动物丰度变化的关键因子。

## 4 结论

综上所述,本研究以胶州湾为研究海域,利用 1997~2010 年环境因子和浮游动物的长期观测数据,基于经验动态建模方法,在未开展系统变量间复杂参数化方案先验研究的前提下,仅利用温度、盐度、营养盐和叶绿素  $a$  浓度等 8 种基本参数,即实现了对浮游动物丰度的有效预测。在此基础上,进一步分析确定了 1997~2010 年,温度和硅酸盐是影响胶州湾浮游动物丰度动态变化的重要驱动因子,且该变化是食物网上行控制和下行控制共同作用的结果。本研究建立的浮游动物群落变化定量预测和驱动因子因果识别方法具有空间可迁移性,未来可作为我国近海海湾生态系统健康评估模型的基础方法推广使用。

**致谢** 本研究中的历史资料数据得到了中国科学院海洋研究所胶州湾海洋生态系统研究站的大力支持,谨致谢忱。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

## 参 考 文 献

- 刘青,曲晗,张硕,等, 2006. 强壮箭虫摄食生态的实验研究[J]. 水产学报, 30(6): 767-772.
- 刘淑雅,陈楠生, 2021. 胶州湾海域浮游植物和赤潮物种的生物多样性研究进展[J]. 海洋科学, 45(4): 170-188.
- 孙松,孙晓霞, 2015. 海湾生态系统的理论与实践: 以胶州湾为例[M]. 北京: 科学出版社.
- 孙松,李超伦,张光涛,等, 2011. 胶州湾浮游动物群落长期变化[J]. 海洋与湖沼, 42(5): 625-631.
- 孙晓霞,孙松,赵增霞,等, 2011. 胶州湾营养盐浓度与结构的长期变化[J]. 海洋与湖沼, 42(5): 662-669.
- 孙晓霞,冷疏影,张亮,等, 2025. 海洋生态系统健康评估: 机遇、

- 困难与挑战[J]. 海洋与湖沼, 56(1): 126-132.
- 李学刚, 宋金明, 袁华茂, 等, 2005. 胶州湾沉积物中高生源硅含量的发现——胶州湾浮游植物生长硅限制的证据[J]. 海洋与湖沼, 36(6): 94-101.
- 杨世民, 王丽莎, 石晓勇, 2014. 2009 年春季胶州湾浮游植物群落结构特征[J]. 海洋与湖沼, 45(6): 1234-1240.
- 沈志良, 2002. 胶州湾营养盐结构的长期变化及其对生态环境的影响[J]. 海洋与湖沼, 33(3): 322-331.
- 张芳, 杨波, 张光涛, 2005. 胶州湾水母类生态研究 II. 优势种丰度的时空分布[J]. 海洋与湖沼, 36(6): 40-48.
- 张继红, 方建光, 孙松, 等, 2005. 胶州湾养殖菲律宾蛤仔的清除率、摄食率、吸收效率的研究[J]. 海洋与湖沼, 36(6): 548-555.
- 赵永芳, 郑珊, 孙晓霞, 等, 2020b. 1997—2010 年胶州湾叶绿素 *a* 浓度数据集[J]. 中国科学数据, 5(2): 64-72.
- 赵永芳, 赵增霞, 孙晓霞, 2020a. 1997—2010 年胶州湾水体营养盐结构及浮游植物生长限制因子数据集[J]. 中国科学数据, 5(1): 27-36.
- 徐菡悦, 王保栋, 辛明, 等, 2020. 胶州湾营养盐的长期变化及其生态效应[J]. 海洋科学进展, 38(2): 276-286.
- 黄凤鹏, 黄景洲, 杨玉玲, 等, 2009. 胶州湾浮游桡足类时空分布[J]. 生态学报, 29(8): 4045-4052.
- MAY R, MCLEAN A, 2010. 理论生态学: 原理及应用[M]. 北京: 高等教育出版社.
- BANAS N S, 2011. Adding complex trophic interactions to a size-spectral plankton model: Emergent diversity patterns and limits on predictability [J]. Ecological Modelling, 222 (15): 2663-2675.
- BENINCÀ E, HUISMAN J, HEERKLOSS R, *et al*, 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community [J]. Nature, 451(7180): 822-825.
- CHANG C W, USHIO M, HSIEH C H, 2017. Empirical dynamic modeling for beginners [J]. Ecological Research, 32(6): 785-796.
- COHEN J, 1988. Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences [M]. 2nd ed. New York: Lawrence Erlbaum Associate: 567.
- DEYLE E R, SUGIHARA G, 2011. Generalized theorems for nonlinear state space reconstruction [J]. PLoS One, 6(3): e18295.
- EVERETT J D, BAIRD M E, BUCHANAN P, *et al*, 2017. Modeling what we sample and sampling what we model: Challenges for zooplankton model assessment [J]. Frontiers in Marine Science, 4: 77.
- FENNEL K, MATTERN J P, DONEY S C, *et al*, 2022. Ocean biogeochemical modelling [J]. Nature Reviews Methods Primers, 2: 76.
- HASTINGS A, HOM C L, ELLNER S, *et al*, 1993. Chaos in ecology: Is mother nature a strange attractor? [J] Annual Review of Ecology and Systematics, 24: 1-33.
- HJØLLO S S, HUSE G, SKOGEN M D, *et al*, 2012. Modelling secondary production in the Norwegian Sea with a fully coupled physical/primary production/individual-based *Calanus finmarchicus* model system [J]. Marine Biology Research, 8(5/6): 508-526.
- HUNTLEY M E, LOPEZ M D, 1992. Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis [J]. The American Naturalist, 140(2): 201-242.
- JEUNG M, JANG M C, SHIN K, *et al*, 2025. Graph neural networks and transfer entropy enhance forecasting of mesozooplankton community dynamics [J]. Environmental Science and Ecotechnology, 23: 100514.
- LE QUÉRÉ C, BUITENHUIS E T, MORIARTY R, *et al*, 2016. Role of zooplankton dynamics for Southern Ocean phytoplankton biomass and global biogeochemical cycles [J]. Biogeosciences, 13(14): 4111-4133.
- LI J J, ZYPHUR M J, SUGIHARA G, *et al*, 2021. Beyond linearity, stability, and equilibrium: The edm package for empirical dynamic modeling and convergent cross-mapping in Stata [J]. The Stata Journal, 21(1): 220-258.
- LÖPTIEN U, DIETZE H, 2019. Reciprocal bias compensation and ensuing uncertainties in model-based climate projections: Pelagic biogeochemistry versus ocean mixing [J]. Biogeosciences, 16(9): 1865-1881.
- MACKAS D L, BEAUGRAND G, 2010. Comparisons of zooplankton time series [J]. Journal of Marine Systems, 79 (3/4): 286-304.
- MANDAL S, RAY S, GHOSH P B, 2012. Modeling nutrient (dissolved inorganic nitrogen) and plankton dynamics at Sagar Island of Hooghly – Matla estuarine system, West Bengal, India [J]. Natural Resource Modeling, 25(4): 629-652.
- MAPS F, PLOURDE S, ZAKARDJIAN B, 2010. Control of dormancy by lipid metabolism in *Calanus Finmarchicus*: A population model test [J]. Marine Ecology Progress Series, 403: 165-180.
- MCGOWAN J A, DEYLE E R, YE H, *et al*, 2017. Predicting coastal algal blooms in southern California [J]. Ecology, 98 (5): 1419-1433.
- MILLER C B, LYNCH D R, CARLOTTI F, *et al*, 1998. Coupling of an individual-based population dynamic model of *Calanus finmarchicus* to a circulation model for the Georges Bank region [J]. Fisheries Oceanography, 7(3/4): 219-234.
- NDAH A B, MEUNIER C L, KIRSTEIN I V, *et al*, 2022. A systematic study of zooplankton-based indices of marine ecological change and water quality: Application to the European marine strategy framework Directive (MSFD) [J]. Ecological Indicators, 135: 108587.
- NEWELL R E, 1988. Ecological changes in Chesapeake Bay: Are they the result of overharvesting the American oyster, *Crassostrea virginica* [J]. Understanding the Estuary Advances in Chesapeake Bay Research, 129: 536-546.
- PURCELL J E, UYE S, LO W T, 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: A review [J]. Marine Ecology Progress Series, 350: 153-174.
- RATNARAJAH L, ABU-ALHAIJA R, ATKINSON A, *et al*, 2023. Monitoring and modelling marine zooplankton in a changing climate [J]. Nature Communications, 14(1): 564.
- ROGERS T L, JOHNSON B J, MUNCH S B, 2022. Chaos is not rare in natural ecosystems [J]. Nature Ecology & Evolution, 6(8): 1105-1111.

- SUGIHARA G, 1994. Nonlinear forecasting for the classification of natural time series [J]. *Philosophical Transactions: Physical Sciences and Engineering*, 348(1688): 477-495.
- SUGIHARA G, MAY R M, 1990. Nonlinear forecasting as a way of distinguishing chaos from measurement error in time series [J]. *Nature*, 344(6268): 734-741.
- SUGIHARA G, MAY R, YE H, *et al.*, 2012. Detecting causality in complex ecosystems [J]. *Science*, 338(6106): 496-500.
- TAKENS F, 1981. Detecting strange attractors in turbulence [C] // *Proceedings of a Symposium Held at the University of Warwick 1979/80 on Dynamical Systems and Turbulence, Warwick 1980*. Berlin: Springer: 366-381.
- WATANABE S, HAJIMA T, SUDO K, *et al.*, 2011. MIROC-ESM 2010: Model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments [J]. *Geoscientific Model Development*, 4(4): 845-872.
- WHITNEY H, 1936. Differentiable manifolds [J]. *Annals of Mathematics*, 37(3): 645-680.
- WICKMAN J, LITCHMAN E, KLAUSMEIER C A, 2024. Eco-evolutionary emergence of macroecological scaling in plankton communities [J]. *Science*, 383(6684): 777-782.
- WIENER N, 1949. *Extrapolation, Interpolation, and Smoothing of Stationary Time Series: With Engineering Applications* [M]. Cambridge: The MIT Press.
- WRIGHT R M, LE QUÉRÉ C, BUITENHUIS E T, *et al.*, 2021. Role of jellyfish in the plankton ecosystem revealed using a global ocean biogeochemical model [J]. *Biogeosciences*, 18(4): 1291-1320.
- YE H, BEAMISH R J, GLASER S M, *et al.*, 2015. Equation-free mechanistic ecosystem forecasting using empirical dynamic modeling [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(13): E1569-E1576.
- YE H, SUGIHARA G, 2016. Information leverage in interconnected ecosystems: Overcoming the curse of dimensionality [J]. *Science*, 353(6302): 922-925.

## APPLICATION OF EMPIRICAL DYNAMIC MODELING FOR FORECASTING THE DYNAMIC CHANGES IN ZOOPLANKTON COMMUNITY: A CASE STUDY OF JIAOZHOU BAY

YU Yao<sup>1, 2</sup>, HU Zi-Yuan<sup>4</sup>, LI Chao-Lun<sup>1, 2, 3</sup>

(1. *Center of Deep Sea Research, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266000, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*; 3. *South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China*; 4. *Jiaozhou Bay Marine Ecosystem Research Station, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266000, China*)

**Abstract** The simulation and prediction of dynamic changes in zooplankton community play a critical role in evaluating the health of bay ecosystems. There remains significant uncertainty in the quantitative prediction of dynamic changes within zooplankton community using classical plankton ecosystem dynamics models. Jiaozhou Bay was used as a representative bay in China's coastal regions facing multiple pressures from human activities and climate change. Utilizing long-term observation data on zooplankton abundance and environmental factors in Jiaozhou Bay such as temperature, salinity, nutrients, and chlorophyll a concentration from 1997 to 2010, we developed a technical and methodological system for predicting zooplankton abundance in Jiaozhou Bay by applying Empirical Dynamic Modeling approach. Our model achieved an effective prediction with a coefficient of determination ( $R^2$ ) of 0.64, root mean square error (RMSE) of 108.6 and a relative error of 42.5%. After analyzing 15 380 937 potential combinations, we pinpointed temperature and silicate as critical factors influencing the change of zooplankton abundance in Jiaozhou Bay. A deeper look into the research data suggested that the change of zooplankton abundance in Jiaozhou Bay from 1997 to 2010 was a result of interaction between bottom-up control and top-down control in the food web. The quantitative prediction method for changes in zooplankton abundance and the causal identification of driving factors developed in this study exhibited spatial transferability, highlighting their substantial potential as a foundational approach for the future health assessment model of coastal bay ecosystems in China.

**Key words** empirical dynamic modeling; zooplankton abundance; environmental factors; Jiaozhou Bay; health assessment of the bay ecosystem