

# 具毒素浮游生物模型中生长问题 ——以赤潮异弯藻为例

赵琛森<sup>1</sup>, 杨洪<sup>1,2</sup>, 李成宇<sup>1</sup>

(1. 江苏海洋大学 理学院, 江苏 连云港 222005; 2. 江苏海洋大学 江苏省海洋资源开发研究院, 江苏 连云港 222005)

**摘要:** 为了研究一类具毒素浮游生物模型中浮游植物的生长问题, 首先, 浮游植物是以赤潮异弯藻为例, 获取相关数据, 建立赤潮异弯藻的生长率与影响其生长的3个因素(温度、盐度和光照强度)的多元回归模型, 并确定模型中参数。其次, 利用常微分方程定性理论, 证明了模型解的正性和有界性, 并以生长率为参数, 分析模型的稳定性。最后, 结合已得到对模型的稳定性分析结论, 数值模拟定量、具体地描述它的生长情况。总之, 考虑环境因素对生长率和毒素释放率的影响, 进而影响到生物系统中浮游动植物的数量变化, 这对预测浮游生物间的动态变化, 以达到预测赤潮爆发的目的, 具有指导意义。

**关键词:** 赤潮异弯藻; 生长率; 稳定性; 赤潮

**DOI:** 10.15938/j.jhust.2024.01.015

**中图分类号:** O175.13 **文献标志码:** A **文章编号:** 1007-2683(2024)01-0133-10

## The Growth of Plankton Model with Toxin ——From the Perspective of Heterosigma Akashiwo

ZHAO Chensen<sup>1</sup>, YANG Hong<sup>1,2</sup>, LI Chengyu<sup>1</sup>

(1. School of Science, Jiangsu Ocean University, Lianyungang, 222005, China;

2. Marine Resources Development Institute of Jiangsu, Jiangsu Ocean University, Lianyungang, 222005, China)

**Abstract:** In order to study the growth of phytoplankton in a toxic plankton model, we first take the harmful algal bloom species, *Heterosigma akashiwo*, as an example and establish a multiple regression model between its growth rate and three influencing factors: temperature, salinity, and light intensity based on relevant literature data. The parameters of the model are determined. Secondly, using the theory of qualitative analysis of ordinary differential equations, we prove the positivity and boundedness of the solution of the model and analyze the stability of the model by considering the growth rate as a parameter. Finally, incorporating the obtained stability analysis conclusions, we quantitatively and specifically describe its growth situation with a numerical simulation. In conclusion, taking into account the influence of environmental factors on the growth rate and toxin release rate, and how they in turn affect the population dynamics of planktonic organisms in the biological system. This study has significant guiding implications for predicting the dynamic changes of planktonic organisms and forecasting harmful algal blooms by considering the impact of environmental factors on growth rate and toxin release rate.

**Keywords:** heterosigma akashiwo; growth rate; stability; harmful algal bloom

收稿日期: 2022-11-18

基金项目: 中国博士后基金面上项目(2020M681521); 江苏省博士后项目(2021K456C); 连云港市博士后科学基金(LYG20210012); 江苏省大学生创新创业训练计划一般项目(202111641102Y, 202211641079Y); 江苏省海洋生物资源与环境重点实验室开放课题(SH20201209); 国家自然科学基金面上项目(72174079)。

作者简介: 赵琛森(2001—), 男, 本科;

李成宇(2002—), 男, 本科。

通信作者: 杨洪(1980—), 女, 博士, 副教授, E-mail: yanghonghit@163.com.

0 引 言

近年来,关于赤潮的问题得到了学者广泛地关注。在众多对浮游植物赤潮爆发及防治的研究方法中,有两种方法是比较常见的。

一种是利用微分方程建立数学模型,研究浮游生物间的相互作用,以此揭示浮游植物与浮游动物间捕食关系、进化关系对两种生物生长的影响。许多学者在这方面的研究中,得到了一些优秀成果。例如,在文[1]中,Chattopadhyaya 等利用微分方程建立了描述具毒素浮游生物系统的模型,探讨了有毒性的浮游植物生长与作为它的捕食者的浮游动物生长的动态变化。文[2]研究了在藻类水华背景下的水生环境中的营养-浮游生物模型,并考虑了浮游动物的捕食能力对整个浮游生物系统所产生的的影响。不过,在这类生物模型的研究中,很少有学者关注影响浮游植物生长的环境因素(如温度、盐度和光照强度)对系统动态变化的影响。

另一种是基于实验室中采集的样本数据,通过生物学的分析方法研究生物的生长、繁殖、运动等各种生理机制,得到了丰富的成果。例如,文[3]中,郭玉洁借助显微镜和扫描电镜研究了赤潮异弯藻的形态、生理特点,包括繁殖方式、营养摄取、运动方式等,指出了“在营养及光照适宜的温带近岸水域,温度是限制本种种群繁殖的关键性因子”,并强调营养盐对该种赤潮爆发有明显影响。文[4]中,高丽洁等详细描述了营养因子对其生长的影响并总结了该种藻类毒性的研究状况。在文[5]中,姬南京等总结了该藻的生物学研究方法和它的各方面的生物学性质。特别地,提到了它的“化感作用”,即对其他藻类生长的抑制作用,并综述了防治该种赤潮爆发方法的研究现状。

虽然已经有过学者将生物学方法与数学方法同时应用于藻类的研究<sup>[6]</sup>,但尚未用到如微分方程等数学工具。文[7]指出:不恰当地管理会使赤潮异弯藻爆发的可能性增加。这启示应将两种方法结合起来综合地研究藻类,以此更好地管理。

本文将以赤潮异弯藻为例,考虑温度、盐度和光照强度对生长率的影响。进而,分析浮游植物的生长环境因素在捕食-食饵生态系统中所起的作用。从而,给出一些治理藻华问题的启示。

1 生物模型参数的分析

根据赤潮异弯藻可以释放毒素的特性<sup>[8]</sup>,以文[1]研究的浮游生物模型

$$\left. \begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \alpha f(P)Z \\ \frac{dZ}{dt} &= \beta f(P)Z - (\mu + \theta g(P))Z \end{aligned} \right\}$$

为基础,考虑生长率  $r$  和浮游植物毒性强度  $\theta$  受温度、盐度和光照强度的影响,建立如下数学模型:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= r(c,s,l)P\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \alpha f(P)Z \\ \frac{dZ}{dt} &= \beta f(P)Z - (\mu + \theta(c,s,l)g(P))Z \end{aligned} \right\} \tag{1}$$

其中  $t > 0$ , 并且满足初始条件:

$$P(0) > 0, Z(0) > 0 \tag{2}$$

模型(1)中各参数的生物意义见表 1。

表 1 符号的生物学意义  
Tab. 1 Biological Significance of Symbols

| 符号       | 含义                                                                     |
|----------|------------------------------------------------------------------------|
| $r$      | 浮游植物内禀自然生长率/(day <sup>-1</sup> )                                       |
| $K$      | 浮游植物环境容纳量/mL                                                           |
| $\alpha$ | 浮游动物进攻速率/(day <sup>-1</sup> )                                          |
| $\mu$    | 浮游动物死亡率/(day <sup>-1</sup> )                                           |
| $\beta$  | 浮游动物能量转化率/(day <sup>-1</sup> )                                         |
| $\theta$ | 浮游植物毒性强度/(day <sup>-1</sup> )                                          |
| $f$      | 浮游植物捕食响应函数                                                             |
| $g$      | 浮游植物释放毒性物质的函数                                                          |
| $c$      | 温度/℃                                                                   |
| $l$      | 光照强度/(10 <sup>16</sup> · quanta · cm <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> ) |
| $s$      | 盐度                                                                     |
| $P$      | 浮游植物的数量/mL                                                             |
| $Z$      | 浮游动物的数量/mL                                                             |

1.1 生长率  $r$  的确定

为了研究模型(1)所描述的生态系统,首先考虑温度、光照和盐度对赤潮异弯藻的生长繁殖产生的影响。为此,做如下几个说明:

1) 假设所依据的具体的赤潮异弯藻实验数据具有代表性。

2) 其他的因素(如:微量元素、光照时间)对赤潮异弯藻的生长也有一定影响,但本文不将它们列

入考察范围。

3) 给出的参数量化表达式在有限范围内适用。

1.1.1 生长率模型的建立

在关于赤潮异弯藻生物学性质研究的文献中,可以看出影响赤潮异弯藻生长的因素主要有 3 个,即温度、光照和盐度<sup>[3,5,9-10]</sup>。通过对文献中数据的分析<sup>[9]</sup>,得到了赤潮异弯藻内禀自然生长率与这 3 个因素的量化关系。

首先,给出初步的回归模型。如前所述,温度、光照和盐度对该藻的生长有明显的影响。因此,回归模型中应该含有这些项,用 Eviews 进行最小二乘估计,得到如下关系式:

$$y(c,s,l) = -0.879 + 0.037cJ_{2l} + 1.114l + 0.020sJ_{3c}$$

其中  $y$  表示生长率(经过正态分布标准化后的),关于  $J_{**}$  的定义见附录 A。4 个参数(包括常数项)的  $|t|$  值分别为 8.34、5.41、10.20、3.21,模型的  $R^2 = 63.1\%$ (这里  $|t|$  值和  $R^2$  是统计学中常用的衡量回归模型优劣的指标)。这表明温度、光强和盐度确实影响了赤潮异弯藻的生长,但是模型所选用的解释变量太少,没有较好的反映  $y$  的变化情况。

再对回归方程进行完善。多次改进回归模型,得到了一个较好的回归结果:

$$y(c,s,l) = -0.572 + 0.118cJ_{2l} - 0.003c^2J_{2l} + 0.626l + 0.526lJ_{2c} + 1.512lJ_{3c} - 0.010s \quad (3)$$

模型(3)的参数(包括常数项)的  $|t|$  值分别为 4.98、7.89、5.55、8.29、4.63、13.35、2.43,模型的  $R^2 = 89.5\%$ 。

最后,检验回归模型。上面的模型用了所有的数据做最小二乘回归。为了检验模型合理性,选择文[9]中的 60 组数据做最小二乘回归,用其他的 20 个数据做检验。结果见表 2。

表 2  $y$  的回归结果  
Tab.2 Regression result of  $y$

| 变量          | 系数         | $t$ 值      | $P$ 值   |
|-------------|------------|------------|---------|
| 常数项         | -0.564 869 | -5.334 507 | 0.000 0 |
| $cJ_{2l}$   | 0.109 600  | 8.681 546  | 0.000 0 |
| $c^2J_{2l}$ | -0.002 834 | -6.529 738 | 0.000 0 |
| $l$         | 0.788 961  | 9.592 433  | 0.000 0 |
| $lJ_{2c}$   | 0.409 059  | 3.926 323  | 0.000 3 |
| $lJ_{3c}$   | 1.348 108  | 12.771 27  | 0.000 0 |
| $s$         | -0.013 238 | -3.361 095 | 0.001 4 |

由统计学的知识可知,表 2 中各回归参数都是显著的。该回归模型  $R^2 = 94.08\%$ ,表明模型较好的解释了  $y$  的变化趋势(图中  $J_{**}$  定义见附录 A)。图 1 和图 2 分别是对 20 个没有参与参数回归计算的原数据的检验结果和对所有原数据的检验结果。

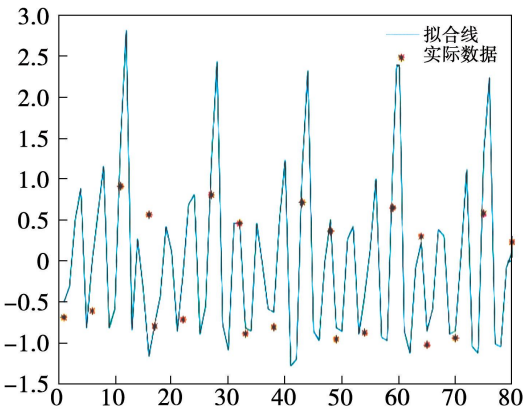


图 1 20 个点回归效果  
Fig.1 Regression of 20 points

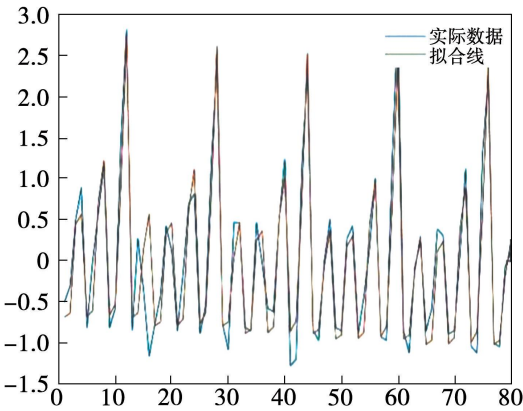


图 2 整体回归效果  
Fig.2 Regression of all points

1.1.2 模型的标准化

该模型是关于实验室培养的赤潮异弯藻的生长数据做分析得出的。需要指出,不同的实验室尽管控制了温度、盐度与光照强度,但是一些诸如人工盐水的配制、光照明暗比的选择以及灯管功率的大小都会影响实验数据变化<sup>[11]</sup>。此外,不同水(海)域的赤潮异弯藻的性质也不相同<sup>[10]</sup>,因此,给出一个适合所有地区的各种情况下的赤潮异弯藻生长速率的量化方程是不可能的。但是通过对各海域、湖泊等积累的数据的分析,并根据本文给出的建立模型的方法,给出一个适合当地情形的赤潮异弯藻(或其他浮游植物)量化模型,并且基于监测的数据不断调整改进是可行的。文[6]还指出,赤潮异弯藻增长各阶段中,与其生长率相关的环境因子有所不同,这是模型可以完善的地方。

此外,考虑在前文的说明便可知道,模型对于一

定温度、盐度、光强范围内的赤潮异弯藻生长率只是近似满足的,这又缩小了模型的可用范围。但总的来说,模型反映了其生长率的变化,在一定条件下是可用的。

根据文[9]中生长率的表示方法和正态分布逆标准化公式可以得到  $r$  与  $y$  的关系

$$r(c, s, l) = e^{0.2595y(c, s, l) + 0.0996} \quad (4)$$

其中  $y$  由式(3)给出,  $r$  是用赤潮异弯藻的荧光值衡量其生长率的指标。

## 1.2 其他参数的确定

为确定模型(1)中其他参数值及其受环境的影响情况,需要如下几个假设:

1) 不考虑赤潮异弯藻与捕食者的生态进化效应;

2) 假定模型(1)中捕食者生存能力较强。

对于环境容纳量  $K$ , 在文[3]和文[10]中给出了赤潮爆发时的数量分别是  $7.2 \times 10^5$ 、 $8 \times 10^4$  (单位: mL), 这两个数据相差了一个数量级, 这是由于赤潮异弯藻种间差异和生长环境不同造成的。利用这些数据, 选取  $K = 4 \times 10^5$ 。

对于捕食者进攻速率  $\alpha$ , 这个数值应该小于赤潮异弯藻平均生长速率, 利用文[9]提供的数据, 计算约为  $1.07$  (单位:  $\text{day}^{-1}$ )。根据假设(1), 可以认为它是一个常数, 再根据假设(2), 选取  $\alpha = 0.8$ 。

对于捕食者的死亡率  $\mu$ , 根据鱼类的自然死亡率的确定方法, 文[12]中给出了一种特定鱼类的死亡率与年龄之间的关系(见文献中的第2张图), 对此图的下降部分与上升部分进行分析, 利用拉格朗日中值定理, 可以大致确定该鱼年平均死亡率是  $0.6$ 。文[13]给出了一个预测公式, 它描述了鱼类死亡率与其最大年龄的关系, 若假定研究区域内鱼的最大寿命是  $10$  年, 各年龄段的鱼近似为正态分布, 按照加权平均数计算出了年平均死亡率  $0.71$ , 利用如上数据, 取  $\mu = 0.0017$  (单位:  $\text{day}^{-1}$ )。

对于能量传递效率(转化效率)  $\beta$ , 它表示浮游动物捕食赤潮异弯藻后, 将其转化为自身生长所需营养的能力。根据文[14-15]和假设(2), 取  $\beta = 0.3$  (单位:  $\text{day}^{-1}$ )。

对于毒性强度  $\theta$ , 它会受到温度、盐度、光照强度等的影响<sup>[16-17]</sup>, 遗憾的是, 由于盐度、光照强度单位的不统一或标定的方法不同(与参数  $r$  不协调), 只能考虑温度变化对其影响, 即  $\theta = \theta(c)$  (单位:  $\text{day}^{-1}$ )。利用文[17]的数据可以拟合出(方法和上文多元回归相同):

$$\theta(c) = 1.356c - 0.044c^2 \quad (5)$$

具体结果见表3。

表3  $\theta$  的回归结果

Tab.3 Regression result of  $\theta$

| 变量    | 系数         | $t$ 值      | $P$ 值   |
|-------|------------|------------|---------|
| $c$   | 0.008 074  | 4.376 795  | 0.022 1 |
| $c^2$ | -0.000 256 | -3.493 101 | 0.039 7 |

由统计学的知识可知, 表3中各回归参数都是显著的。该回归模型  $R^2 = 63.69\%$ , 这说明温度并不能完全反映毒性强度变化, 还有其他的因素会影响, 这是前文提到的问题的反映(表3中数据的单位与本文不同)。

对于捕食者的响应函数  $f$ , 它的数值随着浮游植物(本文是赤潮异弯藻)的数量的增加而变大, 但当浮游植物数量很大时, 应该趋于稳定, 借鉴文[1], 选取:

$$f(P) = \frac{P}{\gamma + P}$$

根据假设(2), 可以认为在  $P = K/3$  时,  $f = 1/2$ , 即  $\gamma = K/3$ 。

对于浮游植物释放的毒性物质的分布  $g$ , 根据文[8, 18-19], 随着赤潮异弯藻数量的增加, 它将释放更多的毒性物质。由文[18]的图3可知释放毒性物质增长的速率是递减的, 故可以假定

$$g(P) = c_1 \ln(P + 1)$$

根据假设(2), 可以认为:

1) 在赤潮异弯藻数量还不多时, 捕食者就已经可以(通过捕食)生长了。

2) 在赤潮异弯藻数量很多时。若赤潮异弯藻毒性不大, 捕食者依然能生长。若赤潮异弯藻毒性大, 捕食者不能生长。因此常数  $c_1$  应该满足如下方程:

$$\left. \begin{aligned} P = K/100, \max \frac{dZ}{dt} &\geq 0 \\ P = K, \max \frac{dZ}{dt} &\geq 0, \min \frac{dZ}{dt} < 0 \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

由式(6), 可以得到  $c_1 > 1.657 \times 10^{-3}$ 。

## 2 稳定性分析

这一小节主要分析模型(1)正平衡点的稳定性。

**命题1** 在初始条件(2)下, 则对任意  $t > 0$  模型(1)的解是正有界的。

证明:由于初始条件  $P(0) > 0$ , 对于模型(1)的第一个方程两边积分可得到

$$P(t) = P(0)e^{\int_0^t [r(1-\frac{P}{K}) - \frac{\alpha Z}{\gamma+P}] dx}$$

由此,可得  $P$  的正性。同理可得  $Z$  的正性。

由于  $P(0) > 0$ , 并且

$$\frac{dP}{dt} \leq rP \left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

对于上述不等式的右端可以看作,

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right), u(0) > 0$$

则  $u(t) = \frac{1}{(u^{-1}(0) + K^{-1})e^{-rt} + K^{-1}}, t > 0$ , 故利用比较原理,对任意  $t > 0, 0 < P(t) < K$ 。

令  $V(t) = \frac{\beta}{\alpha}P(t) + Z(t)$ , 有  $V(t)$  的导数

$$\dot{V}(t) = \frac{\beta}{\alpha}rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) - (\mu + \theta g(P))Z \leq$$

$$\frac{\beta}{\alpha}rK \left(1 - \frac{P}{K}\right) - \mu Z =$$

$$\frac{\beta}{\alpha}(rK + \mu P - rP) - \mu \left(\frac{\beta}{\alpha}P + Z\right) \leq$$

$$\frac{\beta}{\alpha}K(r + \mu) - \mu V(t)$$

即

$$\dot{V}(t) + \mu V(t) \leq \frac{\beta}{\alpha}K(r + \mu)$$

故表明对任意  $t > 0, Z(t)$  有界。证毕。

容易看出,  $E_0 = (0, 0)$  和  $E_1 = (K, 0)$  是模型(1)的两个边界平衡点。为了寻找正平衡点  $E_* = (P_*, Z_*)$ , 需要求解如下方程:

$$\begin{cases} F_1 = r(c, s, l)P \left(1 - \frac{P}{K}\right) - \frac{\alpha PZ}{\gamma + P} = 0 \\ F_2 = \frac{\beta PZ}{\gamma + P} - (\mu + \theta g(P))Z = 0 \end{cases}$$

其中  $g(P) = c_1 \ln(P + 1)$ 。由  $F_1 = 0$ , 可得  $Z_* = \frac{r(c, s, l)}{\alpha}(\gamma + P_*) \left(1 - \frac{P_*}{K}\right)$ 。为使  $Z_* > 0$ , 需要  $P_* < K$ , 而由命题1, 可知  $0 < P(t) < K$ 。因此  $P_*$  满足  $0 < P_* < K$ 。计算  $F_2 = 0$  可知  $P_*$  是方程  $S(P) = \mu + \theta g(P) - \beta \frac{P}{\gamma + P}$  的根。 $S(0) = \mu > 0$ , 若  $S(K) < 0$ , 根据零点定理知  $S(P)$  有一个正根  $P_*$ 。这里给出条件:

$$(H_1) \quad \mu + \theta c_1 \ln(K + 1) < \frac{\beta K}{\gamma + K}$$

于是,模型(1)在满足条件(H1)时正平衡点存在。

由

$$\dot{S}(P) = \frac{\theta c_1 (\gamma + P)^2 - \beta \gamma (P + 1)}{(P + 1)(\gamma + P)^2}$$

知,  $S(P)$  的正负性由一个二次函数

$Y(P) = \theta c_1 P^2 + (2\gamma \theta c_1 - \beta \gamma)P + \gamma^2 \theta c_1 - \beta \gamma$  符号决定。该函数是开口向上的抛物线 ( $\theta c_1 > 0$ ), 这说明了  $S(P)$  至多有3个零点。注意到  $0 < P_* < K$  且在(H1)条件下  $S(0) > 0, S(K) < 0$ , 结合单调性知, 零点仅有一个。

**定理1** 在初始条件下, 并满足条件(H1)成立, 则模型(1)正平衡点存在唯一。

下面讨论模型(1)关于正平衡点  $E_*$  的动力学性质。在  $E_*$  处的 Jacobi 矩阵为:

$$J = \begin{pmatrix} a_{11} & b_{11} \\ a_{22} & b_{22} \end{pmatrix}$$

其中

$$a_{11} = \frac{r(c, s, l)(K - 2P_*)(\gamma + P_*)^2 - \alpha \gamma K Z_*}{K(\gamma + P_*)^2}$$

$$a_{22} = \frac{\beta \gamma Z_*}{(\gamma + P_*)^2} - \frac{\theta c_1 Z_*}{P_* + 1}$$

$$b_{11} = -\frac{\alpha P_*}{\gamma + P_*}$$

$$b_{22} = \frac{\beta P_*}{\gamma + P_*} - (\mu + \theta c_1 \ln(P_* + 1)) = 0$$

模型(1)在正平衡点  $E_*$  对应的特征方程为:

$$\lambda^2 - \text{Tr}(J)\lambda + \text{Det}(J) = 0 \quad (7)$$

其中

$$\text{Tr}(J) = a_{11}(r) + b_{22}$$

$$\text{Det}(J) = a_{11}(r)b_{22} - b_{11}a_{22}$$

则方程(7)的特征根为:

$$\lambda_{1,2} = \alpha_1(r) + i\omega(r) =$$

$$\frac{\text{Tr}(J) \pm \sqrt{\text{Tr}(J)^2 - 4\text{Det}(J)}}{2}$$

若特征方程(7)有一对纯虚根, 此时  $r(c, l, s) = r_* = \frac{\Delta}{(K - 2P_*)(\gamma + P_*)^2}$ ,  $\Delta = \alpha \gamma K Z_* + K(\gamma + P_*)^2(\mu + \theta c_1 \ln(P_* + 1) - K(\gamma + P_*)\beta P_*)$ 。

当考虑以生长率  $r$  作为分支参数时, 若

$$\left. \frac{d\alpha_1(r)}{dr} \right|_{\lambda = i\omega, r=r_*} = \frac{K - 2P_*}{2K} > 0$$

即  $K > 2P_*$ , 此时系统出现 Hopf 分支。因此, 有如下结论。

**定理2** 在定理1条件下, 有下面结论成立:

1) 在  $a_{11} < 0, a_{22} > 0, a_{11}^2 + 4a_{22}b_{11} > 0$  或者  $a_{11} < 0, a_{11}^2 + 4a_{22}b_{11} < 0$  两者之一成立的条件下,  $E_*$  局部渐

近稳定。

2) 若  $a_{11} = 0, a_{22} > 0, K > 2P_*$ , 则模型(1)出现Hopf分支。

进而, 下面给出模型(1)的分支周期解的稳定性结论。

**定理3** 如果  $\sigma(r_*) < 0$ , 则模型(1)分支周期解是稳定的; 反之, 如果  $\sigma(r_*) > 0$ , 则分支周期解是不稳定的。这里,  $\sigma(r_*)$  计算公式是

$$\sigma(r_*) = \frac{1}{16}(h_{1\bar{x}\bar{x}} + h_{2\bar{x}\bar{y}}) +$$

$$\frac{1}{16\omega(r_*)}(h_{1\bar{x}\bar{y}}h_{1\bar{x}\bar{x}} - h_{2\bar{x}\bar{y}}(h_{2\bar{x}\bar{x}} + h_{2\bar{y}\bar{y}}) - h_{1\bar{x}\bar{x}}h_{2\bar{x}\bar{x}})$$

其中

$$h_{1\bar{x}\bar{x}} = \frac{2\alpha Z_*}{(\gamma + P_*)^2} - \frac{2r}{K} - \frac{2\alpha Z_* P_*}{(\gamma + P_*)^3}$$

$$h_{2\bar{x}\bar{y}} = \frac{\beta}{\gamma + P_*} - \frac{\beta P_*}{(\gamma + P_*)^2} - \frac{c_1 \theta}{P_* + 1}$$

$$h_{2\bar{x}\bar{x}} = \frac{c_1 \theta Z_*}{(P_* + 1)^2} - \frac{2\beta Z_*}{(\gamma + P_*)^2} + \frac{2\beta P_* Z_*}{(\gamma + P_*)^3}$$

$$h_{2\bar{y}\bar{y}} = 0$$

$$h_{2\bar{x}\bar{y}\bar{y}} = \frac{2\beta P_*}{(\gamma + P_*)^3} - \frac{2\beta}{(\gamma + P_*)^2} + \frac{c_1 \theta}{(P_* + 1)^2}$$

$$h_{1\bar{x}\bar{y}} = \frac{\alpha P_*}{(\gamma + P_*)^2} - \frac{\alpha}{\gamma + P_*}$$

$$h_{1\bar{x}\bar{x}\bar{x}} = \frac{6\alpha Z_* P_*}{(\gamma + P_*)^4} - \frac{6\alpha Z_*}{(\gamma + P_*)^3}$$

其他关于分支周期解的稳定性分析放在附录B中。

### 3 数值模拟

下面根据第1部分对模型(1)估计的参数值:  $c_1 = 2 \times 10^{-3}, K = 4 \times 10^5, \alpha = 0.8, \mu = 0.0017, \beta = 0.3$ 。

再对温度  $c$ 、光照  $l$  和盐度  $s$  进行合理取值, 由(4)式和(5)式计算它们对增长率  $r(c, s, l)$  和释放毒素率  $\theta(c)$  的影响, 利用数值模拟求出数值解, 以此预测浮游生物间的动态变化, 下面可见图3~图8。数值模拟中, 对赤潮异弯藻的毒性做了保守估计, 因为通过查阅文献发现其有毒物质对一些生物只是起到抑制生物运动而不是造成死亡的效果<sup>[8]</sup>。此外, 盐度均为  $s = 25$ 。

由图3~图8中, 温度和光照分别从  $c = 21, l = 0.8$  持续增加到  $c = 27, l = 1.5$ 。当温度和光照适合赤潮异弯藻生长时, 它的数量相对于捕食者是有优

势的(见图3、图4、图5), 即,  $P(t) > Z(t)$ , 但是当温度继续升高以及光强继续增强, 赤潮异弯藻生长便处于劣势(图6、图7、图8), 即  $P(t) < Z(t)$ 。可以看出, 温度和光强的小幅度变化对整个系统将会产生较大影响, 这也进一步说明选取温度和光强作为主要变量是合理的。

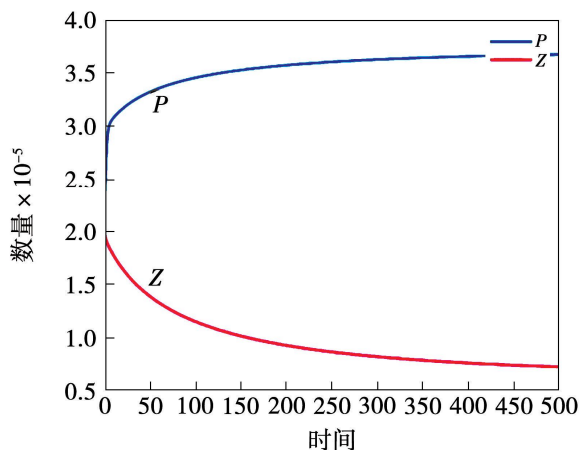


图3  $c = 21, l = 0.8, r = 0.9890, \theta = 9.0720$

Fig. 3  $c = 21, l = 0.8, r = 0.9890, \theta = 9.0720$

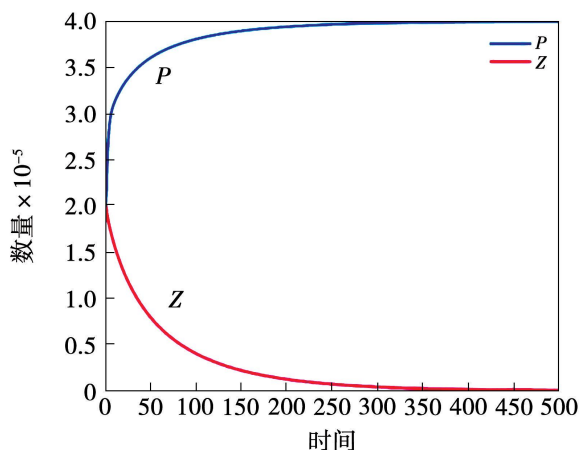


图4  $c = 22, l = 0.9, r = 1.0611, \theta = 8.5360$

Fig. 4  $c = 22, l = 0.9, r = 1.0611, \theta = 8.5360$

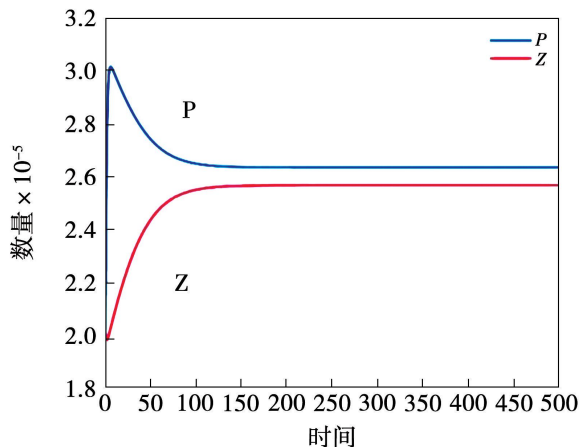
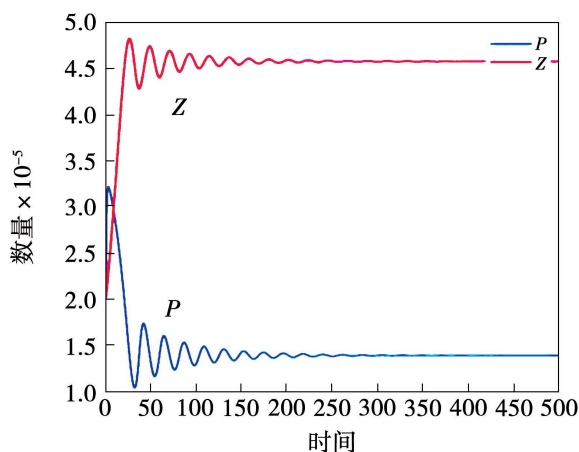
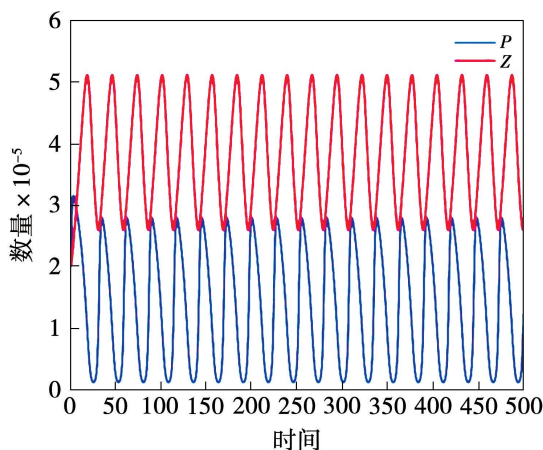
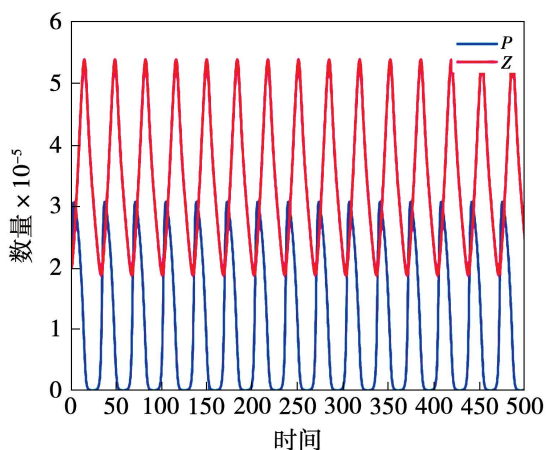


图5  $c = 23, l = 1.0, r = 1.1532, \theta = 7.9120$

Fig. 5  $c = 23, l = 1.0, r = 1.1532, \theta = 7.9120$

图 6  $c = 25, l = 1.3, r = 1.8359, \theta = 6.4$ Fig. 6  $c = 25, l = 1.3, r = 1.8359, \theta = 6.4$ 图 7  $c = 26, l = 1.4, r = 1.8258, \theta = 5.5120$ Fig. 7  $c = 26, l = 1.4, r = 1.8258, \theta = 5.5120$ 图 8  $c = 27, l = 1.5, r = 1.7999, \theta = 4.5360$ Fig. 8  $c = 27, l = 1.5, r = 1.7999, \theta = 4.5360$ 

实验研究表明,赤潮异弯藻最适生长温度在  $25^{\circ}\text{C}$  左右<sup>[20]</sup>,但是在与其捕食者组成的系统里,最适生长温度却小于  $25^{\circ}\text{C}$ 。这就说明了将其生物学性质与其组成的生态系统性质综合起来考虑的必要性。否则的话,可能会错误预测赤潮爆发时间,因此

造成灾害。再比如,在温度  $27^{\circ}\text{C}$  时,赤潮异弯藻已经处于生长劣势了,但它与捕食者之间出现的是周期性振荡的变化,且振幅最高点的生物数量约为  $3 \times 10^5$ ,因此这时赤潮爆发的可能性也是很大的,需要密切关注。

## 4 结 论

本文旨在探讨一种将生物学和数学结合起来应用的方法,以赤潮异弯藻作为例子,得到了一些实用的结论。利用本文给出的方法,在有足够的数据情况下,理论上是可以对绝大多数区域的各种浮游植物的生态系统做出实际的刻画。当然,这种刻画还是有局限性的,还有如下这些因素是后续研究中需要考虑的:①微量元素、营养盐对浮游植物生长影响;②浮游植物的扩散效应;③浮游生物间由于生存竞争而产生的进化效应;④浮游植物之间的竞争(如上文所提到的化感作用)。

此外,数值模拟所呈现的是有限时间内的生物动态变化。在计算机计算能力强时,定性的稳定性分析在实践中可能不能起很大作用,但在计算机计算能力一般的情况下,通过某些参数的变化,便可从宏观上对生态系统的变化做到预测,即可“窥一斑而知全貌”。举例来说,在图 5 条件下,若能计算定理 2 中的几个参数,证明正平衡点稳定,则可以断言图像在单位时间 500 后走势依旧水平的;再比如说,在图 7 条件下,若能计算  $\sigma(r_*) < 0$ ,则可以断言图像在单位时间 500 后是周期性重复的。这减少了很多计算。

## 附录 A

### 0-1 变量 $J_{**}$

#### 1 离散

$$J_{2c} = \begin{cases} 1, & c = 19 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

$$J_{3c} = \begin{cases} 1, & c = 25 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

$$J_{2l} = \begin{cases} 1, & l = 0.3 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

下面将它们做连续化处理。为了使处理后不改变原来模型,在原来各点处取值应不变。这里选择

了最简单的线性化。

## 2 连续

$$J_{2c} = \begin{cases} \frac{1}{9}(c-10), & 10 \leq c \leq 19 \\ -\frac{1}{4}(c-23), & 19 \leq c \leq 23 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

$$J_{3c} = \begin{cases} \frac{1}{4}(c-21), & 21 \leq c \leq 25 \\ -\frac{1}{9}(c-34), & 25 \leq c \leq 34 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

$$J_{2l} = \begin{cases} \frac{10}{3}l, & 0 \leq l \leq 0.3 \\ -\frac{10}{17}(l-2), & 0.3 \leq l \leq 2 \\ 0, & \text{其他} \end{cases}$$

## 附录 B

### 分支周期解稳定性

下面研究分支周期解稳定性。

首先,做变换  $\bar{x} = P - P_*$ ,  $\bar{y} = Z - Z_*$ . 于是模型

(1)变为:

$$\begin{cases} \frac{d\bar{x}}{dt} = r(\bar{x} + P_*) \left( 1 - \frac{\bar{x} + P_*}{K} \right) - \alpha f(\bar{y} + Z_*) \\ \frac{d\bar{y}}{dt} = \beta f(\bar{y} + Z_*) - (\mu + \theta g)(\bar{y} + Z_*) \end{cases}$$

将其写成:

$$\begin{pmatrix} \dot{\bar{x}} \\ \dot{\bar{y}} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} h_1(\bar{x}, \bar{y}, r) \\ h_2(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix} \quad (8)$$

这里

$$h_1(\bar{x}, \bar{y}, r) = -\frac{r}{K}\bar{x}^2 + \frac{\alpha\gamma\xi}{(\gamma + \bar{x} + P_*)^4} + O(|(\bar{x}, \bar{y})|^4)$$

其中

$$\begin{aligned} \xi &= \bar{x}^2(\gamma Z_* + 2\bar{y} + 2\bar{y}P_* + Z_*P_*) + \\ &\bar{x}\bar{y}(2\gamma - \gamma^2 + 2P_* + P_*^2) \\ h_2(\bar{x}, \bar{y}) &= \left( \frac{\theta c_1}{(1 + \bar{x} + P_*)^2} - \frac{2\beta\gamma}{(\gamma + \bar{x} + P_*)^3} \right) (\bar{y} + \\ &\frac{1}{2}Z_*)\bar{x}^2 + \left( \frac{\beta\gamma}{(\gamma + \bar{x} + P_*)^2} - \frac{\theta c_1}{1 + \bar{x} + P_*} \right) \bar{x}\bar{y} + \\ &\frac{1}{6} \left( \frac{6\beta\gamma}{(\gamma + \bar{x} + P_*)^4} - \frac{2\theta c_1}{(1 + \bar{x} + P_*)^3} \right) (\bar{y} + Z_*)\bar{x}^3 + \end{aligned}$$

$$O(|(\bar{x}, \bar{y})|^4)$$

令

$$B = \begin{pmatrix} -b_{11} & 0 \\ a_{11} & -\omega \end{pmatrix}, r = r_*, \omega = \sqrt{\text{Det}(J)}$$

做变换

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = B \begin{pmatrix} \bar{x} \\ \bar{y} \end{pmatrix}$$

则式(8)变为:

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} H_1(u, v, r) \\ H_2(u, v, r) \end{pmatrix}$$

这里

$$H_1(u, v, r) = -\frac{1}{b_{11}}h_1(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v, r)$$

$$H_2(u, v, r) = -\frac{a_{11}}{\omega b_{11}}h_1(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v, r) -$$

$$\frac{1}{\omega}h_2(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v)$$

其中

$$\begin{aligned} h_1(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v, r) &= \\ &-\frac{r}{K}b_{11}^2u^2 + \frac{\alpha\gamma\xi_0}{(\gamma - b_{11}u + P_*)^4} + \\ &O(|(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v)|^4) \\ \xi_0 &= (-b_{11}u)^2(\gamma Z_* + 2(a_{11}u - \omega v) + \\ &2(a_{11}u - \omega v)P_* + Z_*P_*) + \\ &(-b_{11}u)(a_{11}u - \omega v)(2\gamma - \gamma^2 + 2P_* + P_*^2) \\ h_2(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v) &= \\ \xi_1 &\left( a_{11}u - \omega v + \frac{1}{2}Z_* \right) (-b_{11}u)^2 + \\ \xi_2 &(-b_{11}u)(a_{11}u - \omega v) + \\ \frac{1}{6}\xi_3 &(a_{11}u - \omega v + Z_*)(-b_{11}u)^3 + \\ &(|(-b_{11}u, a_{11}u - \omega v)|^4) \\ \xi_1 &= \frac{\theta c_1}{(-b_{11}u + P_* + 1)^2} - \frac{2\beta\gamma}{(-b_{11}u + P_* + \gamma)^3} \\ \xi_2 &= \frac{\theta c_1}{-b_{11}u + P_* + 1} + \frac{\beta\gamma}{(-b_{11}u + P_* + \gamma)^2} \\ \xi_3 &= -\frac{2\theta c_1}{(-b_{11}u + P_* + 1)^3} + \frac{6\beta\gamma}{(-b_{11}u + P_* + \gamma)^4} \end{aligned}$$

将式(8)改写成极坐标形式

$$\begin{cases} \dot{\rho} = \alpha(r)\rho + \sigma(r)\rho^3 + O(|\rho|^4) \\ \dot{\varphi} = \omega(r) + c(r)\rho^2 + O(|\rho|^4) \end{cases} \quad (9)$$

通过式(9)在  $r = r_*$  处的泰勒展开式,得到

$$\left. \begin{aligned} \dot{\rho} &= \alpha'(r_*) (r - r_*) \rho + \sigma(r_*) \rho^3 + O(|\rho|^4) \\ \dot{\phi} &= \omega(r_*) + \omega'(r_*) (r - r_*) + c(r_*) \rho^2 + O(|\rho|^4) \end{aligned} \right\} \quad (10)$$

最后,对于模型(1),由正平衡点分支出来的分支周期解的稳定性是 $\sigma(r_*)$ 符号决定的。

## 参考文献:

- [1] CHATTOPADHAYAY J, SARKAR R R, MANDALS. Toxinproducing Plankton May Act as a Biological Control for Planktonic Blooms-field Study and Mathematical Modelling[J]. Journal of Theoretical Biology, 2002, 215(3):333.
- [2] MUKHOPADHYAY B, BHATTACHARYYA R. Modeling Phytoplankton Allelopathy in a Nutrient-plankton Model with Spatial Heterogeneity. Ecological Modelling, 2006, 198:163.
- [3] 郭玉洁. 大连湾赤潮生物—赤潮异弯藻[J]. 海洋与湖沼, 1994(2):211.  
GUO Y. Studies on Heterosigma Akashiwo (HADA) HADA in the Dalian Bight, Liaoning, China[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994(2):211.
- [4] 高丽洁, 陈萍, 高俊海. 赤潮异弯藻研究进展[J]. 科技资讯, 2010(30):225.  
GAO L, CHEN P, GAO J. Advances in Studies of Heterosigma Alga[J]. Science & Technology Information, 2010(30):225.
- [5] 姬南京, 张珍珍, 黄金旺, 等. 有害赤潮藻赤潮异弯藻 Heterosigma akashiwo 研究进展[J]. 海洋科学, 2021, 45(2):127.  
JI N, ZHANG Z, HUANG J, et al. Recent Progress in the Research on Harmful Alga Heterosigma Akashiwo (Raphidophyceae)[J]. Marine Sciences, 2021, 45(2):127.
- [6] 王年斌, 周遵春, 马志强, 等. 大连湾赤潮异弯藻赤潮的多元分析[J]. 海洋学报: 中文版, 2006, 28(3):151.  
WANG N, ZHOU Z, MA Z, et al. Analysis on Multivariate Statistics for Heterosigma Akashiwo Blooming in Dalian Bay[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2006, 28(3):151.
- [7] KOK J, YEO D, LEONG S. Growth and Physiological Responses of a Tropical Toxic Marine Microalga Heterosigma Akashiwo (Heterokontophyta: Raphidophyceae) from Singapore Waters to Varying Nitrogen Sources and Light Conditions[J]. Ocean Science Journal, 2015, 50(3):491.
- [8] 颜天, 周名江, 傅萌, 等. 赤潮异弯藻毒性及毒性来源的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 2003, 34(1):50.  
YAN T, ZHOU M, FU M, et al. The Preliminary Study on Toxicity of Heterosigma Akashiwo and the Toxicity Source[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2003, 34(1):50.
- [9] 颜天, 周名江, 钱培元. 赤潮异弯藻 Heterosigma akashiwo 的生长特性[J]. 海洋与湖沼, 2002, 33(2):209.  
YAN T, ZHOU M, QIAN P. Growth of Fish-killing Red Tide Species Raphidophyte Heterosigma Akashiwo[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2002, 33(2):209.
- [10] MARTINEZ R, ORIVE E, LAZA-MARTINEZ A, et al. Growth Response of Six Strains of Heterosigma Akashiwo to Varying Temperature, Salinity and Irradiance Conditions[J]. Journal of Plankton Research, 2010, 32(4):529.
- [11] 刘青, 王仁锋, 王碧雪, 等. 光照强度和光照周期对赤潮异弯藻生长的影响[J]. 海洋环境科学, 2013, 32(1):43.  
LIU Q, WANG R F, WANG B X, et al. Effects of Photoperiod and Irradiance on Growth of Heterosigma Akashiwo[J]. Marine Environmental Science, 2013(1):43.
- [12] ZYKOV L, SLEPOKUROV V, 刘澧津. 鱼类自然死亡率的计算方程(以 ENDYR 湖高白鲑为例)[J]. 河北水产科技, 1982(6):28.  
ZYKOV L, SLEPOKUROV V, LIU F. Equation for Calculating Natural Mortality of Fish[J]. Aquatic Science and Technology in Hebei, 1982(6):28.
- [13] HOENIG J. Empirical Use of Longevity Data to Estimate Mortality Rates[J]. U. S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin, 1983, 81:898.
- [14] 谭烨辉, 黄良民, 尹健强. 南沙群岛海区浮游动物次级生产力及转换效率估算[J]. 热带海洋学报, 2003(6):29.  
TAN Y, HUANG L, YIN J. Estimations of Secondary Zooplankton Productivity and Transformation Efficiency in Nansha Islands Sea Area[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2003(6):29.
- [15] 刘育莎. 福建三沙湾, 兴化湾饵料浮游动物主要生态特征及次级产量的初步估算[D]. 厦门: 厦门大学, 2009.
- [16] HAQUE S, ONOUE Y. Effects of Salinity on Growth and

- Toxin Production of a Noxious Phytoflagellate, *Heterosigma Akashiwo* (Raphidophyceae) [J]. *Botanica Marina-BOT MAR*, 2002, 45:356.
- [17] ONO K, KHAN S, ONOUE Y. Effects of Temperature and Light Intensity on the Growth and Toxicity of *Heterosigma Akashiwo* (Raphidophyceae) [J]. *Aquaculture Research*, 2000, 31(5):427.
- [18] 宋娴丽, 孙耀, 张前前, 等. 赤潮异弯藻对牙鲆早期发育的影响[J]. *海洋水产研究*, 2005, 26(2):26.
- SONG X, SUN Y, ZHANG Q, et al. The Effects of *Heterosigma Akashiwo* on the Early Development of Left eye Eflounder (*Paralichthys Olivaceus*) [J]. *Marine Fisheries Research*, 2005, 26(2):26.
- [19] 周成旭, 骆其均, 马斌, 等. 赤潮异弯藻对黑鲷仔鱼的毒性研究[J]. *海洋环境科学*, 2008, 27(6):599.
- ZHOU C, LUO Q, MA B, et al. Study on Toxicities of *Heterosigma Akashiwo* on *Sparus Macrocephalus Juveni* [J]. *Marine Environment Science*, 2008, 27(6): 599.
- [20] 王燕, 宋洪军, 李艳, 等. 温度对赤潮异弯藻生长速率及细胞体积和生化组成影响的研究[J]. *中国海洋大学学报: 自然科学版*, 2015(1):41.
- WANG Y, SONG H, LI Y, et al. Effect of Temperature on the Growth Rate, Cellvolume and Biochemical Composition of *Heterosigma Akashiwo* Hada: An Experimental Study[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2015(1): 41.
- [21] 李萌, 常笑源. 斑块环境下具 Allee 效应的捕食者-食饵模型[J]. *哈尔滨理工大学学报*, 2023-06-03.
- LI M, CHANG X. A Predator-prey Model with Allee Effect in Patch Environment[J]. *Journal of Harbin University of Science and Technology*, 2023-06-03.
- [22] 毕卉, 刘磊. DFR 法与 DG 法解抛物方程和对流扩散方程等价性[J]. *哈尔滨理工大学学报*, 2022, 27(6):152.
- BI H, LIU L. A Predator-prey Model with Allee Effect in Patch Environment[J]. *Journal of Harbin University of Science and Technology*, 2022, 27(6):152.

(编辑:温泽宇)