

一类具有产毒浮游植物的扩散浮游生物模型的全局动力学行为

姜坤丽¹, 许超群², 原三领¹

(1. 上海理工大学 理学院, 上海 200093; 2. 江苏大学 理学院, 镇江 212013)

摘要: 考虑了一类浮游植物能够释放毒素的扩散浮游生物模型. 对没有空间扩散的情形, 得到了模型正平衡点的存在唯一性条件, 且在此条件下证明了正平衡点是全局渐近稳定的; 对具有空间扩散的情形, 得到了相应模型的持久性条件, 并通过构造 Lyapunov 函数得到了模型正平衡点全局渐近稳定的一个充分条件. 最后通过数值模拟验证了所得结果的正确性.

关键词: 毒素释放; 扩散; 浮游生物模型; 全局动力学

中图分类号: O 29 **文献标志码:** A

Global Dynamics of a Diffusive Plankton Model with Toxin-Producing Phytoplankton

JIANG Kunli¹, XU Chaoqun², YUAN Sanling¹

(1. College of Science, University of Shanghai for Science and Technology, Shanghai 200093, China;
2. College of Science, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China)

Abstract: A diffusive plankton model with toxin-producing phytoplankton was considered. For the model without diffusion, the existence and uniqueness of the positive equilibrium point were obtained. Furthermore, it was proved that the equilibrium point is globally asymptotically stable. For the model with spatial diffusion, the condition ensuring the persistence of the corresponding model was obtained. By constructing Lyapunov function, a sufficient condition of the global stability of the positive equilibrium was proved. Numerical simulations were presented to verify the theoretical results.

Keywords: toxic liberation; diffusion; plankton model; global dynamics

收稿日期: 2017-07-31

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(11671260); 上海市一流学科建设资助项目(XTKX2012); 沪江基金资助项目(B14005)

第一作者: 姜坤丽(1991-), 女, 硕士研究生. 研究方向: 生物数学. E-mail: 986679807@qq.com

通信作者: 原三领(1966-), 男, 教授. 研究方向: 生物数学. E-mail: sanling@usst.edu.cn

1 问题的提出

近年来,淡水湖泊中蓝藻水华现象的频发不但影响了自然生态环境和淡水渔业生产,还严重威胁着人类的身体健康. Duan 等^[1]中指出,太湖(中国第三大淡水湖)蓝藻的爆发时间一般为春夏两季,爆发区域由北部向南部扩散,并且蓝藻爆发的持续时间和波及区域正逐年增加. 对蓝藻爆发的形成机制、演化规律及控制策略等方面的研究引起了众多学者的关注^[2-4].

在浮游生物系统中, *Prorocentrum*, *Coolia monotis*, *Gymnodinium breve* 等多种藻类会释放毒素至周围水体中,从而引起其他生物物种死亡率的增加. 浮游植物释放的毒素在浮游植物与浮游动物相互作用过程中扮演着重要角色^[5]. 文献[6-8]利用动力学建模的方法讨论了毒素释放对浮游生物系统演化和蓝藻爆发的影响. Pal 等^[6]研究了一类浮游生物模型,发现浓度较大的毒素可以抑制浮游植物和浮游动物种群浓度的振荡行为,从而对浮游生物系统具有稳定化作用.

Chattopadhyay 等^[5]提出了浮游植物释放毒素的浮游生物模型

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - f(P)Z \\ \frac{dZ}{dt} = cf(P)Z - \mu Z - g(P)Z \end{cases} \quad (1)$$

式中: $P = P(t)$ 和 $Z = Z(t)$ 分别为 t 时刻浮游植物种群和浮游动物种群的浓度; r 和 K 分别为浮游植物种群的内在增长率和环境容纳量; $f(P)$ 为浮游动物对浮游植物的捕食函数; c 为生物量的转化系数; μ 为浮游动物种群的自然死亡率; $g(P)$ 为浮游植物种群的毒素释放函数.

如果在模型(1)中选取 $f(P) = \alpha P$, $g(P) = \theta P/(\gamma + P)$, 并考虑浮游动物种群存在密度制约,可以得到模型

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \alpha PZ \\ \frac{dZ}{dt} = \beta PZ - \mu Z - \eta Z^2 - \frac{\theta PZ}{\gamma + P} \end{cases} \quad (2)$$

式中: θ 为毒素释放率; α 为浮游动物对浮游植物种群的捕食率; β 为摄食率, $\beta = c\alpha$; η 为密度制约系数.

基于模型(2),进一步考虑浮游生物种群在某一自封闭的空间中扩散,可以得到具有 Neumann 边界条件的扩散模型

$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} = d_1 \Delta P + rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \alpha PZ, & x \in \Omega \\ \frac{\partial Z}{\partial t} = d_2 \Delta Z + \beta PZ - \mu Z - \eta Z^2 - \frac{\theta PZ}{\gamma + P}, & x \in \Omega \\ \frac{\partial P}{\partial \nu} = \frac{\partial Z}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (3)$$

式中: $P = P(x, t)$, $Z = Z(x, t)$; Ω 为具有光滑边界 $\partial\Omega$ 的有界区域; ν 为 $\partial\Omega$ 的外法向单位向量; d_1 和 d_2 分别为 2 个种群的扩散系数; 假设上述模型中所有参数均为正常数.

首先分析常微分方程模型(2)的全局动力学行为,再讨论反应扩散模型(3)的全局动力学行为,重在揭示空间扩散对系统动力学的影响,并通过数值模拟验证所得结果的正确性.

2 模型(2)的全局动力学行为

定义集合

$$\Gamma = \left\{ (P, Z) \in \mathbb{R}^2 \mid 0 \leq P \leq K, 0 \leq Z \leq \frac{\beta K}{\eta} \right\}$$

易知 Γ 为模型(2)的正向不变集. 对于任意的参数,模型(2)总存在零平衡点 $E_0(0, 0)$ 和边界平衡点 $E_1(K, 0)$. 另外,当且仅当 $P^* < K$ 时,模型(2)存在唯一的正平衡点 $E^*(P^*, Z^*)$, 其中, P^* 为如下方程的唯一正根:

$$\begin{aligned} & \left(\beta + \frac{r\eta}{\alpha K} \right) P^2 + \left[\gamma \left(\beta + \frac{r\eta}{\alpha K} \right) - \left(\mu + \frac{r\eta}{\alpha} \right) - \theta \right] P - \gamma \left(\mu + \frac{r\eta}{\alpha} \right) = 0 \\ & Z^* = \frac{r}{\alpha} \left(1 - \frac{P^*}{K} \right) \end{aligned} \quad (4)$$

记

$$f_1(P, Z) = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \alpha PZ$$

$$f_2(P, Z) = \beta PZ - \mu Z - \eta Z^2 - \frac{\theta PZ}{\gamma + P}$$

模型(2)平衡点的稳定性可以由如下 Jacobin 矩阵的特征值决定:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial P} & \frac{\partial f_1}{\partial Z} \\ \frac{\partial f_2}{\partial P} & \frac{\partial f_2}{\partial Z} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} r - \frac{2rP}{K} - \alpha Z & -\alpha P \\ \beta Z - \frac{\theta \gamma Z}{(\gamma + P)^2} & \beta P - \mu - 2\eta Z - \frac{\theta P}{\gamma + P} \end{bmatrix}$$

对于零平衡点 $E_0(0, 0)$,

$$J|_{E_0} = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}$$

其特征值为 r 和 $-\mu$. 所以, E_0 为鞍点.

对于边界平衡点 $E_1(K, 0)$,

$$J|_{E_1} = \begin{pmatrix} -r & -\alpha K \\ 0 & \beta K - \mu - \frac{\theta K}{\gamma + K} \end{pmatrix}$$

其特征值为 $-r$ 和 $\beta K - \mu - \frac{\theta K}{\gamma + K}$. 注意到

$$P^* < K \Leftrightarrow \beta K - \mu - \frac{\theta K}{\gamma + K} > 0$$

$$P^* > K \Leftrightarrow \beta K - \mu - \frac{\theta K}{\gamma + K} < 0$$

所以, 当 $P^* < K$ 时, E_1 为鞍点; 当 $P^* > K$ 时, E_1 为稳定的结点.

当 $P^* < K$ 时, 对于正平衡点 $E^*(P^*, Z^*)$,

$$J|_{E^*} = \begin{pmatrix} -\frac{r}{K}P^* & -\alpha P^* \\ \beta Z^* - \frac{\theta \gamma Z^*}{(\gamma + P^*)^2} & -\eta Z^* \end{pmatrix}$$

由

$$\beta - \frac{\theta \gamma}{(\gamma + P^*)^2} > \beta - \frac{\theta}{\gamma + P^*} = \frac{\mu + \eta Z^*}{P^*} > 0$$

可得 $\text{Trac}(J|_{E^*}) < 0, \text{Det}(J|_{E^*}) > 0$. 所以, E^* 局部渐近稳定. 另外, 构造 Dulac 函数

$$H(P, Z) = \frac{1}{PZ}, P > 0, Z > 0$$

计算可得

$$\frac{\partial(f_1 H)}{\partial P} + \frac{\partial(f_2 H)}{\partial Z} = -\frac{r}{KZ} - \frac{\eta}{P} < 0$$

所以, 由 Bendixson-Dulac 准则可知模型(2)在 $\mathbf{R}_+^2$ 内不存在周期解, 故 E^* 在 $\mathbf{R}_+^2$ 内全局渐近稳定.

综上所述, 可得定理 1.

定理 1 对于模型(2), 零平衡点 $E_0(0, 0)$ 总存在, 且为不稳定的鞍点; 当 $P^* > K$ 时, 模型不存在正平衡点, 边界平衡点 $E_1(K, 0)$ 全局渐近稳定; 当 $P^* < K$ 时, 边界平衡点 $E_1(K, 0)$ 不稳定, 模型存在唯一的正平衡点 $E^*(P^*, Z^*)$ 且为全局渐近稳定.

3 模型(3)的全局动力学行为

3.1 持久性

由方程(3)可知, $P = P(x, t)$ 满足

$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} - d_1 \Delta P \leq rP \left(1 - \frac{P}{K}\right), & x \in \Omega \\ \frac{\partial P}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega \end{cases}$$

结合文献[9]中的引理 2.1 和比较原理^[10], 可得

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \max_{x \in \bar{\Omega}} P(x, t) \leq K \triangleq \bar{P}$$

同理, 当 t 充分大时, $Z = Z(x, t)$ 满足

$$\begin{cases} \frac{\partial Z}{\partial t} - d_2 \Delta Z \leq Z(\beta K - \eta Z), & x \in \Omega \\ \frac{\partial Z}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega \end{cases}$$

即

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \max_{x \in \bar{\Omega}} Z(x, t) \leq \frac{\beta K}{\eta} \triangleq \bar{Z}$$

另外, 当 t 充分大时, $P = P(x, t)$ 满足

$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} - d_1 \Delta P \geq P \left(r - \alpha \bar{Z} - \frac{P}{K}\right), & x \in \Omega \\ \frac{\partial P}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega \end{cases}$$

结合比较原理, 可得

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \min_{x \in \bar{\Omega}} P(x, t) \geq K(r - \alpha \bar{Z}) \triangleq \underline{P}$$

类似地, 当 t 充分大时, $Z = Z(x, t)$ 满足

$$\begin{cases} \frac{\partial Z}{\partial t} - d_2 \Delta Z \geq Z \left(\beta \bar{P} - \mu - \frac{\theta \bar{P}}{\gamma + \bar{P}} - \eta Z\right), & x \in \Omega \\ \frac{\partial Z}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial \Omega \end{cases}$$

即

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \min_{x \in \bar{\Omega}} Z(x, t) \geq \frac{\beta \bar{P} - \mu}{\eta} - \frac{\theta \bar{P}}{\eta(\gamma + \bar{P})} \triangleq \underline{Z}$$

综上所述, 可得定理 2.

定理 2 如果 $\min \{r - \alpha \bar{Z}, (\beta \bar{P} - \mu)(\gamma + \bar{P}) - \theta \bar{P}\} > 0$, 则模型(3)是持久的.

3.2 正平衡点 E^* 的稳定性

模型(3)的正平衡点 E^* 的局部稳定性可以由如下的 Jacobin 矩阵的特征值决定:

$$J_{k^2} = J|_{E^*} + \begin{pmatrix} -d_1 k^2 & 0 \\ 0 & -d_2 k^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{r}{K}P^* - d_1 k^2 & -\alpha P^* \\ \beta Z^* - \frac{\theta \gamma Z^*}{(\gamma + P^*)^2} & -\eta Z^* - d_2 k^2 \end{pmatrix}$$

式中, k^2 表示波数.

显然, 当 $P^* < K$ 时,

$$\text{Trac}(J_{k^2}) = \text{Trac}(J|_{E^*}) - (d_1 + d_2)k^2 < 0$$

$$\text{Det}(J_{k^2}) = d_1 d_2 k^4 + \left(d_1 \eta Z^* + d_2 \frac{r}{K} P^* \right) k^2 +$$

$$\text{Det}(J|_{E^*}) > 0$$

综上所述,可得定理 3.

定理 3 当 $P^* < K$ 时,模型(3)的正平衡点 E^* 局部渐近稳定.

比较定理 2 和定理 3 可以发现,扩散因素的存在不会改变 E^* 的稳定性,即模型(3)不会出现 Turing 斑图.

为了证明模型(3)的正常稳态 E^* 的全局稳定性,构造如下 Lyapunov 函数:

$$V(P, Z) = \int_{\Omega} \left[\frac{\beta}{\alpha} \left(P - P^* - P^* \ln \frac{P}{P^*} \right) + \left(Z - Z^* - Z^* \ln \frac{Z}{Z^*} \right) \right] dx$$

则

$$\frac{dV}{dt} = V_P P_t + V_Z Z_t \triangleq I_1 + I_2$$

其中

$$\begin{aligned} I_1 &= \frac{\beta}{\alpha} \int_{\Omega} \left(1 - \frac{P^*}{P} \right) d_1 \Delta P dx + \\ &\quad \int_{\Omega} \left(1 - \frac{Z^*}{Z} \right) d_2 \Delta Z dx \\ I_2 &= \frac{\beta}{\alpha} \int_{\Omega} \left(1 - \frac{P^*}{P} \right) f_1(P, Z) dx + \\ &\quad \int_{\Omega} \left(1 - \frac{Z^*}{Z} \right) f_2(P, Z) dx \end{aligned}$$

由格林公式可得

$$\begin{aligned} I_1 &= \frac{\beta d_1}{\alpha} \int_{\Omega} \Delta P dx - \frac{\beta d_1 P^*}{\alpha} \int_{\Omega} \frac{1}{P} \Delta P dx + \\ &\quad d_2 \int_{\Omega} \Delta Z dx - d_2 Z^* \int_{\Omega} \frac{1}{Z} \Delta Z dx = \\ &\quad \frac{\beta d_1 P^*}{\alpha} \int_{\Omega} \nabla \left(\frac{1}{P} \right) \nabla P dx + d_2 Z^* \int_{\Omega} \nabla \left(\frac{1}{Z} \right) \nabla Z dx = \\ &\quad - \frac{\beta d_1 P^*}{\alpha} \int_{\Omega} \frac{|\nabla P|^2}{P^2} dx - d_2 Z^* \int_{\Omega} \frac{|\nabla Z|^2}{Z^2} dx \leq 0 \end{aligned}$$

另外,

$$\begin{aligned} I_2 &= \frac{\beta}{\alpha} \int_{\Omega} (P - P^*) \left(\frac{r}{K} P^* + \alpha Z^* - \frac{r}{K} P - \alpha Z \right) dx + \\ &\quad \int_{\Omega} (Z - Z^*) \left(\beta P - \eta Z - \frac{\theta P}{\gamma + P} - \beta P^* + \eta Z^* + \frac{\theta P^*}{\gamma + P^*} \right) dx = - \frac{r\beta}{K\alpha} \int_{\Omega} (P - P^*)^2 dx - \\ &\quad \eta \int_{\Omega} (Z - Z^*)^2 dx + \theta \gamma \int_{\Omega} \frac{(P^* - P)(Z - Z^*)}{(\gamma + P^*)(\gamma + P)} dx \leq \\ &\quad - \left[\frac{r\beta}{K\alpha} - \frac{\theta}{2(\gamma + P^*)} \right] \int_{\Omega} (P - P^*)^2 dx - \\ &\quad \left[\eta - \frac{\theta}{2(\gamma + P^*)} \right] \int_{\Omega} (Z - Z^*)^2 dx \end{aligned}$$

显然,当

$$\frac{\theta}{2(\gamma + P^*)} < \min \left\{ \frac{r\beta}{K\alpha}, \eta \right\} \quad (5)$$

$dV/dt \leq 0$, 当且仅当 $(P, Z) \equiv (P^*, Z^*)$ 时等号成立.

综上所述,可得定理 4.

定理 4 当 $P^* < K$ 且式(5)成立时,模型(3)的正平衡点 E^* 是全局渐近稳定的.

4 仿真与讨论

从已有的调查实验和理论研究发现,浮游植物释放的毒素对浮游生物系统演化具有重要影响.本文首先分析了一类具有毒素释放的浮游生物模型的全局动力学行为.对于不考虑空间扩散的情形,证明了当 $P^* > K$ 时,正平衡点不存在,边界平衡点 $E_1(K, 0)$ 全局渐近稳定;当 $P^* < K$ 时,边界平衡点 $E_1(K, 0)$ 不稳定,正平衡点 $E^*(P^*, Z^*)$ 全局渐近稳定.进一步考虑空间扩散因素,构建了一类具有 Neumann 边界条件的扩散浮游生物模型,并讨论了扩散模型的持久性和正平衡态的全局渐近稳定性.当 $P^* < K$ 时,模型(3)的正平衡态 E^* 局部渐近稳定;当 $P^* < K$ 且满足条件式(5)时,正平衡态 E^* 全局渐近稳定.

由方程(4)可知, P^* 关于参数 θ 单调递增.当浮游植物种群的毒素释放率 θ 增大时, P^* 会随之增大,并且会超过浮游植物种群的环境容纳量 K , 此时,浮游动物种群将趋于绝灭.所以,浮游植物释放的毒素不利于浮游生物系统的持久性.另外,由定理 4 可知,模型(3)不会出现 Turing 斑图,即扩散因素的存在不会改变浮游生物系统的稳定性.

为了验证所得的理论结果,选取与文献[11]中相同的参数进行数值模拟.取定 $r=1.5, K=17, \alpha=0.063, \beta=0.0387, \mu=0.035, \eta=0.09, \theta=0.1, \gamma=1.5$, 计算可得 $P^*=13.7665 < K, Z^*=4.5288$. 由定理 2 可知,模型(2)的正平衡点 $E^*(13.7665, 4.5288)$ 全局渐近稳定.仿真结果如图 1 所示.

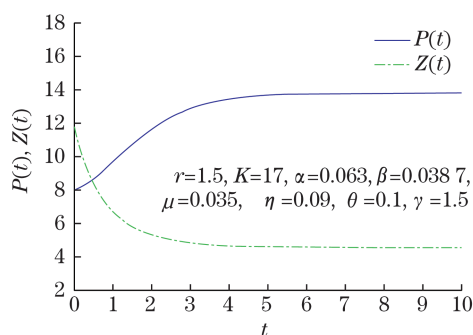


图 1 模型(2)的解曲线

Fig.1 Solution curve of the model (2)

对于模型(3),取 $\Omega = (0, 5\pi)$, $d_1 = 0.01$, $d_2 = 0.05$,其他参数取值同上,可以验证

$$\frac{\theta}{2(\gamma + P^*)} = 0.0033 < 0.0542 = \min\left\{\frac{r\beta}{K\alpha}, \eta\right\}$$

由定理3可知,模型(3)的正平衡点 $E^* (13.7665, 4.5288)$ 是全局渐近稳定的. 仿真结果如图2所示.

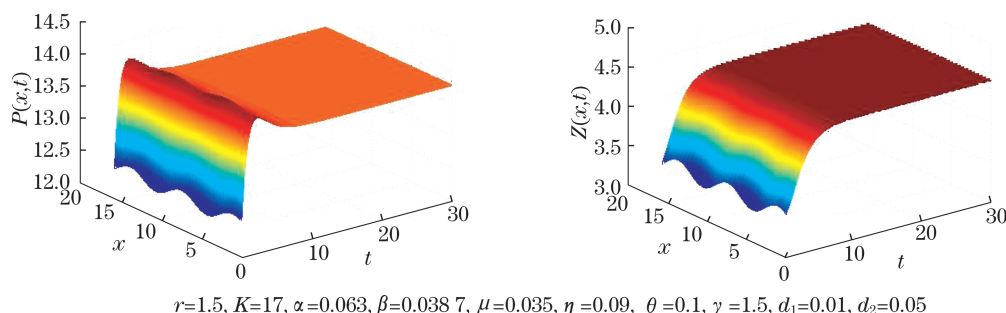


图2 模型(3)的解曲面

Fig.2 Solution surface of the model (3)

参考文献:

- [1] DUAN H T, MA R H, XU X F, et al. Two-decade reconstruction of algal blooms in China's Lake Taihu [J]. Environmental Science & Technology, 2009, 43 (10): 3522 - 3528.
- [2] GUO L. Doing battle with the green monster of Taihu Lake [J]. Science, 2007, 317 (5842): 1166.
- [3] 王成林. 太湖蓝藻水华及藻源性“湖泛”形成机制的气象因素研究[D]. 南京: 南京大学, 2010.
- [4] CHEN M, FAN M, LIU R, et al. The dynamics of temperature and light on the growth of phytoplankton [J]. Journal of Theoretical Biology, 2015, 385 (2): 8 - 19.
- [5] CHATTOPADHYAY J, SARKAR R R, MANDAL S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms-field study and mathematical modelling [J]. Journal of Theoretical Biology, 2002, 215 (3): 333 - 344.
- [6] PAL R, BASU D, BANERJEE M. Modelling of phytoplankton allelopathy with Monod-Haldane-type functional response—a mathematical study [J]. Biosystems, 2009, 95 (3): 243 - 253.
- [7] LI J, SONG Y Z, WAN H, et al. Dynamical analysis of a toxin-producing phytoplankton-zooplankton model with refuge [J]. Mathematical Biosciences and Engineering, 2017, 14 (2): 529 - 557.
- [8] BANERJEE M, VENTURINO E. A phytoplankton-toxic phytoplankton-zooplankton model [J]. Ecological Complexity, 2011, 8 (3): 239 - 248.
- [9] SHI H B, LI W T, LIN G. Positive steady states of a diffusive predator-prey system with modified Holling-Tanner functional response [J]. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2010, 11 (5): 3711 - 3721.
- [10] 叶其孝, 李正元. 反应扩散方程引论[M]. 北京: 科学出版社, 1990.
- [11] CHATTOPADHYAY J, VENTURINO E, CHATTERJEE S. Aggregation of toxin-producing phytoplankton acts as a defence mechanism—a model-based study [J]. Mathematical and Computer Modelling of Dynamical Systems, 2013, 19 (2): 159 - 174.

(编辑: 石 瑛)