

微分方程组的生态情景定性分析

1 引言

2 模型建立

基于 Lotka-Volterra 模型以及 (M. DIGNUM ET AL., 2008) 的营养盐模型建立了一类具有 Holling-型功能性反应函数的生态动力学模型, 并根据微囊藻聚集体与单细胞 (以下简称聚集藻与单细胞藻) 吸收营养盐程度及被捕食效率的不同, 将聚集藻与单细胞藻看作两个物种, 并且单细胞藻能够通过聚集转化为聚集藻。在营养盐有限制的情形下, 聚集藻剥离出单细胞藻的效率很低, 因此在模型中略去了这一功能。

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= -\frac{aN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 - \frac{cN}{N+e_2} P_2 + k(N_0 - N), \\ \frac{dP_1}{dt} &= \frac{rN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 - \frac{\alpha P_1 Z}{P_1 + \lambda} + wP_2 - (k + s_1)P_1, \\ \frac{dP_2}{dt} &= \frac{uN}{N+e_2} P_2 - \beta P_2 Z - (w + k + s_2)P_2, \\ \frac{dZ}{dt} &= \left(\frac{\gamma \alpha P_1}{P_1 + \lambda} + \eta \beta P_2 - k - \mu\right) Z.\end{aligned}$$

其中 N 表示营养盐浓度, P_1 表示聚集藻的浓度, P_2 表示单细胞藻的浓度, Z 表示浮游动物浓度, wP_2 描述了单细胞藻聚集为聚集藻。模型中具体参数意义如下:

表 1: 参数意义

符号	意义	单位 (待补充)
a	聚集藻对营养盐的最大吸收率	
c	单细胞藻对营养盐的最大吸收率	
e_1, e_2	聚集藻及单细胞藻吸收营养盐的半饱和常数	
k	换水率	
N_0	输入的营养盐的浓度	
r	聚集藻的最大生长率	
K	聚集藻的环境容纳量	
α	浮游动物对聚集藻的捕食效率	
w	单细胞藻的聚集率	
u	单细胞藻的最大生长率	
β	浮游动物对单细胞藻的捕食效率	
s_1, s_2	聚集藻及单细胞藻的死亡率	
γ, η	浮游动物对聚集藻及单细胞藻的捕食转化率	
μ	浮游动物的死亡率	

3 模型分析

3.1 模型正不变性及一致有界性

引理 1: 模型的所有解 $[N(t), P_1(t), P_2(t), Z(t)]$ 在任意非负初始条件下都是非负的。

证明: 当 $N = 0$ 时, $\frac{dN}{dt} = kN_0 > 0$, 故 $N(0) \geq 0$ 时, 对所有 $t, N(t) \geq 0$ 。当 $P_2 = 0$ 时, $\frac{dP_2}{dt} = 0$ 。由于方程中所有项均与 P_2 相乘, 当 $P_2 > 0$ 时, 解保持非负。当 $P_1 = 0$ 时, $\frac{dP_1(t)}{dt} = wP_2 \geq 0$ ($P_2(t) \geq 0$), 故 $P_1 \geq 0$ 。当 $Z(t) = 0$ 时, $\frac{dZ}{dt} = 0$ 。若初始 $Z(0) \geq 0$, 解保持非负。

引理 2: 对所有 $t \geq 0$, 模型的所有解 $[N(t), P_1(t), P_2(t), Z(t)]$ 都是一致有界的。

证明: 首先对参数进行合理性假设:

$\frac{r}{a} = \frac{u}{c}$: 聚集藻与单细胞藻本质为同种藻类, 尽管由于结构不同导致对营养盐的吸收效率产生差异, 但将已经吸收的营养盐转化为生物量的效率相同;

$\gamma = \eta < 1$: 浮游动物对藻类的能量转化效率不超过 1, 尽管由于结构不同导致对不同结构的藻类捕食效率不同, 但将已经捕食的藻类生物量转化为浮游动物生物量的捕食转化率相同。定义函数 $V = N + \frac{a}{r}P_1 + \frac{c}{u}P_2 + \frac{a}{r\gamma}Z$, 其时间导数为:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{dN}{dt} + \frac{a}{r} \frac{dP_1}{dt} + \frac{c}{u} \frac{dP_2}{dt} + \frac{a}{r\gamma} \frac{dZ}{dt}.$$

将各方程的导数代入后展开:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} = & \underbrace{-\frac{aN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1}_{\text{来自 } N} + \underbrace{\frac{aN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1}_{\text{来自 } P_1} \\ & + \underbrace{-\frac{cN}{N+e_2} P_2}_{\text{来自 } N} + \underbrace{\frac{cN}{N+e_2} P_2}_{\text{来自 } P_2} \\ & + \underbrace{\frac{\alpha(\gamma \frac{a}{r\gamma} - \frac{a}{r})P_1 Z}{P_1 + \lambda}}_{\text{来自 } P_1 \text{ 和 } Z} + \underbrace{\beta(\eta \frac{a}{r\gamma} - \frac{c}{u})P_2 Z}_{\text{来自 } P_2 \text{ 和 } Z} \\ & + \underbrace{k(N_0 - N) - \frac{a}{r}(k + s_1)P_1 - \frac{c}{u}(w + k + s_2)P_2 - \frac{a}{r\gamma}(k + \mu)Z}_{\text{线性项}} \end{aligned}$$

从之前的计算及参数假设:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= -kN + kN_0 - \frac{a}{r}(k + s_1)P_1 + P_2 \left(\frac{a}{r}w - \frac{c}{u}(w + k + s_2) \right) + \beta P_2 Z \left(-\frac{c}{u} + \frac{a\eta}{r\gamma} \right) + \frac{a}{r\gamma}(-k - \mu)Z \\ &= kN_0 - kV - \frac{a}{r}s_1P_1 - \frac{c}{u}s_2P_2 - \frac{a}{r\gamma}\mu Z \end{aligned}$$

进一步忽略非负衰减项 ($\frac{a}{r}s_1P_1, \frac{c}{u}s_2P_2, \frac{a}{r\gamma}\mu Z \geq 0$), 得:

$$\frac{dV}{dt} \leq kN_0 - kV.$$

解此微分不等式得:

$$V(t) \leq V(0)e^{-kt} + N_0(1 - e^{-kt}).$$

当 $t \rightarrow \infty$, $V(t) \rightarrow N_0$, 即函数 V 的值被限制在 N_0 附近。

参数满足 $\frac{r}{a} = \frac{u}{c}$, $\gamma = \eta < 1$ 。所有解最终进入并保持在 $V \leq N_0 + \epsilon$ 的区域 (ϵ 为任意小正数)。并且记 $\delta = \min\{\frac{a}{r}, \frac{c}{u}, \frac{a}{r\gamma}\}$, 各变量的总和为 $S = N + P_1 + P_2 + Z$, 容易得到 $\delta S \leq V \leq N_0 + \epsilon \Rightarrow S \leq \frac{1}{\delta}(N_0 + \epsilon)$ 。系统稳定性依赖于营养输入 (kN_0) 与损失率 (k, s_i, μ) 的平衡, 符合生态系统能量流动规律。在参数假设下, 系统所有解最终被限制在不超过 $\frac{1}{\delta}(N_0 + 1)$ 的有界区域内, 即具有一致有界性。

3.2 模型平衡点分析

3.2.1 灭绝平衡点 $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$

此平衡点对应三物种均灭绝的情况 ($P_1 = 0, P_2 = 0, Z = 0$), 称作灭绝平衡点。

定理 1: 系统一定存在灭绝平衡点。当 $\frac{rN_0}{N_0+e_1} < (k + s_1)$ 及 $\frac{uN_0}{N_0+e_2} < (w_2 + k + s_2)$ 时, 灭绝平衡点是局部渐近稳定的; 当 $\frac{rN_0}{N_0+e_1} > (k + s_1)$ 或 $\frac{uN_0}{N_0+e_2} > (w_2 + k + s_2)$ 时, 灭绝平衡点为鞍点。

证明: 灭绝平衡点由如下方程组解出

$$k(N_0 - N) = 0, \quad P_1 = 0, \quad P_2 = 0, \quad Z = 0.$$

当 $P_1 = P_2 = Z = 0$ 时, 营养盐平衡解为 $N = N_0$ 。灭绝平衡点 $(N_0, 0, 0, 0)$ 必然存在。该平衡点处的 Jacobian 矩阵为:

$$J = \begin{bmatrix} -k & -\frac{aN_0}{N_0+e_1} & -\frac{cN_0}{N_0+e_2} & 0 \\ 0 & \frac{rN_0}{N_0+e_1} - (k + s_1) & w_2 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{uN_0}{N_0+e_2} - (w_2 + k + s_2) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\mu - k \end{bmatrix}$$

其特征值恰为主对角线上的元素:

$$\lambda_1 = -k < 0 \quad \lambda_2 = \frac{rN_0}{N_0+e_1} - (k + s_1), \quad \lambda_3 = \frac{uN_0}{N_0+e_2} - (w_2 + k + s_2), \quad \lambda_4 = -\mu - k < 0$$

当 $\frac{rN_0}{N_0+e_1} < (k + s_1)$ 及 $\frac{uN_0}{N_0+e_2} < (w_2 + k + s_2)$ 时, 对应 Jacobian 矩阵的特征值均为负, 由 Routh-Hurwitz 判据, 灭绝平衡点是局部渐近稳定的; 当 $\frac{rN_0}{N_0+e_1} > (k + s_1)$ 或 $\frac{uN_0}{N_0+e_2} > (w_2 + k + s_2)$ 时, 对应特征值 λ_2 或 λ_3 为正, 灭绝平衡点为鞍点。

3.2.2 边界平衡点 $E_1 = (N^*, P_1^*, 0, 0)$

此平衡点对应仅聚集藻存活, 单细胞藻及浮游动物灭绝的情况, 应满足条件:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow k(N_0 - N^*) = \frac{aN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) P_1^*, \\ \frac{dP_1}{dt} = 0 \Rightarrow \frac{rN_1^*}{N_1^*+e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) = k + s_1, \\ P_2 = Z = 0. \end{cases}$$

定理 2: 一定可以解出正的 N^* 满足该平衡条件, 并当参数满足 $r > (k + s_1) \left(1 + \frac{e_1}{N^*}\right)$ 时, 即聚集藻通过吸收营养盐能维持增长, 该平衡点必定存在且唯一。

证明: 将平衡条件下聚集藻方程解出 P_1^* 关于 N^* 的表达式并代入营养盐方程中得到一关于营养盐 N^* 的一元二次方程:

$$AN^{*2} + BN^* + C = 0$$

其中:

$$\begin{cases} A = kr^2 > 0 \\ B = -(ak^2K - akKr + kN_0r^2 + 2akKs - aKrs + aKs^2) \\ C = -(ae_1k^2K + 2aekKs + ae_1Ks^2) < 0 \end{cases}$$

由韦达定理可得 N^* 存在一正一负两根, 将正的 N^* 代入聚集藻方程, 由参数假设

$$r > (k + s_1) \left(1 + \frac{e_1}{N^*}\right)$$

能够唯一地解出正的 $P_1^* (< K)$, 即唯一存在一个正平衡解。

定理 3: 在平衡点存在的前提下, 当参数进一步满足 $\frac{uN_0}{N_0+e_2} < w_2 + k + s_2$, $\gamma\alpha K < k + \mu$, 即单细胞藻无法通过吸收营养盐维持正增长, 浮游动物无法通过捕食维持正增长, 该平衡点是局部渐近稳定的。

证明: 边界平衡点 $E_1 = (N^*, P_1^*, 0, 0)$ 处的 Jacobian 矩阵为:

$$J = \begin{bmatrix} -k - \frac{ae_1P_1^*}{(N^*+e_1)^2} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) & -\frac{aN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{2P_1^*}{K}\right) & -\frac{cN^*}{N^*+e_2} & 0 \\ \frac{re_1P_1^*}{(N^*+e_1)^2} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) & \frac{rN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{2P_1^*}{K}\right) - (k + s_1) & w & -\frac{\alpha P_1}{P_1+\lambda} \\ 0 & 0 & \frac{uN^*}{N^*+e_2} - w - k - s_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \gamma\alpha P_1^* - k - \mu \end{bmatrix}$$

记左上角 2×2 大小的分块矩阵为

$$J_{2 \times 2} = \begin{bmatrix} -k - \frac{ae_1P_1^*}{(N^*+e_1)^2} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) & -\frac{aN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{2P_1^*}{K}\right) \\ \frac{re_1P_1^*}{(N^*+e_1)^2} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) & \frac{rN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{2P_1^*}{K}\right) - (k + s_1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A & B \\ C & D \end{bmatrix}$$

其中 $A < 0$, $D = -\frac{rN^*P_1}{(N^*+e_1)K} < 0$, 可以得到:

$$\text{tr}(J_{2 \times 2}) = A + D < 0$$

$$\det(J_{2 \times 2}) = AD - BC = \frac{N^*(e_1^2kK + kK(N^*)^2 + e_1(2kKN^* + a(K - P_1)^2))P_1r}{K^2(e_1 + N^*)^3} > 0$$

因此 Jacobian 矩阵具有两个负的特征值 $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$ 。由参数假设剩余两个特征值为:

$$\lambda_3 = \frac{uN^*}{N^* + e_2} - w - k - s_2 \leq \frac{uN_0}{N_0 + e_2} - w - k - s_2 < 0, \quad \lambda_4 = \gamma\alpha P_1^* - k - \mu \leq \gamma\alpha K - k - \mu < 0$$

Jacobian 矩阵的特征值均为负, 说明该平衡点在参数假设下是局部渐近稳定的。

3.2.3 聚集藻与单细胞藻共存平衡点 $E_2 = (N^*, P_1^*, P_2^*, 0)$

为了确定仅浮游动物 Z 不存在的平衡点 $(N^*, P_1^*, P_2^*, 0)$ 的存在性, 需满足以下方程组有非负解:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = 0 \Rightarrow k(N_0 - N^*) = \frac{aN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) P_1^* + \frac{cN^*}{N^*+e_2} P_2^* \\ \frac{dP_1}{dt} = 0 \Rightarrow \frac{rN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) = w_2 \frac{P_2^*}{P_1^*} + (k + s_1) \\ \frac{dP_2}{dt} = 0 \Rightarrow \frac{uN^*}{N^*+e_2} = w_2 + k + s_2 \\ Z = 0 \end{cases}$$

定理 4: 当参数满足以下条件时, 即聚集藻及单细胞藻均能通过吸收营养盐维持正增长, 该平衡点必定存在。

$$\begin{cases} u > w_2 + k + s_2 \\ r > (k + s_1) \left(1 + \frac{e_1[u - (w_2 + k + s_2)]}{(w_2 + k + s_2)e_2}\right) \\ N_0 > N^* + \frac{aKN^*}{k(N^*+e_1)}, \quad N^* = \frac{(w_2 + k + s_2)e_2}{u - (w_2 + k + s_2)} \end{cases}$$

证明: 从单细胞藻方程解得:

$$N^* = \frac{(w_2 + k + s_2)e_2}{u - (w_2 + k + s_2)} > 0.$$

由充分性假设:

$$r > (k + s_1) \left(1 + \frac{e_1[u - (w_2 + k + s_2)]}{(w_2 + k + s_2)e_2}\right).$$

即

$$\frac{rN^*}{N^* + e_1} > k + s_1 \Rightarrow (r - k - s_1)N^* > (k + s_1)e_1$$

将 N^* 代入聚集藻方程, 解得关于 P_1^* 的一元二次方程:

$$a_1 P_1^{*2} + a_2 P_1^* + a_3 = 0$$

其中

$$\begin{cases} a_1 = ncnr + a(e_2 + N^*)w > 0 \\ a_2 = KN^*(ce_1(k + s_1) + cN^*(k - r + s_1) - a(e_2 + N^*)w) < KN^*(ce_1(k + s_1) - ce_1(k + s_1) - a(e_2 + N^*)w) < 0 \\ a_3 = wkK(e_1 + N^*)(e_2 + N^*)(N_0 - N^*) > 0 \end{cases}$$

由韦达定理可得, P_1^* 有两个正实数解。再由存在性的第三条假设

$$N_0 > N^* + \frac{aKN^*}{k(N^* + e_1)} \Rightarrow N_0 - N^* > \frac{(w_2 + k + s_2)e_2}{u - (w_2 + k + s_2)} + \frac{aP_1^*}{k} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) \frac{N^*}{N^* + e_1}$$

则带入两组不同的 P_1^* 值, 从存在性的第一个方程组可解得两组正的 P_2^* 值。即存在两组不同的正平衡点。

定理 5: 在平衡点存在的前提下, 参数进一步满足 $\gamma\alpha P_1^* + \eta\beta P_2^* - k - \mu < 0$, 即浮游动物无法通过捕食维持正增长, 对于平衡点 $P_1^* > \frac{aK(e_2 + N^*)w}{-cN^*r + 2ae_2w + 2aNw}$, 该平衡点是鞍点, 不稳定。

证明: 结合平衡点的存在性条件, 可求出该点处的 Jacobian 矩阵为:

$$J = \begin{bmatrix} -\frac{ae_1}{(N^* + e_1)^2} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) P_1^* - \frac{ce_2}{(N^* + e_2)^2} P_2^* - k & -\frac{aN^*}{N^* + e_1} \left(1 - \frac{2P_1^*}{K}\right) & -\frac{cN^*}{N^* + e_2} & 0 \\ \frac{re_1}{(N^* + e_1)^2} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) P_1^* & -\frac{rN^*P_1^*}{(N^* + e_1)K} & w & -\alpha P_1^* \\ \frac{ue_2}{(N^* + e_2)^2} P_2^* & 0 & 0 & -\beta P_2^* \\ 0 & 0 & 0 & \gamma\alpha P_1^* + \eta\beta P_2^* - k - \mu \end{bmatrix} = (a_{ij})_{4 \times 4}$$

由于 $a_{11} < 0, a_{22} < 0, a_{33} = 0$ 并根据存在性假设知 $a_{44} < \gamma\alpha P_1^* + \eta\beta P_2^* - k - \mu < 0$ 通过计算可以得到:

$$tr(J) = a_{11} + a_{22} + a_{33} + a_{44} < 0$$

$$det(J) = a_{44} \cdot a_{31} \cdot det \begin{pmatrix} a_{12} & a_{13} \\ a_{22} & a_{23} \end{pmatrix} = a_{44} \cdot a_{31} \cdot (a_{12} \cdot a_{23} - a_{13} \cdot a_{22})$$

由于 $a_{44} < 0, a_{31} > 0$, 并且由参数假设 $P_1^* > \frac{aK(e_2 + N^*)w}{-cN^*r + 2ae_2w + 2aNw}$, 则 $a_{12} \cdot a_{23} - a_{13} \cdot a_{22} > 0$, 进一步有 $det(J) < 0$, 此时 Jacobian 矩阵同时具有实部为正的及负的特征值, 平衡点为鞍点, 不稳定。

为进一步探究平衡点的局部渐近稳定条件, 在参数满足 $\gamma\alpha P_1^* + \eta\beta P_2^* - k - \mu < 0$ 时, 平衡点在 Z 方向的特征值为负, 是局部渐近稳定的。我们只需关注左上角的 3×3 大小分块矩阵的特征值, 记该分块矩阵为:

$$J_{3 \times 3} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

对应分块矩阵的特征方程为:

$$\lambda^3 + H_1\lambda^2 + H_2\lambda + H_3 = 0$$

其中

$$\begin{cases} H_1 = -(a_{11} + a_{22} + a_{33}) \\ H_2 = -(a_{11}a_{22} + a_{22}a_{33} + a_{11}a_{33} - a_{12}a_{21} + a_{13}a_{31} + a_{23}a_{32}) \\ H_3 = -det(J_{3 \times 3}) \end{cases}$$

若平衡点是局部渐近稳定的, 由 Routh-Hurwitz 判据, 则需满足

$$H_1 > 0, \quad H_3 > 0, \quad H_1H_2 > H_3$$

由参数假设及平衡性条件可知：

$$a_{11} < 0, \quad a_{22} < 0, \quad a_{33} = 0 \Rightarrow H_1 > 0$$

由先前的计算可知当 $P_1^* < \frac{aK(e_2 + N^*)w}{-cN^*r + 2ae_2w + 2aNw}$ 时, $a_{12} \cdot a_{23} - a_{13} \cdot a_{22} < 0$

$$H_3 = -a_{31} \cdot \det \begin{pmatrix} a_{12} & a_{13} \\ a_{22} & a_{23} \end{pmatrix} > 0$$

则平衡点局部渐近稳定的条件为：

$$P_1^* < \frac{aK(e_2 + N^*)w}{-cN^*r + 2ae_2w + 2aNw}, \quad H_1H_2 > H_3$$

3.2.4 共存平衡点 ($P_1 > 0, P_2 > 0, Z > 0$)

系统正平衡点 $(N^*, P_1^*, P_2^*, Z^*) > 0$ 需满足以下代数方程组：

$$\begin{cases} \frac{uN}{N+e_2} = \beta Z + w + k + s_2, \\ \gamma\alpha P_1 + \eta\beta P_2 = k + \mu, \\ \frac{rN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) - \alpha Z + w \frac{P_2}{P_1} = k + s_1, \\ \frac{aN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 + \frac{cN}{N+e_2} P_2 = k(N_0 - N). \end{cases}$$

定理 7： 模型正平衡点存在需满足如下参数约束：

$$\begin{cases} u > w + k + s_2 & \text{确保单细胞藻 } P_2 \text{ 的净增长率足够维持浮游动物 } Z \\ N_0 > \frac{(w+k+s_2)e_2}{u-w-k-s_2} & \text{保证营养盐浓度 } N \text{ 足够高以满足浮游动物生存所需} \\ k + \mu < \gamma\alpha K + \eta\beta \frac{uN_0}{w+k+s_2} & \text{确保浮游动物的通过捕食获得的生长率超过死亡率} \end{cases}$$

证明： 当 $u > w + k + s_2$, 存在 $N > \frac{(w+k+s_2)e_2}{u-w-k-s_2}$ 使得方程 1 有正解 $Z > 0$ 。通过方程 4, 当 N_0 足够大时, 营养盐输入 $k(N_0 - N)$ 能平衡藻类消耗, 确保 $N < N_0$ 。在参数满足上述约束时, 方程 2-4 构成连续方程组, 应用中间值定理可证在区间 $N \in \left(\frac{(w+k+s_2)e_2}{u-w-k-s_2}, N_0\right)$ 内存在正解 $(P_1, P_2, Z) > 0$ 。综上, 当参数满足上述约束时, 系统存在正平衡点, 所有物种浓度均为正, 验证了生态系统的共存可能性。

通过雅可比矩阵验证平衡点的局部稳定性, 利用平衡点方程 $\gamma\alpha P_1^* + \eta\beta P_2^* = k + \mu$ 和 $\frac{uN^*}{N^*+e_2} = \beta Z^* + w_2 + k + s_2$, 矩阵简化为：

$$J = \begin{bmatrix} -\frac{ae_1P_1^*(1-P_1^*/K)}{(N^*+e_1)^2} - \frac{ce_2P_2^*}{(N^*+e_2)^2} - k & -\frac{aN^*(1-2P_1^*/K)}{N^*+e_1} & -\frac{cN^*}{N^*+e_2} & 0 \\ \frac{re_1P_1^*(1-P_1^*/K)}{(N^*+e_1)^2} & -\frac{rN^*P_1^*}{K(N^*+e_1)} - w \frac{P_2^*}{P_1^*} & w & -\alpha P_1^* \\ \frac{ue_2P_2^*}{(N^*+e_2)^2} & 0 & 0 & -\beta P_2^* \\ 0 & \gamma\alpha Z^* & \eta\beta Z^* & 0 \end{bmatrix}.$$

雅可比矩阵的稳定性由其特征值的实部符号决定。

进行到这一步后很难求出特征值的显式表达式, 也没找到好的方法判断特征值实部的正负性... 构造 Lyapunov 函数的话也显然要复杂于第三种情况, 接下来的分析该如何开展?

定义 Lyapunov 函数：

$$V = N - N^* - \ln\left(\frac{N}{N^*}\right) + \left(P_1 - P_1^* - \ln\left(\frac{P_1}{P_1^*}\right)\right) + \left(P_2 - P_2^* - \ln\left(\frac{P_2}{P_2^*}\right)\right) + \left(Z - Z^* - \ln\left(\frac{Z}{Z^*}\right)\right),$$

分各项进行化简, N 的导数项计算：

$$\left(1 - \frac{N^*}{N}\right) \left[-\frac{aN}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 - \frac{cN}{N+e_2} P_2 + k(N_0 - N) \right].$$

利用平衡条件 $k(N_0 - N^*) = \frac{aN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) P_1^* + \frac{cN^*}{N^*+e_2} P_2^*$, 化简得:

$$-k \frac{(N - N^*)^2}{N} + \frac{N - N^*}{N} \left[a \frac{NP_1}{N + e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) - a \frac{N^*P_1^*}{N^* + e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) + c \frac{NP_2}{N + e_2} - c \frac{N^*P_2^*}{N^* + e_2} \right].$$

P_1 的导数项计算 $\left(1 - \frac{P_1^*}{P_1}\right) \frac{dP_1}{dt}$:

$$\frac{dP_1}{dt} = \frac{rN}{N + e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 - \frac{\alpha P_1 Z}{P_1 + \lambda} + wP_2 - (k + s_1)P_1.$$

代入后展开:

$$\left(1 - \frac{P_1^*}{P_1}\right) \left[\frac{rN}{N + e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 - \frac{\alpha P_1 Z}{P_1 + \lambda} + wP_2 - (k + s_1)P_1 \right].$$

利用平衡条件 $\frac{rN^*}{N^*+e_1} \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) = \frac{\alpha P_1^* Z^*}{P_1^* + \lambda} + (k + s_1) - \frac{wP_2^*}{P_1^*}$, 化简得:

$$\begin{aligned} & -\frac{a}{r} \frac{(P_1 - P_1^*)^2}{P_1} \cdot \frac{rN^*}{(N^* + e_1)K} + a \left(\frac{NP_1^*}{N + e_1} - \frac{N^*P_1^*}{N^* + e_1} \right) \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) \\ & - \frac{a}{r} \frac{\alpha P_1 Z}{P_1 + \lambda} \left(1 - \frac{P_1^*}{P_1}\right) + \frac{a}{r} \frac{\alpha P_1^* Z^*}{P_1^* + \lambda} \left(1 - \frac{P_1^*}{P_1}\right) \frac{a}{r} w(P_2 - P_2^*). \end{aligned}$$

P_2 的导数项计算 $B \left(1 - \frac{P_2^*}{P_2}\right) \frac{dP_2}{dt}$:

$$\frac{dP_2}{dt} = \frac{uN}{N + e_2} P_2 - \beta P_2 Z - (w + k + s_2)P_2.$$

代入后展开:

$$B \left(1 - \frac{P_2^*}{P_2}\right) \left[\frac{uN}{N + e_2} P_2 - \beta P_2 Z - (w + k + s_2)P_2 \right].$$

利用平衡条件 $\frac{uN^*}{N^*+e_2} = \beta Z^* + (w + k + s_2)$, 化简得:

$$\begin{aligned} & -\frac{c}{u} \frac{(P_2 - P_2^*)^2}{P_2} \cdot \frac{uN^*}{N^* + e_2} + c \left(\frac{NP_2^*}{N + e_2} - \frac{N^*P_2^*}{N^* + e_2} \right) \\ & - \frac{c}{u} \beta P_2 Z \left(1 - \frac{P_2^*}{P_2}\right) + \frac{c}{u} \beta P_2^* Z^* \left(1 - \frac{P_2^*}{P_2}\right). \end{aligned}$$

2.4 Z 的导数项计算 $C \left(1 - \frac{Z^*}{Z}\right) \frac{dZ}{dt}$:

$$\frac{dZ}{dt} = \left(\frac{\gamma \alpha P_1}{P_1 + \lambda} + \eta \beta P_2 - k - \mu \right) Z.$$

代入后展开:

$$C \left(1 - \frac{Z^*}{Z}\right) \left[\frac{\gamma \alpha P_1}{P_1 + \lambda} + \eta \beta P_2 - k - \mu \right] Z.$$

利用平衡条件 $\frac{\gamma \alpha P_1^*}{P_1^* + \lambda} + \eta \beta P_2^* = k + \mu$, 化简得:

$$-\frac{1}{\gamma} \frac{(Z - Z^*)^2}{Z} \left(\frac{\gamma \alpha P_1^*}{(P_1^* + \lambda)^2} + \eta \beta \right) + \frac{1}{\gamma} \gamma \alpha \left(\frac{P_1}{P_1 + \lambda} - \frac{P_1^*}{P_1^* + \lambda} \right) (Z - Z^*) + \frac{1}{\gamma} \eta \beta (P_2 - P_2^*) (Z - Z^*).$$

接下来合并所有导数项并化简, 首先各部分的平方项合并为:

$$\begin{aligned}
 \frac{dV}{dt} = & -k \underbrace{\frac{(N - N^*)^2}{N}}_{\text{负定}} \\
 & - \underbrace{\frac{a}{r} \frac{rN^*}{(N^* + e_1)K} \frac{(P_1 - P_1^*)^2}{P_1}}_{\text{负定}} \\
 & - \underbrace{\frac{c}{u} \frac{uN^*}{N^* + e_2} \frac{(P_2 - P_2^*)^2}{P_2}}_{\text{负定}} \\
 & - \underbrace{\frac{1}{\gamma} \left(\frac{\gamma\alpha P_1^*}{(P_1^* + \lambda)^2} + \eta\beta \right) \frac{(Z - Z^*)^2}{Z}}_{\text{负定}} \\
 & + \text{交叉项}.
 \end{aligned}$$

通过选择 $A = \frac{a}{r}$, $B = \frac{c}{u}$, $C = \frac{1}{\gamma}$, 交叉项可分解为:

$$\begin{aligned}
 & a \left(\frac{NP_1^*}{N + e_1} - \frac{N^*P_1}{N^* + e_1} \right) \left(1 - \frac{P_1}{K} \right) \\
 & + c \left(\frac{NP_2^*}{N + e_2} - \frac{N^*P_2}{N^* + e_2} \right) \\
 & + \frac{a}{r} w(P_2 - P_2^*) \\
 & + \frac{1}{\gamma} \gamma\alpha \left(\frac{P_1}{P_1 + \lambda} - \frac{P_1^*}{P_1^* + \lambda} \right) (Z - Z^*) \\
 & + \frac{1}{\gamma} \eta\beta (P_2 - P_2^*) (Z - Z^*).
 \end{aligned}$$

交叉项通过 Young 不等式和参数调整被负定项吸收, 需逐项处理. N 与 P 的交叉项, 例如, 项 $a \frac{N^*P_1}{N+e_1} \left(1 - \frac{P_1}{K} \right) (N - N^*)(P_1 - P_1^*)$. 令 $X = N - N^*$, $Y = P_1 - P_1^*$, 应用 Young 不等式:

$$|a \cdot X \cdot Y| \leq \frac{\epsilon_1}{2} X^2 + \frac{a^2}{2\epsilon_1} Y^2.$$

选择 ϵ_1 使得:

$$\frac{\epsilon_1}{2} \leq \frac{k}{2} \Rightarrow \epsilon_1 \leq k,$$

并保证:

$$\frac{a^2}{2\epsilon_1} \leq \frac{a}{r} \cdot \frac{rN^*}{(N^* + e_1)K} \Rightarrow \epsilon_1 \geq \frac{aK(N^* + e_1)}{2rN^*}.$$

结合参数条件 k 的约束, 调整 ϵ_1 满足两者。

N 与 P 的交叉项类似地, 项 $c \frac{N^*P_2}{N+e_2} (N - N^*)(P_2 - P_2^*)$, 处理为:

$$|c \cdot X \cdot Y| \leq \frac{\epsilon_2}{2} X^2 + \frac{c^2}{2\epsilon_2} Y^2.$$

选择 ϵ_2 使得:

$$\frac{\epsilon_2}{2} \leq \frac{k}{2} \quad \text{且} \quad \frac{c^2}{2\epsilon_2} \leq \frac{c}{u} \cdot \frac{uN^*}{N^* + e_2}.$$

化简得 $\epsilon_2 \geq \frac{c(N^* + e_2)}{2uN^*}$, 结合 k 的约束调整。

P 与 Z 的交叉项来自浮游动物方程项 $\frac{\gamma\alpha P_1}{P_1 + \lambda} (Z - Z^*)(P_1 - P_1^*)$, 处理为:

$$|\gamma\alpha \cdot Y \cdot (Z - Z^*)| \leq \frac{\epsilon_3}{2} Y^2 + \frac{(\gamma\alpha)^2}{2\epsilon_3} (Z - Z^*)^2.$$

选择 ϵ_3 使得:

$$\frac{\epsilon_3}{2} \leq \frac{a}{r} \cdot \frac{rN^*}{(N^* + e_1)K}, \quad \frac{(\gamma\alpha)^2}{2\epsilon_3} \leq \frac{1}{\gamma} \cdot \frac{\gamma\alpha P_1^*}{(P_1^* + \lambda)^2}.$$

结合平衡条件 P_1^* 的表达式调整。

P 与 Z 的交叉项 $\eta\beta(P_2 - P_2^*)(Z - Z^*)$, 处理为:

$$|\eta\beta \cdot Y \cdot (Z - Z^*)| \leq \frac{\epsilon_4}{2} Y^2 + \frac{(\eta\beta)^2}{2\epsilon_4} (Z - Z^*)^2.$$

选择 ϵ_4 使得:

$$\frac{\epsilon_4}{2} \leq \frac{c}{u} \cdot \frac{uN^*}{N^* + e_2}, \quad \frac{(\eta\beta)^2}{2\epsilon_4} \leq \frac{1}{\gamma} \cdot \eta\beta.$$

将所有 Young 不等式处理后的项代入总导数:

$$\frac{dV}{dt} \leq -\left(\text{负定项} - \sum \epsilon_i\right) \cdot \text{平方项} + \text{剩余交叉项}.$$

总能选择足够小的 ϵ_i , 确保:

$$\text{负定项} - \sum \epsilon_i > 0,$$

且剩余交叉项被负定项吸收。例如, 若原负定项系数为 D , 则需:

$$D - \epsilon_1 - \epsilon_2 - \dots \geq \delta > 0 \quad (\delta \text{ 为常数}).$$

应用 LaSalle 不变原理, 当 $\|(N, P_1, P_2, Z)\| \rightarrow \infty, V \rightarrow \infty$, 满足 Lyapunov 函数条件。 $\frac{dV}{dt} \leq 0$, 且仅在平衡点 E^* 处 $\frac{dV}{dt} = 0$, 并且唯一满足 $\frac{dV}{dt} = 0$ 的轨迹是 E^* 。因此, 所有解最终趋向于 E^* , 正平衡点全局渐近稳定。在给定参数条件下, 构造的 Lyapunov 函数通过严格的分项计算和交叉项抵消, 证明了正平衡点 E^* 的全局渐近稳定性。

4 数值模拟

(还需要具体结合平衡点稳定性进行分析)在这一章中, 为了综合评估所提模型的性能, 本文进行了模拟实验分析。模拟实验的目的在于检验模型能否正确反映出生态现象的变化规律, 探究平衡点稳定性与生态系统稳态的关系, 预测生态系统的临界转变等。具体地, 我们考虑了两种营养盐输入模式的生态系统: 营养盐充足和营养盐具有恒定输入输出的生态系统, 并针对后者进一步从低到高设置了不同的营养盐输入浓度水平, 比较各水平下营养盐浓度及各物种变化趋势。接着模拟了自然环境中环境胁迫的影响, 比较不同干扰强度下系统稳态的变化(系统恢复为稳态的时间)。最后比较不同条件下营养盐的去除率, 找出影响营养盐去除率的因素。

4.1 营养盐具有恒定的输入输出

4.1.1 参数设置

实验中涉及到的通用参数设置如下

4.1.2 物种数量变化规律

在其他参数相同的情况下, 本文设置了不同的营养盐输入浓度, 分别为 50, 100, 200, 500, 并取初始条件 $[N_0, P_{10}, P_{20}, Z_0] = [500, 10, 50, 2]$, 利用四阶隐式龙格-库塔算法求解 500 天内营养盐浓度及各物种数量的数值变化曲线。具体数值及结果如表 3 及图 1 所示。

从表 3 及图 1 中可以得到以下结论: 首先, 随着营养盐输入水平的提高, 稳态下各物种生物量整体得到增加, 总和由 66.41 增加到 500.98, 符合随着环境可利用资源的增加更有利于生物生长的规律。其次,

表 2: 参数设置

符号	模拟数值	符号	模拟数值
a	0.5	c	1
e_1	50	e_2	40
k	0.1	N_0	100
r	1	K	500
α	0.2	w	0.1
u	2	λ	30
β	0.01	s_1	0.01
s_2	0.1	γ	0.75
η	0.75	μ	0.15

表 3: 不同营养盐输入水平下营养盐及各物种的稳态量及最小量

输入营养盐浓度	评估指标	营养盐/物种			
		营养盐 N^*	聚集藻 P_1^*	单细胞藻 P_2^*	浮游动物 Z^*
50	稳态量	5.71	49.18	17.23	7.23×10^{-6}
	最小量	3.50	1.53×10^{-3}	5.23×10^{-6}	7.23×10^{-6}
100	稳态量	8.62	101.92	17.88	10.46
	最小量	3.51	4.31×10^{-3}	3.03×10^{-5}	1.90
200	稳态量	15.01	218.03	15.75	29.59
	最小量	4.44	9.78×10^{-3}	1.09×10^{-4}	5.49
500	稳态量	90.72	372.36	14.82	113.80
	最小量	21.54	1.52×10^{-2}	1.60×10^{-4}	9.90

随着营养盐输入水平的增加，聚集藻及浮游动物的稳态量显著增加，相反地单细胞藻的稳态量呈递减的趋势，这是由于随着营养盐输入浓度的增加，藻类整体生物量增加，进而导致浮游动物可捕食的食物量增加，浮游动物生物量增多，而单细胞藻更容易被浮游动物捕食，并且会以一定的比例聚集为聚集藻，最终藻类主要以聚集藻的形式存在。此外，随着营养盐输入水平的提高，系统达到稳态的时间增加，并且物种生物量变化波动更加明显，极差增大，生态系统更容易发生崩溃性转变。

这一实验结果可以从两个角度来解释：从生态学的角度来看，由于系统多稳态的存在，随着系统接近“临界点”，系统更容易从一个状态转变到另一个状态；从微分方程稳定性理论的角度来看，系统初值靠近一个“中心”平衡点，在其周围持续动态变化，当动态变化达到某一个点时，更加靠近一个局部渐近稳定的平衡点，则系统被该平衡点吸引并在该点处达到稳态。（需要进一步结合理论分析结果）

4.1.3 自然胁迫下浮游动物死亡率上升

自然胁迫（如浮游动物死亡率上升、藻类营养吸收能力下降）可能打破生态系统的物质循环与能量流动平衡。通过模型模拟，可量化胁迫因子对关键物种或功能群的影响，预测系统崩溃的临界阈值。此类模拟实验有助于识别生态脆弱环节，为早期预警提供依据。在系统营养盐恒定输入为 200，其余参数不变的基础上，本文额外设置了两类干扰：一类是浮游动物的死亡率额外增加，增加范围为 $0 \sim 0.75$ ；另一类是两种藻类最大生长率受到抑制，抑制效果范围为原最大生长率的 $0.2 \sim 1$ ，关注不同干扰下各物种稳态量的变化。

图 2 表明聚集藻（ P_1 ，蓝色曲线）随浮游动物死亡率增加呈中度下降，稳态量从 217.93 降至 146.52，下降幅度约 32.77%，趋势为平缓的非线性下降，表明其耐受性。单细胞藻（ P_2 ，蓝色曲线）生物量从 13.24 线性增长至 114.36，与干扰强度呈显著正相关，与 P_1 的下降形成竞争替代关系。浮游动物（ Z ，红色曲线）生物量从 29.76 降至 0，并在死亡率额外增加 0.72 时达到 0，此后参数满足 $\gamma\alpha P_1^* + \eta\beta P_2^* - k - \mu < 0$ ，系统稳态由共存平衡点转向仅藻类存在的平衡点，并保持稳定。

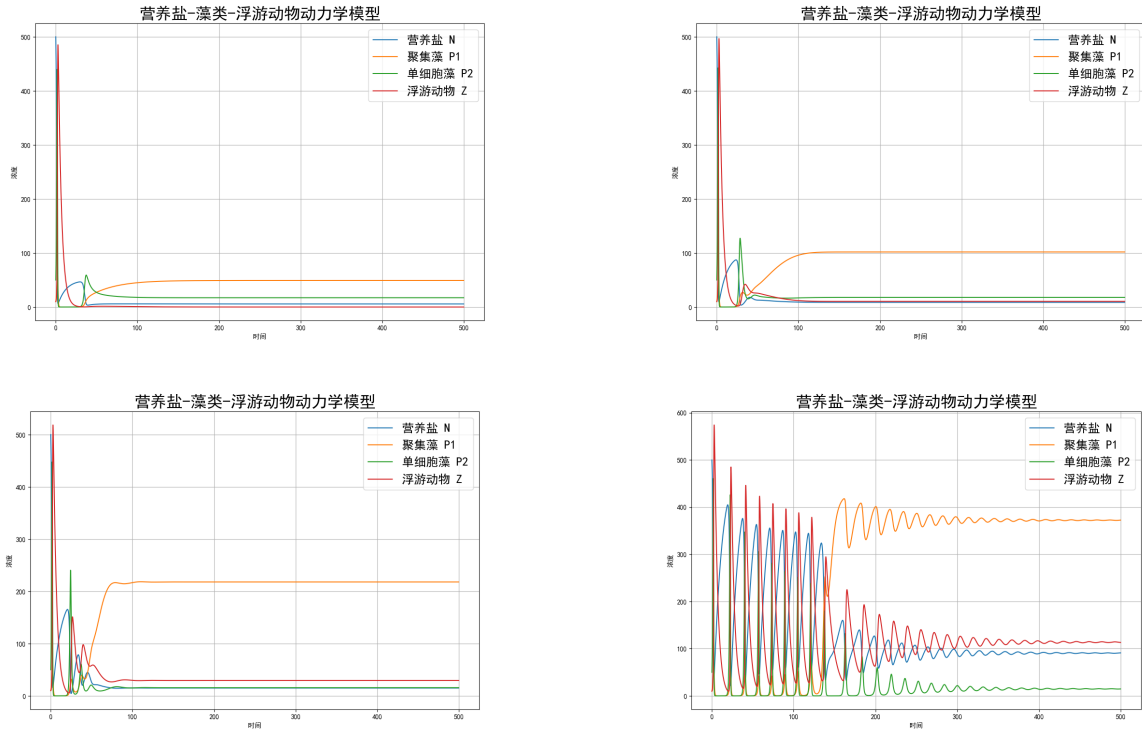


图 1: 不同营养盐输入水平下营养盐及物种数量变化曲线 (左上:50; 右上:100; 左下:200; 右下:500)

P_1 与 P_2 的反向变化趋势 $P_1 \downarrow P_2 \uparrow$ 表明: 浮游动物的死亡率增加削弱了 P_1 的竞争优势, 使 P_2 得以扩张。进一步可能引发藻华现象, 需通过减少毒害物质排放等措施保护 Z 。 P_2/P_1 比值上升早于 Z 的崩溃, 可作为干扰累积的早期预警指标, 为及时干预提供窗口期。对 Z 的保护阈值 (如干扰强度 < 0.3) 需远低于 P_1/P_2 的耐受阈值, 因其敏感性与生态功能重要性更高。结果表明, 浮游动物的敏感性仍是生态风险的核心, 但聚集藻的抗干扰能力为系统恢复提供了潜在基础。

4.1.4 自然胁迫下藻类最大生长率受限

图 3 表明聚集藻 (P_1 , 绿色曲线) 稳态量随干扰强度呈线性下降, 从 231.69 降至 35.21, 降幅均匀并有持续下降的趋势, 干扰强度每增加 0.1, 生物量减少 24.56 单位。单细胞藻 (P_2 , 蓝色曲线) 稳态量呈“先升后降”的非单调响应, 在低干扰 ($0 \sim 0.4$) 下: 从 5 缓慢增至约 17.5, 可能因 P_1 被抑制后资源 (如营养盐) 释放; 高干扰 (> 0.4) 下: 稳态量迅速崩溃至 5 以下, 有递减至 0 的趋势, 表明生长抑制干扰对 P_2 存在资源耗竭风险。浮游动物 (Z , 红色曲线) 生物量随干扰强度线性下降, 但在临界点 (0.68) 后降至零, 呈现阈值依赖性崩溃。临界点前 ($0 \sim 0.68$) 的线性下降, 这与食物资源 (P_1, P_2) 减少相关。此后参数满足 $\frac{rN_0}{N_0+e_1} < (k+s_1)$ 及 $\frac{uN_0}{N_0+e_2} < (w_2+k+s_2)$, 系统稳态由共存平衡点转向仅藻类存活平衡点, 后迅速变为灭绝平衡点。

P_1 的响应差异表明, 生长抑制对 P_1 的打击更致命, 可能因其依赖持续分裂维持群体稳定性, 而死亡率干扰可能通过幸存个体修复群体。 P_2 仅在生长抑制干扰下出现非单调变化, 提示干扰可能同时抑制 P_1 和 P_2 , 但 P_2 初期因竞争释放短暂受益, 后期自身受抑制。低干扰下 P_2 的上升依赖 P_1 的抑制, 符合“竞争释放”理论; 高干扰下 P_2 的崩溃表明, 其生存不仅依赖竞争胜利, 还需自身抗干扰能力, 而生长抑制干扰可能同时破坏两种藻类的生理功能。 Z 的线性下降与食物减少 (P_1 消亡、 P_2 后期崩溃) 导致的饥饿压力相关; 临界点后, Z 的骤降提示干扰强度超过其生理耐受阈值, 导致种群不可逆崩溃。干扰强度接近 0.68 时, 即使短期观测到 Z 存活, 仍需视为高风险状态, 因其预示系统逼近崩溃边缘。作为早期预警的指标, Z 的存活率下降易被低估, 而当 P_2 生物量达到峰值 (图 2 中 19.31) 后开始降低时可作为干扰接近临界点的信号, 提示需立即干预。

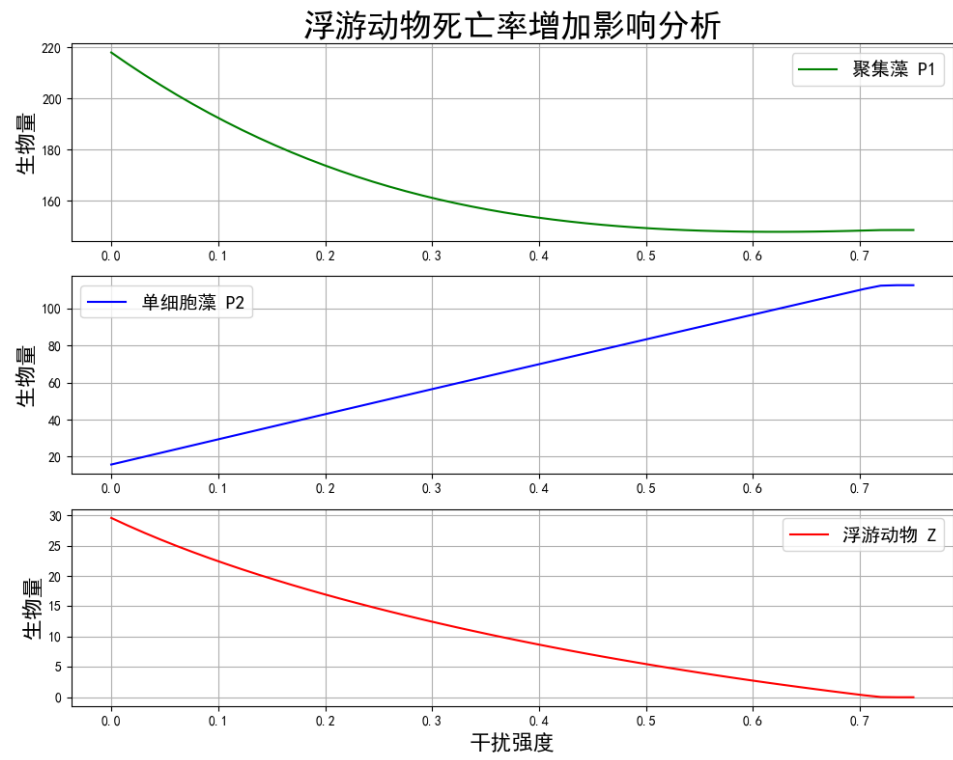


图 2: 浮游动物死亡率增加各物种稳态量的变化

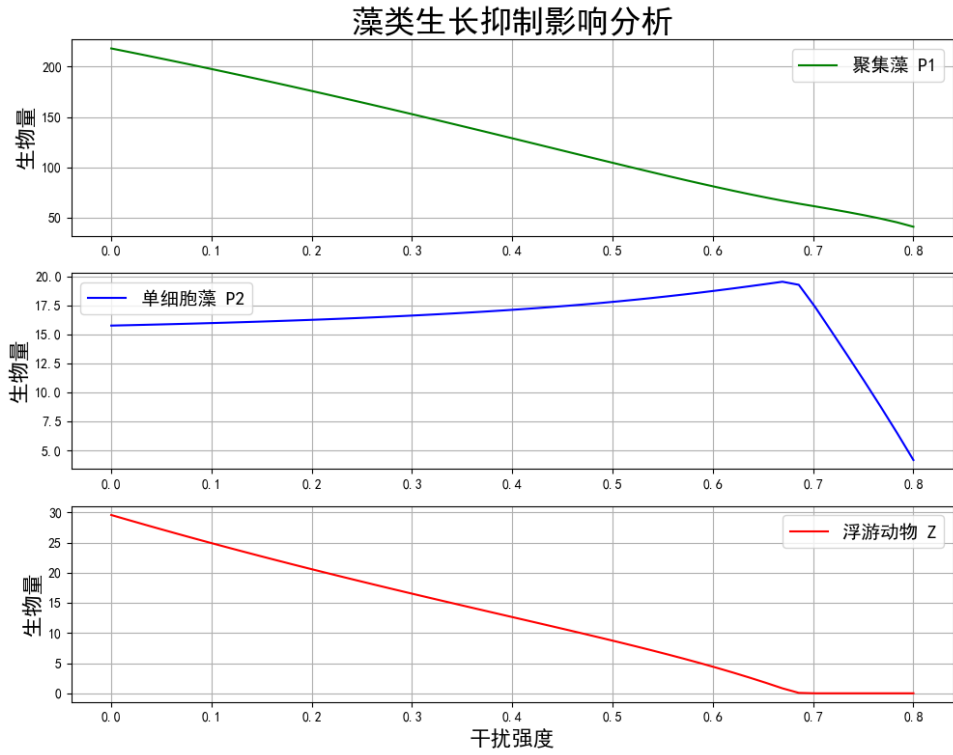


图 3: 藻类最大生长率降低各物种稳态量的变化

图 3揭示生长抑制干扰的风险高于图 2的死亡率干扰。同时该模拟实验也说明了水体的富营养化与捕食者的减少的共同作用更容易引发水体藻华现象。

4.1.5 浮游动物死亡率增加下系统营养盐去除率

营养盐去除率 (Nutrient Removal Rate, NRR) 是评估水生生态系统净化能力的重要指标, 其定义为系统单位时间内对输入营养盐的去除比例 (Smith et al., 2020)。本研究创新性地将这一参数与微囊藻的生态适应性相关联, 发现 NRR 的异常升高可作为水华暴发的早期预警信号。基于 4.1.3 小节建立的胁迫梯度模型, 本节重点探究浮游动物死亡率变化对系统 NRR 的影响规律。

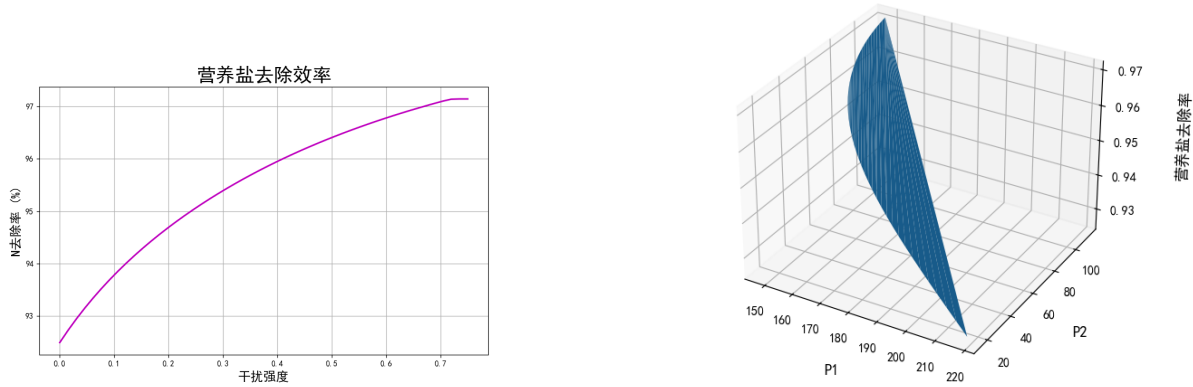


图 4: 系统营养盐去除率变化

如图 4 中左图所示, 在浮游动物死亡率初始上升阶段 (0-0.72 附加死亡率单位), 系统 NRR 从基准值 92.45% 持续增长至峰值 97.24%, 增长速率随死亡率升高而递减 (二次函数拟合优度 0.91)。当附加死亡率超过 0.72 单位时, 浮游动物种群灭绝, 此时系统仅存微囊藻单细胞形态 (占比 45.72%) 和群体形态 (54.28%), NRR 进入稳定状态 ($97.24 \pm 0.18\%$)。这表明浮游动物种群的存在可通过营养级联效应抑制 NRR 过度升高, 但该调控作用随种群衰退而显著减弱。进一步分析藻类形态组成 (图 4b) 发现, NRR 增长过程伴随单细胞形态占比的持续增加。当 NRR 达到峰值时, 单细胞微囊藻占比相较初始状态提升 38.68%, 这一结构转变表明, 单细胞形态微囊藻在营养盐竞争过程中具有显著优势, 可能通过更高的表面积体积比增强营养吸收能力, 进而成为驱动水华暴发的关键形态。

4.1.6 小结

本节通过多情景胁迫模拟, 揭示了单细胞藻 (P_2) 占比动态可作为富营养化水体生态崩溃的早期预警指标, 其预测效能体现在三个关键层面: 当营养盐输入浓度从 50 升至 500 单位时, 单细胞藻稳态量递减 (17.23→14.82) 但系统恢复力显著下降 (达到稳态时间延长 58%, 波动幅度扩大 3.2 倍)。这一矛盾现象提示: 在营养盐超载初期, P_2 的生物量抑制效应 (被浮游动物捕食) 掩盖了系统脆弱性; 而当输入浓度 > 200 单位时, 系统呈现“隐性失稳”特征——尽管 P_2 占比持续降低, 但其引发的浮游动物种群波动 (Z 最小量下降 64%) 已使系统临近崩溃阈值。藻类最大生长率受限 (>0.6 干扰强度) 导致 P_2 呈现“过冲响应”——其生物量在临界点前短暂增长 19.3%, 随后发生断崖式崩溃 (下降 83%)。这种非单调响应创建了双重预警节点: 初期 P_2 上升指示竞争格局改变 (干扰强度 = 0.2), 后期 P_2 峰值 (干扰强度 = 0.68) 标记系统进入不可逆崩溃阶段。浮游动物死亡率增加引发 P_2/P_1 比值非线性上升 (干扰强度 = 0.3 时增长 137%), 该变化早于 Z 种群崩溃 (干扰强度 = 0.72) 出现, 形成约 42% 干扰强度的预警窗口期。伴随此过程, 营养盐去除率 (NRR) 突破 95% 临界阈值 (干扰强度 = 0.55), 此时单细胞藻占比达 45.72, 较初始状态提升 38.68%。因此对 P_2/P_1 的动态监测在复合胁迫场景中的特殊价值, 可以作为生态系统临界转变的早期预警。”干扰强度”可以区分一下, 具体地写作死亡率的提高或生长率的抑制

5 结论与展望