



单位代码 10635

学 号 112020314000941

# 西南大學

## 硕士学位论文

河流生态系统中两个相互作用种群空间模  
式的形成

论文作者: 喻凤斯  
指导教师: 黄启华教授  
学科专业: 应用数学  
研究方向: 生物数学  
提交论文日期: 2023年4月5日  
论文答辩日期: 2023年5月27日  
学位授予单位: 西南大学

中国·重庆

2023年5月

# 目 录

第一章 绪论.....	1
1.1 研究背景.....	1
1.2 研究现状.....	2
1.3 研究内容.....	3
1.4 预备知识.....	4
第二章 一维有界域上的反应-扩散-对流模型.....	7
2.1 引言.....	7
2.2 模型的建立.....	7
2.3 空间斑图动力学.....	8
2.4 结论与讨论.....	12
第三章 一维无界域的反应-扩散-对流模型.....	13
3.1 常微分系统的稳定性.....	13
3.2 Turing 不稳定性.....	14
3.3 水流对于 Turing 不稳定性的影响.....	16
3.4 结论与讨论.....	23
第四章 应用: 捕食-食饵模型的斑图动力学.....	25
4.1 捕食者具有收获率的捕食-食饵模型的斑图动力学.....	25
4.1.1 引言.....	25
4.1.2 模型的建立.....	25
4.1.3 常数稳态解的空间非齐次 Hopf 分支与斑图动力学.....	26
4.2 捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型的斑图动力学.....	32
4.2.1 引言.....	32
4.2.2 模型的建立.....	33
4.2.3 斑图动力学.....	34
4.3 结论与讨论.....	38
第五章 讨论与展望.....	39
参考文献.....	41

# 河流生态系统中两个相互作用种群空间模式的形成

应用数学专业硕士研究生 喻凤斯

指导教师 黄启华教授

## 摘要

本文旨在研究一类河流生态系统中两个相互作用种群空间模式的形成. 基于传统捕食-食饵模型的基础上, 考虑河流环境对种群的影响, 建立了带有对流项与扩散项的捕食-食饵模型. 分别考虑了一维有界域与一维无界域的反应-扩散-对流模型.

第一章, 简要介绍了研究背景及目前国内外的研究现状, 本文的主要工作及所需的数学基础理论知识.

第二章, 建立了一个在一维有界域含有一般反应项的反应-扩散-对流模型. 分析得出了模型产生 Turing 不稳定性的必要条件, 接着分析了对流项对空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响. 在空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的情形下, 考虑到对流项的影响, 让对流系数从零逐渐增大, 当对流系数大于某个临界值时, 空间齐次稳态解会重新稳定.

第三章, 建立了一个在一维无界域下具有一般反应项的反应-扩散-对流模型. 首先分析得到了空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的必要条件. 然后考虑对流项存在时, 对流项对空间齐次稳态解稳定性的影响. 结果表明: 在空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的情形下, 考虑对流项的影响, 空间齐次稳态解仍是不稳定的; 在空间齐次稳态解是稳定的情形下, 考虑对流项的影响, 可以发现当对流项系数大于某个临界值时, 对流就会使空间齐次稳态解变得不稳定. 并且系统的两个对流项系数差值越大空间齐次稳态解就越容易变得不稳定.

第四章, 研究了两类捕食-食饵时空模型. 首先分析了捕食具有收获率的捕食-食饵模型有扩散项时常数稳态解的空间非齐次 Hopf 分支, 接着分析了模型空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的条件, 并用 Matlab 数值模拟了对流项对于空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响. 其次研究了捕食者具有竞争项的捕食-食饵时空模型, 给出了其空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的条件, 并用 Matlab 数值模拟了对流项对于空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响.

第五章, 简要总结了本文的主要结论, 讨论文章中目前研究的不足之处与需要进一步研

究的问题.

**关键词:** 反应-扩散-对流方程; 捕食-食饵模型; Hopf 分支; Turing 不稳定.

---

## Formation of Spatial Patterns of Two Interacting Populations in River Ecosystems

*Major: Applied Mathematics*

*Speciality: Biomathematics*

*Author: Fengsi Yu (112020314000941)*

*Supervisor: Prof. Qihua Huang*

This article aims to study the formation of spatial patterns of two interacting population in river ecosystems. Based on a traditional predator-prey model, a predator-prey model with advection terms and diffusion terms are established by considering the influence of river environments on populations. The reaction-diffusion-advection models with one-dimensional bounded domains and one-dimensional unbounded domains are considered, respectively.

In Chapter 1, we briefly introduce the research background and related existing research, the main work of this paper and the required mathematical preliminaries.

In Chapter 2, we establish a reaction-diffusion-advection model in one dimensional bounded domain. First, we obtain the necessary conditions for the model to produce Turing instability, and then we analyze the effects of advection terms on the Turing instability of space homogeneous steady-state solutions. In the case of Turing instability of spatially homogeneous steady-state solution, to take into account the influence of advection terms, we let the convection coefficients gradually increase from zero to higher levels. When the advection coefficient is greater than a critical value. We find that the spatially homogeneous steady-state solution will be stabilized again.

In Chapter 3, we establish a reaction-diffusion-advection model with a one-dimensional unbounded domain. First, we analyze and obtain the necessary conditions for the occurrence of Turing instability of a spatial homogeneous steady-state solution. Then, we consider the effects of the advection terms on the stability of the spatial homogeneous

steady-state solutions. The results show that in the case of Turing instability, with the effects of the advection terms, the spatial homogeneous steady-state solutions are still unstable; When the spatial homogeneous steady-state solution is stable, with the influence of advection terms, it can be found that when the coefficient of advection terms is greater than a certain critical value, advection will make the spatial homogeneous steady-state solution unstable. Moreover, the larger the difference between the two advection terms in the system, the easier the spatial homogeneous steady-state solution becomes unstable.

In Chapter 4, we study two types of predator-prey spatiotemporal models. Firstly, we analyze the spatial non-homogeneous Hopf bifurcation of the constant steady-state solution in a predator-prey model with a harvesting rate and a diffusion term. We also obtain the conditions under which the homogeneous steady-state solution of the model undergoes Turing instability. We numerically analyze the effects of convection terms on the occurrence of Turing instability using Matlab. Then, we study a predator-prey spatiotemporal model with competition terms and provide the conditions for the occurrence of Turing instability for spatial homogeneous steady-state solutions. We numerically analyze the effects of convection terms on the occurrence of Turing instability for spatial homogeneous steady-state solutions using Matlab.

In Chapter 5, we briefly summarize the main conclusions of this theses. We discuss the shortcomings of the current research and further research directions.

**Key words:** Reaction-diffusion-advection equation; Predator-prey model; Hopf bifurcation; Turing instability.

# 第一章 绪论

本章先介绍种群动力学的相关研究背景以及目前的研究现状,然后再简要的介绍本文的主要工作以及本所需的数学基础理论知识.

## §1.1 研究背景

种群动力学是一门用来描述与研究生态系统中种群之间、种群与环境之间相互作用的学科,研究种群之间的相互作用可以帮助我们更好地了解生态系统.生态系统中种群一些常见的行为,如种群之间的捕食者与食饵相互作用、互惠共生、宿主寄生和资源竞争等都是用非线性模型描述.种群动力学研究中最主要的模型包括单种群模型、捕食-食饵模型、竞争模型,其中捕食-食饵模型是被研究最多的模型.对捕食-食饵模型中不同状态的研究可以用来反映种群在现实生活中的一些行为,从而有助于了解生态系统中稳定的种群在什么条件下可以持续发展,以及种群在什么情况下发生变异甚至死亡.这些可以用于有效的种群控制、害虫控制、提供保护稀有动物的方法以及预测种群的发展趋势.生物种群不仅生活在陆地上还有很多生物种群生活在河流生态系统中.

河流生态系统是指河流水体的生态系统,它属于流水生态系统的一种,是陆地和海洋联系的纽带,在生物圈的物质和营养循环中起着主要作用.许多生物生活在河流生态系统中,如鱼类、藻类和水生无脊椎动物等.河流生态系统的—个主要特征是单向水流的存在,单向水流会把物种从上游带到下游,而扩散又会使物种从密度高的位置转向密度低的位置,因此河流生态系统中种群的密度不仅受种间关系影响还受物种扩散速度和河流速度的影响.水流不仅构成生活在其中的种群的基础,还提供了许多有益的社会价值和服务,例如,供水和地下水补给、导航、营养物质运输和再循环、洪水缓解以及钓鱼和划船等娱乐机会.然而,水流自然流动状态的变化使许多河流种群面临着风险.因此,研究单向的水流对种群动力学的影响很重要,此外河流生态系统中斑图结构的存在对于整个生态系统来说也是有着不可估量的作用.

物种在空间结构上呈现出的微观或宏观上有规律的空间分布,称之为“斑图”,生物体在空间区域上的不均匀分布形成不同密度的斑块结构,这本质上是一种“斑图现象”.例如:神仙鱼身上的条纹,手指上的指纹,半干旱地区的草地,海岸边的贻贝分布等等 [27, 34, 51]. 结构丰富的斑图通常能够给生物系统带来较强的稳定性 [26, 34], 小的扰动对于拥有结构丰富斑图

的系统没有多大影响. 结构丰富的斑图通常能够提高生物系统的恢复力, 如果种群拥有结构丰富的斑图, 那么当种群受到较小扰动时很快就能恢复到扰动之前的状态, 这一恢复过程所花时间远比均匀状态受到相同扰动时少. 结构丰富的斑图通常也能提高生物系统的生产力, 如果生物系统拥有结构丰富的斑图, 那么在其他非生物环境相同的情况下, 其生产力会远高出在其他结构下的生物种群.

## §1.2 研究现状

溪流和河流具有各种物理、化学和地貌特征, 如单向流、水池和浅滩、弯道和瀑布、漫滩和网络结构等. 这些复杂的结构为浮游动物、无脊椎动物、水生植物和鱼类等水生物种和生物提供了大量不同的栖息地. 为何生物种群在受到从上游向下游单向水流不断冲刷的情形下能够生存? 这是河流生态学理论中一个重要的被称为“漂移悖论”的科学问题. 为了解释上述科学问题, 在过去的二十多年里, 多位科学工作者建立并研究了一系列包含对流和扩散过程的反应-扩散-对流方程模型和积分-微分方程模型 [21–24, 29, 39, 41, 44, 55, 66]. 这些模型描述了河流种群的时空演化过程, 其长期动力学行为 (持久性或灭绝) 通过多种数学理论和工具被深入研究, 例如一致持久性、零解的稳定 (不稳定) 性、正稳态解的存在性和稳定性、临界区域长度、行波解和渐近传播速度等. 这些模型物种的增长一般是遵循 Logistic 生长或遵循 Allee 效应型增长. 对于遵循 Logistic 生长的物种, 已确定了“临界流速”, 水流流速低于该临界流速可确保生存在溪流中种群的持续性 [29, 30, 35, 38, 39, 44, 55]. 当物种遵循 Allee 效应型增长时, 在任何初始条件下种群的持续性变得不可能, 这是因为灭绝状态始终是一种稳定状态, 需要更微妙的条件来确保种群的持续性 [57, 61, 62]. 另外, 基于上述文献中的单个种群模型, 许多研究者建立了两个相互作用的河流系统中的种群模型, 着重研究了水流的速度、种群的扩散策略等因素如何影响种群的共存 (排斥), 从而进一步影响河流系统中的生物多样性和食物链的完整性. 例如, 在文献 [35–37, 40] 中, 作者研究了两个竞争种群的模型; 在文献 [19, 47] 中, 作者研究了河流生态系统中的捕食-食饵种群的模型. 知道河流生态系统中种群持续性/灭绝的情况不仅可以更好地理解河流生态系统中的种群动态, 还可以为如何保持本地物种的持续性提供策略.

斑图一般是指一种宏观结构, 它在空间或时间上具有某种辨识规律性 [1]. 斑图在自然界中是很常见的, 如动物皮肤的纹理、沙丘的形态、水平面的波纹、化学反应中的时空有序结构以



及生态系统中动植物的总体分布等均可以看作一种斑图结构. 关于斑图形成的研究, Rayleigh-Benard 对流系统中有序自组织结构的第一次观测和理论推导始于 20 世纪初, 这种自组织结构是在由热梯度和重力场的联合作用下产生 [6, 50]. 此后很长一段时间, 该斑图模式被认为是流体动力系统的独有特性. 直到 20 世纪中期, 人们才注意到不同系统中形成的斑图模式不同, 但在形态和形成机制上有一些相似之处. 目前, 斑图动力学的研究课题已逐渐扩展到反应-扩散系统 [1, 2, 10, 43, 48, 49, 58]、非线性光学系统 [9, 31, 49, 58] 和沙盘系统 [52]. 其中, 反应-扩散系统通常用于描述物体的运动和发展, 并广泛用于化学反应 [24, 33, 56]、人口生态学 [7, 46, 53] 及传染病学 [8, 25] 等众多领域. 深入研究种群斑图动力学的功能可以提供保持种群稳定的有效方法, 帮助更好地控制种群规模, 从而提高生态系统的稳健性, 提出保护生态系统多样性的建议, 帮助人们更好地协调自然.

现阶段人们已经意识到斑图存在的重要性. 对于斑图功能的研究大多都是关于植被与水貽贝与海藻的, 对于一般的捕食-食饵模型的斑图功能研究较少, 而且一般只考虑了扩散对斑图的影响, 但在河流生态系统中生物的分布也和水流有关, 因此在建模中考虑水流的影响将会更加准确地描述研究对象的变化规律. 目前在河流生态系统中捕食-食饵模型空间模式的形成是否受到水流的影响研究较少, 在有界域与无界域中水流对种群空间模式的形成产生的影响是否相同, 这些问题都需要进一步探究. 本文考虑单向水流的影响, 在已有的反应-扩散模型上加入对流项, 延伸了现有模型, 使其能够更加合理地刻画真实的生态现象.

### §1.3 研究内容

本文旨在研究一类河流生态系统中两个相互作用种群空间模式的形成. 基于传统捕食-食饵模型基础上, 考虑河流环境对种群的影响, 建立了带有对流项与扩散项的捕食-食饵模型. 分别研究了一维有界域与一维无界域的反应-扩散-对流模型.

首先建立了一个在一维有界域中含有一般反应项的反应-扩散-对流系统, 分析得出了模型产生 Turing 不稳定性的必要条件, 接着分析了水流速度对 Turing 不稳定性的影响.

然后建立了一个在一维无界域下含有一般反应项的反应-扩散-对流模型, 分析了当两物种的对流项系数相等与不等时, 对流项对空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响有何不同.

最后研究了两个具体的捕食-食饵模型. 先研究了捕食者具有收获率的捕食-食饵模型, 分

析了其常数解的 Hopf 分支以及对流项对于空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响. 然后研究了捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型, 分析了其空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性时, 对流项对于空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响.

### §1.4 预备知识

本节中将不加证明地给出本文所涉及的主要基础理论知识, 方便后面直接引用.

考虑一段长为  $L$  的河流, 称  $x = 0$  为河流的上游端,  $x = L$  为河流的下游端. 河流的上游有随着水流自然流入的种群, 下游有随着水流自然流出的种群. 在这种特殊情形下, 我们得到 Neuman 边界条件. 我们在具有 Neuman 边界条件的  $\Omega = (0, L)$  上寻找二阶椭圆算子的特征值与特征函数. 考虑特征值问题

$$\begin{cases} du_{xx} - qu_x = -\lambda u, \\ u_x(0) = u_x(L) = 0. \end{cases} \quad (1.4.1)$$

$d$  是扩散系数,  $q$  是对流系数,  $\lambda > 0$  为特征值. 经计算可得 (1.4.1) 的特征值为  $\lambda_0 = 0$ ,  $\lambda_k = dk^2 + \frac{q^2}{4d}$ . 其对应的特征函数分别为  $u_0 = Ce^{\frac{q}{2d}x}$ ,  $u_k = C \left[ e^{\frac{q}{2d}x} \left( \frac{q}{2kd} \sin kx + \cos kx \right) \right]$ ,  $k = \frac{n\pi}{L}, n \in \mathbb{N}^+$ .

考虑以下在正常数平衡点  $(u_*, v_*)$  处的线性化方程:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - q_1 u_x + f_1 u + f_2 v, \\ u_t = d_2 v_{xx} - q_2 v_x + g_1 u + g_2 v. \end{cases} \quad (1.4.2)$$

其中  $f_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $f_2 = f_v(u_*, v_*)$ ,  $g_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $g_2 = f_v(u_*, v_*)$ . 在一维无界域上, 我们考虑傅里叶变换

$$U(k, t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} u(x, t) e^{ikx} dx, \quad u(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} U(k, t) e^{-ikx} dk.$$

对 (1.4.2) 进行傅里叶标准变换可得

$$\begin{cases} U_t = d_1 U_{xx} - q_1 U_x + f_1 U + f_2 V, \\ V_t = d_2 V_{xx} - q_2 V_x + g_1 U + g_2 V. \end{cases} \quad (1.4.3)$$

(1.4.3) 可表示为以下矩阵形式

$$\begin{pmatrix} U_t \\ V_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -d_1 k^2 + f_1 & f_2 \\ g_1 & -d_2 k^2 + g_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix}.$$

假设系统 (1.4.3) 解的形式为:

$$U = c_1 e^{\omega_1 t} + c_2 e^{\omega_2 t}, \quad V = c_3 e^{\omega_1 t} + c_4 e^{\omega_2 t}.$$

其中  $c_1, c_2, c_3, c_4$  由初始条件决定,  $\omega_j$  ( $j = 1, 2$ ) 是多项式

$$\begin{aligned} & \omega^2 + \omega [k^2 (d_1 + d_2) - (f_1 + g_2) + i (k (q_1 + q_2))] + k^4 d_1 d_2 - k^2 (d_1 g_2 + q_1 q_2 + f_1 d_2) \\ & + (f_1 g_2 - f_2 g_1) + i (k^3 (d_1 q_2 + d_2 q_1) - k (q_1 g_2 + f_1 q_2)) = 0 \end{aligned}$$

的两个复根.

再利用傅里叶反变换可得:

$$\begin{aligned} u(x, t) &= \int_{-\infty}^{\infty} c_1 e^{\omega_1 t + i k x} + \int_{-\infty}^{\infty} c_2 e^{\omega_2 t + i k x}, \\ v(x, t) &= \int_{-\infty}^{\infty} c_3 e^{\omega_1 t + i k x} + \int_{-\infty}^{\infty} c_4 e^{\omega_2 t + i k x}. \end{aligned}$$

所以系统 (1.4.2) 在一维无界域通解的一般形式可写为:

$$\begin{pmatrix} u(x, t) \\ v(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix} e^{(\omega t + i k x)}.$$



## 第二章 一维有界域上的反应-扩散-对流模型

### §2.1 引言

许多化学、物理、生物模型中都描述了空间扩散现象. 这些模型中扩散和化学反应项的综合作用可能导致系统的常数稳态解变得不稳定. 在1952年, Turing 指出: 相互作用的化学物质在没有扩散作用的情况下, 经过一段时间的化学反应之后, 其浓度就会变得均匀; 但是如果这些相互作用的化学物质具有扩散时, 那么经过一段时间后原来浓度均匀的平衡状态就会变得不稳定, 也就是说扩散导致不稳定, 即产生 Turing 不稳定性. 在反应-扩散方程模型中的 Turing 不稳定性就是扩散导致的常数稳态解的不稳定性. 生活在河流生态系统中的种群不仅具有从高密度往低密度扩散的现象, 还会受到外界环境的冲刷作用离开自己的栖息地, 从而导致物种数量的下降. 但为何生物种群在受到水流不断的冲刷作用时还能够继续生存? 这个现象引起了生物学家和数学家的广泛关注 [11, 20, 41]. 他们研究的许多模型大多都是反应-扩散方程 [17, 28, 63]. 最近, 人们越来越关注对流环境中的空间种群动态模型, 即个体暴露于单向流动或随机扩散的环境中, 例如生活在溪流、河流和具有洋流的海岸线等的生物 [29, 44, 66]. 为了进一步了解对流对于相互作用种群存续、灭绝和共存的影响, 许多学者研究了有对流项的竞争模型 [37]. 关于对流环境中的种群斑图动力学, 人们了解甚少, 因此我们接下来讨论对流环境中具有一般反应项的动力学模型.

### §2.2 模型的建立

河流生态系统中两个相互作用种群模型具有以下一般的形式:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - q_1 u_x + f(u, v), \\ v_t = d_2 v_{xx} - q_2 v_x + g(u, v). \end{cases} \quad (2.2.1)$$

其中  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  表示位置在  $x$  处, 在时间  $t$  时两物种的密度,  $d_i$  ( $i = 1, 2$ ) 是扩散常数,  $q_i$  ( $i = 1, 2$ ) 是对流系数(即水流速度),  $f(u, v)$ ,  $g(u, v)$  为反应函数, 描述了两个种群的相互作用.

本节的主要目的是研究反应-扩散-对流模型 (2.2.1) 中的单向水流 (即对流项) 对斑图动力学的影响, 在这里我们考虑对流系数相等时的特殊情况 (即  $q_1 = q_2 = q$ ). 为此, 我们在有

限域  $\Omega$  上考虑河流中两个相互作用种群的动力学模型:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - qu_x + f(u, v), & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = d_2 v_{xx} - qv_x + g(u, v), & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (2.2.2)$$

其中的 Neuman 边界条件表示河流上游入口处有随着河流自然流入的个体, 个体在河流下游出口处随着河流自然流出.  $\nu(x)$  表示  $x \in \partial\Omega$  的外法向,  $\Omega$  为一维有界域.

### §2.3 空间斑图动力学

假设  $(u_*, v_*)$  是系统 (2.2.2) 的常数稳态解, 将系统 (2.2.2) 在  $(u_*, v_*)$  处线性化, 令  $\phi = u - u_*, \varphi = v - v_*$ , 则有

$$\begin{cases} \phi_t = d_1 \phi_{xx} - q\phi_x + f_1 \phi + f_2 \varphi, & x \in \Omega, t > 0, \\ \varphi_t = d_2 \varphi_{xx} - q\varphi_x + g_1 \phi + g_2 \varphi, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial \phi}{\partial \nu} = \frac{\partial \varphi}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ \phi(x, 0) = \phi_0, \varphi(x, 0) = \varphi_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (2.3.3)$$

其中,  $f_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $f_2 = f_v(u_*, v_*)$ ,  $g_1 = g_u(u_*, v_*)$ ,  $g_2 = g_v(u_*, v_*)$ . 或者用矩阵的符号记为:

$$\Psi_t = D\nabla^2 \Psi - Q\nabla \Psi + J\Psi. \quad (2.3.4)$$

其中

$$\Psi(x, t) = \begin{pmatrix} \phi(x, t) \\ \varphi(x, t) \end{pmatrix}, D = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix}, Q = \begin{pmatrix} q & 0 \\ 0 & q \end{pmatrix}, J = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ g_1 & g_2 \end{pmatrix}.$$

这里先讨论水流流速为 0 (即  $q = 0$ ) 的情形下, 系统 (2.2.2) 的 Turing 不稳定性.  $q = 0$  时, 这个系统是带有 Neumann 边界条件的反应-扩散系统. 因此, 设  $0 = \lambda_0 < \lambda_1 < \lambda_2 < \dots$  (当  $n \rightarrow \infty$  时,  $\lambda_n \rightarrow \infty$ ) 是在  $\Omega$  上考虑 Neumann 边界条件时  $-\nabla^2$  的一系列特征值. 并且  $\varphi_n(x)$  是对应  $\lambda_n$  的特征函数, 也就是说

$$\begin{cases} \nabla^2 \varphi_n(x) + \lambda_n \varphi_n(x) = 0, & x \in \Omega, \\ \frac{\partial \varphi_n(x)}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega. \end{cases}$$

若  $\Omega = (0, L)$ , 则经计算可知  $\lambda_n = \frac{n\pi}{L}$ , 这里令  $k = \frac{n\pi}{L}$ , 因此我们寻找系统 (2.3.4) 以下形式的解:

$$\Psi(x, t) = \begin{pmatrix} \phi(x, t) \\ \varphi(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} C_1 \\ C_2 \end{pmatrix} e^{\omega t} \cos(kx), \quad (2.3.5)$$

其中  $k = \frac{n\pi}{L}$ ,  $n \in \mathbb{N}^+$ . 要寻找系统 (2.3.4) 的非平凡解, 则需:

$$\begin{aligned} \text{Det}(\omega I - (-k^2 D + J)) &= \omega^2 - (f_1 + g_2 - (d_1 + d_2)k^2)\omega \\ &\quad + d_1 d_2 k^4 - k^2(d_1 g_2 + d_2 f_1) + f_1 g_2 - f_2 g_1 \\ &= 0, \end{aligned} \quad (2.3.6)$$

其中

$$\omega I - (-k^2 D + J) = \begin{pmatrix} \omega + d_1 k^2 - f_1 & -f_2 \\ -g_1 & \omega + d_2 k^2 - g_2 \end{pmatrix}. \quad (2.3.7)$$

如果系统 (2.2.2) 的常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是不稳定的, 那么对于某些  $n \in \mathbb{N}^+$ , 当  $t \rightarrow \infty$  时,  $\Psi(x, t)$  将会趋于无穷. 在这种情形下矩阵  $M_k = -k^2 D + J$  的某个特征值拥有正实部, 这取决于  $M_k$  迹和行列式值的符号:

$$\begin{cases} \text{Trace}(M_k) = f_1 + g_2 - (d_1 + d_2)k^2, \\ \text{Det}(M_k) = d_1 d_2 k^4 - k^2(d_1 g_2 + d_2 f_1) + f_1 g_2 - f_2 g_1. \end{cases} \quad (2.3.8)$$

对于  $k = 0$ , (2.3.6) 式的两个根满足:

$$\omega_1^0 + \omega_2^0 = f_1 + g_2, \quad \omega_1^0 \omega_2^0 = f_1 g_2 - f_2 g_1. \quad (2.3.9)$$

假设

$$f_1 + g_2 < 0, \quad f_1 g_2 - f_2 g_1 > 0. \quad (2.3.10)$$

这意味着常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是稳定的.

现在对于  $k > 0$ , (2.3.6) 式的两个根满足:

$$\begin{cases} \omega_1^k + \omega_2^k = \text{Trace}(M_k) = f_1 + g_2 - (d_1 + d_2)k^2, \\ \omega_1^k \omega_2^k = \text{Det}(M_k) = d_1 d_2 k^4 - (d_1 g_2 + d_2 f_1)k^2 + |J|. \end{cases} \quad (2.3.11)$$

因为  $d_1 > 0$ ,  $d_2 > 0$ , 并且假设 (2.3.10) 式成立, 那对于所有  $k = \frac{n\pi}{L}$ ,  $n \in \mathbb{N}^+$  都有  $\omega_1^k + \omega_2^k < 0$ . 因此, 如果对于所有  $k > 0$  都有  $\omega_1^k \omega_2^k > 0$ , 那么  $(u_*, v_*)$  仍然保持稳定. 如果

对于某些  $k > 0$  有  $\omega_1^k \omega_2^k < 0$ , 那么  $(u_*, v_*)$  变得不稳定. 由于考虑的是有界域, 因此  $k$  与域的大小有关.

假设 (2.3.10) 式成立,  $\text{Det}(M_k)$  在临界点  $k_{\min}^2 = \frac{d_1 g_2 + d_2 f_1}{2d_1 d_2}$  取得最小值

$$\min(\text{Det}(M_k)) = \text{Det}(J) - \frac{(f_1 d_2 + f_2 d_1)^2}{4d_1 d_2}.$$

为了使  $\text{Re}(\omega) > 0$ , 则需要以下不等式成立:

$$\min(\text{Det}(M_k)) < 0, \quad k_{\min}^2 > 0. \quad (2.3.12)$$

(2.3.12) 对于有限域的不稳定性是必要的, 但不是充分的. 因为  $k$  是离散的, 并且在部分情况下是取决于边界条件的. 对于某些  $k = \frac{n\pi}{L}$ ,  $n \in \mathbb{N}^+$ , 我们想要有  $\text{Det}(M_k) < 0$  即  $(d_1 g_2 + d_2 f_1)^2 - 4d_1 d_2 |J| > 0$ . 那么系统 (2.2.2) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  变得不稳定当且仅当

$$d_1 g_2 + d_2 f_1 > 0, \quad (2.3.13)$$

和

$$(d_1 g_2 + d_2 f_1)^2 - 4d_1 d_2 |J| > 0, \quad (2.3.14)$$

同时成立. 在 (2.3.13), (2.3.14) 式同时成立的情况下,  $\text{Det}(M_k) = 0$  的两根设为  $k_1^2, k_2^2$ :

$$\begin{cases} k_1^2 = \frac{d_1 g_2 + d_2 f_1 - \sqrt{(d_1 g_2 + d_2 f_1)^2 - 4d_1 d_2 |J|}}{2d_1 d_2}, \\ k_2^2 = \frac{d_1 g_2 + d_2 f_1 + \sqrt{(d_1 g_2 + d_2 f_1)^2 - 4d_1 d_2 |J|}}{2d_1 d_2}. \end{cases} \quad (2.3.15)$$

当存在  $n \in \mathbb{N}^+$ , 使得  $k^2 \in (k_1^2, k_2^2)$ , 这时  $J - k^2 D$  就拥有实部为正的 eigenvalue. 那么空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  就会变得不稳定, 从而发生 Turing 不稳定性. 总结上述讨论, 可得出结论:

**引理2.3.1.** 假设共存平衡点  $E_*$  是一个稳定的常数稳态解, 在 (2.3.10), (2.3.13) 式同时成立的情况下, 并且对于某些整数  $n$  有

$$0 < k_1^2 \leq k^2 = \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 \leq k_2^2$$

成立, 其中  $k_1^2, k_2^2$  是 (2.3.15) 式中定义的, 那么系统 (2.2.2) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  就会发生 Turing 不稳定性.



因为波数是离散的, 从波数  $k$  增加  $\frac{\pi}{L}$  到波数  $k+1$ . 保证区间  $[k_1^2, k_2^2]$  中间的间隔至少存在一个  $k^2 = (\frac{n\pi}{L})^2$  的一个充分条件是区间  $[k_1, k_2]$  的长度要大于  $\frac{\pi}{L}$ , 即

$$(k_2 - k_1)^2 = (k_1^2 + k_2^2) - 2\sqrt{k_1^2 k_2^2} \geq \left(\frac{\pi}{L}\right)^2,$$

等价于

$$\frac{(d_1 g_2 + d_2 f_1)}{d_1 d_2} - 2\sqrt{\frac{\det(J)}{d_1 d_2}} \geq \left(\frac{\pi}{L}\right)^2,$$

也或者等价于:

$$(d_1 g_2 + d_2 f_1) - 2\sqrt{d_1 d_2 \det(J)} > \frac{\pi^2}{L^2} d_1 d_2. \quad (2.3.16)$$

事实上不等式 (4.2.16) 包括了不等式 (2.3.14). 通过上面讨论得出如下结论:

**定理2.3.1.** 在 (2.3.10), (2.3.13), (4.2.16) 式同时成立的情况下, 系统 (2.2.2) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  会发生 Turing 不稳定性.

接下来考虑对流系数对 Turing 不稳定性的影响, 即考虑系统 (2.3.3) 中  $q > 0$  的情形.

系统 (2.3.3) 解的形式可表示:

$$\Psi(x, t) = \begin{pmatrix} \phi(x, t) \\ \varphi(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} C_1 \\ C_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} e^{\omega t} e^{\frac{q}{2d_1} x} \left( \frac{q}{2kd_1} \sin kx + \cos kx \right) \\ e^{\omega t} e^{\frac{q}{2d_2} x} \left( \frac{q}{2kd_2} \sin kx + \cos kx \right) \end{pmatrix}.$$

特征方程 (2.3.6) 可表示为:

$$\begin{aligned} \text{Det}(\omega I - M_k) = & \omega^2 + \omega \left[ \frac{q^2}{4d_1} + \frac{q^2}{4d_2} + (d_1 + d_2) k^2 - (f_1 + g_1) \right] \\ & + \frac{q^4}{16d_1 d_2} + q^2 \left( \frac{d_1 k^2}{4d_2} + \frac{d_2 k^2}{4d_1} - \frac{g_1}{4d_1} - \frac{f_1}{4d_2} \right) \\ & + d_1 d_2 k^4 - (d_1 g_2 + d_2 f_1) k^2 + |J| \\ = & 0, \end{aligned} \quad (2.3.17)$$

其中

$$M_k = \begin{pmatrix} -\left(\frac{q^2}{4d_1} + d_1 k^2\right) + f_1 & f_2 \\ g_1 & -\left(\frac{q^2}{4d_2} + d_2 k^2\right) + g_2 \end{pmatrix}.$$

$M_k$  的迹和行列式值为:

$$\begin{cases} \text{Trace}(M_k) = -\left[ \frac{q^2}{4d_1} + \frac{q^2}{4d_2} + (d_1 + d_2) k^2 - (f_1 + g_2) \right], \\ \text{Det}(M_k) = \frac{q^4}{16d_1 d_2} + q^2 \left( \frac{d_1 k^2}{4d_2} + \frac{d_2 k^2}{4d_1} - \frac{g_2}{4d_1} - \frac{f_1}{4d_2} \right) \\ \quad + d_1 d_2 k^4 - (d_1 g_2 + d_2 f_1) k^2 + |J|. \end{cases} \quad (2.3.18)$$

已知  $\omega_1^k + \omega_2^k < 0$ .  $\text{Det}(M_k) = 0$  可写成:

$$aq^4 + bq^2 + c = 0. \quad (2.3.19)$$

其中  $a = \frac{1}{16d_1d_2}$ ,  $b = \left(\frac{d_1k^2}{4d_2} + \frac{d_2k^2}{4d_1} - \frac{g_2}{4d_1} - \frac{f_1}{4d_2}\right)$ ,  $c = d_1d_2k^4 - (d_1g_2 + d_2f_1)k^2 + |J|$ .

当  $q = 0$  时, 系统 (2.2.2) 发生 Turing 不稳定性, 有  $k^2 \in (k_1^2, k_2^2)$ , 此时  $d_1d_2k^4 - k^2(d_1g_2 + d_2f_1) + |J| < 0$ . 由此可知当  $q > 0$  时, (2.3.19) 只有一个正解

$$Q_* = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}.$$

当  $q < \sqrt{Q_*}$  时, 有  $\omega_1^k + \omega_2^k < 0$ ,  $\omega_1^k\omega_2^k < 0$ , 空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  仍然不稳定; 当  $q > \sqrt{Q_*}$  时, 有  $\omega_1^k + \omega_2^k < 0$ ,  $\omega_1^k\omega_2^k > 0$ , 空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  重新稳定. 综上讨论, 得出以下结论:

**定理2.3.2.** 假设 (2.3.10), (2.3.13), (4.2.16) 式同时成立, 系统 (2.2.2) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  会发生 Turing 不稳定性. 考虑对流项的影响, 当  $q < \sqrt{Q_*}$  时, 空间齐次稳态解仍然不稳定; 但当  $q > \sqrt{Q_*}$  时, 空间齐次稳态解会重新稳定.

上述定理表明水流的流速对于种群扩散导致的不稳定性有影响, 水流的影响可能是使不稳定的空间齐次稳态解重新稳定, 也可能考虑水流后不稳定的空间齐次稳态解仍然不稳定.

## §2.4 结论与讨论

本章考虑了带有一般反应项的反应-扩散-对流模型, 分析了模型在一维有界域发生 Turing 不稳定性的一些必要条件, 当空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性时, 讨论了对流项对空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的影响. 从理论结果来看, 对流项可以起着使发生 Turing 不稳定性的空间齐次稳态解重新稳定的作用, 也可能没有重新稳定的作用, 在后面章节将利用具体的捕食-食饵模型的数值模拟来验证理论结果.

### 第三章 一维无界域的反应-扩散-对流模型

在第二章中研究了在一维有界域中对流项对于种群空间模式形成的影响, 接下来将考虑以下模型在一维无界域下对流项对于两个种群空间模式形成的影响:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - \theta q u_x + f(u, v) \\ v_t = d_2 v_{xx} - q v_x + g(u, v) \end{cases} \quad (3.0.1)$$

其中  $u(x, t)$  和  $v(x, t)$  分别表示位置在  $x \in \mathbb{R}$  和时间  $t > 0$  处食饵和捕食者的密度.  $d_i$  ( $i = 1, 2$ ) 是食饵与捕食者的扩散常数(扩散即指种群从高密度往低密度迁徙),  $q$  是食饵和捕食者的对流率,  $\theta$  表示一个比例系数,  $f(u, v)$  与  $g(u, v)$  为反应项, 描述了两个种群的相互作用.

#### §3.1 常微分系统的稳定性

首先讨论系统 (3.0.1) 对应的 ODE 系统:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = f(u, v), \\ \frac{dv}{dt} = g(u, v). \end{cases} \quad (3.1.2)$$

假设  $(u_*, v_*)$  是 ODE 系统的平衡点, 即  $f(u_*, v_*) = 0, g(u_*, v_*) = 0$ . 将非线性的 ODE 系统在平衡点附近线性化, 得到以下线性系统:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = f_1 u + f_2 v, \\ \frac{dv}{dt} = g_1 u + g_2 v. \end{cases} \quad (3.1.3)$$

其中  $f_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $f_2 = f_v(u_*, v_*)$ ,  $g_1 = g_u(u_*, v_*)$ ,  $g_2 = g_v(u_*, v_*)$ . 线性化了的 ODE 系统 (3.1.3) 对应的特征方程如下:

$$\omega^2 - \text{Trace}_0 \omega + \Delta_0 = 0.$$

其中  $\text{Trace}_0 = f_1 + g_2$ ,  $\Delta_0 = f_1 g_2 - f_2 g_1$ . 如果  $\text{Trace}_0 < 0$ ,  $\Delta_0 > 0$ , 那么平衡点  $(u_*, v_*)$  是局部渐近稳定的. 假设 ODE 系统的平衡点是局部渐近稳定的, 如果考虑空间扩散与对流的影响, 其对应的偏微分系统的常数解可能变得不稳定.

### §3.2 Turing 不稳定性

考虑以下反应-扩散系统常数平衡点的 Turing 不稳定性:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} + f(u, v), & x \in \mathbb{R}, t \in (0, +\infty), \\ v_t = d_2 v_{xx} + g(u, v), & x \in \mathbb{R}, t \in (0, +\infty). \end{cases} \quad (3.2.4)$$

假设  $(u_*, v_*)$  是系统 (3.2.4) 的正常数平衡点, 将系统在正平衡点处进行线性化, 可得:

$$\Psi_t = D \nabla^2 \Psi + J \Psi, \quad (3.2.5)$$

其中

$$\Psi(x, t) = \begin{pmatrix} u - u_* \\ v - v_* \end{pmatrix}, D = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix}, J = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ g_1 & g_2 \end{pmatrix}.$$

设  $\omega$  是  $-\nabla^2$  在一维无界域的特征值, 其对应的特征函数为  $\varphi(x)$ , 则

$$-\nabla^2 \varphi(x) = \omega \varphi(x), \quad x \in \mathbb{R}.$$

计算可知任意非负实数  $\omega$  都是其特征值. 在这种情况下, 考虑系统 (3.2.5) 解的形式为:

$$\Psi(x, t) = \begin{pmatrix} \phi(x, t) \\ \varphi(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} C_1 \\ C_2 \end{pmatrix} e^{\omega t + i k x}. \quad (3.2.6)$$

其中  $C_1, C_2$  是复系数, 是由傅里叶展开时初始值确定的,  $\omega$  是时间特征值,  $k \in \mathbb{R}^+$ . 要寻求 (3.2.6) 的非平凡解, 则需:

$$\begin{aligned} \text{Det}(\omega I - (-k^2 D + J)) &= \omega^2 - (f_1 + g_2 - (d_1 + d_2) k^2) \omega \\ &\quad + d_1 d_2 k^4 - k^2 (d_1 g_2 + d_2 f_1) + f_1 g_2 - f_2 g_1 \\ &= 0. \end{aligned} \quad (3.2.7)$$

其中

$$\omega I - (-k^2 D + J) = \begin{pmatrix} \omega + d_1 k^2 - f_1 & -f_2 \\ -g_1 & \omega + d_2 k^2 - g_2 \end{pmatrix}. \quad (3.2.8)$$

如果系统 (3.2.4) 的常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是不稳定的, 即在 (3.2.6) 的解中某个  $\omega$  存在正实部.

在这种情形下矩阵  $M_k = -k^2 D + J$  的某个特征值拥有正实部, 这取决于  $M_k$  的迹和行列式

值的符号:

$$\begin{cases} \text{Trace}(M_k) = f_1 + g_2 - (d_1 + d_2)k^2, \\ \text{Det}(M_k) = d_1 d_2 k^4 - k^2(d_1 g_2 + d_2 f_1) + f_1 g_2 - f_2 g_1. \end{cases} \quad (3.2.9)$$

对于实数  $k = 0$ , (3.2.7) 式的两个根满足:

$$\omega_1^0 + \omega_2^0 = f_1 + g_2, \quad \omega_1^0 \omega_2^0 = f_1 g_2 - f_2 g_1.$$

假设

$$f_1 + g_2 < 0, \quad f_1 g_2 - f_2 g_1 > 0.$$

这意味着稳态解  $(u_*, v_*)$  是渐近稳定的. 现在对于  $k > 0$ , (3.2.7) 式的两个根满足:

$$\begin{cases} \omega_1^k + \omega_2^k = \text{Trace}(M_k) = f_1 + g_2 - (d_1 + d_2)k^2, \\ \omega_1^k \omega_2^k = \text{Det}(M_k) = d_1 d_2 k^4 - (d_1 g_2 + d_2 f_1)k^2 + |J|. \end{cases} \quad (3.2.10)$$

易知, 对于所有  $k > 0$ , 都有  $\omega_1^k + \omega_2^k < 0$ . 因此, 如果对于某些  $k > 0$  有  $\omega_1^k \omega_2^k < 0$ , 那么常数稳态解  $(u_*, v_*)$  变得不稳定, 即存在  $k$  使得  $\min(\text{Det}(M_k)) < 0$ .  $\text{Det}(M_k)$  在临界点

$$k_{\min}^2 = \frac{d_1 g_2 + d_2 f_1}{2d_1 d_2}$$

处取得最小值  $\min(\text{Det}(M_k)) = \text{Det}(J) - \frac{(f_1 d_2 + f_2 d_1)^2}{4d_1 d_2}$ . 当不等式

$$\min(\text{Det}(M_k)) < 0, \quad k_{\min}^2 > 0 \quad (3.2.11)$$

成立时,  $\text{Re}(\omega) > 0$ .

令

$$G(d_1, d_2) = d_1 g_2 + d_2 f_1,$$

$$\begin{aligned} H(d_1, d_2) &= (f_1 d_2 + g_2 d_1)^2 - 4d_1 d_2 (f_1 g_2 - f_2 g_1) \\ &= f_1^2 d_2^2 + 2(2f_2 g_1 - f_1 g_2)d_1 d_2 + f_2^2 d_1^2. \end{aligned}$$

不等式 (3.2.11) 等价于  $H(d_1, d_2) > 0$  与  $G(d_1, d_2) > 0$ . 定义  $\rho = \frac{d_2}{d_1}$ , 那么

$$H(d_1, d_2) = 0 \Leftrightarrow f_1^2 \rho^2 + 2(2f_2 g_1 - f_1 g_2)\rho + f_2^2 = 0,$$

$$G(d_1, d_1) = 0 \Leftrightarrow \rho = -\frac{f_2}{f_1} = \rho^*.$$

我们设  $f_1 > 0$ ,  $g_2 < 0$ , 由于  $f_1 + g_2 < 0$ ,  $|J| = f_1g_2 - f_2g_1 > 0$ , 那么  $0 > f_1g_2 > f_2g_1$ , 从而以下不等式成立:

$$\begin{aligned} f_1g_2 - 2f_2g_1 &> 0, \\ -f_1f_2g_1g_2 + f_2^2g_1^2 &= -f_2g_1(f_1g_2 - f_2g_1) > 0, \\ 4(2f_2g_1 - f_1g_2)^2 - 4f_1^2g_2^2 &= 16f_2g_1(f_1g_2 - f_2g_1) > 0. \end{aligned}$$

那么  $H(d_1, d_2) = 0$  有两个根

$$\begin{aligned} \rho_1 &= \frac{-(2f_2g_1 - f_1g_2) + 2\sqrt{f_2g_1(f_1g_2 - f_2g_1)}}{f_1^2}, \\ \rho_2 &= \frac{-(2f_2g_1 - f_1g_2) - 2\sqrt{f_2g_1(f_1g_2 - f_2g_1)}}{f_1^2}. \end{aligned}$$

通过直接计算可得  $\rho_1 > \rho_* > \rho_2 > 0$ . 当  $\frac{d_2}{d_1} > \rho_1$  时,  $\min(\text{Det}(M_k)) < 0$ , 此时空间齐次稳态解失去稳定性.

**定理3.2.1.** 假设  $f_1 + g_2 < 0$ ,  $f_1g_2 - f_2g_1 > 0$  成立 (即系统 (3.1.2) 的空间齐次稳态解  $E_*$  局部渐近稳定的), 并且有  $\rho_1 > 0$ , 这里存在一个不稳定区域  $T$ ,

$$T := \{(d_1, d_2) : d_1 > 0, d_2 > 0, d_2 > \rho_1 d_1\},$$

对所有的  $(d_1, d_2) \in T$ , 反应-扩散模型 (3.2.4) 的空间齐次稳态解  $E_*$  是不稳定的, 即 Turing 不稳定性出现.

### §3.3 水流对于 Turing 不稳定性的影响

先考虑模型 (3.0.1) 中的对流项系数相同的情形 (即  $\theta = 1$ ). 从物理角度来看, 即水流以相同速度带走不同生物个体, 此时模型 (3.0.1) 可以写为:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - qu_x + f(u, v), \\ v_t = d_2 v_{xx} - qv_x + g(u, v). \end{cases} \quad (3.3.12)$$

设  $(u_*, v_*)$  是系统 (3.3.13) 的平衡点, 将系统 (3.3.13) 在  $(u_*, v_*)$  线性化, 令  $\phi = u - u_*$ ,  $\varphi = v - v_*$ , 有

$$\begin{cases} \phi_t = d_1 \phi_{xx} + q\phi_x + f_1\phi + f_2\varphi, \\ \varphi_t = d_2 \varphi_{xx} + q\varphi_x + g_1\phi + g_2\varphi. \end{cases} \quad (3.3.13)$$

其中  $f_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $f_2 = f_v(u_*, v_*)$ ,  $g_1 = g_u(u_*, v_*)$ ,  $g_2 = g_v(u_*, v_*)$ . 因为空间域是一维无限域, 则考虑系统 (3.3.13) 以下形式的解:

$$\begin{pmatrix} \phi(x, t) \\ \varphi(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix} e^{(\omega t + i k x)}. \quad (3.3.14)$$

将 (3.3.14) 代入 (3.3.13) 中得到特征方程:

$$\omega \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1 - d_1 k^2 + i k q & f_2 \\ g_1 & g_2 - d_2 k^2 + i k q \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix}. \quad (3.3.15)$$

为了简便令  $d_1 = 1$ ,  $d_2 = d$ . 则方程 (3.3.15) 的关系可以写成:

$$\begin{aligned} & \omega^2 + \omega [2i k q + k^2(1 + d) - (f_1 + g_2)] + k^4 d - k^2(g_2 + d f_1 + q^2) \\ & + f_1 g_2 - f_2 g_1 + i k^3 q(1 + d) - i k q(f_1 + g_2) \\ & = 0. \end{aligned}$$

或者

$$\omega^2 + \omega(a_1 + a_2 i) + b_1 + b_2 i = 0. \quad (3.3.16)$$

其中

$$\begin{aligned} a_1 &= (1 + d)k^2 - (f_1 + g_2), \quad a_2 = 2qk, \\ b_1 &= dk^4 - k^2(f_1 d + g_2 + q^2) + (f_1 g_2 - f_2 g_1), \quad b_2 = (1 + d)qk^3 - kq(f_1 + g_2). \end{aligned}$$

计算可知:

$$\begin{aligned} a_1 a_2 &= 2b_2 = 2kq a_1, \\ 4b_1 &= 4c_1 - a_1^2, \quad c_1 = k^4 d - k^2(g_2 + d f_1) + f_1 g_2 - f_2 g_1. \end{aligned}$$

因此 (3.3.16) 的特征根为:

$$2\omega_{1,2} = -(a_1 + i a_2) \pm \sqrt{c_2 + i c_3} = -(a_1 + i a_2) \pm \sqrt{a_1^2 - 4c_1},$$

其中,  $c_2 = a_1^2 - 4b_1$ ,  $c_3 = 2a_1 a_2 - 4b_2 = 0$ .

注意到  $a_2$  依赖于对流项系数  $q$ , 但  $a_1$ ,  $c_1$  与对流项系数  $q$  无关. 说明特征值  $\omega_{1,2}$  实部的符号与对流项系数  $q$  无关.

**定理3.3.1.** 对于一维无界域的反应-扩散-对流系统, 对流项系数相同时, 对流项对于空间齐次稳态解的稳定性没有影响.

**证明** 在扩散存在的情况下, 假设  $k \neq 0$ , 沿着  $\operatorname{Re}(\omega) = 0$  会出现一个分支. 有两种可能:

(i) 如果  $a_1^2 - 4\alpha > 0$ , 那么  $\operatorname{Re}(\omega_{1,2})$  与  $q$  无关. 常数稳态解的稳定性由以下方程决定:

$$\alpha(k^2) = dk^4 - k^2(g_2 + df_1) + f_1g_2 - f_2g_1 = 0.$$

(ii) 如果  $a_1^2 - 4\alpha \leq 0$ , 那么

$$2\operatorname{Re}(\omega_{1,2}) = -a_1 = -(k^2(1+d) - (f_1 + g_2)) < 0.$$

因为  $f_1 + g_2 < 0$ , 扩散系数严格为正. 在这种情况下实部永远都是负的, 因此只在情形 (i) 中  $\operatorname{Re}(\omega_{1,2}) = 0$ . 所以, 在有对流的情况下, 扩散驱动不稳定的条件等同于无对流时扩散驱动不稳定的条件.

定理 3.3.1 说明如果系统中的两个物种具有相同的对流速度, 生物群落将保持相对静止, 即是说, 相同速度的对流不会影响模式的形成, 只会转移整个生物群落.

接下来考虑  $\theta = 0$  的情形, 即一个对流系数为正, 一个对流系数为 0. 此时系统 (3.0.1) 可写为:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} + f(u, v), \\ v_t = d_2 v_{xx} - qv_x + g(u, v). \end{cases} \quad (3.3.17)$$

设  $(u_*, v_*)$  是系统 (3.3.17) 的平衡点, 将系统 (3.3.17) 在  $(u_*, v_*)$  处线性化, 令  $\phi = u - u_*$ ,  $\varphi = v - v_*$ , 有

$$\begin{cases} \phi_t = d_1 \phi_{xx} + f_1 \phi + f_2 \varphi, \\ \varphi_t = d_2 \varphi_{xx} - q\varphi_x + g_1 \phi + g_2 \varphi. \end{cases} \quad (3.3.18)$$

其中  $f_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $f_2 = f_v(u_*, v_*)$ ,  $g_1 = g_u(u_*, v_*)$ ,  $g_2 = g_v(u_*, v_*)$ . 可以得到线性化系统 (3.3.18) 在平衡点  $(u_*, v_*)$  处的特征方程:

$$\omega \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1 - d_1 k^2 + ikq & f_2 \\ g_1 & g_2 - d_2 k^2 + ikq \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix}. \quad (3.3.19)$$

可得:

$$\omega^2 - \operatorname{Trace}_{v_k} \omega + \Delta_{v_k} = 0. \quad (3.3.20)$$

其中

$$\operatorname{Trace}_{v_k} = \operatorname{Trace}_k - iqk = \operatorname{Trace}_0 - (d_1 + d_2)k^2 - iqk,$$

$$\Delta_{v_k} = \Delta_k - iqk(f_1 - d_1 k^2) = \Delta_0 - (f_1 d_2 + g_2 d_1)k^2 + d_1 d_2 k^4 - iqk(f_1 - d_1 k^2).$$



令

$$a_1 = Tr_k, \quad a_2 = -qk, \quad b_1 = \Delta_k, \quad b_2 = qk(f_1 - d_1 k^2).$$

则

$$\text{Trace}_{v_k} = a_1 + ia_2, \quad \Delta_{v_k} = b_1 + ib_2.$$

设 (3.3.20) 的特征根为:  $\omega_k = s_k \pm i\theta_k$ , 因为常数稳态解是稳定的, 所以  $s_0 < 0$ . 如果存在一些  $k$ , 使得  $s_k > 0$ , 那么空间齐次稳态解将会变得不稳定. 经计算得到 (3.3.20) 的特征根为:

$$2\omega_{1,2} = a_1 + ia_2 \pm \left[ (a_1 + ia_2)^2 - 4(b_1 + ib_2) \right]^{\frac{1}{2}}. \quad (3.3.21)$$

(3.3.21) 的实部和虚部分别为

$$2\text{Re}(\omega_{1,2}) = a_1 \pm \left[ \frac{1}{2} \left( \sqrt{A^2 + B^2} + A \right) \right]^{\frac{1}{2}}, \quad (3.3.22)$$

$$2\text{Im}(\omega_{1,2}) = a_2 \pm \text{Sgn}(B) \left[ \frac{1}{2} \left( \sqrt{A^2 + B^2} - A \right) \right]^{\frac{1}{2}}. \quad (3.3.23)$$

其中  $A = a_1^2 - a_2^2 - 4b_1$ ,  $B = 2a_1a_2 - 4b_2$ ,  $\text{Sgn}$  是符号函数.

注意到  $\text{Re}(\omega_2) = a_1 - \left[ \frac{1}{2} \left( \sqrt{A^2 + B^2} + A \right) \right]^{\frac{1}{2}} < 0$ , 所以解中包含特征值  $\omega_2$  的项在  $t \rightarrow \infty$  时趋于零. 因此, 只需关注特征值  $\omega_1$  的实部. 如果对于所有的  $k$  都有  $\text{Re}(\omega_1) < 0$ , 则空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  是渐近稳定的. 反之, 如果存在  $k$  使得  $\text{Re}(\omega_1) > 0$ , 则空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  是不稳定的. 但由于  $\text{Re}(\omega_1)$  的代数表达式十分复杂, 因此无法直接判断  $\text{Re}(\omega_1)$  的正负. 但通过零点定理可以得到下面的引理.

**引理3.3.1.** 如果  $\text{Re}(\omega_1) = 0$  至少有一个解, 则存在  $k$  使得  $\text{Re}(\omega_1) > 0$ . 反之, 如果方程  $\text{Re}(\omega_1) = 0$  没有解, 那么对于所有的  $k$  都有  $\text{Re}(\omega_1) < 0$ .

由  $\text{Re}(\omega_1) = 0$  可得:

$$a_1^2 b_1 = b_2^2 - a_1 a_2 b_2.$$

由  $a_1, a_2, b_1, b_2$  的表达式计算可得:

$$a_1^2 b_1 = [(d_1 + d_2)^2 k^4 + \text{Trace}_0^2 - 2\text{Trace}_0(d_1 + d_2)k^2] \Delta_k,$$

$$b_2^2 = q^2 k^2 (f_1 - d_1 k^2),$$

$$a_1 a_2 b_2 = (d_1 + d_2)(d_1 k^2 - f_1)q^2 k^4 + q^2 k^2 \text{Trace}_0(f_1 - d_1 k^2).$$

带入等式  $a_1^2 b_1 = b_2^2 - a_1 a_2 b_2$ , 可得关于  $q^2(k^2)$  的中性曲线:

$$q^2(k^2) = \frac{\text{Trace}_k^2 \Delta_k}{k^2(d_1 k^2 - f_1)(g_2 - d_2 k^2)} \geq 0.$$

所有满足条件的  $q^2$  会有  $\text{Re}(\omega_1) = 0$ , 此时空间齐次稳态解变得不稳定.

(1) 如果  $\Delta_k > 0$ , 这个空间齐次稳态解在没有扩散与对流的时候是稳定的. 假设  $f_1 > 0$ ,  $g_2 < 0$ , 则当  $k^2 < \frac{f_1}{d_1}$  时, 有  $q^2 > 0$ . 通过分析可知当  $k \rightarrow 0$  或  $k \rightarrow \infty$  时, 都有  $q^2(k^2) \rightarrow \infty$ . 从而, 当  $k^2 < \frac{f_1}{d_1}$  时,  $q^2(k^2)$  有最小值. 除此之外, 当  $k^2 > \frac{f_1}{d_1}$ , 此时  $q^2(k^2) < 0$  与  $q^2(k^2) > 0$  矛盾. 因此系统是稳定的, 当且仅当对于所有  $k > 0$ , 有  $q^2 \in [0, q_w^2)$ ,  $q_w$  是临界值, 即  $q^2$  的最小值.

(2) 如果  $\Delta_k \leq 0$ , 这个系统在有扩散但没有对流的时候是不稳定的. 当  $k^2 > \frac{f_1}{d_1}$  时,  $q^2 \in (0, +\infty)$ . 此外当  $k^2 < \frac{f_1}{d_1}$  时有  $q^2 < 0$ , 这与  $q^2$  矛盾. 即是说对于任何的  $q^2 > 0$ , 如果没有对流只有扩散的系统发生 Turing 不稳定性, 那么加入对流项后的系统也是不稳定的.

因此, 在 Turing 稳定情况下, 考虑对流项的影响. 对流会引起不稳定性. 即  $\Delta_k > 0$ ,  $k^2 < \frac{f_1}{d_1}$ .  $q^2(k^2)$  对  $k^2$  求偏导为:

$$\frac{\partial q^2}{\partial k^2} = \frac{\text{Trace}_k S(k^2)}{k^4(f_1 - d_1 k^2)^2(g_2 - d_2 k^2)^2} = 0.$$

其中

$$S(k^2) = (2\text{Trace}_0 - \text{Trace}_k)\Delta_k(f_1 - d_1 k^2)(g_2 - d_2 k^2) + f_2 g_1 \text{Trace}_k(d_2 f_1 + d_1 g_2 - 2d_1 d_2 k^2)^2.$$

可以通过计算上述方程至少有一个零点:

$$k_*^2 = k^2|_{S=0} = \left\{ k^2 | S(k^2) = 0, 0 < k^2 < \frac{f_1}{d_1} \right\}.$$

同时, 对流的最小速度  $q_w$  是临界值

$$q_w^2 = q^2(k_w^2), k_w^2 = \min_{k^2|_{S=0}} q^2(k^2).$$

简而言之, 当  $q^2 < q_w^2$  时, 如果空间齐次稳态解局部渐近稳定的, 那么有对流项后空间齐次稳态解还是稳定的. 当  $q^2 > q_w^2$  时, 如果空间齐次稳态解是局部渐近稳定的有对流项后, 则空间齐次稳态解会在对流的作用下变得不稳定. 根据以上分析, 可以得出由对流项引起的不稳定的结论.

**定理3.3.2.** (i) 假设  $f_1 > 0$ ,  $k^2 > \frac{f_1}{d_1}$ . 如果系统 (3.3.17) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  发生 Turing 不稳定性, 那么有对流后的空间齐次稳态解仍然是不稳定的.

(ii) 假设  $f_1 > 0$ ,  $k^2 < \frac{f_1}{d_1}$ . 如果系统 (3.3.17) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  在没有对流 ( $q = 0$ ) 只有扩散的情况下是稳定的. 有对流项后, 当  $q^2 > q_w^2$ , 则空间齐次稳态解会在对流的作用下变得不稳定.

**证明** 设函数  $q^2$  在  $k_*^2$  处取得最小值, 曲线  $q^2$  存在临界值  $(k_*^2, q_w^2)$ . 即当  $q^2 = q_w^2$  时, 在  $k_*^2$  上, 有  $\text{Re}(\omega_1) = 0$ . 因此,  $(k_*^2, q_w^2)$  被称为临界点. 如果  $q^2 > q_w^2$ , 有  $\text{Re}(\omega_1) > 0$ , 那么对流项可引起不稳定性. 如果  $q^2 < q_w^2$ , 有  $\text{Re}(\omega_1) < 0$ , 那么对流项不会引起不稳定性.

通过上面分析可知, 反应-扩散-对流模型相应的中性曲线的临界值存在, 但求这个临界值的参数条件是比较麻烦的. 上面只给出了一些计算的代数式, 特别精确的表达式未给出. 最后我们会用数值模拟的方法验证临界值的存在性.

接下来考虑两个物种被水流带走的速度存在明显差异的情形 (即  $\theta > 0$ , 且  $\theta \neq 0, 1$ ). 此时模型 (3.0.1) 可以写为:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - \theta q u_x + f(u, v), \\ v_t = d_2 v_{xx} - q v_x + g(u, v). \end{cases} \quad (3.3.24)$$

设  $(u_*, v_*)$  是系统 (3.3.24) 的平衡点, 将系统 (3.3.24) 在  $(u_*, v_*)$  处线性化. 令  $\phi = u - u_*$ ,  $\varphi = v - v_*$ , 有

$$\begin{cases} \phi_t = d_1 \phi_{xx} + \theta q \phi_x + f_1 \phi + f_2 \varphi, \\ \varphi_t = d_2 \varphi_{xx} + q \varphi_x + g_1 \phi + g_2 \varphi. \end{cases} \quad (3.3.25)$$

其中  $f_1 = f_u(u_*, v_*)$ ,  $f_2 = f_v(u_*, v_*)$ ,  $g_1 = g_u(u_*, v_*)$ ,  $g_2 = g_v(u_*, v_*)$ .

可以得到线性化系统在平衡点  $(u_*, v_*)$  处的特征方程:

$$\omega \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1 - d_1 k^2 + ik\theta q & f_2 \\ g_1 & g_2 - d_2 k^2 + ikq \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_k^1 \\ c_k^2 \end{pmatrix}. \quad (3.3.26)$$

则 (3.3.26) 的关系可以写成

$$\begin{aligned} & \omega^2 + \omega [ikq(1 + \theta) + k^2(d_1 + d_2) - (f_1 + g_2)] \\ & + d_1 d_2 k^4 + d_1 d_2 k^4 + id_1 q k^3 - d_1 g_2 k^2 + id_2 \theta q k^3 \\ & - \theta k^2 q^2 - i\theta k q g_2 - d_2 f_1 k^2 - ikq f_1 + f_1 g_2 - f_2 g_1 = 0, \end{aligned}$$

或者

$$\omega^2 + \omega(a_1 + a_2 i) + b_1 + b_2 i = 0. \quad (3.3.27)$$

其中

$$\begin{aligned} a_1 &= (d_1 + d_2)k^2 - (f_1 + g_2), \quad a_2 = qk(1 + \theta), \\ b_1 &= d_1 d_2 k^4 - k^2(f_1 d_2 + g_2 d_1 + \theta q^2) + (f_1 g_2 - f_2 g_1), \\ b_2 &= (d_1 + \theta d_2)qk^3 - kq(f_1 + \theta g_2). \end{aligned}$$

(3.3.27) 根的实部和虚部分别为

$$2\operatorname{Re}(\omega_{1,2}) = a_1 \pm \left[ \frac{1}{2}(\sqrt{A^2 + B^2} + A) \right]^{\frac{1}{2}}, \quad (3.3.28)$$

$$2\operatorname{Im}(\omega_{1,2}) = a_2 \pm \operatorname{Sgn}(B) \left[ \frac{1}{2}(\sqrt{A^2 + B^2} - A) \right]^{\frac{1}{2}}. \quad (3.3.29)$$

其中  $A = a_1^2 - a_2^2 - 4b_1$ ,  $B = 2a_1 a_2 - 4b_2$ ,  $\operatorname{Sgn}$  是符号函数. 由  $\operatorname{Re}(\omega_1) = 0$ , 可得

$$q^2 = \frac{[d_1 d_2 k^4 - (d_1 g_2 + d_2 f_1)k^2 + f_1 g_2 - f_2 g_1] [(d_1 + d_2)k^2 - (f_1 + g_2)]^2}{(\theta - 1)^2 (g_2 - d_2 k^2)(d_1 k^2 - f_1)k^2}.$$

从  $q^2$  的表达式可以看出当  $\theta \in (0, 1)$  时,  $q^2$  关于  $\theta$  是单调递增的; 当  $\theta > 1$  时,  $q^2$  关于  $\theta$  是单调递减的. 当空间齐次稳态解是稳定的时候, 考虑对流项的影响, 当  $\theta \in (0, 1)$  时,  $\theta$  越大,  $q^2$  的最小值  $q_w^2$  就越大, 则越不容易产生不稳定.  $\theta \rightarrow 1$  时, 若空间齐次稳态解是稳定的, 那么加入对流项, 也很难产生不稳定, 这与前面分析的  $\theta = 1$ , 对流项对于模型空间齐次稳态解的稳定性无影响结果相同. 当  $\theta > 1$  时,  $\theta$  越大,  $q^2$  的最小值  $q_w^2$  就越小, 则越容易产生不稳定. 即模型中两个物种的对流项系数存在差值时, 差值越大, 对流项越容易引起空间齐次稳态解产生不稳定性.

接下来利用 Matlab 软件进行数值模拟, 利用第四章的捕食者具有收获率的捕食-食饵模型进行数值模拟. 可以从图 3.1 的 (a) 中可以看出临界曲线  $q^2$  的存在, 并且存在最小值  $q_w^2$ . 从图 3.1 的 (b) 中可以看出随着  $q^2$  的增大, 当  $q^2 > q_w^2$  时,  $q^2$  越大越可能出现不稳定性. 图 3.2 展示了  $\theta$  取不同值,  $q^2$  的最小值是不相同的. 图 3.2 (a) 是  $\theta \in (0, 1)$ , (b) 是  $\theta > 1$ , 从图中可以看出模型中两物种对流系数存在差异时, 差值越小,  $q_w^2$  就越大, 对流项越不容易引发不稳定; 差值越大,  $q_w^2$  就越小, 越容易引发不稳定.

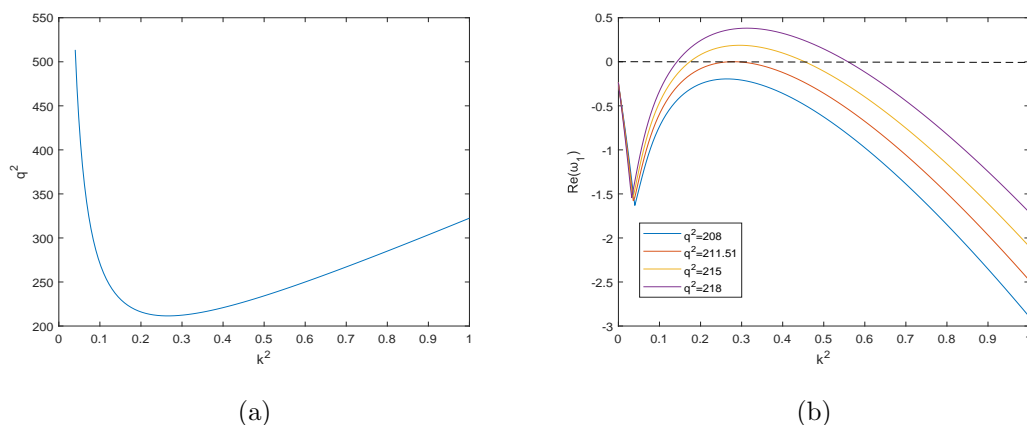


图 3.1: (a)  $q^2$  随  $k^2$  的变化曲线, (b)  $\text{Re}(\omega_1)$  随  $k^2$  的变化曲线. 取参数:  $\alpha = 1.5$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $\gamma = 0.01$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $d = 2$ .

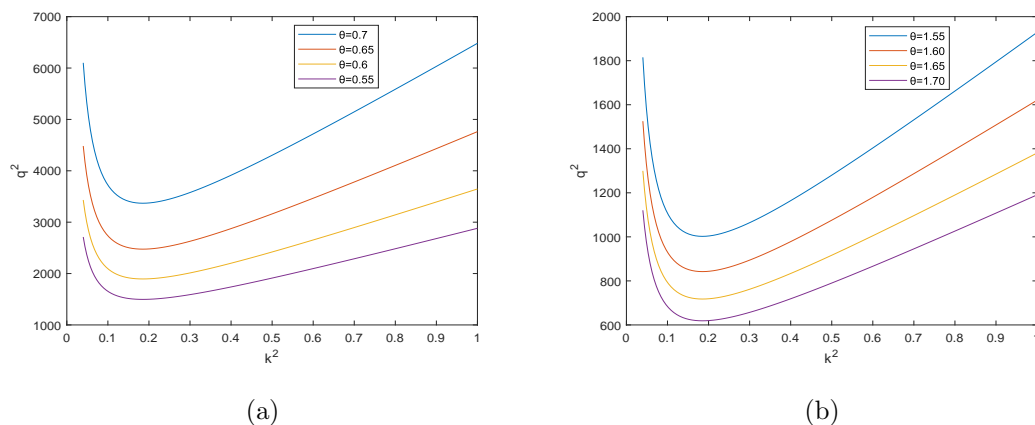


图 3.2:  $\theta$  取不同值时候,  $q^2$  随  $k^2$  的变化曲线. 取参数:  $\alpha = 1.5$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $\gamma = 0.01$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $d = 2$ .

### §3.4 结论与讨论

在本章中, 研究了在一维无界域具有一般反应项的反应-扩散-对流模型. 如果两个物种的对流系数相同, 那么对流项对于模型的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  的稳定性没有影响. 即是说, 没有对流项时 ( $q = 0$ ) 反应-扩散模型的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  是稳定的, 考虑对流项的影响, 这个空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  仍然是稳定的; 没有对流项时 ( $q = 0$ ) 反应-扩散模型的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  发生 Turing 不稳定性, 考虑对流项的影响, 这个空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  仍然是不稳定的.

如果两个物种的对流项系数存在差异值时, 当系统 (3.3.17) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  在没有对流 ( $q = 0$ ) 只有扩散时发生 Turing 不稳定性, 那么有对流后的空间齐次稳态解仍然是不稳定的; 如果系统 (3.3.17) 的空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  在没有对流 ( $q = 0$ ) 只有扩散的情况下是稳定的, 有对流项之后, 当  $q^2 > q_w^2$ , 则空间齐次稳态解会在对流的作用下变得不稳定.

在一维有界域与一维无界域对流项对于空间齐次稳态解  $(u_*, v_*)$  的影响不同, 在一维有界域, 对流项在小于临界值时可以起着让发生 Turing 不稳定性的空间齐次稳态解重新稳定的作用, 但在一维无界域, 对流项只能起着让 Turing 稳定的空间齐次稳态解产生不稳定.

## 第四章 应用: 捕食-食饵模型的斑图动力学

### §4.1 捕食者具有收获率的捕食-食饵模型的斑图动力学

#### §4.1.1 引言

标准的 Lotka-Volterra 捕食-食饵模型假设单位捕食率只依赖于食饵的数量,但在大多数情况下,特别是当捕食者需要花更多时间去寻找食物时,更适合的捕食-食饵系统应建立在所谓的比例依赖性理论上 [4]. 也就是说,单位捕食者增长率应该是食饵与捕食者比值的函数. 在文献 [5, 54] 中,作者讨论了扩散驱动捕食-食饵模型产生空间结构的一些条件. 近年来一些研究者研究了比例依赖的捕食-食饵模型 [16, 65]. 文献 [18] 中,作者研究了具有非恒定捕食者收获率的比率依赖捕食-食饵模型的局部稳定性. 他们对模型中涉及的参数提供了更一般的条件. 他们的结果表明,捕食者收获率严重影响种群模型的稳定性,即无捕食者的平衡点可以是稳定节点或鞍节点,内部正平衡点可以是节点、焦点或中心点之一. 结果表明,具有捕食者收获率的比率依赖捕食-食饵模型比没有任何收获率的经典比率依赖捕食-食饵模型具有更丰富的动力学. 在文献 [32] 中,作者表明具有非恒定捕食者收获率的比率依赖捕食-食饵模型表现出多种类型的分支现象. 在本节中,我们将讨论捕食者具有收获率的捕食-食饵模型的 Hopf 分支与空间模式.

#### §4.1.2 模型的建立

考虑生活在河流生态系统中的捕食和食饵种群的相互作用,研究以下捕食者有收获率的反应-扩散-对流比例依赖捕食-食饵模型:

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} - qu_x + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{cuv}{mv + u}, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = D_2 v_{xx} - qv_x + v \left(\frac{c_1 cu}{mv + u} - e\right) - hv, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0. \end{cases} \quad (4.1.1)$$

其中  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  分别代表食饵与捕食者的密度,  $r$  表示食饵的内在增长率,  $K$  代表环境容纳量,  $c$  代表捕获率,  $c_1$  代表转化系数,  $m$  代表半捕获饱和常数,  $e$  代表捕食者死亡率,  $h$  代表

收获率. 为了方便, 对 (4.1.1) 进行无量纲化:

$$\tilde{u} = \frac{u}{K}, \quad \tilde{v} = \frac{mv}{K}, \quad \tilde{x} = \sqrt{\frac{r}{D_1}}x, \quad \tilde{t} = rt, \quad \tilde{q} = q\sqrt{\frac{1}{D_1r}}.$$

为了简便去掉 $\sim$ , 则系统 (4.1.1) 可以写成:

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} - qu_x + u(1-u) - \frac{\alpha uv}{v+u}, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = dv_{xx} - qv_x + v\left(-\gamma + \frac{\beta u}{v+u}\right) - \delta v, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (4.1.2)$$

其中  $\alpha = \frac{cK}{mr}$ ,  $\gamma = \frac{e}{r}$ ,  $\beta = \frac{c_1c}{r}$ ,  $\delta = \frac{h}{r}$ ,  $d = \frac{D_2}{D_1}$ .

### §4.1.3 常数稳态解的空间非齐次 Hopf 分支与斑图动力学

系统 (4.1.2) 对应的常微分方程系统为:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(1-u) - \frac{\alpha uv}{v+u} \doteq f(u, v), \\ \frac{dv}{dt} = v\left(-\gamma + \frac{\beta u}{v+u}\right) - \delta v \doteq g(u, v). \end{cases} \quad (4.1.3)$$

**引理4.1.1.** [70] 计算可知系统当  $\delta_1 < \delta < \beta - \gamma$ ,  $\delta_1 = \max\left\{0, \beta - \gamma - \frac{\beta}{\alpha}\right\}$  时. 系统 (4.1.3) 有唯一的正平衡点

$$E_* = (u_*, v_*) = \left(1 - \alpha + \frac{\alpha(\gamma + \delta)}{\beta}, \left(\frac{\beta - \delta - \gamma}{\gamma + \delta}\right)u_*\right).$$

记  $(H_2)$  为以下两个条件同时成立

$$\beta < \alpha, \quad \alpha\beta^2 + \beta\gamma^2 > \alpha\gamma^2 + (\gamma + 1)\beta^2.$$

由文献 [70] 可知,  $(H_2)$  成立时, 当  $\delta = \delta_0 = \frac{\beta^2 - 2\gamma(\beta - \alpha) - \beta\sqrt{(2\alpha - \beta)^2 + 4(\beta - \alpha)}}{2(\beta - \alpha)}$ , 系统 (4.1.3) 存在空间齐次 Hopf 分支.

接下来考虑以下模型的空间非齐次 Hopf 分支:

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + u(1-u) - \frac{\alpha uv}{v+u}, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = dv_{xx} + v\left(-\gamma + \frac{\beta u}{v+u}\right) - \delta v, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (4.1.4)$$



在这里  $\Omega = (0, L)$ . 选  $\delta$  为分支参数, 同 §2.3 的讨论, 则 (4.1.4) 在常数平衡点  $E_*$  处的特征方程可写为:

$$\omega^2 - \omega \text{Trace}_n(\delta) + \text{Det}_n(\delta) = 0. \quad (4.1.5)$$

其中

$$\begin{cases} \text{Trace}_n(\delta) = f_1(\delta) + g_2(\delta) - (1+d) \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2, \\ \text{Det}_n(\delta) = d \left( \frac{n\pi}{L} \right)^4 - \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2 (g_2(\delta) + df_1(\delta)) + f_1(\delta)g_2(\delta) - f_2(\delta)g_1(\delta). \end{cases} \quad (4.1.6)$$

$$\begin{aligned} f_1(\delta) &= -u_* + \frac{\alpha}{\beta^2} (\beta - \delta - \gamma) (\delta + \gamma), \quad f_2(\delta) = -\frac{\alpha (\delta + \gamma)^2}{\beta^2}, \\ g_1(\delta) &= -\frac{(\beta - \delta - \gamma)^2}{\beta}, \quad g_2(\delta) = -\frac{(\delta + \gamma) (\beta - \delta - \gamma)}{\beta}. \end{aligned}$$

$$(4.1.5) \text{ 的根为 } \omega(\delta) = \frac{\text{Trace}_n(\delta) \pm \sqrt{\text{Trace}_n^2(\delta) - 4\text{Det}_n(\delta)}}{2}.$$

为了寻找 Hopf 分支值  $\delta_j^H$ , ( $1 \leq j \leq n$ ), 需要有如下充要条件:

(H<sub>3</sub>): 这里存在一个  $j$  使得

$$\text{Trace}_j(\delta_j^H) = 0, \text{Det}_j(\delta_j^H) > 0, \text{Trace}_i(\delta_j^H) \neq 0, \text{Det}_i(\delta_j^H) \neq 0, i \neq j.$$

并且对于在虚轴附近的唯一的一对复特征值  $p(\delta) \pm iq(\delta)$ , 有  $p'(\delta_j^H) \neq 0$ .

令 (4.1.5) 式的根为  $p(\delta) \pm iq(\delta)$ , 很明显  $p(\delta) = \frac{\text{Trace}_n(\delta)}{2}$ . 设条件 (H<sub>7</sub>) 为: 这里存在  $n$ , 使得当  $\beta - \gamma - \frac{\beta}{\alpha} \leq 0$  时, 有  $1 \leq \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2 < \frac{(\beta - \alpha)\gamma^2 + \beta^2(\alpha - 1 - \gamma)}{\beta^2(1+d)}$ ;  
当  $\beta - \gamma - \frac{\beta}{\alpha} > 0$  时, 有  $1 \leq \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2 < \frac{(\alpha - 1)(\alpha - \gamma)}{\beta^2(1+d)}$ .

假设 (H<sub>2</sub>) 成立, 注意到

$$\begin{aligned} \text{Trace}_n(\delta) &= f_1(\delta) + g_2(\delta) - \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2 (1+d) \\ &= \frac{\alpha\beta^2 - \alpha(\gamma + \delta)^2 - (\gamma + \delta + 1)\beta^2 + \beta(\gamma + \delta)^2}{\beta^2} - \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2 (1+d). \end{aligned}$$

并且

$$\frac{\partial \text{Trace}_n(\delta)}{\partial \delta} = \frac{2(\beta - \alpha)(\gamma + \delta)}{\beta^2} - 1.$$

(H<sub>2</sub>) 成立表明  $\frac{\partial \text{Trace}_n(\delta)}{\partial \delta} < 0$ , 则  $\text{Trace}_n$  关于  $\delta$  是单调递减的, 并且

$$\lim_{\delta \rightarrow +\infty} \text{Trace}_n(\delta) = -\infty, \lim_{\delta \rightarrow 0} \text{Trace}_n(\delta) = \frac{\alpha\beta^2 - \alpha\gamma^2 - (\gamma + 1)\beta^2 + \beta\gamma^2}{\beta^2} - \left( \frac{n\pi}{L} \right)^2 (1+d).$$

(H<sub>2</sub>) 成立, 则

$$\frac{\alpha\beta^2 - \alpha\gamma^2 - (\gamma + 1)\beta^2 + \beta\gamma^2}{\beta^2} > 0,$$

即  $f_1(\delta = 0) + g_2(\delta = 0) > 0$ ,  $f_1(\delta = \delta_0) + g_2(\delta = \delta_0) = 0$ . 由于  $f_1(\delta) + g_2(\delta)$  关于  $\delta$  单调递减, 所以当  $\delta \in (0, \delta_0)$  时,  $f_1(\delta) + g_2(\delta) > 0$ . 定义  $\delta_j^H$  是  $f_1(\delta) + g_2(\delta) = (1 + d) \left(\frac{j\pi}{L}\right)^2$  的根 ( $1 \leq j \leq n$ ), 满足  $0 < \delta_j^H < \delta_0$ , 即

$$0 < \delta_n^H < \dots < \delta_2^H < \delta_1^H < \delta_0.$$

显然当  $i \neq j$  时,  $\text{Trace}_j(\delta_j^H) = 0$ ,  $\text{Trace}_j(\delta_i^H) \neq 0$ ,  $p'(\delta_j^H) = \frac{\text{Trace}_j'}{2} < 0$ , 从而横截条件被满足. 下面只需验证  $\text{Det}_i(\delta_j^H) \neq 0$ ,  $\text{Det}_j(\delta_j^H) > 0$  是否成立. 这里得到一些参数条件:

$$(H_4): d - (f_1(\delta_j^H)d + g_2(\delta_j^H)) > 0.$$

如果 (H<sub>4</sub>) 成立, 那么

$$\text{Det}_j(\delta_j^H) \geq \left(\frac{j\pi}{L}\right)^4 d - \left(\frac{j\pi}{L}\right)^2 (f_1(\delta_j^H)d + g_2(\delta_j^H)) > 0.$$

并且计算可得:

$$\frac{\partial \text{Det}_j(\delta_j^H)}{\partial j^2} = 2d \left(\frac{j\pi}{L}\right)^2 - (f_1(\delta_j^H)d + g_2(\delta_j^H)) > 0.$$

可知  $\text{Det}_j$  关于  $j^2$  是单调递增的, 并且  $\lim_{j^2 \rightarrow 0} \text{Det}_j(\delta) = f_1(\delta)g_2(\delta) - f_2(\delta)g_1(\delta) > 0$ , 所以  $\text{Det}_i(\delta_j^H) \neq 0$ . 因此条件 (H<sub>3</sub>) 是满足的, 从而可以得到如下结论:

**定理4.1.1.** 假设 (H<sub>1</sub>), (H<sub>2</sub>), (H<sub>3</sub>), (H<sub>4</sub>) 成立, 这里存在  $n$  个点  $\delta_j^H$ ,  $1 \leq j \leq n$ , 满足

$$0 < \delta_n^H < \dots < \delta_2^H < \delta_1^H < \delta_0.$$

使得当  $\delta$  经过  $\delta_j^H$ , 即  $\delta = \delta_j^H$  时, 系统 (4.1.4) 在平衡点  $E_*$  处存在 Hopf 分支. 此外:

- (i) 当  $\delta = \delta_0$  时, 这个周期解是空间齐次的, 即其对应的 ODE 系统 (4.1.3) 的周期解;
- (ii) 当  $\delta = \delta_j^H$  时, 这个周期解是空间非齐次的.

接下来我们利用 Matlab 软件对模型进行数值模拟. 给定模型 (4.1.3) 参数的具体数值, 绘制解曲线图与相平面图. 从图像中可以看出参数  $\delta$  对系统解的影响.

在图 4.1 选定参数的情况下, 从图 4.1中可以看出平衡点  $E_* = (0.4286, 0.1714)$  是局部渐近稳定的, 两个种群的密度最后趋于稳定.

在图 4.2 选定参数的情况下, 计算可得  $\delta_0 = 0.2538$ , 模型 (4.1.3) 在平衡点  $E_*$  处存在空间齐次 Hopf 分支, 模型 (4.1.3) 出现周期解, 从图中可以看出模型 (4.1.3) 有稳定的周期解. 即在捕食者存在收获率时, 当收获率为一些特定值, 食饵与捕食者都不会灭绝, 捕食者与食饵的种群密度变化会随着时间呈现周期性变化, 这有利于种群的持续生存.

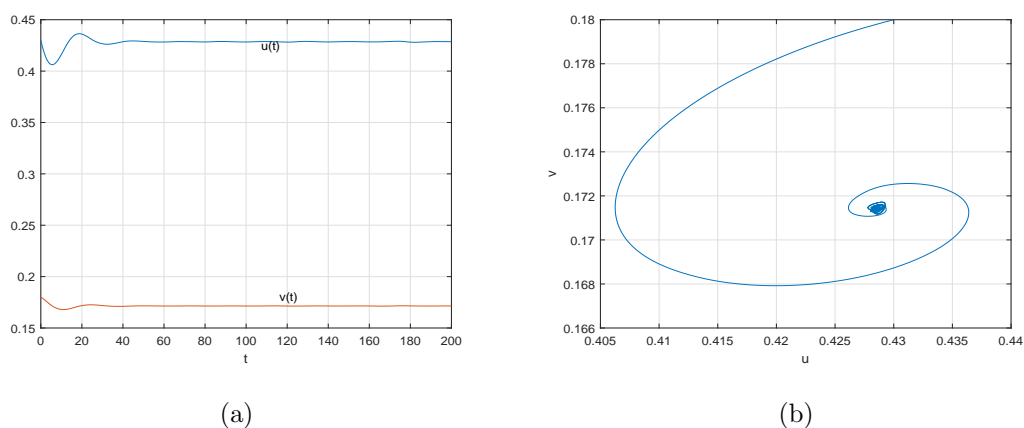


图 4.1: 系统 (4.1.3) 的数值解图, 平衡点  $E_*$  是局部渐近稳定. 取参数:  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 0.7$ ,  $\gamma = 0.2$ ,  $\delta = 0.3$ .

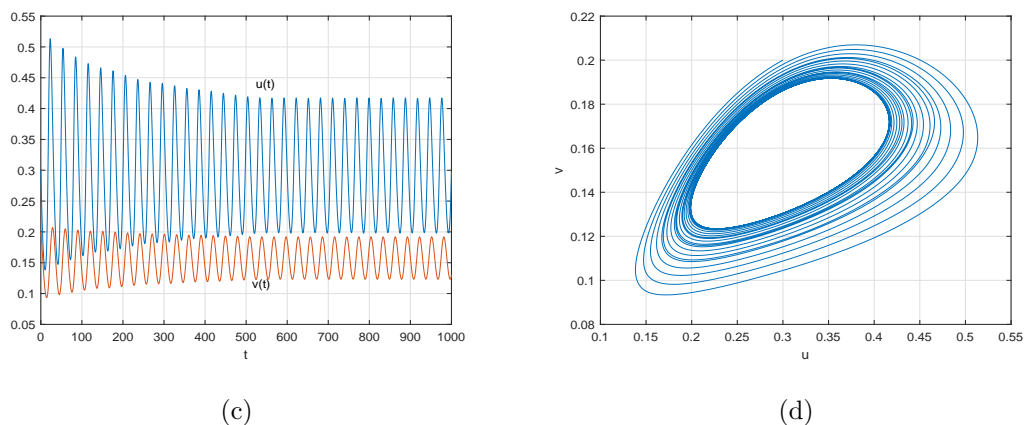


图 4.2: 系统 (4.1.3) 的数值解图, 系统 (4.1.3) 存在稳定的周期解. 取参数:  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 0.7$ ,  $\gamma = 0.2$ ,  $\delta = 0.2538$ .

接下来考虑如下模型的 Turing 不稳定性:

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + u(1-u) - \frac{\alpha uv}{v+u}, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = dv_{xx} + v\left(-\gamma + \frac{\beta u}{v+u}\right) - \delta v, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (4.1.7)$$

由定理 2.3.1 可知当

$$f_1 + g_2 < 0, f_1 g_2 - f_2 g_1 > 0, \quad (4.1.8)$$

$$g_2 + df_1 > 0, \quad (4.1.9)$$

$$(g_2 + df_1) - 2\sqrt{d\det(J)} > \frac{\pi^2}{L^2}d. \quad (4.1.10)$$

$$\begin{aligned} f_1(\delta) &= -u_* + \frac{\alpha}{\beta^2}(\beta - \delta - \gamma)(\delta + \gamma), \quad f_2(\delta) = -\frac{\alpha(\delta + \gamma)^2}{\beta^2}, \\ g_1(\delta) &= -\frac{(\beta - \delta - \gamma)^2}{\beta}, \quad g_2(\delta) = -\frac{(\delta + \gamma)(\beta - \delta - \gamma)}{\beta}. \end{aligned}$$

成立时, 系统 (4.1.7) 的空间齐次稳态解会发生 Turing 不稳定性. 由定理 2.3.2 易知空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性时, 考虑对流项的影响, 当  $q > \sqrt{Q_*}$  时, 不稳定的空间齐次稳态解会重新稳定, 当  $q < \sqrt{Q_*}$ , 不稳定的空间齐次稳态解仍然不稳定. 其中  $Q_*$  的表达式见定理 2.3.2.

接下来我们利用 Matlab 软件对上述模型进行数值模拟, 描述系统 (4.1.2) 对应的常微分方程中函数  $u(t)$ ,  $v(t)$  随时间  $t$  变化的图像以及系统 (4.1.2) 中函数  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  随时间  $t$  与空间  $x$  变化的图像.

从图 4.3 中可以看出正常数平衡点  $E_* = (0.2650, 0.2551)$  是局部渐近稳定的. 从图 4.4 中可以看出加入扩散后, 空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性, 种群的密度不仅依赖时间还依赖于空间的变化. 发生不稳定时考虑对流项, 计算得  $\sqrt{Q_*} = 0.3606$ . 从图 4.5 的 (a) 与 (b) 可以看出当  $q < \sqrt{Q_*}$  时, 空间齐次稳态解仍不稳定. 从图 4.6 的 (a) 与 (b) 可以看出当  $q > \sqrt{Q_*}$  时, 空间齐次稳态解重新稳定.

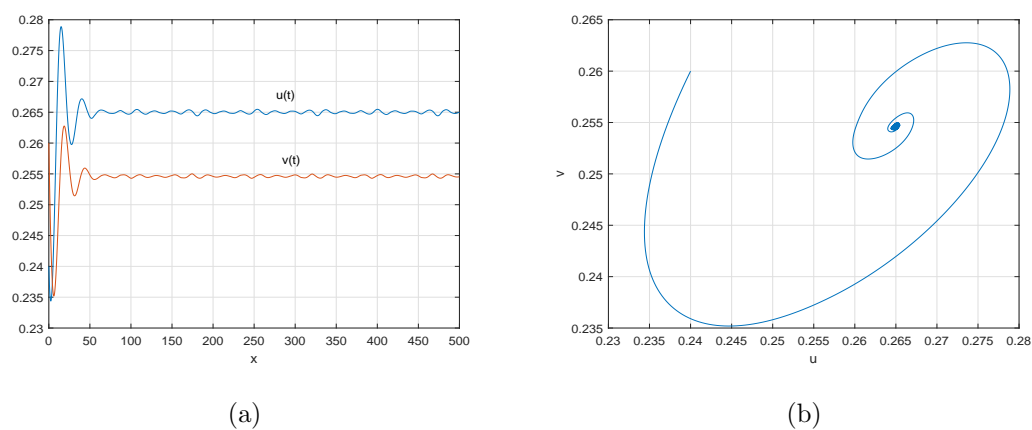


图 4.3: 系统 (4.1.3) 的数值解图,  $E_*$  是局部渐近稳定的. 取参数:  $\alpha = 1.5$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $\gamma = 0.01$ ,  $\delta = 0.5$ .

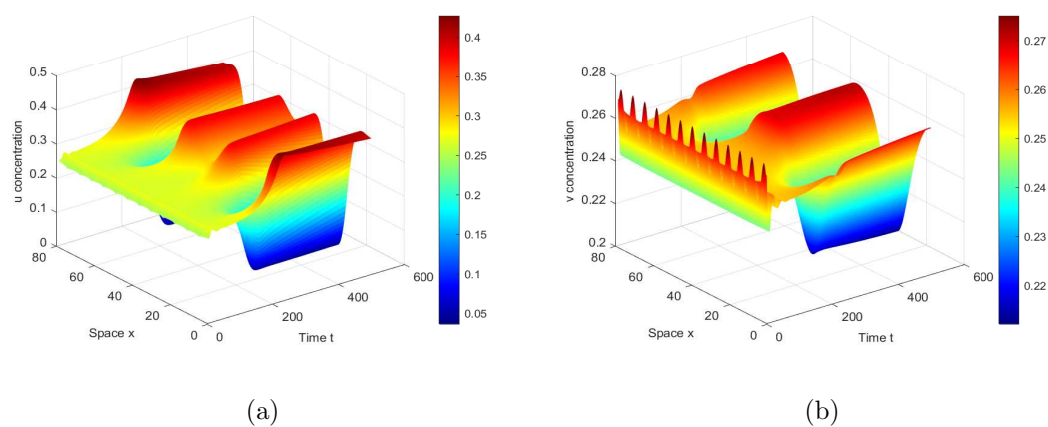


图 4.4: 系统 (4.1.2) 的数值解图. 取参数:  $\alpha = 1.5$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $\gamma = 0.01$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $d = 50$ ,  $L = 25\pi$ ,  $q = 0$ .

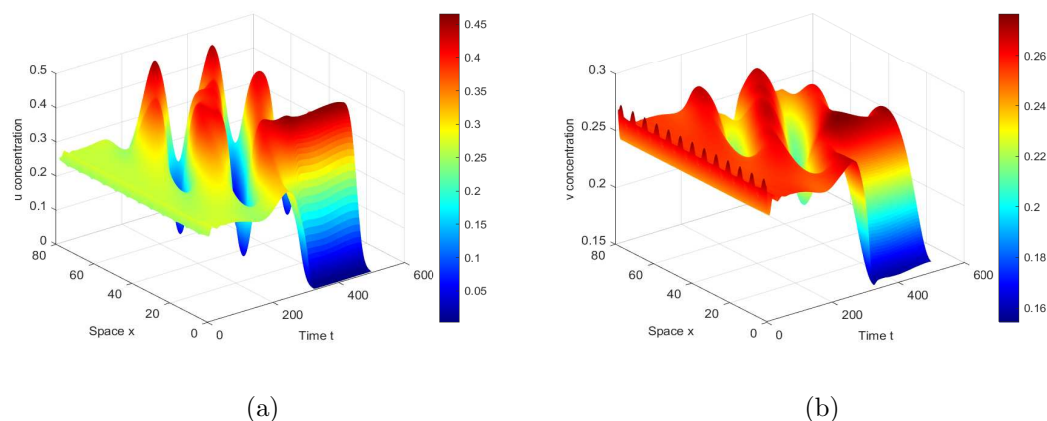


图 4.5: 系统 (4.1.2) 的数值解图. 取参数:  $\alpha = 1.5$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $\gamma = 0.01$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $d = 50$ ,  $L = 25\pi$ .

(a)  $q = 0.2$ , (b)  $q = 0.2$ .

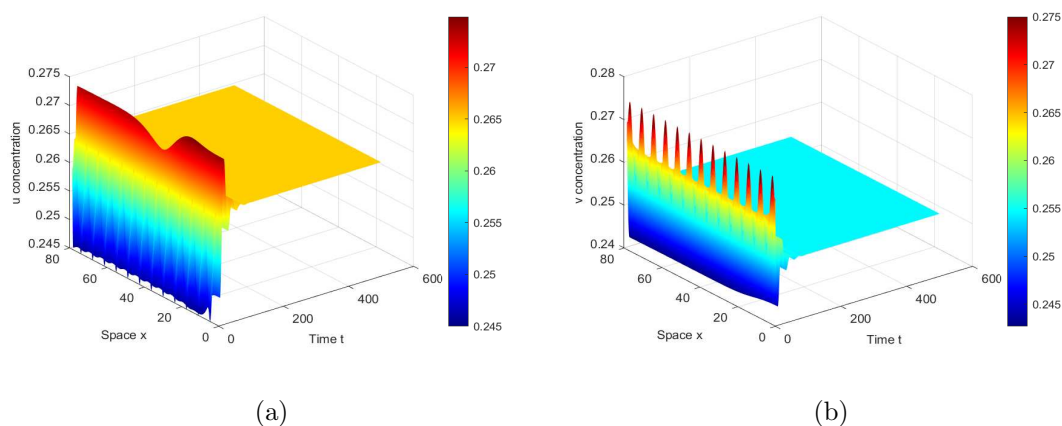


图 4.6: 系统 (4.1.2) 的数值解图. 取参数:  $\alpha = 1.5$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $\gamma = 0.01$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $d = 50$ ,  $L = 25\pi$ .

(a)  $q = 0.2$ , (b)  $q = 0.2$ .

## §4.2 捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型的斑图动力学

### §4.2.1 引言

在种群生物学中, 许多捕食-食饵模型是以经典的 Lotka-Volterra(L-V) 模型为基础, 例如广义高斯型捕食-食饵系统 [12–14]. 它延伸了经典的 (L-V) 模型, 该延伸是基于以下事实: 捕食者种群可能面临其他有限资源的短缺, 例如生存和繁殖的栖息地的大小等. 因此自然会将

捕食者对除猎物以外的资源的竞争引入捕食-食饵系统, 得到如下模型:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = au - eu^2 - vp(u), \\ \frac{dv}{dt} = v(-c + dp(u)) - hv^2. \end{cases} \quad (4.2.11)$$

其中  $u(t)$ ,  $v(t)$  分别表示时间  $t$  时猎物和捕食者的种群密度,  $au - eu^2$  表示在没有捕食者的情况下, 猎物的特定生长,  $a$  是内在增长率,  $eu^2$  描述了有限资源的猎物竞争,  $e$  是竞争系数,  $p(u)$  是描述每个捕食者单位时间内被攻击的猎物密度变化的功能性反应,  $h > 0$  是捕食者对猎物以外资源的竞争系数. 接下来我们讨论河流生态系中捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型的常数稳态解的 Turing 不稳定性.

#### §4.2.2 模型的建立

我们考虑河流生态系统中的捕食-食饵相互作用, 建立以下模型:

$$\begin{cases} u_t = D_1 u_{xx} - qu_x + au \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{buv}{1 + Au}, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = D_2 v_{xx} - qv_x + \frac{d uv}{1 + Au} - cv - hv^2, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (4.2.12)$$

其中  $\Omega$  是一维有界域, 边界处光滑. 参数  $a, b, c, d, A, K, h$  都是正常数.  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  代表在时间  $t > 0$ , 在空间位置  $x$  处猎物与捕食者的密度.  $D_1, D_2$  是物种的扩散系数. 水流的水平流动以  $q$  的速度携带着猎物与捕食者.  $a$  代表在没有捕食者存在时被捕食种群的繁殖率,  $K$  是环境承载力,  $c$  是捕食者的自然死亡率,  $h$  是捕食者对猎物以外资源的竞争系数.  $A$  反映了当猎物密度增加时捕食者的增长饱和效应.  $\frac{d}{b}$  是从猎物到捕食者的转换效率.  $\nu(x)$  表示  $x \in \partial\Omega$  的外法向. 为了简便, 做如下变换:

$$\hat{u} = \frac{u}{K}, \quad \hat{v} = \frac{hv}{a}, \quad \hat{u}_0 = \frac{u_0}{K}, \quad \hat{v}_0 = \frac{hv_0}{a}, \quad \hat{t} = at, \quad \hat{q} = q\sqrt{\frac{1}{D_1 r}}.$$

为了方便起见, 去掉 ‘^’ 得到以下系统:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - qu_x - \frac{\beta uv}{\alpha + u} + u(1 - u), & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = d_2 v_{xx} - qv_x - \delta v + \frac{\gamma uv}{\alpha + u} - v^2, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (4.2.13)$$

其中

$$d_1 = \frac{D_1}{a}, d_2 = \frac{D_2}{a}, \alpha = \frac{1}{AK}, \beta = \frac{b}{AhK}, \gamma = \frac{d}{Aa}, \delta = \frac{c}{a}.$$

$d_1, d_2, \alpha, \beta, \gamma, \delta$  都是正常数.

### §4.2.3 斑图动力学

系统 (4.2.13) 对应的常微分方程系统:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(1 - u) - \frac{\beta uv}{\alpha + u} \doteq f(u, v), \\ \frac{dv}{dt} = -\delta v + \frac{\gamma uv}{\alpha + u} - v^2 \doteq g(u, v). \end{cases} \quad (4.2.14)$$

由文献 [71] 可知当  $(\alpha, \beta, \gamma, \delta) \in H$  时 模型 (4.2.14) 有唯一的正平衡点  $E_*(u_*, v_*)$ .

$$H := \left\{ (\alpha, \beta, \gamma, \delta) \mid \beta > 0, \gamma > 0, \alpha \geq \frac{1}{2}, 0 < \delta < \frac{\gamma u_*}{\alpha + u_*} \right\}.$$

后续只考虑系统存在一个共存平衡点的情况. 在正平衡点处的 Jacobian 矩阵为:

$$J_{E_*} = \begin{bmatrix} \frac{u_*(1-2u_*-\alpha)}{\alpha+u_*} & -\frac{\beta u_*}{\alpha+u_*} \\ \frac{\gamma \alpha(1-u_*)}{\beta(\alpha+u_*)} & \delta - \frac{\gamma u_*}{\alpha+u_*} \end{bmatrix}.$$

通过计算可知:

$$\text{Det}_0 = \text{Det}(J(E_*)) = \frac{u_*(\gamma u_* - (\alpha + u_*)\delta)}{\alpha + u_*} \frac{2u_*^3 + u_*^2(2\alpha - 1) + \alpha(\alpha + \beta_*\delta)}{u_*},$$

其中  $\beta_* = \frac{(1-u_*)(u_*+\alpha)^2}{\gamma u_* - (u_*+\alpha)\delta}$ ,  $\beta_*$  的表达式是由  $G(u_*) = 0$  得到的. 从  $\text{Det}_0$  的表达式可知  $\text{Det}_0 > 0$ . 令

$$\text{Trace}_0 = \text{Trace}(J(E_*)) = \frac{u_*(-2u_* + 1 - \alpha - \gamma) + \delta(u_* + \alpha)}{\alpha + u_*}.$$



由  $\text{Trace}_0 = 0$ , 可得

$$\delta_0 = \frac{u_*(2u_* - 1 + \alpha + \gamma)}{\alpha + u_*}.$$

易知当  $\delta = \delta_0$  时, 模型 (4.2.14) 存在空间齐次 Hopf 分支.

接下来我们利用 Matlab 软件对模型 (4.2.14) 进行数值模拟. 给定模型 (4.2.14) 参数的具体数值, 绘制函数  $u(t)$ ,  $v(t)$  与时间  $t$  之间的图像, 函数  $u(t)$  与  $v(t)$  之间的图像. 从图中可以看出参数  $\delta$  对模型解的影响.

从图 4.7 可以看出平衡点  $E_* = (0.1815, 0.0401)$  是渐近稳定的. 在图 4.8 选定参数的情况下, 可得  $\delta_0 = 0.0106$ ,  $\text{Trace}_0 = 0$ ,  $\frac{d(\text{Trace}_0)}{d\delta}|_{\delta=\delta_0} > 0$ ,  $\text{Det}_0 > 0$ , 模型 (4.2.14) 出现周期解. 说明最终食饵和捕食者种群均会趋于稳定的状态.

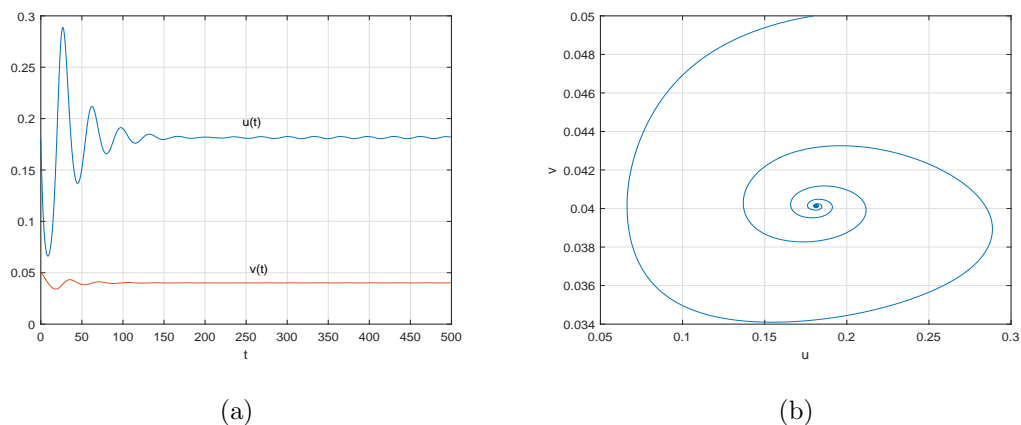


图 4.7: 模型 (4.2.14) 的数值解图, 平衡点  $E_*$  是局部渐近稳定的. 取参数:  $\alpha = 0.75$ ,  $\delta = 0.0086$ ,  $\gamma = 0.25$ ,  $\beta = 19$ .

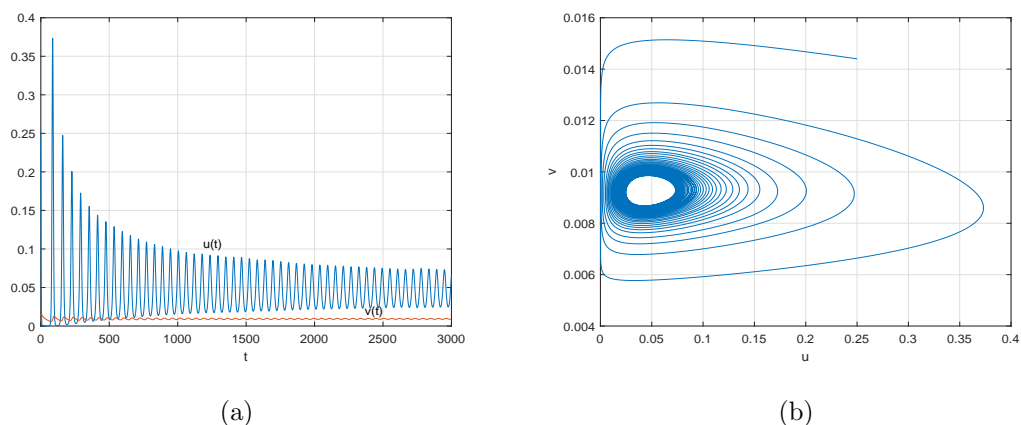


图 4.8: 模型 (4.2.14) 的数值解图, 模型 (4.2.14) 存在稳定的周期解. 取参数:  $\alpha = 0.75$ ,  $\delta = 0.0106$ ,  $\gamma = 0.25$ ,  $\beta = 19$ .

接下来考虑以下模型平衡点的 Turing 不稳定性情况:

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} - \frac{\beta uv}{\alpha + u} + u(1 - u), & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ v_t = d_2 v_{xx} - \delta v + \frac{\gamma uv}{\alpha + u} - v^2, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0, v(x, 0) = v_0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (4.2.15)$$

$E_*$  是系统 (4.2.15) 的唯一正常数解, 则  $M_k = J(E_*) - k^2 D$ , 特征方程为:

$$\omega^2 - \omega \text{Trace}_k(E_*) + \text{Det}_k(E_*) = 0.$$

其中

$$\begin{cases} \text{Trace}_k(E_*) = (f_1 + g_2)_{E_*} - (d_1 + d_2)k^2, \\ \text{Det}_k(E_*) = d_1 d_2 k^4 - k^2 (d_1 g_2 + d_2 f_1)_{E_*} + (f_1 g_2 - f_2 g_1)_{E_*}. \end{cases}$$

从  $\text{Trace}_k(E_*)$  的表达式可知, 对于任何的  $k > 0$  都有  $\text{Trace}_k(E_*) < 0$ . 因此, 只要  $\text{Det}_k(E_*) < 0$ , Turing 不稳定性就可能会出现. 若存在某个  $k$  使得  $\text{Det}_k(E_*) < 0$ , 那么系统 (4.2.15) 的两个根异号, Turing 不稳定性出现. 由定理 2.3.1 可知当

$$(d_1 g_2 + d_2 f_1) - 2\sqrt{d_1 d_2 \det(J)} > \frac{\pi^2}{L^2} d_1 d_2. \quad (4.2.16)$$

$$f_1 + g_2 < 0, f_1 g_2 - f_2 g_1 > 0. \quad (4.2.17)$$

$$d_1 g_2 + d_2 f_1 > 0, \quad (4.2.18)$$

$$f_1 = \frac{u_*(1 - 2u_* - \alpha)}{\alpha + u_*}, \quad f_2 = \frac{\beta u_*}{\alpha + u_*},$$

$$g_1 = \frac{\gamma \alpha (1 - u_*)}{\beta (\alpha + u_*)}, \quad g_2 = \delta - \frac{\gamma u_*}{\alpha + u_*},$$

成立时, 系统 (4.2.15) 的空间齐次稳态解会发生 Turing 不稳定性. 当系统 (4.2.15) 的空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性, 由定理 2.3.2 可知, 考虑对流项的影响, 当  $q > \sqrt{Q_*}$  模型就会重新稳定.

接下来利用 Matlab 软件对上述模型进行数值模拟, 描述系统 (4.2.15) 中函数  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  随时间  $t$  与空间  $x$  变化的图像. 取使得系统 (4.2.15) 的空间齐次稳态解是局部渐近稳定的参数, 加入扩散项后, 从图 4.9 中可以看出 (4.2.15) 的空间齐次稳态解出现不稳定, 这时的解不仅依赖时间  $t$ , 还依赖空间  $x$ . 此时考虑对流项的影响, 根据参数计算可得  $\sqrt{Q_*} = 0.4$ , 取对流项系数  $q = 0.56$ , 此时空间齐次稳态解重新稳定.

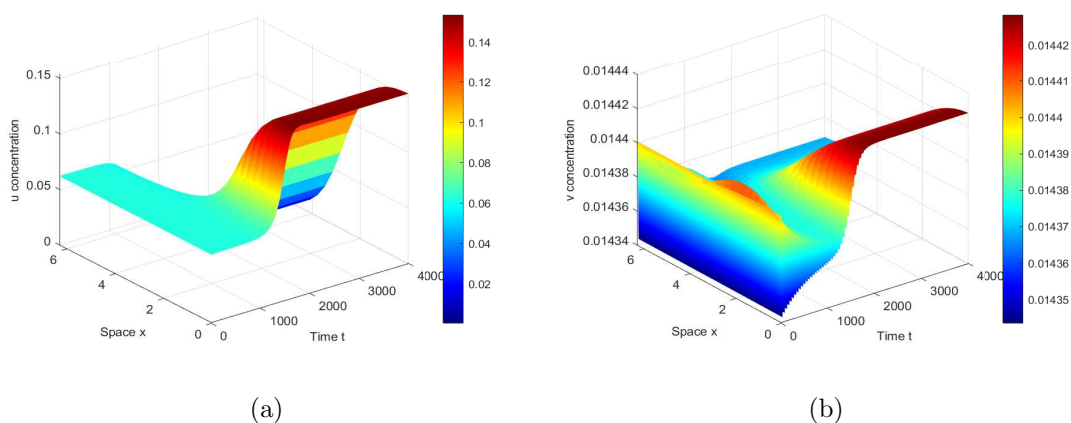


图 4.9: 系统 (4.2.15) 的数值解图. 取参数:  $\alpha = 0.75$ ,  $\delta = 0.0048$ ,  $\gamma = 0.25$ ,  $\beta = 52.08$ ,  $L = 2\pi$ ,  $d_1 = 0.005$ ,  $d_2 = 10$ ,  $q = 0$ .

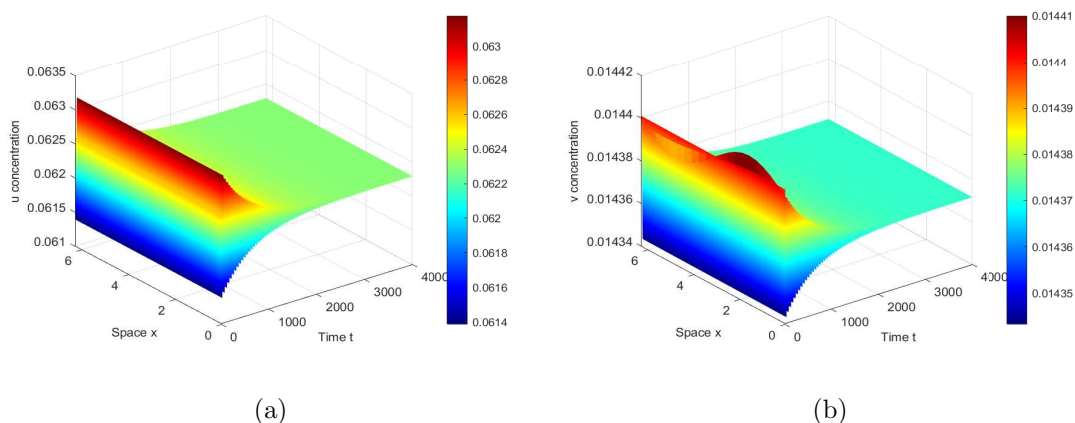


图 4.10: 系统 (4.2.13) 的数值解图. 取参数:  $\alpha = 0.75$ ,  $\delta = 0.0048$ ,  $\gamma = 0.25$ ,  $\beta = 52.08$ ,  $L = 2\pi$ ,  $d_1 = 0.005$ ,  $d_2 = 10$ ,  $q = 0.56$ .

### §4.3 结论与讨论

在本章中, 讨论了捕食者具有收获率的捕食-食饵模型以及捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型. 捕食者具有收获率的捕食-食饵模型中, 当收获率  $\delta$  为一些特定值时, 模型 (4.1.3) 具有稳定的周期解, 即是说捕食者和食饵都能够给长期并且种群密度呈现周期性地存活, 这是一种良性循环. 当考虑扩散时, 模型 (4.1.4) 存在空间非齐次 Hopf 分支, 并且讨论了分支的存在个数. 在捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型中, 当自然死亡率  $\delta$  为一些特定值时, 模型 (4.2.14) 会出现周期解, 说明最终食饵和捕食者种群均会趋于稳定的状态, 但是这里没有讨论竞争项对于捕食食饵种群密度的影响. 最后用数值模拟验证了对流项对于模型空间齐次稳态解发生 Turing 的影响.

## 第五章 讨论与展望

为了更加了解河流生态系统中种群的动力学行为, 本文建立了反应-扩散-对流方程来描述河流生态系统中捕食者与食饵的相互作用.

首先, 建立了一维有界域中具有一般反应项的反应-扩散-对流模型. 分析得出了模型的空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的一些必要条件, 对流项对于 Turing 不稳定性的影响. 如果常数稳态解发生 Turing 不稳定性, 考虑对流项的影响, 对流项从零逐渐增大, 当对流项大于某个临界值时, 常数稳态解会重新稳定.

其次, 建立了一个在一维无界域的反应-扩散-对流系统. 分析得到了在一维无界域空间齐次稳态解发生空间 Turing 不稳定性的必要条件, 再接着分析得到了当对流项系数相同时, 对流项对于空间齐次稳态解的稳定性是没有影响的. 然后又分析了两个物种的对流项存在差异时, 在一些固定的前提条件下, 如果空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性, 考虑对流项的影响, 空间齐次稳态解仍然是不稳定的. 但如果模型的空间齐次稳态解是稳定的, 考虑对流项的影响, 当对流项系数大于某个临界值时, 对流就会使空间齐次解发生不稳定. 并且两个物种对流项系数差值越大空间齐次稳态解就越容易发生不稳定.

最后, 建立了两个具体的捕食-食饵模型. 分析了捕食者具有收获率的捕食-食饵模型存在空间非齐次 Hopf 分支的条件与分支个数, 模型的常数稳态解的 Turing 不稳定性, 用数值模拟验证了对流项对于常数稳态解发生 Turing 不稳定性的影响. 接着建立了捕食者竞争项的捕食-食饵模型, 分析了该模型常数稳态解发生 Turing 不稳定性的情况, 并用数值模拟验证了对流项对 Turing 不稳定性的影响理论结果.

对于文中给出的模型还可以进一步深入研究, 则进一步研究的问题包括:

(1) 在第二章中, 一维有界域中影响空间齐次稳态解发生 Turing 不稳定性的对流项的临界值是否有一个上界.

(3) 第三章中捕食者具有收获率的捕食-食饵模型在发生 Hopf 分支时, 分支的类型没有讨论, 在捕食者具有竞争项的捕食-食饵模型中没有考虑竞争项对于模型的影响.

(4) 反应-扩散-对流模型在二维条件下的动力学行为与一维的动力学行为有何差异.



## 参考文献

- [1] 欧阳颀. 反应扩散系统中的斑图动力学 [M]. 上海: 上海科技教育出版社, 2000.
- [2] 叶其孝, 李正元, 王明新等. 反应扩散方程引论 [M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [3] 张锦炎, 冯贝叶. 常微分方程的几何理论与分支问题(第三版) [M]. 北京: 北京大学出版社, 2000.
- [4] Abrams P A, Ginzburg L R. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2000, 15(8): 337-341.
- [5] Bartumeus F, Alonso D, Catalan J. Self-organized spatial structures in a ratio-dependent predator-prey model [J]. Physica A: Statistical Mechanics and its Applications, 2001, 295(1-2): 53-57.
- [6] Benard H. Les tourbillons cellulaires dans une nappe liquide [J]. Revue Generale Sciences Pures et Appliquees, 1900, 11: 1261-1271.
- [7] Britton N F. Spatial structures and periodic travelling waves in an integro-differential reaction-diffusion population model [J]. Siam Journal on Applied Mathematics, 1990, 50(6): 1663-1688.
- [8] Britton N F. Reaction-diffusion equations and their applications to biology [M]. Academic Press, 1986.
- [9] Burgess I B, Shimmell W E, Saravanamuttu K. Spontaneous pattern formation due to modulation instability of incoherent white light in a photopolymerizable medium [J]. Journal of the American Chemical Society, 2007, 129(15): 4738-4746.
- [10] Castets V, Dulos E, Boissonade J, et al. Experimental evidence of a sustained standing Turing-type nonequilibrium chemical pattern [J]. Physical Review Letters, 1990, 64(24): 2953.
- [11] Fridley J D, Stachowicz J J, Naeem S, et al. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions [J]. Ecology, 2007, 88(1): 3-17.

- 
- [12] Freedman H I. Deterministic mathematical models in population ecology [M]. Marcel Dekker Incorporated, 1980.
- [13] Freedman H I, Wolkowicz G S K. Predator-prey systems with group defence: the paradox of enrichment revisited [J]. Bulletin of Mathematical Biology, 1986, 48(5-6): 493-508.
- [14] Gause G F. Experimental studies on the struggle for existence: I. Mixed population of two species of yeast [J]. Journal of Experimental Biology, 1932, 9(4): 389-402.
- [15] Guo G, Wu J. The effect of mutual interference between predators on a predator-prey model with diffusion [J]. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2012, 389(1): 179-194.
- [16] Ghotbi A R, Barari A, Ganji D D. Solving ratio-dependent predator-prey system with constant effort harvesting using homotopy perturbation method [J]. Mathematical Problems in Engineering, 2008, 2008: 1-8.
- [17] Harrison L G, Wehner S, Holloway D M. Complex morphogenesis of surfaces: theory and experiment on coupling of reaction-diffusion patterning to growth [J]. Faraday Discussions, 2002, 120: 277-293.
- [18] Heggerud C M, Lan K. Local stability analysis of ratio-dependent predator-prey models with predator harvesting rates [J]. Applied Mathematics and Computation, 2015, 270: 349-357.
- [19] Hilker F M, Lewis M A. Predator-prey systems in streams and rivers [J]. Theoretical Ecology, 2010, 3: 175-193.
- [20] Hsu S, Smith H, Waltman P. Competitive exclusion and coexistence for competitive systems on ordered Banach spaces [J]. Transactions of the American Mathematical Society, 1996, 348(10): 4083-4094.



- 
- [21] Huang Q, Jin Y, Lewis M A.  $R_0$  analysis of a benthic-drift model for a stream population [J]. Siam Journal on Applied Dynamical Systems, 2016, 15(1): 287-321.
- [22] Jacobsen J, Jin Y, Lewis M A. Integrodifference models for persistence in temporally varying river environments [J]. Journal of Mathematical Biology, 2015, 70(3): 549-590.
- [23] Jin Y, Lewis M A. Seasonal influences on population spread and persistence in streams: critical domain size [J]. Siam Journal on Applied Mathematics, 2011, 71(4): 1241-1262.
- [24] Jin Y, Hilker F M, Steffler P M, et al. Seasonal invasion dynamics in a spatially heterogeneous river with fluctuating flows[J]. Bulletin of Mathematical Biology, 2014, 76: 1522-1565.
- [25] Kim K I, Lin Z, Zhang L. Avian-human influenza epidemic model with diffusion [J]. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2010, 11(1): 313-322.
- [26] Koppel J, Rietkerk M, Dankers N, et al. Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds [J]. The American Naturalist, 2005, 165(3): 66-77.
- [27] Kondo S, Asai R. A reaction-diffusion wave on the skin of the marine angelfish *Pomacanthus* [J]. Nature, 1995, 376: 765-768.
- [28] Kuto K, Yamada Y. Multiple coexistence states for a prey-predator system with cross-diffusion [J]. Journal of Differential Equations, 2004, 197(2): 315-348.
- [29] Lam K Y, Lou Y, Lutscher F. The emergence of range limits in advective environments [J]. Siam Journal on Applied Mathematics, 2016, 76(2): 641-662.
- [30] Lam K Y, Lou Y, Lutscher F. Evolution of dispersal in closed advective environments [J]. Journal of Biological Dynamics, 2015, 9(1): 188-212.
- [31] Lakshmanan M, Rajaseekar S. Nonlinear dynamics: integrability, chaos and patterns [M]. Springer Science and Business Media, 2012.

- 
- [32] Lajmiri Z, Ghaziani R K, Orak I. Bifurcation and stability analysis of a ratio-dependent predator-prey model with predator harvesting rate [J]. *Chaos, Solitons and Fractals*, 2018, 106: 193-200.
- [33] Lengyel I, Epstein I R. Modeling of Turing structures in the chlorite-iodide-malonic acid-starch reaction system [J]. *Science*, 1991, 251(4994): 650-652.
- [34] Liu Q X. The emergent properties of spatial self-organization : a study of patterned mussel beds [J]. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 2013, 19(5):3-217.
- [35] Lou Y, Lutscher F. Evolution of dispersal in open advective environments [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2014, 69: 1319-1342.
- [36] Lou Y, Zhou P. Evolution of dispersal in advective homogeneous environment: the effect of boundary conditions [J]. *Journal of Differential Equations*, 2015, 259(1): 141-171.
- [37] Lou Y, Zhao X Q, Zhou P. Global dynamics of a Lotka-Volterra competition-diffusion-advection system in heterogeneous environments [J]. *Journal de Mathematiques Pures et Appliquees*, 2019, 121: 47-82.
- [38] Lutscher F, Lewis M A, Mccauley E. Effects of heterogeneity on spread and persistence in rivers [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2006, 68(8): 2129.
- [39] Lutscher F, Pachepsky E, Lewis M A. The effect of dispersal patterns on stream populations [J]. *Siam Review*, 2005, 47(4): 749-772.
- [40] Lutscher F, Mccauley E, Lewis M A. Spatial patterns and coexistence mechanisms in systems with unidirectional flow [J]. *Theoretical Population Biology*, 2007, 71(3): 267-277.
- [41] Lutscher F, Nisbet R M, Pachepsky E. Population persistence in the face of advection [J]. *Theoretical Ecology*, 2010, 3: 271-284.

- 
- [42] Ma L, Gao J, Luo Y, et al. Existence of the positive steady states of a reaction-diffusion-advection competition model [J]. *Applied Mathematics Letters*, 2021, 119: 107205.
- [43] Maini P K, Painter K J. Spatial pattern formation in chemical and biological systems [J]. *Journal of the Chemical Society, Faraday Transactions*, 1997, 93(20): 3601-3610.
- [44] Mckenzie H W, Jin Y, Jacobsen J, et al.  $R_0$  analysis of a spatiotemporal model for a stream population [J]. *Siam Journal on Applied Dynamical Systems*, 2012, 11(2): 567-596.
- [45] Mostefaoui I M, Moussaoui A. On a non-autonomous reaction-convection diffusion model to study the bacteria distribution in a river [J]. *International Journal of Biomathematics*, 2017, 10(06): 1750077.
- [46] Murray J D. *Mathematical biology II: Spatial models and biomedical applications* [M]. New York: Springer, 2001.
- [47] Nie H, Wang B, Wu J. Invasion analysis on a predator-prey system in open advective environments [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2020, 81: 1429-1463.
- [48] Ouyang Q, Swinney H L. Transition from a uniform state to hexagonal and striped Turing patterns [J]. *Nature*, 1991, 352(6336): 610-612.
- [49] Peletier L A, Troy W C. *Spatial patterns: Higher order models in physics and mechanics* [M]. Springer Science and Business Media, 2001.
- [50] Rayleigh L. On the Dynamics of Revolving Fluids [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series A*, 1917, 93(648): 148-154.
- [51] Rietkerk M, Dekker S C, Ruiter P. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems [J]. *Science*, 2004, 305(5692): 1926-1929.
- [52] Sandulli R, Pinckney J. Patch sizes and spatial patterns of meiobenthic copepods

- and benthic microalgae in sandy sediments: a microscale approach [J]. *Journal of Sea Research*, 1999, 41(3): 179-187.
- [53] Segel L A, Jackson J L. Dissipative structure: an explanation and an ecological example [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1972, 37(3): 545-559.
- [54] Shi H B, Ruan S. Spatial, temporal and spatiotemporal patterns of diffusive predator-prey models with mutual interference [J]. *Ima Journal of Applied Mathematics*, 2015, 80(5): 1534-1568.
- [55] Speirs D C, Gurney W S C. Population persistence in rivers and estuaries [J]. *Ecology*, 2001, 82(5): 1219-1237.
- [56] Sprekels J. Existenz und erste Einschließung positiver Lösungen bei superlinearen Randwertaufgaben zweiter Ordnung [J]. *Numerische Mathematik*, 1976, 26(4):421-428.
- [57] Shi J, Shivaji R. Persistence in reaction diffusion models with weak Allee effect [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2006, 52(6): 807-829.
- [58] Soljacic M, Segev M, Coskun T, et al. Modulation instability of incoherent beams in noninstantaneous nonlinear media [J]. *Physical Review Letters*, 2000, 84(3): 467.
- [59] Turner E L, Bruesewitz D A, Mooney R F, et al. Comparing performance of five nutrient phytoplankton zooplankton (NPZ) models in coastal lagoons [J]. *Ecological Modelling*, 2014, 277: 13-26.
- [60] Vasilyeva O, Lutscher F. How flow speed alters competitive outcome in advective environments [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2012, 74: 2935-2958.
- [61] Wang Y, Shi J. Persistence and extinction of population in reaction-diffusion-advection model with weak Allee effect growth [J]. *Siam Journal on Applied Mathematics*, 2019, 79(4): 1293-1313.

- 
- [62] Wang Y, Shi J, Wang J. Persistence and extinction of population in reaction-diffusion-advection model with strong Allee effect growth [J]. Journal of Mathematical Biology, 2019, 78: 2093-2140.
- [63] Wang W M, Liu H Y, Cai Y L, et al. Turing pattern selection in a reaction-diffusion epidemic model [J]. Chinese Physics B, 2011, 20(7): 074702.
- [64] Wang W, Liu S, Tian D, et al. Permanence and extinction of a nonautonomous impulsive plankton model with help [J]. Mathematical Methods in the Applied Sciences, 2017, 40(18): 7175-7184.
- [65] Xiao D, Li W, Han M. Dynamics in a ratio-dependent predator-prey model with predator harvesting [J]. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2006, 324(1): 14-29.
- [66] Jin Y, Lutscher F, Pei Y. Meandering rivers: How important is lateral variability for species persistence? [J]. Bulletin of Mathematical Biology, 2017, 79: 2954-2985.
- [67] Zhao Q, Liu S, Niu X. Effect of water temperature on the dynamic behavior of phytoplankton-zooplankton model [J]. Applied Mathematics and Computation, 2020, 378: 125211.
- [68] Zhou P, Xiao D. Global dynamics of a classical Lotka-Volterra competition-diffusion-advection system [J]. Journal of Functional Analysis, 2018, 275(2): 356-380.
- [69] Zhu D, Ren J. On a reaction-advection-diffusion equation with Robin and free boundary conditions [J]. Applicable Analysis, 2020, 99(8): 1344-1358.
- [70] Gao X, Ishag S, Fu S, et al. Bifurcation and Turing pattern formation in a diffusive ratio-dependent predator - prey model with predator harvesting[J]. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2020, 51: 102962.
- [71] Lu M, Huang J. Global analysis in Bazykin's model with Holling II functional re-

sponse and predator competition[J]. Journal of Differential Equations, 2021, 280: 99-138.