

项目编号： 2024PY—331

2024 年度本科生创新创业训练培育项目 中期汇报表

项目名称	基于生态动力学模型的藻类聚集机制研究——以蓝藻水华优势种微囊藻为例
指导教师姓名、职称	傅显隆教授、陈雪初教授
项目立项时间	2024 年 4 月

填表日期： 2024 年 11 月 10 日

项目基本情况	项目选题来源 (自立项目或教师科研课题的子项目)	教师科研课题的子项目
	依托单位或合作单位 (实验室、研究中心、中小学机构等)	上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室

一、项目计划达到的目标和内容

(一) 目标

建立一个能够准确描述营养盐及捕食者影响下微囊藻生长规律的生态动力学模型，并运用相关数学理论对模型进行定性分析，预测不同条件下可能出现的实验现象探究微囊藻单细胞聚集的机制，并为生态系统的稳定性理论提供数学依据。(以下简称“微囊藻聚集体”与“微囊藻单细胞”为“聚集藻”与“单细胞藻”。)

(二) 内容:

1、相关研究领域文献的阅读，两食饵-捕食者模型、平衡点稳定性理论、生态系统稳定性理论等基础知识的学习。

2、建立了营养盐及捕食者影响下的微囊藻生长的动力学模型。其中包括将营养盐影响下微囊藻的生长模型以及两食饵-捕食者模型结合，根据聚集藻与单细胞藻的生长规律分别确定了 Logistic 增长与 Malthus 增长函数；根据捕食者对聚集藻与单细胞藻不同的捕食行为，分别确定了 Holling-II型与 Holling-I型功能性反应函数。基于传统的两食饵-捕食模型，加入了线性项表示微囊藻聚集体与微囊藻单细胞两种食饵间通过剥离与聚集作用相互转化，以进一步完善模型功能。

3、利用数学理论对建立的微囊藻生态动力学模型在营养盐充足的假设下进行了分析，主要聚焦模型平衡点的存在性及稳定性。对模型进行初步分析判断主要有三类平衡点，基于 Wolfram-Mathematica 软件对平衡点进行求解得到了其中两种情况下用字母表示参数的解析解，通过合理限制参数条件确定了平衡点的正负性。对于非负的平衡点计算了平衡点处的 Jacobi 矩阵及其特征方程，求解对应特征值，依据 Routh-Hurwitz 判据判断平衡点类型及稳定性。对于无法求出解析解的第三种情况，将模型转化为一元二次方程的形式，利用根的判别式确定平衡点的存在性，通过数值模拟确定了大致的平衡点位置，再利用 Jacobi 矩阵及 Routh-Hurwitz 判据确定平衡点的类型及稳定性。

4、对模型进行了数值实验。利用四阶 Runge-Kutta (RK4)的隐式格式对方程组进行离散化，代入通过文献调研获得的常用参数的取值代入计算，绘制不同初值条件下相空

间中的解曲线，通过解曲线反应各物种数量的变化。

5、结合生态学理论对实验结果进行了分析。从生态学角度检验数值实验结果的合理性，反过来数值结果也能对生态学现象进行理论上的预测，体现出生态系统稳定性理论与动力系统稳定性理论的一致性。

二、 研究进展和当前成果

（一） 模型建立

假设营养盐充足，考虑捕食关系影响下微囊藻的生长规律。根据三个种群之间相互作用的动力学行为,我们在传统的两食饵-捕食者模型中引入了两个线性项表示两个食饵之间的相互转化,即微囊藻单细胞能够以一定比例聚集为聚集体,微囊藻聚集体也能够以一定比例剥离出单细胞。通过利用 Holling- II 型功能反应函数来描述浮游动物（捕食者） Z 对聚集藻 P_1 的捕食行为，Holling-I型功能反应函数来描述浮游动物 Z 对单细胞藻 P_2 的捕食行为,其动力学模型表示为：

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = r \left(1 - \frac{P_1}{K} \right) P_1 - \frac{aP_1}{P_1 + \lambda} Z + w_2 P_2 - w_1 P_1 - (s_1 + k) P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} = u P_2 - b P_2 Z + w_1 P_1 - w_2 P_2 - (s_2 + k) P_2 \\ \frac{dZ}{dt} = \left(\frac{\alpha a P_1}{P_1 + \lambda} + \beta b P_2 \right) Z - \mu Z \end{cases}$$

其中 P_1 代表微囊藻聚集体的浓度， P_2 代表微囊藻单细胞的浓度， Z 代表浮游动物的浓度，单位均为 (gCm^{-3}) ，其中 C 表示碳，换算公式为：

$$1g \text{ Carbon} \equiv 20mg \text{ Chlorophyll II} \equiv 10mmol \text{ Nitrogen}$$

各参数意义如下：

参数符号	意义	模拟数值
r	聚集体最大生长率	$0.2m^{-1}day^{-1}$
a	浮游动物对聚集体的捕食系数	$0.04day^{-1}$
u	单细胞最大生长率	$0.4m^{-1}day^{-1}$
b	浮游动物对单细胞的捕食系数	$0.6day^{-1}$
α	浮游动物捕食聚集体的食物利用率	0.25
β	浮游动物捕食单细胞的食物利用率	0.25
λ	浮游动物捕食聚集体的半饱和常数	$0.035gCm^{-3}$

k	换水率	$0.05day^{-1}$
s_1	聚集体的死亡率	$0.02day^{-1}$
s_2	单细胞的死亡率	$0.04day^{-1}$
K	聚集体的环境容纳量	$0.5gCm^{-3}$
μ	浮游动物的死亡率	$0.6day^{-1}$

(二) 平衡点及稳定性分析

平衡解：模型有 3 种平衡点

通过对模型的简单分析，发现平衡态下若 $P_1 = 0$ ，当且仅当 $P_2 = 0$ 。因此不会出现只有聚集藻或单细胞藻仅有一种不为 0（即仅有一种存活）的情况。

1. 第一类情况：当捕食者灭绝，模型简化为

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = r \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) P_1 + w_2 P_2 - w_1 P_1 - (s_1 + k) P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} = u P_2 + w_1 P_1 - w_2 P_2 - (s_2 + k) P_2 \end{cases},$$

此时平衡解为

$$\begin{cases} P_1^* = 0 \\ P_2^* = 0 \\ \begin{cases} P_1^* = -\frac{K(k+s_2-u)(k-r+s_1+w_1)+K(k-r+s_1)w_2}{r(k+s_2-u+w_2)} \\ P_2^* = \frac{Kw_1(-(k+s_2-u)(k-r+s_1+w_1)-(k-r+s_1)w_2)}{r(k+s_2-u+w_2)^2} \end{cases} \end{cases}$$

$E_0 = (0,0,0)$ 为零解，即三个物种都灭绝。 $E_1 = (P_1^*, P_2^*, 0)$ 表示仅有微囊藻存活。

假设 $r - s_1 - w_1 > 0$, $u - s_2 - w_2 > 0$ 且 $k < \min\{r - s_1 - w_1, u - s_2 - w_2\}$ ，即

$E_1 = (P_1^*, P_2^*, 0)$ 是正平衡点的情况不存在，无需进行进一步定性分析。

当营养充足时，在没有捕食者的情况下，若初始条件下微囊藻的浓度均不为 0，微囊藻的数量会一直增长，达不到某个稳定的状态。

2. 第二类情况：三物种共存，即平衡点 $E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*)$ 满足以下代数方程：

$$\begin{cases} r \left(1 - \frac{P_1^*}{K}\right) P_1^* - \frac{aP_1^*}{P_1^* + \lambda} Z^* + w_2 P_2^* - w_1 P_1^* - (s_1 + k) P_1^* = 0 \\ u P_2^* - b P_2^* Z^* + w_1 P_1^* - w_2 P_2^* - (s_2 + k) P_2^* = 0 \\ \left(\frac{\alpha a P_1^*}{P_1^* + \lambda} + \beta b P_2^*\right) Z^* - \mu Z^* = 0 \end{cases},$$

进而得出：

$$E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*),$$

此处平衡态下三物种共存，将 P_2^*, Z^* 分别用 P_1^* 进行表示代入方程组的第一个式子中得到一个一元四次方程，并注意到最高此项与最低次项系数正负性相反，由零点存在定

理知 $E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*)$ 一定存在。

稳定性分析：为了更进一步了解平衡点处的局部动力学表现，通过计算这三种平衡点处的系数矩阵（Jacobi 矩阵），根据 Routh-Hurwitz 判据来确定平衡点稳定的条件。

方程组的 Jacobi 矩阵如下：

$$\begin{pmatrix} \frac{P_1 Z a}{(P_1 + \lambda)^2} - s_1 - w_1 - \frac{Z a}{P_1 + \lambda} - r \left(\frac{P_1}{K} - 1 \right) - k - \frac{r P_1}{K} & w_2 & -\frac{P_1 a}{P_1 + \lambda} \\ w_1 & u - s_2 - w_2 - Z b - k & -P_2 b \\ Z \left(\frac{\alpha a}{P_1 + \lambda} - \frac{P_1 \alpha a}{(P_1 + \lambda)^2} \right) & Z \beta b & P_2 \beta b - \mu + \frac{P_1 \alpha a}{P_1 + \lambda} \end{pmatrix}$$

(1) 平衡点 $E_0 = (0,0,0)$ 处的 Jacobi 矩阵为：

$$\begin{pmatrix} r - k - s_1 - w_1 & w_2 & 0 \\ w_1 & u - s_2 - w_2 - k & 0 \\ 0 & 0 & -\mu \end{pmatrix},$$

对应特征方程为：

$$(\lambda + \mu) \left[\lambda^2 - (r - k - s_1 - w_1 + u - s_2 - w_2 - k)\lambda \right] = 0,$$

从而解得

$$\lambda_1 = -\mu,$$

$$\lambda_2 + \lambda_3 = (r - k - s_1 - w_1) + (u - s_2 - w_2 - k),$$

$$\lambda_2 \lambda_3 = (r - k - s_1 - w_1)(u - s_2 - w_2 - k) - w_1 w_2,$$

在营养充足的环境下，微囊藻能够保持净增长，因此最大生长速率大于死亡率与剥离率或聚集率之和，对于参数即有以下合理性假设：

$$a > s_1 + w_1, \quad c > s_2 + w_2,$$

并通过控制换水率使得

$$k < \min \{r - s_1 - w_1, u - s_2 - w_2\}.$$

则 $\lambda_2 + \lambda_3 > 0$ ，即 λ_2, λ_3 中至少有一个为正根。对应 Jacobi 矩阵同时具有正的和负的特征值，平衡点不稳定。当处于平衡点 $E_0 = (0,0,0)$ 时，此时微囊藻 P_1, P_2 的种群密度为 0，如果给分别它们一个轻微地扰动，即给它们增加一个很小数量的种群密度，微囊藻作为食饵由于没有捕食者的捕食，将不断增长，不会回到原点；但如果增加浮游动物 Z 的种群密度，由于没有食饵，它最终都会趋于原点，因此平衡点 $E_0 = (0,0,0)$ 是鞍点。

(2) 平衡点 $E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*)$ 处的 Jacobi 矩阵为：

$$\begin{pmatrix} \frac{P_1^* Z^* a}{(P_1^* + \lambda)^2} - s_1 - w_1 - \frac{Z^* a}{P_1^* + \lambda} - r \left(\frac{P_1^*}{K} - 1 \right) - k - \frac{r P_1^*}{K} & w_2 & -\frac{P_1^* a}{P_1^* + \lambda} \\ w_1 & u - s_2 - w_2 - Z^* b - k & -P_2^* b \\ Z^* \left(\frac{\alpha a}{P_1^* + \lambda} - \frac{P_1^* \alpha a}{(P_1^* + \lambda)^2} \right) & Z^* \beta b & P_2^* \beta b - \mu + \frac{P_1^* \alpha a}{P_1^* + \lambda} \end{pmatrix}$$

记作矩阵 $H = (h_{ij})_{3 \times 3}$, 则由此可得 Jacobi 矩阵对应的特征方程为:

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

其中:

$$H_1 = -(h_{11} + h_{22} + h_{33}),$$

$$H_2 = -(h_{11}h_{22} + h_{22}h_{33} + h_{11}h_{33} - h_{12}h_{21} - h_{13}h_{31} - h_{23}h_{32}),$$

$$H_3 = -\det(H),$$

若平衡点 $E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*)$ 是局部渐近稳定的, 由 Routh-Hurwitz 判据, 则需满足下式:

$$H_1 > 0, H_3 > 0, H_1 H_2 > H_3$$

(三) 数值模拟

通过数值模拟验证结论, 利用四阶 Runge-Kutta (RK4) 的隐式格式对方程组进行离散化, 并利用人工神经网络求数值解。

(1) 平衡点 $E_1 = (P_1^*, P_2^*, 0)$, 对应捕食者不存在:

初始条件取 $(P_1, P_2, Z) = (1.4748, 0.3351, 0)$, 得到各物种随时间的生长变化如下图:

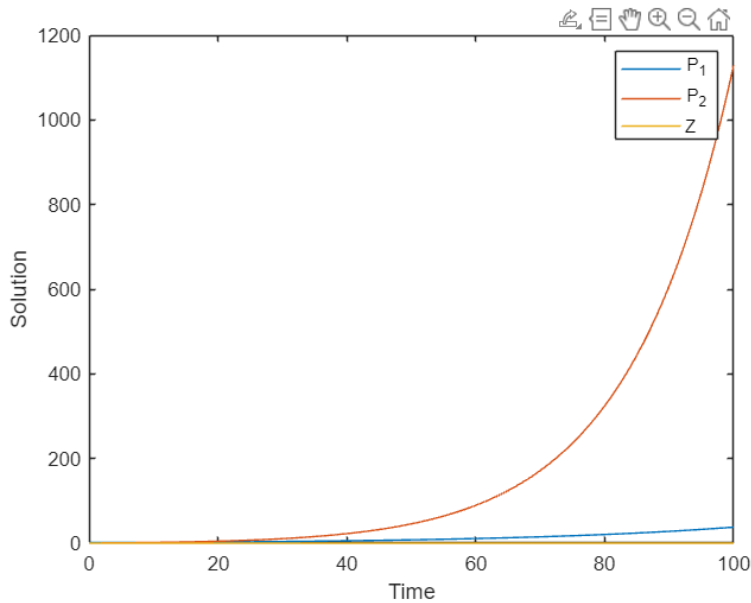


图 1. 捕食者不存在时各物种的生长规律

此时单细胞藻近似指数增长, 聚集藻也持续保持增长趋势, 无法达到正平衡态, 符合对平衡点 $E_1 = (P_1^*, P_2^*, 0)$ 的分析。若将单细胞藻增长函数改为 Logistic 型增长, 单细胞藻无法一直保持指数型增长且于某一值处达到稳定, 此时 $E_1 = (P_1^*, P_2^*, 0)$ 可能存在正解, 即正平衡点存在, 其存在性及定性分析将在下一阶段进行。

(2) 平衡点 $E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*)$, 对应捕食者存在:

初始条件取为 $(P_1, P_2, Z) = (0.05, 0.5, 0.05)$, 得到各物种随时间生长变化的曲线如下图:

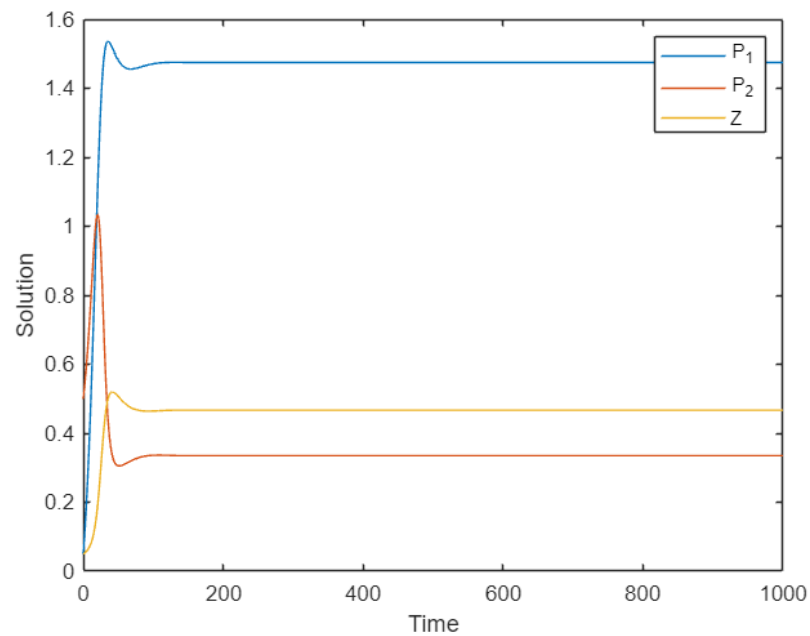


图 2. 捕食者存在时各物种的生长规律

在此参数下计算 Routh-Hurwitz 判据, 满足 $H_1 > 0$, $H_3 > 0$, $H_1 H_2 > H_3$, 此时对应的平衡点为一个局部渐近稳定的平衡点, 符合上述结论。

(3) 对比传统模型

相较于传统的两食饵-捕食者模型, 本项目提出的模型具有两个线性项反应食饵间的相互作用。两食饵-捕食者模型具有一个类型为中心的正平衡点, 该系统会在正平衡点附近保持动态平衡:

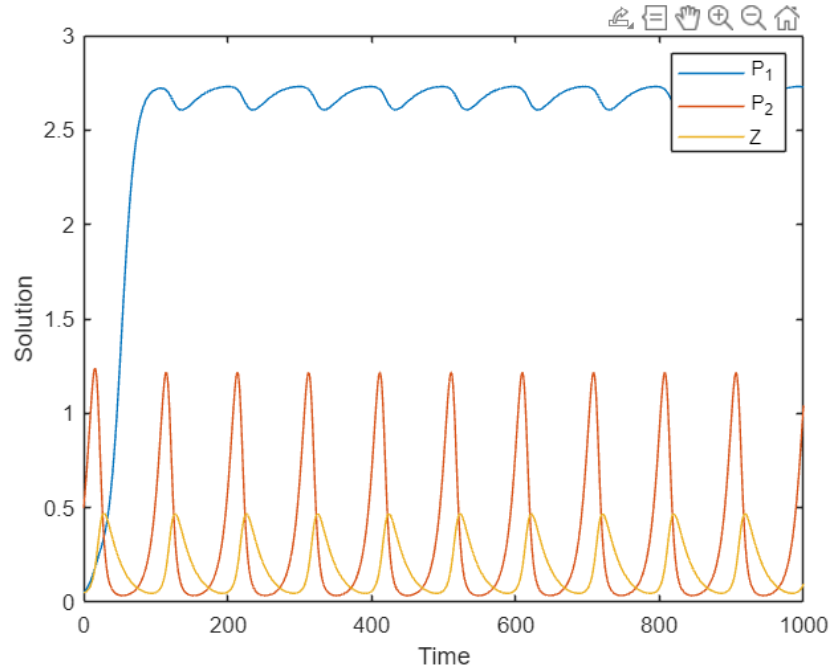


图 3. 捕食者存在时传统模型中各物种的生长规律

而本项目的模型，即加上了一个线性项之后，平衡点是一个稳定的平衡点，其蕴含的数学原理值得进一步分析。

总结得到了以下定理：

定理： 在 $r - s_1 - w_1 > 0$ ， $u - s_2 - w_2 > 0$ 且 $k < \min\{r - s_1 - w_1, u - s_2 - w_2\}$ 的前提下：

(1) 对于三物种灭绝的情况，即平衡点 $E_0 = (0,0,0)$ ，在该点处的 Jacobi 矩阵同时有正的及负的特征值，此时平衡点是不稳定的，为鞍点。

(2) 对于不存在浮游动物，仅有微囊藻存活的情形，即没有正平衡点。因此在假设的前提下聚集体与单细胞都会不断地增长，无法达到平衡状态。

(3) 对于三物种共存的情形，若存在局部渐近稳定的平衡点 $E_2 = (P_1^*, P_2^*, Z^*)$ ，则需满足条件 $H_1 > 0$ ， $H_3 > 0$ 及 $H_1 H_2 > H_3$ 。

由此探究了**捕食者的存在在微囊藻聚集机制中起到的作用**：在营养充足的条件下，若系统中不存在捕食者，微囊藻主要以单细胞藻的形态存在，并且系统无法达到平衡状态，是不稳定的；若系统中存在捕食者，微囊藻主要以聚集藻的形态存在，并且系统能达到一个稳定的平衡态。

现阶段已经完成营养盐充足的情况下捕食者的存在对微囊藻聚集机制的影响，下一步需要建立模型分析没有捕食者的情况下营养盐对其聚集机制的影响以及二者共同作

用对该机制的影响。目前已经建立了二者共同作用下微囊藻生长规律的模型如下：

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{uN}{N+e_2}P_2 + k(N_0-N) \\ \frac{dP_1}{dt} = \frac{rN}{N+e_1}\left(1-\frac{P_1}{K}\right)P_1 - \frac{a}{P_1+\lambda_1}P_1Z + w_2P_2 - w_1P_1 - (k+s_1)P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} = \frac{uN}{N+e_2}P_2 - bP_2Z + w_1P_1 - w_2P_2 - s_2P_2 \\ \frac{dZ}{dt} = \left(\frac{\alpha bP_1}{P_1+\lambda_1} + dP_2\right)Z - \mu Z \end{cases}$$

为后续阶段进行进一步理论分析做好了准备。

三、项目创新点

（一）项目特色

1. 将生态学问题转化为数学问题进行研究，体现了数学在交叉学科中的应用。

传统方法研究营养盐浓度及捕食者的存在对微囊藻聚集机制的影响通常需要通过生物实验来探究，具有较长的试验周期。本项目针对该问题建立了一个生态动力学的数学模型，通过数学式子来描述各物种的生物量随着时间变化的规律，再进一步分析模型的数学性质，结合生态学原理对生态学现象作出预测。

2. 建立了一个食饵间具有线性转化功能的两食饵-捕食者模型。

模型建立上将聚集藻与单细胞藻分为了两个物种，以两个线性项表示二者之间的聚集与剥离的关系。常见的研究浮游藻类相关的数学模型都把浮游藻类完全看作一个整体。然而浮游藻类往往由聚集藻与单细胞藻两大群体组成，这两大群体间生理功能具有较大差异，并且可以在一定程度上相互转化。因此，本项目中建立的模型能够更准确地描述系统的生态学功能。

（二）使用的新方法

1. 利用 Mathematica 软件对求解方程平衡点。

在求解平衡点时，人工手算平衡点工作量过大，而 Matlab 软件对于较为复杂的字母运算没有很好的处理能力，利用 Mathematica 软件大大提高了平衡点求解的准确性，降低了计算的成本。

2. 利用人工神经网络求微分方程数值解。

在求解复杂的微分方程及初值比较极端的情况，利用 RK4 隐式格式求数值解会出现数值异常的情况。利用人工神经网络对方程进行预测求数值解可以实现更复杂微分方程的数值求解。

四、 研究心得

在模型的学习建立时，通过寻找论文并阅读研究，求助学长，询问老师，来帮助理解这些原理，以及使用模型中各项函数的意义。通过不断地阅读查询和询问，我们最终成功地建立了一个能较准确描述营养盐及捕食者影响下微囊藻生长规律的模型。

（一） 成功经验。

在项目实施过程中，我们必须保持耐心和坚持不懈的态度。虽然模型分析的难度很大，一些技术难度较高，并且在项目的实践过程中会遇到很多挑战和困难，需要不断地进行调整和优化，但是我们没有失去耐心和信心，一直坚持了下去。此外，项目团队对于科研工具的使用收获了许多经验。在求解方程平衡点时，Matlab 求解需要运行较长的时间，并且得到的解的格式往往没有合并同类项，人工化简难度较大。于是转向利用 Wolfram-Mathematica 软件进行求解，大大降低了求解的时间，并且可以利用内置函数进行合并同类项，结果更加直观。在求微分方程数值解的过程中，在初值很小的情况下，RK4 解法容易使得数值解在正值与负值间来回震荡，从实际意义出发是不合理的。于是利用人工神经网络进行求解，从而得到更合理的数值解。

（二） 失败经验。

在分析平衡点 E_1 时，我们没有对其的正负性进行分析，直接利用 Jacobi 矩阵分析其稳定性，进行了非常复杂的分析工作。而后在回顾的过程中发现 E_1 实际上是一个负平衡点，几乎没有实际研究意义。从这一段经历中收获的经验是要先证明了正平衡点的存在性，再对其稳定性进行分析。

总之，在这个项目的实施过程中，团队遇到了很多技术难题，我们对此不断地改进与学习以尝试攻克。首先，需要进行前期的调研与项目需求分析，安排好项目实施时间，在每一个阶段完成相应的任务，定好整体基调。其次，在项目实施过程中，需加强自学能力并在受挫时保持良好心态。在受挫时要保持一个良好的心态，勇于向学长学姐提问，及时与指导老师交流，与队友商量讨论，提高效率。通过团队合作、学习思考、不断尝试和实验，我们最终成功地建立并分析了模型，并取得了一定的实际效果和价值。同时，在这个过程中，我们也学会了很多创新思维和成长方面的经验，以及值得借鉴的成功经验和失败教训。这些经验和教训将对我们未来的研究和实践有很大的帮助和指导。

五、项目组成员

姓名	学号	专业	项目研究中承担的主要任务
----	----	----	--------------

郭浩洋	10212140413	数学与应用数学	文献调研、模型建立及分析
王燕楠	10221510069	数学与应用数学	文献调研、模型分析

六、经费使用情况及下一步研究计划

1. 经费使用情况:

(1) 激活 Wolfram-Mathematica 软件。

(2) 租赁 GPU 云服务器。

2. 下一步研究计划:

(1) 研究线性项对模型平衡点的影响。

(2) 将单细胞藻的增长函数改为 Logistic 型，探究在营养盐充足且没有捕食者的情况下聚集藻与单细胞藻是否能达到正平衡态，并研究该状态的稳定性。

(3) 对营养盐及捕食者影响下微囊藻生长规律的生态动力学模型就只考虑前三条公式以及同时考虑四条公式的情况进行模型平衡点稳定性的分析，总结数学结论。

(4) 对模型进行多次数值实验，考虑不同初始条件下模型中各物种的变化规律，利用模拟结果预测现实情境下生态系统的变化趋势，为生态系统稳定性理论提供数学理论支持。

(5) 依托上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室收集真实的实验数据，重新对模型进行数值实验，检验模型的合理性。若不合理则需要对模型进行优化，重新建立一个能够准确描述现实规律的模型。

(6) 将成果形成文章，总结项目中的收获。

七、指导教师意见

经过前一阶段的努力，本项目已经取得了预期进展，建立了系统的数学模型，并成功讨论了平衡点的存在性问题以及简化模型的定性分析。下一阶段应着重开展对完整模型的定性分析，期待全面完成研究内容，实现预定目标。

傅星 陈雪初

指导教师（签字）:

2024 年 11 月 12 日