微分方程组的生态情景定性分析

1 模型

$$
\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= \frac{aN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{cN}{N+e_2}P_2 + k(N_0-N) \\
\frac{\mathrm{d}P_1}{\mathrm{d}t} &= \frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{aP_1Z}{P_1+\lambda} + w_2P_2 - (w_1+k+s_1)P_1, \\
\frac{\mathrm{d}P_2}{\mathrm{d}t} &= \frac{uN}{N+e_2}P_2 - bP_2Z + w_1P_1 - (w_2+s_2)P_2 \\
\frac{\mathrm{d}Z}{\mathrm{d}t} &= \frac{abP_1}{P_1+\lambda} + dP_2 - \mu
\end{aligned}
$$

2 灭绝平衡点 $(N_0, 0, 0, 0)$

2.1 存在性

- **条件**：所有生物种群灭绝（$P_1=0, P_2=0, Z=0$）。
- **推导**：

$$
\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = k(N_0-N),
$$
$$
\frac{\mathrm{d}P_1}{\mathrm{d}t} = 0, \quad \frac{\mathrm{d}P_2}{\mathrm{d}t} = 0, \quad \frac{\mathrm{d}Z}{\mathrm{d}t} = -\mu Z.
$$

  当 $P_1=P_2=Z=0$ 时，营养盐平衡解为 $N=N_0$。

- **结论**：灭绝平衡点 $(N_0,0,0,0)$ 必然存在。

2.2 稳定性

- **雅可比矩阵**：

$$
J = \begin{bmatrix}
-k & -\frac{aN_0}{N_0+e_1} & -\frac{cN_0}{N_0+e_2} & 0 \\
0 & \frac{rN_0}{N_0+e_1} - (w_1+k+s_1) & w_2 & 0 \\
0 & w_1 & \frac{uN_0}{N_0+e_2} - (w_2+s_2) & 0 \\
0 & 0 & 0 & -\mu
\end{bmatrix}
$$

- **特征值**：
  - N 方向：特征值为 $-k$（负，稳定）。
  - Z 方向：特征值为 $-\mu$（负，稳定）。
  - P_1 方向：$\lambda_1 = \frac{rN_0}{N_0+e_1} - (w_1+k+s_1)$。
  - P_2 方向：$\lambda_2 = \frac{uN_0}{N_0+e_2} - (w_2+s_2)$。

- **稳定性条件**：
  - 若 $\lambda_1 < 0$ 且 $\lambda_2 < 0$，灭绝平衡点稳定。
  - 若 $\lambda_1 > 0$ 或 $\lambda_2 > 0$，对应方向不稳定。

3 单种群存活平衡点

3.1 情景 1：仅微囊藻单细胞存活（$P_1 > 0, P_2 = 0, Z = 0$）

3.1.1 存在性

- **条件**：

$$\frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right) = w_1 + k + s_1.$$

- **推导**：

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= -\frac{aN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 + k(N_0 - N) = 0,\\ \frac{\mathrm{d}P_1}{\mathrm{d}t} &= \left[\frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right) - (w_1+k+s_1)\right]P_1 = 0.\end{aligned}$$

3.1.2 稳定性

- **雅可比矩阵**：

$$J = \begin{bmatrix} -k - \frac{ae_1P_1}{(N+e_1)^2}\left(1-\frac{P_1}{K}\right) & -\frac{aN}{N+e_1}\left(1-\frac{2P_1}{K}\right) \\ \frac{re_1P_1}{(N+e_1)^2}\left(1-\frac{P_1}{K}\right) & \frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{2P_1}{K}\right) - (w_1+k+s_1) \end{bmatrix}$$

- **稳定性条件**：雅可比矩阵迹负且行列式正，说明平衡点是稳定的，但均为负根，不具有现实意义。

3.2 情景 2：仅微囊藻聚集体存活（$P_2 > 0, P_1 = 0, Z = 0$）

3.2.1 存在性

- **条件**：

$$\frac{uN}{N+e_2} = w_2 + s_2.$$

- **推导**：

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= -\frac{cN}{N+e_2}P_2 + k(N_0 - N) = 0,\\ \frac{\mathrm{d}P_2}{\mathrm{d}t} &= \left[\frac{uN}{N+e_2} - (w_2+s_2)\right]P_2 = 0.\end{aligned}$$

3.2.2 稳定性

- **雅可比矩阵**：

$$J = \begin{bmatrix} -k - \frac{ce_2P_2}{(N+e_2)^2} & -\frac{cN}{N+e_2} \\ \frac{ue_2P_2}{(N+e_2)^2} & \frac{uN}{N+e_2} - (w_2+s_2) \end{bmatrix}$$

- **稳定性条件**：行列式正且迹负，说明平衡点是稳定的，但均为负根，不具有现实意义。

4 微囊藻单细胞与聚集体共存（$P_1 > 0, P_2 > 0, Z = 0$）

4.1 平衡点存在性

- 令 $Z = 0$，方程组简化为：

$$\begin{cases} -\frac{aN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{cN}{N+e_2}P_2 + k(N_0 - N) = 0 \\ \frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 + w_2P_2 - (w_1 + k + s_1)P_1 = 0 \\ \frac{uN}{N+e_2}P_2 + w_1P_1 - (w_2 + s_2)P_2 = 0 \end{cases}$$

- **存在性条件**：需数值求解非线性方程组，解析解需假设参数满足：

$$\frac{rN}{N+e_1} > w_1 + k + s_1, \quad \frac{uN}{N+e_2} > w_2 + s_2$$

4.2 稳定性分析

雅可比矩阵为三维：

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_N}{\partial N} & \frac{\partial f_N}{\partial P_1} & \frac{\partial f_N}{\partial P_2} \\ \frac{\partial f_{P_1}}{\partial N} & \frac{\partial f_{P_1}}{\partial P_1} & \frac{\partial f_{P_1}}{\partial P_2} \\ \frac{\partial f_{P_2}}{\partial N} & \frac{\partial f_{P_2}}{\partial P_1} & \frac{\partial f_{P_2}}{\partial P_2} \end{bmatrix}$$

其中各偏导数需具体计算。稳定性需通过特征值实部符号判断，通常需数值方法。

数值模拟表明该平衡点是一个渐进稳定的结点，其动态变化如下

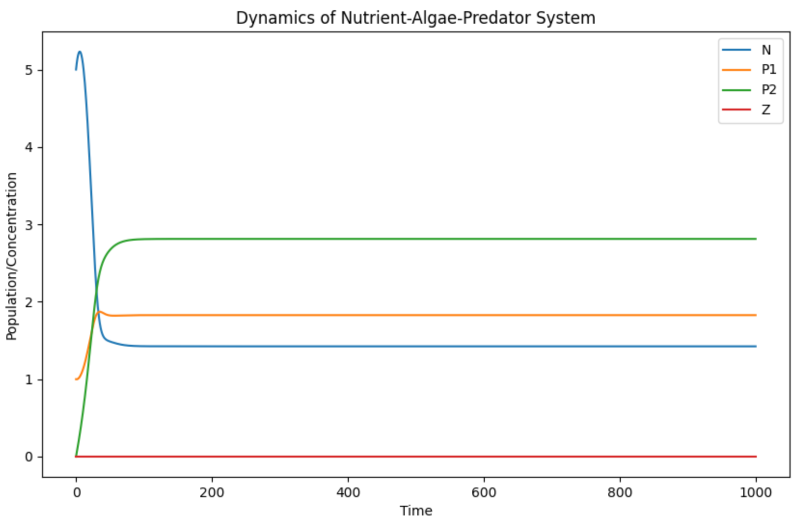

图 1: 无捕食者

发现能够快速达到稳定，并且不同于营养盐充足时，藻类会呈持续增长。由于受到营养盐浓度的限制藻类的数量也会趋于一个稳定的值。

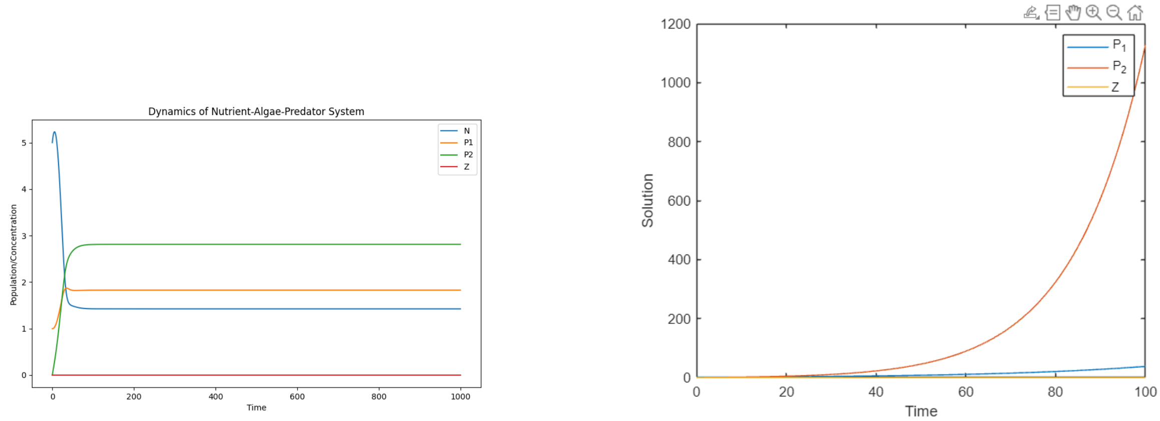

图 2: 系统到达稳定状态的过程 (左: 营养盐输入恒定；右营养盐充足)

5 共存平衡点（$P_1 > 0, P_2 > 0, Z > 0$）

5.1 存在性

- **条件**:

$$
\begin{aligned}
-\frac{aN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{cN}{N+e_2}P_2 + k(N_0 - N) &= 0,\\
\frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{aP_1Z}{P_1+\lambda_1} + w_2P_2 - (w_1+k+s_1)P_1 &= 0,\\
\frac{uN}{N+e_2}P_2 - bP_2Z + w_1P_1 - (w_2+s_2)P_2 &= 0,\\
\frac{abP_1}{P_1+\lambda_1} + dP_2 - \mu &= 0.
\end{aligned}
$$

5.2 稳定性

四维矩阵需数值计算，低死亡率 μ 或高营养盐输入可能引发振荡。通过数值模拟进一步研究共存平衡点的稳定性，模拟结果如下：

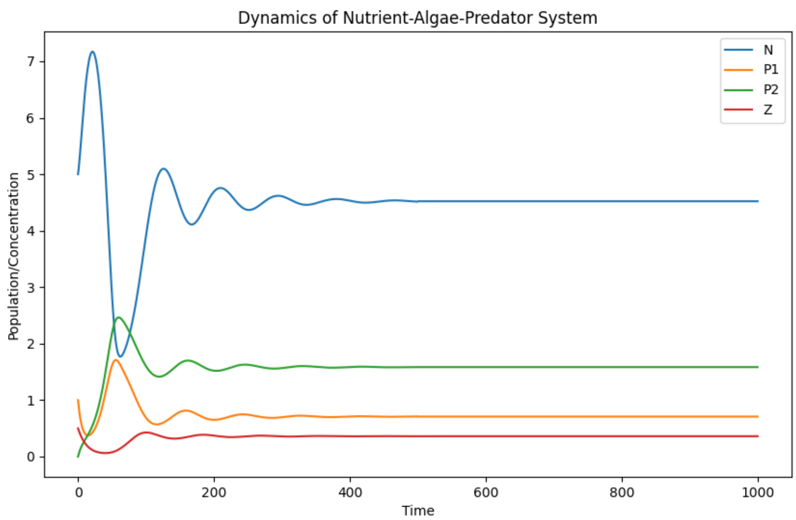

图 3: 营养盐输入恒定时系统的动态变化

结果表明该平衡点为（渐进）稳定的结点。对比营养盐充足时系统的动态变化发现: 营养盐充足的情况下，系统能更快地达到稳定的状态。

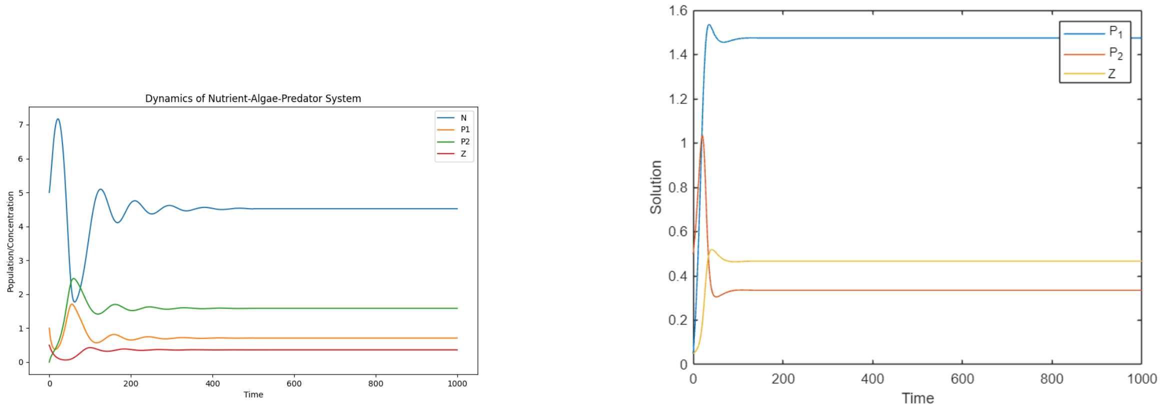

图 4: 系统到达稳定状态的过程 (左: 营养盐输入恒定；右营养盐充足)

进一步研究营养盐输入恒定时系统的恢复力稳定性，在系统达到平衡后的 500 单位时间处，瞬间将浮游动物的数量减少为原来的 0.75、0.5、0.25，比较系统恢复到平衡态的时间及平衡点各物种的数量：

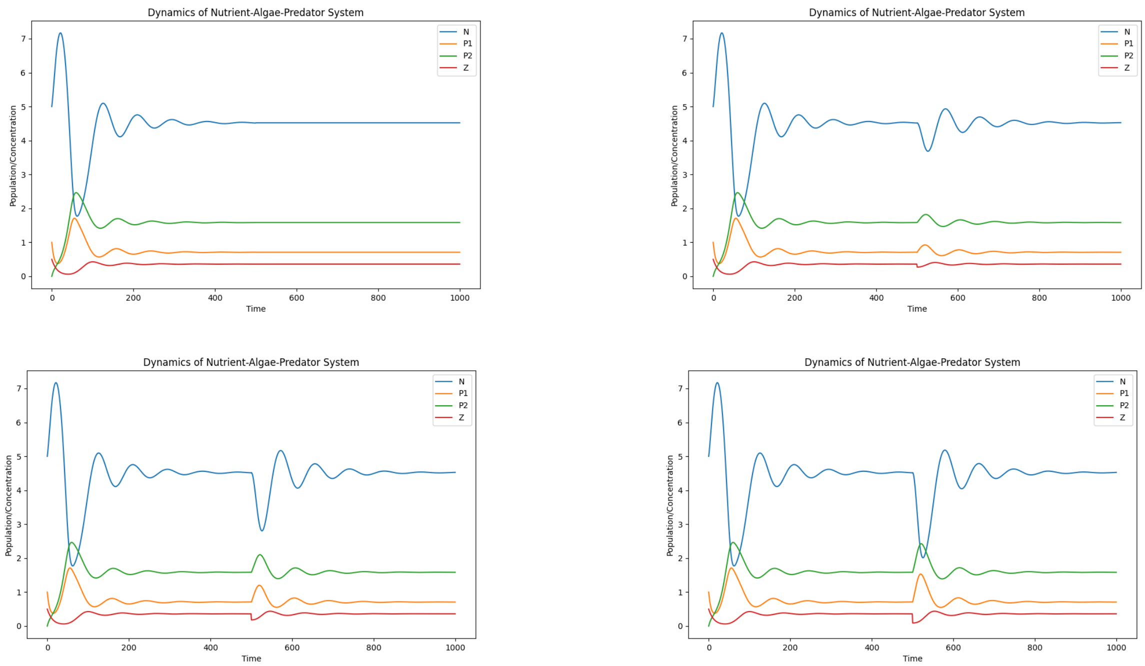

图 5: 系统恢复力稳定性 (左上: 无干扰；右上:0.75Z; 左下:0.5Z；右下:0.25Z)

6 总结

- 单种群平衡存在性：由生长率与损失率竞争决定（如 $r > w_1 + k + s_1$）
- 稳定性：雅可比矩阵的迹与行列式符号决定局部稳定性
- 共存平衡：高维非线性问题，通常依赖数值分析