

具有避难所的Holling-Tanner捕食者-食饵扩散模型的稳定性与Hopf分支分析

肖雪, 张丽娜

西北师范大学, 数学与统计学院, 甘肃 兰州

收稿日期: 2023年12月4日; 录用日期: 2023年12月13日; 发布日期: 2024年1月29日

摘要

本文研究一类具有避难所的Holling-Tanner型捕食者-食饵模型。首先分析了常微分系统下平衡点的稳定性, 然后通过分析扩散模型平衡点的特征方程, 讨论正平衡点的局部稳定性以及Hopf分支存在的条件。结果表明: 避难所会导致Hopf分支产生, 产生空间齐次周期解, 扩散的加入会创造新的Hopf分支点, 产生空间非齐次周期解。这说明设立适当的食饵避难所有助于物种共存。

关键词

Holling-Tanner 捕食者-食饵模型, 避难所, 扩散, Hopf 分支

Stability and Hopf Bifurcation Analysis on a Diffusion Holling-Tanner Predator-Prey Model with Prey Refuge

Xue Xiao, Lina Zhang

College of Mathematics and Statistics, Northwest Normal University, Lanzhou Gansu

Received: Dec. 4th, 2023; accepted: Dec. 13th, 2023; published: Jan. 29th, 2024

Abstract

In this paper, a Holling-Tanner predator-prey model with diffusion and prey refuge is considered. Firstly, the stability of the equilibrium points under the ordinary differential system is analyzed. Secondly, the local stability of the positive equilibrium point and the conditions for the existence of the Hopf branch are discussed by analyzing the characteristic equations of the equilibrium point of the diffusion model. The results show that the refuge will lead to the Hopf bifurcation and produce the spatial homogeneous periodic solution, and the addition of diffusion will create new Hopf bifurcation points and produce the spatial non-homogeneous periodic solution. This indicates that the establishment of appropriate prey refuge will be conducive to the coexistence of species.

Keywords

Holling-Tanner Predator-Prey Model, Prey Refuge, Diffusion, Hopf Bifurcation

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

自1964年,科学家Crombic将避难所效应引入捕食模型后 [1],避难所成为影响生态动力学的重要因素,具有避难所的捕食者-食饵模型得到了大量研究 [1-8]. 其中文献 [2] 指出,食饵避难所对平衡态的稳定性和不稳定性具有极大影响,并研究了系统极限环的唯一性和存在性.文献 [3]考虑了具有Holling-II型功能反应函数和食饵避难所的捕食者-食饵模型,通过分析其特征值,证明了Hopf分岔在正平衡点处的存在性.文献 [4]通过对具有一般捕食者和食饵避难所的Holling-Tanner模型复杂动力学和分支问题的分析,发现避难所可以引起一个稳定的,大振幅的极限环.特别地,文献 [5]给出了一类包含避难所的Holling-Tanner捕食模型

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = r_1 u \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{q(1-m)uv}{c+(1-m)u}, \\ \frac{dv}{dt} = r_2 v \left(1 - \frac{v}{\beta(1-m)u}\right), \end{cases} \quad (1.1)$$

其中 $u(t), v(t)$ 分别表示食饵和捕食种群在 t 时刻的密度, r_1, r_2 分别为食饵及捕食者的内禀增长率, K 表示食饵种群的环境容纳量, q 是捕食者的平均捕获率, c 表示半饱和系数, $m \in [0, 1)$ 表示食饵中受保护的比例. 参数 r_1, r_2, K, β, q, c 都是正常数.

为了便于后续展开讨论, 首先对系统(1.1)进行无量纲化, 令

$$u = \frac{q\beta K}{r_1} \bar{u}, \quad v = \frac{q\beta^2 K}{r_1} \bar{v}, \quad t = \frac{1}{q\beta} \bar{t}, \quad a = \frac{r_1}{q\beta}, \quad b = \frac{cr_1}{q\beta K}, \quad s = \frac{r_2}{q\beta},$$

并仍用 u, v, t 表示 $\bar{u}, \bar{v}, \bar{t}$, 则系统(1.1)变换为

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = au - u^2 - \frac{(1-m)uv}{b + (1-m)u}, \\ \frac{dv}{dt} = sv \left(1 - \frac{v}{(1-m)u} \right). \end{cases} \quad (1.2)$$

然而在自然界中, 物种并非孤立存在, 还会受到空间因素的影响. 我们用常微分方程组描述生态系统中生物种群的演变过程是基于种群密度在空间均匀分布的假设, 如果种群密度空间分布不均, 那么高密度区域的种群就会向自身低密度区域进行扩散, 由此产生了空间反应扩散系统. 本文在文献[5]的基础上研究空间扩散对模型(1.2)动力学行为的影响

$$\begin{cases} u_t = d_1 \Delta u + au - u^2 - \frac{(1-m)uv}{b + (1-m)u}, & (x, t) \in \Omega \times (0, \infty), \\ v_t = d_2 \Delta v + sv \left(1 - \frac{v}{(1-m)u} \right), & (x, t) \in \Omega \times (0, \infty), \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega \times (0, \infty), \\ u(x, 0) = u_0(x), \quad v(x, 0) = v_0(x), & x \in \Omega, \end{cases} \quad (1.3)$$

其中 Ω 为 \mathbf{R}^N 中具有光滑边界 $\partial\Omega$ 的有界开区域, ν 为边界 $\partial\Omega$ 上的单位外法向量, $\frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0$. $d_1, d_2 > 0$ 分别为食饵和捕食者的扩散系数, Neumann 边界条件表示种群在边界上没有迁移. $u_0(x) = u_0(x), v(x, 0) = v_0(x)$ 为非负光滑且不恒为零的函数.

本文主要讨论避难所和扩散的引入对系统(1.3)动力学行为的影响. §2对系统(1.2)平衡点的稳定性进行分析. §3对系统(1.3)唯一正平衡点的稳定性进行分析, 并证明空间齐次和空间非齐次周期解的存在性.

2. 常微分系统平衡点稳定性分析及Hopf分支

本节主要研究无扩散系统(1.2)非负平衡点的存在性和稳定性, 以及Hopf分支的存在性. 易见系统(1.2)有半平凡平衡点 $E_0(a, 0)$ 以及唯一的正平衡点 $E_*(u_*, v_*)$, 其中

$$u_* = \frac{a(1-m) - b - (1-m)^2 + \sqrt{[a(1-m) - b - (1-m)^2]^2 + 4ab(1-m)}}{2(1-m)},$$

$$v_* = (1-m)u_*.$$

经计算,系统(1.2)在 E_0 处的Jacobi 矩阵为

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} -a & -\frac{(1-m)a}{b+(1-m)a} \\ 0 & s \end{pmatrix}, \quad (2.1)$$

其特征方程 $(\lambda + a)(\lambda - s)$ 有两个异号实根,则 $-a$ 和 s 为(2.1)的两个特征值,故由奇点的分类得 E_0 是鞍点.

系统(1.2)在 E_* 处的Jacobi 矩阵为

$$J(E_*) = \begin{pmatrix} s_0 & d \\ s(1-m) & -s \end{pmatrix}, \quad (2.2)$$

其中

$$s_0 = \frac{u_*}{b + (1-m)u_*} [(a - 2u_*)(1-m) - b], d = -\frac{(1-m)u_*}{b + (1-m)u_*}.$$

则(2.2)对应的特征方程为

$$\lambda^2 - T(s)\lambda + D(s) = 0. \quad (2.3)$$

此时

$$\begin{aligned} T(s) &= s_0 - s, \\ D(s) &= -s[s_0 + d(1-m)] = \frac{su_*}{b+(1-m)u_*} \sqrt{[a(1-m) - b - (1-m)^2]^2 + 4ab(1-m)} > 0. \end{aligned} \quad (2.4)$$

则当 $s_0 < s$ 时, $T(s) < 0$,此时系统(1.2)在 E_* 处局部渐近稳定.当 $s = s_0$ 时, $T(s) = 0$,此时系统在 E_* 处产生Hopf分支周期解.综合以上分析,有下述定理成立.

定理2.1 对于常微分系统(1.2), 半平凡点 E_0 是鞍点; 当 $s_0 < s$ 时,唯一正平衡点 E_* 局部渐近稳定; 当 $s_0 = s$ 时,系统在 E_* 处产生Hopf分支周期解. 这里 $s_0 = \frac{u_*}{b+(1-m)u_*} [(a - 2u_*)(1-m) - b]$.

3. 反应扩散系统正平衡点的稳定性分析及Hopf分支

定义Sobolev空间

$$X := \{(u, v) \in H^2(0, \pi) \times H^2(0, \pi) | u_x(0, t) = u_x(\pi, t) = v_x(0, t) = v_x(\pi, t) = 0\},$$

和 X 的复化空间为

$$X_c = X \oplus iX = \{x_1 + ix_2 : x_1, x_2 \in X\}.$$

众所周知特征值问题

$$\begin{cases} -\varphi_{xx} = \lambda\varphi, & x \in (0, \pi), \\ \varphi_x = 0, & x = 0, \pi \end{cases}$$

的特征值为 k^2 ,则特征函数为 $\varphi(x) = \cos kx, k \in N$. 对系统(1.3)作变量代换

$$\tilde{u} = u - u_*, \tilde{v} = v - v_*,$$

变换后仍用 u, v 代替 \tilde{u}, \tilde{v} ,则系统(1.3)变为

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} + a(u + u_*) - (u + u_*)^2 - \frac{(1-m)(u + u_*)(v + v_*)}{b + (1-m)(u + u_*)}, \\ v_t = d_2 v_{xx} + s(v + v_*) \left[1 - \frac{v + v_*}{(1-m)(u + u_*)} \right]. \end{cases} \quad (3.1)$$

显然,系统(1.3)正平衡点的稳定性等价于系统(3.1)零解的稳定性.

定理3.1 对于系统(1.3),当 $s_0 < 0$ 时唯一的正平衡点 E_* 是局部渐近稳定的.

证 系统(3.1)在 $(0, 0)$ 处的线性化方程为

$$\begin{pmatrix} u_t \\ v_t \end{pmatrix} = L(s) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

其中

$$L(s) = \begin{pmatrix} d_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + s_0 & d \\ s(1-m) & d_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} - s \end{pmatrix}.$$

令 $(\phi, \psi) = (\sum_{k=0}^{\infty} a_k \cos kx, \sum_{k=0}^{\infty} b_k \cos kx)$ 为 $L(s)$ 对应于特征值 $\lambda(s)$ 的特征函数.即 $L(s)(\phi, \psi)^T = \lambda(s)(\phi, \psi)^T$. 故 $L(s)$ 的特征值可以由

$$L_k(s) = \begin{pmatrix} -d_1 k^2 + s_0 & d \\ s(1-m) & -d_2 k^2 - s \end{pmatrix}$$

的特征值给出,与 $L_k(s)$ 对应的特征方程为

$$B_k(\lambda) := \lambda^2 - T_k \lambda + D_k = 0,$$

其中

$$\begin{cases} T_k(s) = s_0 - s - (d_1 + d_2)k^2, \\ D_k(s) = d_1 d_2 k^4 - (s_0 d_2 - s d_1)k^2 - s[s_0 + d(1-m)]. \end{cases} \quad (3.2)$$

由于当 $s_0 < 0$ 时, $T_k(s) < 0, D_k(s) > 0$,故正平衡点 E_* 是局部渐近稳定的.

下面以 s 为分支参数,在一维空间中考虑系统(1.3)的空间齐次和非齐次Hopf分支周期解的存在性.令 $s_n^H = s_0 - (d_1 + d_2)n^2$ 是Hopf分支发生的分支参数值,则 s_n^H 需要满足以下条件:

(H₁) $T_n(s_n^H) = 0, D_n(s_n^H) > 0$, 且当 $k \neq n$ 时, $T_k(s_n^H) \neq 0, D_k(s_n^H) \neq 0$.

(H₂) $k = n$ 时,特征方程(3.2)存在一对复根 $\lambda(s) = \alpha(s) \pm i\beta(s)$, 满足 $\alpha'(s) \neq 0, \beta(s) > 0$.

由于当 $s_0 < 0$ 时,对所有的 $k \in N$,有 $T_k(s) < 0, D_k(s) > 0$, 进而 E_* 是局部渐近稳定的,因此

在 $s_0 < 0$ 时不会产生Hopf 分支, 且当 $s_0 > 0$ 时, 若 $s > s_0$, 对所有的 $k \in N$, 则 $T_k(s) < 0$, 此时也不会有Hopf 分支产生. 故可能发生Hopf分支的参数值 $s_n^H \in (0, s_0]$, 此时

$$\alpha(s) = \frac{T_n(s)}{2}, \beta(s) = \sqrt{D_n(s) - \alpha^2(s)} > 0,$$

并且 $\alpha'(s) = \frac{T'_n(s)}{2} = -\frac{1}{2} < 0$, 故横截性条件(H₂)总成立.

通过上面的分析, Hopf分支产生的范围就缩减为如下集合

$$A_1 := \{s_n^H \in (0, s_0] : \text{对某个 } n \in N, (H_1) \text{ 成立}\}.$$

定理3.2 设 $s_0 > 0, s \in A_1$, 则下述结论成立

(1) 当 $d_2 < d_1$ 时, 系统(1.3)在 $s = s_0^H$ 处产生Hopf 分支, 该点产生的分支周期解是空间齐次的.

(2) 当 $n \geq 1$ 且扩散系数之比满足 $\frac{d_2}{d_1} < \frac{s_0 - n^2 d_1}{s_0 + n^2 d_1}$ 时, 系统(1.3)在 $s = s_n^H$ 处产生Hopf分支, 该点产生的分支周期解是空间非齐次的.

证 首先可以证明 $s_0^H = s_0 \in A_1$. 因为 $T_0(s_0^H) = 0$, 由(2.3)知 $D_0(s_0^H) > 0, T_k(s_0^H) < 0 (k \geq 1)$, $D_k(s_0^H)$ 可表示为

$$D_k(s_0^H) = d_1 d_2 k^4 - s_0 (d_2 - d_1) k^2 + D_0(s_0^H), \quad (3.3)$$

因而当 $d_2 < d_1$ 时, 对任意的 $k \geq 1, D_k(s_0^H) > 0$. 所以 s_0^H 是使得系统(1.3)产生空间齐次Hopf分支的分支值. 下面寻找能使系统(1.3)产生空间非齐次Hopf分支周期解的分支值.

将 $s_n^H = s_0 - (d_1 + d_2)n^2$ 代入到(3.2)的第2个方程后变形为

$$D_k(s_n^H) = -d_1^2 n^4 + [2d_1 s_0 + d(1 - m)(d_1 + d_2)]n^2 + D_0(s_0^H).$$

令

$$B_0 := 2d_1 s_0 + d(1 - m)(d_1 + d_2)$$

则 $D_n(s_n^H) > 0$ 当且仅当 n 满足

$$n^2 < \frac{B_0 + \sqrt{B_0^2 + 4d_1^2 D_0(s_0^H)}}{2d_1^2}. \quad (3.4)$$

显然, $k \neq n$ 时, $T_k(s_n^H) \neq 0$. 下面只需要证明 $k \neq n$ 时 $D_k(s_n^H) \neq 0$, 其中 n 满足(3.4)式. 下面我们将导出一个条件, 使得此条件下对所有的 $k = 0, 1, \dots$ 都有 $D_k(s_n^H) > 0$. 因为

$$D_k(s_n^H) = d_1 d_2 k^4 + (d_1 s_n^H - d_2 s_0) k^2 - s_n^H (s_0 + d(1 - m)),$$

要使得 $d_1 s_n^H - d_2 s_0 > 0$, 须得选择扩散系数之比 d_2/d_1 尽可能小. 故我们取一些由(3.4)所限制的 n , 有 $d_2/d_1 < \varepsilon(a, b, m, s, n, d_1)$, 其中

$$\varepsilon(a, b, m, s, n, d_1) := \frac{s_0 - n^2 d_1}{s_0 + n^2 d_1} > 0.$$

因此 $D_k(s_n^H) > 0$.

假设在点 (s_n^H, u_*, v_*) 附近产生的周期轨道可以写成 $(s(r), u(r), v(r))$, 对于某一很小的常数 $\delta > 0$, 当 $r \in (0, \delta)$ 时, $s(r) = s_n^H + o(r)$ ($s(r) \in C^\infty$), 且

$$\begin{cases} u(r)(t, x) = u_* + r(a_n e^{2\pi it/T(r)} + \overline{a_n} e^{-2\pi it/T(r)}) \cos nx + o(r^2). \\ v(r)(t, x) = v_* + r(b_n e^{2\pi it/T(r)} + \overline{b_n} e^{-2\pi it/T(r)}) \cos nx + o(r^2). \end{cases}$$

这里 $T(r) = \frac{2\pi}{\sqrt{D_n(s_n^H)}} + o(r)$. 此时从点 $s = s_0^H$ 处产生的分支周期解是空间齐次的, 从点 $s = s_n^H$ 时产生的分支周期解是空间非齐次的.

4. 结语

本文建立了一类包含食饵避难的Holling-Tanner捕食者-食饵模型, 讨论了避难所对系统(1.2)以及系统(1.3)动力学行为的影响. 对于常微分系统(1.2), 当 $s_0 < s$ 时, 正平衡点 E_* 局部渐近稳定; 对于扩散系统(1.3), 当 $s_0 < 0$ 时, 正平衡点 E_* 局部渐近稳定, 发现当使得正平衡点局部渐近稳定的条件不成立时, 系统(1.3)出现了Hopf分支, 并得到以下结论:

- (i) 避难所会导致Hopf分支产生, 产生空间齐次周期解;
- (ii) 扩散会创造新的Hopf分支点, 产生空间非齐次周期解.

结论表明, 食饵避难所对捕食者-食饵之间的相互作用有着稳定影响, 可以通过设立适当的食饵避难所来控制捕食者和食饵的种群密度, 这样有助于物种共存.

基金项目

国家自然科学基金 (12161080) .

参考文献

- [1] 郑师章, 呈千红, 等, 编著. 普通生态学原理、方法和应用[M]. 上海: 复旦大学出版社, 1994.
- [2] Gonz'alez-Olivares, E. and Ramos-Jiliberto, R. (2003) Dynamic Consequences of Prey Refuges in a Simple Model System: More Prey, Fewer Predators and Enhanced Stability. *Ecological Modelling*, **166**, 135-146. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00131-5](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00131-5)
- [3] Zhou, Y., Sun, W., Song, Y., Zheng, Z., Lu, J. and Chen, S. (2019) Hopf Bifurcation Analysis of a Predator-Prey Model with Holling-II Type Functional Response and a Prey Refuge. *Nonlinear Dynamics*, **97**, 1439-1450. <https://doi.org/10.1007/s11071-019-05063-w>
- [4] Xiang, C., Huang J. and Wang, H. (2023) Bifurcations in Holling-Tanner Model with Generalist Predator and Prey Refuge. *Journal of Differential Equations*, **343**, 495-529. <https://doi.org/10.1016/j.jde.2022.10.018>

- [5] Collings, J.B. (1995) Bifurcation and Stability Analysis of a Temperature-Dependent Mite Predator-Prey Interaction Model Incorporating a Prey Refuge. *Bulletin of Mathematical Biology*, **57**, 63-76. [https://doi.org/10.1016/0092-8240\(94\)00024-7](https://doi.org/10.1016/0092-8240(94)00024-7)
- [6] Chen, F., Chen, L. and Xie, X. (2009) On a Leslie-Gower Predator-Prey Model Incorporating a Prey Refuge. *Nonlinear Analysis—Real World Applications*, **10**, 2905-2908. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2008.09.009>
- [7] Ko, W. and Ryu, K. (2006) Qualitative Analysis of a Predator-Prey Model with Holling Type II Functional Response Incorporating a Prey Refuge. *Journal of Differential Equations*, **231**, 534-550. <https://doi.org/10.1016/j.jde.2006.08.001>
- [8] Ma, Z., Li, W., Zhao, Y., Wang, W., Zhang, H. and Li, Z. (2009) Effects of Prey Refuges on a Predator-Prey Model with a Class of Functional Responses: The Role of Refuges (Review). *Mathematical Biosciences*, **218**, 73-79. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2008.12.008>