

# 一类具有非局部项的浮游生物 模型的动力学性质分析

刘曼怡, 魏新, 赵建涛

(黑龙江大学 数学科学学院, 哈尔滨 150080)

**摘要:** 利用微分方程稳定性和分支理论, 研究一类具有非局部竞争的浮游生物的反应扩散模型的动力学性质. 首先, 给出正常数平衡解的存在条件和稳定性条件; 其次, 给出正常数平衡解处 Hopf 分支和稳态分支发生的条件, 并计算分支性质; 最后, 通过数值模拟对理论分析结果进行解释.

**关键词:** 浮游生物模型; 非局部竞争; Hopf 分支; 稳态分支; 扩散

**中图分类号:** O175.21 **文献标志码:** A **文章编号:** 1671-5489(2025)04-0979-14

## Dynamic Analysis of a Class of Plankton Models with Non-local Term

LIU Manyi, WEI Xin, ZHAO Jiantao

(School of Mathematical Science, Heilongjiang University, Harbin 150080, China)

**Abstract:** By using the stability and bifurcation theory of differential equation, we studied the dynamic properties of a class of reaction-diffusion models for plankton with a non-local competition. Firstly, we gave the conditions for the existence and stability of positive constant equilibrium solutions. Secondly, we gave the conditions for the occurrence of Hopf bifurcation and steady-state bifurcation at the positive constant equilibrium solution, and calculated the properties of these bifurcations. Finally, we explained the theoretical analysis results through numerical simulation.

**Keywords:** plankton model; non-local competition; Hopf bifurcation; steady-state bifurcation; diffusion

## 0 引言

随着经济的快速发展及人口的日益增多, 环境污染越来越严重, 导致有害浮游生物大量繁殖<sup>[1]</sup>. 有害藻华物种可污染海产品或杀死鱼类, 其在达到高浓度后会导致海洋生物缺氧和死亡, 对人类健康、渔业、海岸旅游、生态系统和环境造成不利影响. 当一种有害的浮游植物爆发时, 释放的所有毒素累积效应可能会影响其他生物, 甚至导致大量死亡. 因此, 在该领域进行数学建模非常必要, 通过理论研究实际问题. Buskey 等<sup>[2]</sup>在实地研究中证明, 在美国德克萨斯州南部海岸的嗜食金黄色葡萄球菌繁殖期间, 微型和中型浮游动物的数量减少, 表明有毒物质对浮游动物种群的生长有重要作用, 对浮游植物-浮游动物的相互作用有较大影响. Chattopadhyay 等<sup>[3]</sup>建立了一个浮游植物释放毒素

收稿日期: 2024-10-08.

第一作者简介: 刘曼怡(1999—), 女, 汉族, 硕士研究生, 从事微分方程分支理论及应用的研究, E-mail: 15765680727@163.com.

通信作者简介: 赵建涛(1981—), 男, 汉族, 博士, 副教授, 从事微分方程分支理论及应用的研究, E-mail: zhaojt@hlju.edu.cn.

基金项目: 国家自然科学基金(批准号: 11901172)和黑龙江省省属高校基本科研业务费专项基金(批准号: 2022-KYYWF-1043).

的浮游生物常微分方程模型,其形式如下:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \alpha f(u)v, \\ \frac{dv}{dt} = \beta f(u)v - \mu v - \theta g(u)v, \end{cases} \quad (1)$$

其中  $u$  和  $v$  分别表示浮游植物和浮游动物的种群密度,  $r$  是浮游植物的内禀增长率,  $\alpha$  是浮游动物对浮游植物的捕食率,  $\beta$  是浮游动物生长所消耗生物量的比例,  $\mu$  是浮游动物的死亡率,  $\theta$  是浮游植物产生毒素的速率,  $K$  是环境容纳量,  $f(u)$  表示捕食反应函数,  $g(u)$  表示毒素释放函数.

在湖泊或海洋中,浮游生物可能会因为许多原因而移动,如水流和湍流扩散.因此,在现实生态模型中,应考虑扩散因素的影响,在模型(1)的基础上引入空间扩散形式如下:

$$\begin{cases} u_t = d_1 \Delta u + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) - \alpha f(u)v, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = d_2 \Delta v + \beta f(u)v - \mu v - \theta g(u)v, & x \in \Omega, t > 0, \end{cases} \quad (2)$$

其中  $\Omega$  是  $\mathbb{R}^m$  ( $m \geq 1$ ) 中具有光滑边界  $\partial\Omega$  的有界区域,  $x = (x_1, x_2, \dots, x_m) \in \Omega$ ,  $u(x, t), v(x, t)$  分别表示  $t$  时刻空间  $x$  处浮游植物和浮游动物的种群密度,  $d_1, d_2 > 0$  是扩散系数,  $\Delta = \sum_{i=1}^m \frac{\partial^2}{\partial x_i^2}$  是 Laplace 算子.

本文考虑到当前位置上浮游植物的增长受整个空间上浮游植物的影响,这种非局部效应出现在各种反应扩散模型中.例如,在细菌菌落的标量模型中,用一个积分形式表述资源的非局部竞争或非局部拥挤效应<sup>[4-8]</sup>;在捕食者-食饵模型中考虑食饵种群中存在非局部拥挤的效应<sup>[9-10]</sup>;文献<sup>[11]</sup>提出了另一个具有非局部效应的反应扩散模型,其中积分项表示反馈回路中细胞质分子的总量.本文在模型(2)的基础上,通过在浮游植物种群中引入非局部项,建立如下具有齐次 Neumann 边界条件下的系统:

$$\begin{cases} u_t = d_1 \Delta u + ru \left(1 - \frac{\bar{u}}{K}\right) - \alpha f(u)v, & x \in \Omega, t > 0, \\ v_t = d_2 \Delta v + \beta f(u)v - \mu v - \theta g(u)v, & x \in \Omega, t > 0, \\ \partial_n u(x, t) = 0, \quad \partial_n v(x, t) = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0(x) \geq 0, \quad v(x, 0) = v_0(x) \geq 0, & x \in \Omega, \end{cases} \quad (3)$$

其中  $\bar{u} = \frac{1}{|\Omega|} \int_{\Omega} u(x, t) dx$  是  $u$  的空间平均值,  $\Omega$  是一个有界的空间域,而  $|\Omega|$  是  $\Omega$  的 Lebesgue 测度.

这是一种特殊形式的积分平均,用  $\bar{u} = \int_{\Omega} K(x, y)u(y, t) dy$  表示非局部资源消耗,其中  $K(x, y)$  是核函数,在最简单的情况下,取核函数(称为空间平均)  $K(x, y) = \frac{1}{|\Omega|}$ .  $\partial_n \phi(x, t)$  表示  $\phi$  关于  $x$  的外法向导数.

自然界中时空模式的形成是近年来该领域的研究热点. Turing<sup>[12]</sup> 研究表明,化学物质的随机运动可以破坏系统的稳定,并导致化学物质在空间上的不均匀分布.在化学<sup>[13-14]</sup>、发育生物学<sup>[15-17]</sup> 和生态学<sup>[18-20]</sup> 中都发现了不同类型的 Turing 时空模式. Turing 的扩散驱动不稳定性是这些自然斑图形成现象的主要机制<sup>[21-22]</sup>. 与扩散导致斑图的形成不同,本文探讨密度函数的空间平均对反应扩散系统动力学的影响,特别是对时空模式形成的影响,讨论非局部项是否会导致系统产生空间非齐次稳态或空间非齐次时间周期模式.将 Neumann 边值问题对应的实值 Sobolev 空间记为

$$X := \{(u, v) \in W^{2,2}(\Omega) \times W^{2,2}(\Omega) \mid \partial_n u = \partial_n v = 0, x \in \partial\Omega\},$$

用  $Y = L^p(\Omega)$  表示  $\Omega$  内实值  $L^p$  空间,其中  $p > 1$ . 此外,特征值问题

$$\begin{cases} \Delta \varphi + \lambda \varphi = 0, & x \in \Omega, \\ \partial_n \varphi = 0, & x \in \partial\Omega \end{cases} \quad (4)$$

有无限多个特征值,满足

$$0 = \lambda_0 < \lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_i \leq \lambda_{i+1} \leq \dots < +\infty.$$

本文取  $f(u) = \frac{u}{\gamma + u}$ ,  $g(u) = u$ , 空间  $\Omega = (0, l\pi)$ ,  $l > 0$ . 此时特征值问题(4)的特征值为

$$\lambda_i = \frac{i^2}{l^2}, \quad i \in \mathbb{N} = \{0, 1, 2, \dots\},$$

$\lambda_i$  对应的特征函数为

$$\varphi_i(x) = \frac{\cos(ix/l)}{\|\cos(ix/l)\|_{2,2}}.$$

二维和三维空间情形可类似研究. 具有非局部的有毒浮游生物模型(3)可写为

$$\begin{cases} u_t = d_1 u_{xx} + ru \left( 1 - \frac{1}{Kl\pi} \int_0^{l\pi} u(x,t) dx \right) - \frac{\alpha uv}{\gamma + u}, & x \in (0, l\pi), t > 0, \\ v_t = d_2 v_{xx} + \frac{\beta uv}{\gamma + u} - \mu v - \theta uv, & x \in (0, l\pi), t > 0, \\ u_x(0,t) = u_x(l\pi,t) = 0, \quad v_x(0,t) = v_x(l\pi,t) = 0, & t > 0, \\ u(x,0) = u_0(x) \geq 0, \quad v(x,0) = v_0(x) \geq 0, & x \in [0, l\pi], \end{cases} \quad (5)$$

模型中所有参数  $\alpha, \beta, \gamma, \mu, \theta, d_1, d_2$  均为正.

### 1 平衡解的稳定性和分支分析

系统(5)总存在非负平衡解  $E_0(0,0), E_1(K,0)$ , 此外还可能存在正平衡解  $E_*^\pm(u_*^\pm, v_*^\pm)$ , 其中

$$u_*^\pm = \frac{\beta - \mu - \theta\gamma \pm \sqrt{(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma}}{2\theta}, \quad v_*^\pm = \frac{r}{\alpha} (\gamma + u_*^\pm) \left( 1 - \frac{u_*^\pm}{K} \right).$$

$u_*^\pm > 0$  当且仅当  $\beta - \mu - \theta\gamma > 0$  且  $(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma \geq 0$ , 其等价于

$$\beta \geq \theta\gamma + \mu + 2\sqrt{\theta\mu\gamma}.$$

$v_*^\pm > 0$  当且仅当  $u_*^\pm < K$ , 其等价于

$$\pm \sqrt{(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma} < \mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta.$$

如果  $\mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta > 0$ , 则  $-\sqrt{(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma} < \mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta$  一定成立, 从而  $v_*^- > 0$ ; 此时

$$v_*^+ > 0 \Leftrightarrow \sqrt{(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma} < \mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta \Leftrightarrow \beta < \theta\gamma + \mu + K\theta + \frac{\mu\gamma}{K}.$$

如果  $\mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta \geq 0$ , 则  $\sqrt{(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma} < \mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta$  不成立, 从而  $v_*^+$  不是正的; 此时

$$v_*^- > 0 \Leftrightarrow -\sqrt{(\beta - \mu - \theta\gamma)^2 - 4\theta\mu\gamma} < \mu + \theta\gamma + 2\theta K - \beta \leq 0 \Leftrightarrow \beta > \theta\gamma + \mu + K\theta + \frac{\mu\gamma}{K}.$$

假设条件:

$$(H_1) \quad \theta\gamma + \mu + 2\sqrt{\theta\mu\gamma} \leq \beta < \min \left\{ \theta\gamma + \mu + \theta K + \frac{\mu\gamma}{K}, \theta\gamma + \mu + 2\theta K \right\};$$

$$(H_2) \quad \beta \geq \max \{ \theta\gamma + \mu + 2\sqrt{\theta\mu\gamma}, \theta\gamma + \mu + 2\theta K \} \text{ 且 } \beta > \theta\gamma + \mu + \theta K + \frac{\mu\gamma}{K};$$

$$(H_3) \quad K - \gamma - 2u_* < 0 \text{ 且 } \beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2 > 0.$$

综上所述可知, 在条件  $(H_1)$  成立的情形下, 系统(5)有两个正常数平衡解  $E_*^\pm(u_*^\pm, v_*^\pm)$ ; 在条件  $(H_2)$  成立的情形下, 系统(5)有一个正常数平衡解  $E_*^-(u_*^-, v_*^-)$ ; 其余情形下, 系统(5)无正常数平衡解. 在条件  $(H_1)$  或  $(H_2)$  成立的情形下, 为方便, 记正平衡点  $E_*(u_*, v_*)$ , 系统(5)在  $E_*(u_*, v_*)$  处线性化系统为

$$\begin{pmatrix} u_t \\ v_t \end{pmatrix} = \mathbf{D} \begin{pmatrix} u_{xx} \\ v_{xx} \end{pmatrix} + \mathbf{J}_U \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \mathbf{J}_{\bar{U}} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad (6)$$

其中

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{J}_U = \begin{pmatrix} c_u & c_v \\ h_u & h_v \end{pmatrix}, \quad \mathbf{J}_{\bar{U}} = \begin{pmatrix} c_{\bar{u}} & c_{\bar{v}} \\ h_{\bar{u}} & h_{\bar{v}} \end{pmatrix}, \quad (7)$$

$$c_u = \frac{ru_*(K - u_*)}{K(\gamma + u_*)} > 0, \quad c_v = -\frac{\alpha u_*}{\gamma + u_*} < 0, \quad h_u = \frac{r(K - u_*)[\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2]}{\alpha K(\gamma + u_*)},$$

$$h_v = 0, \quad c_{\bar{u}} = -\frac{ru_*}{K}, \quad c_{\bar{v}} = h_{\bar{u}} = h_{\bar{v}} = 0.$$

当条件(H<sub>3</sub>)成立时,  $\text{tr}(\mathbf{J}_U + \mathbf{J}_{\bar{U}}) < 0$ ,  $\det(\mathbf{J}_U + \mathbf{J}_{\bar{U}}) > 0$ , 且  $\mathbf{J}_U$  满足  $\text{tr}(\mathbf{J}_U) > 0$  和  $\det(\mathbf{J}_U) > 0$ .

**注 1** 当  $K \leq \gamma$  且  $\beta > \frac{\theta}{\gamma}(\gamma + K)^2$  时, 可保证条件(H<sub>3</sub>)成立.

考虑系统(6)解为如下形式  $(u, v) = (a_i, b_i)e^{i\omega + \lambda_i x}$ , 其中  $i$  为虚数单位. 将上述形式解代入系统(6)可得其特征方程为

$$\rho^2 - T_i \rho + D_i = 0, \quad i \in \mathbb{N},$$

其中

$$T_0 = \frac{ru_*(K - \gamma - 2u_*)}{K(\gamma + u_*)}, \quad D_0 = \frac{ru_*(K - u_*)[\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2]}{K(\gamma + u_*)^2}.$$

当  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$  时,

$$T_i = \frac{ru_*(K - u_*)}{K(\gamma + u_*)} - (d_1 + d_2) \left(\frac{i}{l}\right)^2,$$

$$D_i = d_1 d_2 \left(\frac{i}{l}\right)^4 - d_2 \frac{ru_*(K - u_*)}{K(\gamma + u_*)} \left(\frac{i}{l}\right)^2 + \frac{ru_*(K - u_*)[\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2]}{K(\gamma + u_*)^2}.$$

**注 2** 在条件(H<sub>3</sub>)成立的情形下, 系统(5)对应的局部系统在  $E_*(u_*, v_*)$  处的特征方程  $\rho^2 - T_i \rho + D_i = 0$ ,  $i \in \mathbb{N}$ , 其中

$$T_i = \frac{ru_*(K - \gamma - 2u_*)}{K(\gamma + u_*)} - (d_1 + d_2) \left(\frac{i}{l}\right)^2 < 0.$$

因此, 此时不会发生 Hopf 分支.

根据式(10)可知, 对任意的  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ ,  $T_i = 0$  的充要条件是

$$d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1) := \frac{ru_*(K - u_*)}{K(\gamma + u_*)} \left(\frac{l}{i}\right)^2 - d_1.$$

同理, 根据式(11),  $D_i = 0$  的充要条件是

$$d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1) := \frac{ru_*(K - u_*)[\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2]}{\left[ru_*(K - u_*)(\gamma + u_*) - d_1 K(\gamma + u_*)^2 \left(\frac{i}{l}\right)^2\right] \left(\frac{i}{l}\right)^2}.$$

对任意的  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 关于  $T_i$  和  $D_i$  有如下结论.

**引理 1** 当  $d_2 > d_{2H}^{(1)}$  时, 对任意的  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ ,  $T_i < 0$ .

证明: 记  $d_{2H}^{(1)} = d_{2H}^{(1)}(d_1)$ , 根据式(12)显然有  $d_{2H}^{(1)}(d_1) = \max_{i \in \mathbb{N}} \{d_{2H}^{(i)}(d_1)\}$ . 对  $T_i$  关于  $d_2$  求导得

$T_i' = -\frac{i^2}{l^2} < 0$ , 可知  $T_i$  关于  $d_2$  单调递减, 故当  $d_2 > d_{2H}^{(1)}$  时, 对任意的  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ ,  $T_i < 0$ . 证毕.

**引理 2** 对  $D_i$  有如下结论:

1) 若  $d_1$  和  $l$  满足  $d_1 \geq c_u l^2$ , 则对  $\forall i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 均有  $D_i > 0$ ;

2) 若  $d_1$  和  $l$  满足  $d_1 < c_u l^2$ , 定义  $i^* = \left\lceil l \sqrt{\frac{c_u}{d_1}} \right\rceil \geq 1$ , 这里  $\lceil \cdot \rceil$  表示取整函数, 则当  $d_2 < d_{2T}^*$  时, 对

$\forall i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 均有  $D_i > 0$ , 其中

$$d_{2T}^* = \min_{i \in \{1, 2, \dots, i^*\}} \{d_{2T}^{(i)}(d_1)\}.$$

证明: 1) 根据式(11), 可得  $D_i > 0$  当且仅当  $d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u > \frac{h_u c_v}{d_2} \left(\frac{l}{i}\right)^2$ , 根据式(8), 有  $h_u c_v < 0$ . 若  $d_1 \geq c_u l^2 \geq 0$ , 则对  $\forall i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 均有  $d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u \geq 0$ , 结论 1) 得证.

2) 若  $d_1 < c_u l^2$ , 令  $d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u = 0$ , 解得  $i^* = \left\lceil l \sqrt{\frac{c_u}{d_1}} \right\rceil \geq 1$ . 由于  $d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u$  关于  $i$  单调递增.

当  $i > i^*$  时, 有  $d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u > 0$ , 根据 1) 得  $D_i > 0$ ; 当  $1 \leq i \leq i^*$  时, 则有  $d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u \leq 0$ , 由于  $D_i$  关于  $d_2$  单调递减, 因此当  $d_2 < d_{2T}^{(i)}$  时, 有  $D_i > 0$ . 综上, 可知当  $d_2 < d_{2T}^*$  时, 对  $\forall i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 均有  $D_i > 0$ . 证毕.

结合引理 1 和引理 2 可得系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  的稳定性情况如下.

**定理 1** 假设条件  $(H_1)$  (或  $(H_2)$ ) 和  $(H_3)$  成立,  $d_{2H}^{(i)}, d_{2T}^*$  分别由式 (12) 和式 (14) 定义.

- 1) 如果  $d_1 \geq c_u l^2$ , 则当  $d_2 > \max\{d_{2H}^{(1)}, 0\}$  时, 系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是渐近稳定的;
- 2) 如果  $d_1 < c_u l^2$ , 则当  $d_2 > d_{2T}^*$  或  $d_2 < d_{2H}^{(1)}$  时, 系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是不稳定的; 当  $\max\{d_{2H}^{(1)}, 0\} < d_2 < d_{2T}^*$  时, 系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是渐近稳定的.

证明: 当  $(H_3)$  成立时, 可知  $T_0 < 0, D_0 > 0$ . 当条件 1) 成立时, 由引理 1 和引理 2 可知,  $T_i < 0, D_i > 0, \forall i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ . 此时特征方程 (9) 所有根都具负实部, 从而知系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是渐近稳定的.

如果  $d_1 < c_u l^2$ , 则当  $d_2 > d_{2T}^*$  时, 存在  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 满足  $D_i < 0$ , 此时特征方程 (9) 存在正根. 如果  $d_2 < d_{2H}^{(1)}$ , 则存在  $j \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 满足  $T_j > 0$ , 此时特征方程 (9) 存在具正实部的根. 所以上述两种情形下, 系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  都是不稳定的. 而当  $\max\{d_{2H}^{(1)}, 0\} < d_2 < d_{2T}^*$  时,  $T_i < 0, D_i > 0, \forall i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ . 此时特征方程 (9) 所有根都具负实部, 系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是渐近稳定的. 证毕.

下面讨论可能发生分支的情况. 当  $d_1 < c_u l^2$  时, 由式 (12) 和式 (13) 及解  $d_{2T}^{(i)}(d_1) - d_{2H}^{(i)}(d_1) = 0$ , 可得

$$d_1 = d_{1i} := \frac{ru_* (K - u_*) - \sqrt{rKu_* (K - u_*) [\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2]}}{K(\gamma + u_*)} \left(\frac{l}{i}\right)^2. \tag{15}$$

根据文献 [23] 中确定 Hopf 分支值的方法, 特征方程 (9) 存在唯一一对纯虚根  $\pm i\omega$ , 等价于存在唯一  $i \in \mathbb{N}$ , 使得  $T_i = 0, D_i > 0$ , 且  $T_j \neq 0, D_j \neq 0, j \neq i$ .

根据上述条件可得以下结论:

**定理 2** 假设条件  $(H_1)$  (或  $(H_2)$ ) 和  $(H_3)$  成立,  $d_{2H}^{(i)}(d_1)$  和  $d_{1i}$  分别由式 (12) 和式 (15) 定义. 若对固定的  $i \in \mathbb{N} \setminus \{0\}$ , 下列条件之一成立:

- 1)  $d_1 \geq c_u l^2$ ;
- 2)  $d_1 < c_u l^2$  且  $d_1 > d_{1i}$ .

则当  $d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1)$  时, 系统 (5) 在  $(u_*, v_*)$  处经历 Hopf 分支, 并且在  $d_{2H}^{(i)}(d_1)$  附近分支周期解是空间非齐次的.

证明: 当  $d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1)$  时, 有  $T_i = 0$ . 当  $d_1 \geq c_u l^2$  时, 由引理 2 可得  $D_i > 0$ . 当  $d_1 < c_u l^2$  且  $d_1 > d_{1i}$  时, 对  $d_{2T}^{(i)}(d_1) - d_{2H}^{(i)}(d_1)$  关于  $d_1$  求导, 得

$$(d_{2T}^{(i)}(d_1) - d_{2H}^{(i)}(d_1))' = \frac{ru_* K(K - u_*) [\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2] (\gamma + u_*)^2}{\left[ru_* (K - u_*) (\gamma + u_*) - d_1 K(\gamma + u_*)^2 \left(\frac{l}{i}\right)^2\right]^2} + 1.$$

根据条件  $(H_1)$  和  $(H_3)$ , 有  $(d_{2T}^{(i)}(d_1) - d_{2H}^{(i)}(d_1))' > 0$ , 即  $d_{2T}^{(i)}(d_1) - d_{2H}^{(i)}(d_1)$  是关于  $d_1$  单调递增的, 则当  $d_1 < c_u l^2$  且  $d_1 > d_{1i}$  时,  $d_{2T}^{(i)}(d_1) - d_{2H}^{(i)}(d_1) > 0$ , 即  $d_2 < d_{2T}^{(i)}$ , 由引理 2 的证明可得  $D_i > 0$ , 此时特征方程有一对纯虚根  $\pm i\sqrt{D_i}$ . 注意到  $\lim_{d_2 \rightarrow d_{2H}^{(i)}(d_1)} T_i = 0, \lim_{d_2 \rightarrow d_{2H}^{(i)}(d_1)} D_i > 0$ , 且  $T_i, D_i$  关于  $d_2$  连续, 可知存在

$\delta > 0$ , 使得当  $d_2 \in (d_{2H}^{(i)}(d_1) - \delta, d_{2H}^{(i)}(d_1) + \delta)$  时,  $T_i^2 - 4D_i < 0$ , 特征方程根为  $\rho = \frac{T_i}{2} \pm \frac{\sqrt{4D_i - T_i^2}}{2} i$ ,

从而

$$\frac{d\text{Re}(\rho)}{dd_2} \Big|_{d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1)} = \frac{1}{2} \frac{dT_i}{dd_2} \Big|_{d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1)} = -\frac{i^2}{2l^2} < 0,$$

所以  $d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1)$  是 Hopf 分支值, 且分支周期解是空间非齐次的. 证毕.

特征方程(9)有且只有一个零根, 等价于存在唯一  $i \in \mathbb{N}$ , 使得如下假设条件成立:

(H<sub>4</sub>)  $T_i \neq 0, D_i = 0$  且  $T_j \neq 0, D_j \neq 0, j \neq i$ .

关于稳态分支有如下结论.

**定理 3** 假设条件(H<sub>1</sub>)(或(H<sub>2</sub>))和(H<sub>3</sub>)成立,  $d_1 < c_u l^2, d_{2T}^{(i)}(d_1)$  和  $d_{1i}$  分别由式(13)和式(15)定义. 则当  $d_1 \neq d_{1i}$  时, 系统(5)在  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  时经历稳态分支.

证明: 若  $d_1 \neq d_{1i}$ , 则当  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  时, 有  $T_i \neq 0, D_i = 0$  且  $T_j \neq 0, D_j \neq 0, j \neq i$ . 根据文献[23]中定理 3.2, 证明稳态解分支存在还需保证稳态分支的横截条件成立, 即  $\frac{dD_i}{dd_2} \neq 0$ . 注意到  $d_1 < c_u l^2$ , 通过计算可得

$$\frac{dD_i}{dd_2} \Big|_{d_2=d_{2T}^{(i)}(d_1)} = \left(\frac{i}{l}\right)^2 \left(d_1 \left(\frac{i}{l}\right)^2 - c_u\right) \neq 0.$$

因此横截条件成立, 当  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  时系统(5)发生稳态分支. 证毕.

下面讨论系统(5)由稳态分支产生的非常数解的性质.

**定理 4** 假设条件(H<sub>1</sub>)(或(H<sub>2</sub>))和(H<sub>3</sub>)成立, 且  $d_1 < c_u l^2, d_1 \neq d_{1i}$ .

1) 系统(5)在  $\{d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*\}$  处分支出一组非常数稳态解  $\Gamma_i$  具有以下形式:

$$\Gamma_i = \{(d_2(s), u(s, x), v(s, x)) : -\eta < s < \eta\}, \tag{16}$$

其中

$$u(s, x) = u_* + s\tilde{h} \cos\left(\frac{ix}{l}\right) + sg_1(s, x), \quad v(s, x) = v_* + s\cos\left(\frac{ix}{l}\right) + sg_2(s, x),$$

且  $d_2(s), g_j(s, x)$  为  $s \in (-\eta, \eta)$  上定义的光滑函数, 使得  $d_2(0) = d_{2T}^{(i)}, g_j(0, x) = 0 (j = 1, 2)$ , 其中

$$\tilde{h} = \frac{-c_v}{c_u - d_1(i^2/l^2)}.$$

2)  $d_{2T}^{(i)'} = 0$ , 若  $d_{2T}^{(i)''} \neq 0$ , 则稳态分支总是干草叉型分支. 当  $d_{2T}^{(i)''} > 0$  时, 稳态分支是超临界型的; 当  $d_{2T}^{(i)''} < 0$  时, 稳态分支是亚临界分支.

证明: 利用文献[24]中定理 1.7 和文献[25]中定理 2.3 证明结论. 下面证明过程中  $u = u(x), v = v(x)$  为系统(5)的稳态解. 定义非线性映射  $\mathbf{H}: \mathbb{R}^+ \times X \rightarrow Y^2$  为

$$\mathbf{H}(d_2, u, v) = \begin{pmatrix} d_1 u_{xx} + ru \left(1 - \frac{1}{Kl\pi} \int_0^{l\pi} u dx\right) - \frac{auv}{\gamma + u} \\ d_2 v_{xx} + \frac{\beta uv}{\gamma + u} - \mu v - \theta uv \end{pmatrix}. \tag{17}$$

显然  $\mathbf{H}(d_2, u_*, v_*) = 0$ , 计算可得

$$\mathbf{H}_{(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\varphi, \psi] = \begin{pmatrix} d_1 \varphi_{xx} - \frac{ru_*}{Kl\pi} \int_0^{l\pi} \varphi dx + c_u \varphi + c_v \psi \\ d_{2T}^{(i)} \psi_{xx} + h_u \varphi \end{pmatrix} := \tilde{\mathbf{L}}[\varphi, \psi], \tag{18}$$

这里  $\mathbf{H}_{(u,v)}$  为  $\mathbf{H}$  关于  $(u, v)$  的 Fréchet 导算子. 下面分四步证明.

1) 首先确定  $\tilde{\mathbf{L}}$  的核空间  $\mathcal{N}(\tilde{\mathbf{L}})$ . 如果  $(\varphi, \psi) \in \mathcal{N}(\tilde{\mathbf{L}})$ , 记  $\varphi = \sum_{j=0}^{\infty} a_j \varphi_j, \psi = \sum_{j=0}^{\infty} b_j \varphi_j$ , 则

$$\begin{cases} \sum_{j=0}^{\infty} \left(-d_1 a_j \frac{j^2}{l^2} + c_u a_j + c_v b_j\right) \varphi_j = 0, \\ \sum_{j=0}^{\infty} \left(-d_{2T}^{(i)} b_j \frac{j^2}{l^2} + a_j h_u\right) \varphi_j = 0. \end{cases}$$

注意到式(13)等价于  $d_{2T}^{(i)} = \frac{c_v h_u}{d_1(i/l)^4 - c_u(i/l)^2}$ , 可得

$$a_j = b_j = 0 (j \neq i), \quad a_j = \tilde{h} b_j (j = i).$$

可知核空间  $\mathcal{N}(\tilde{\mathbf{L}}) = \text{span}\{\tilde{q} = (\tilde{h}, 1)\varphi_i\}$ , 又因为  $\frac{i^2}{l^2}$  为单特征根, 因此  $\dim \mathcal{N}(\tilde{\mathbf{L}}) = 1$ .

2) 讨论  $\tilde{\mathbf{L}}$  的值域空间  $\mathcal{R}(\tilde{\mathbf{L}})$ :

$$\mathcal{R}(\tilde{\mathbf{L}}) = \{(f_1, f_2) \in Y^2 : \langle \mathbf{y}, (f_1, f_2) \rangle = 0\},$$

其中  $\mathbf{y}$  满足  $\mathbf{L}^* \mathbf{y} = 0$ ,  $\mathbf{L}^*$  为  $\mathbf{L}$  形式伴随算子. 计算可得

$$\langle \mathbf{y}, (f_1, f_2) \rangle = \int_0^{l\pi} \left( \frac{h_u \tilde{h}}{c_v} f_1 + f_2 \right) \varphi_i dx,$$

因此  $\text{codim } \mathcal{R}(\tilde{\mathbf{L}}) = 1$ .

3) 证明  $\mathbf{H}_{d_2(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] \notin \mathcal{R}(\tilde{\mathbf{L}})$ . 根据式(4)和式(17)可得

$$\mathbf{H}_{d_2(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] = \Delta \tilde{\mathbf{q}} = (\tilde{h}, 1)^T \Delta \varphi_i = -(\tilde{h}, 1)^T \lambda_i \varphi_i, \tag{19}$$

当  $d_1 \neq d_{1i}$ , 即  $h_u c_v + (c_u - d_1 \frac{i^2}{l^2})^2 \neq 0$  时, 有

$$\langle \mathbf{y}, -(\tilde{h}, 1) \lambda_i \varphi_i \rangle = - \int_0^{l\pi} \left( \frac{h_u \tilde{h}^2}{c_v} + 1 \right) \lambda_i \varphi_i^2 dx = - \int_0^{l\pi} \left( \frac{h_u \tilde{h}^2 + c_v}{c_v} \right) \lambda_i \varphi_i^2 dx \neq 0. \tag{20}$$

因此  $\mathbf{H}_{d_2(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] \notin \mathcal{R}(\tilde{\mathbf{L}})$ .

由文献[24]中式(18)可知, 方程确定的隐函数形式为  $x = \alpha x_0 + \alpha \psi(\alpha)$ , 这里  $\mathcal{N}(F_x(0, 0)) = \text{span}\{x_0\}$  和  $\psi(0) = 0$  对应上述证明中的  $\mathcal{N}(\tilde{\mathbf{L}}) = \text{span}\{\tilde{\mathbf{q}}\}$  和  $g_j(0, x) = 0 (j=1, 2)$ . 从而可得

$$\begin{aligned} u(s, x) &= u_* + s \tilde{h} \cos\left(\frac{ix}{l}\right) + s g_1(s, x), \\ v(s, x) &= v_* + s c \cos\left(\frac{ix}{l}\right) + s g_2(s, x), \end{aligned}$$

结论 1) 得证.

4) 讨论分支的方向和分支解的稳定性. 下面计算  $d_{2T}^{(i)'}$ . 根据文献[25]中式(4.5)的计算形式, 可得  $d_{2T}^{(i)'}$  的计算形式如下:

$$d_{2T}^{(i)'} = - \frac{\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] \rangle}{2 \langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{d_2(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] \rangle}. \tag{21}$$

由式(18)和式(20), 有

$$\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{d_2(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] \rangle = - \int_0^{l\pi} \left( \frac{h_u \tilde{h}^2 + c_v}{c_v} \right) \lambda_i \varphi_i^2 dx = - \frac{l\pi}{2} \lambda_i \left( \frac{h_u \tilde{h}^2 + c_v}{c_v} \right), \tag{22}$$

根据式(18)可得

$$\begin{aligned} \mathbf{H}_{(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] &= \begin{pmatrix} d_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + c_u & c_v \\ h_u & d_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + h_v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{h} \\ 1 \end{pmatrix} \varphi_i = \begin{pmatrix} d_1 \tilde{h} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \tilde{h} c_u + c_v \\ d_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \tilde{h} h_u + h_v \end{pmatrix} \varphi_i, \\ \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] &= \begin{pmatrix} \tilde{h} c_{uu} + c_{uv} & \tilde{h} c_{uv} + c_{vv} \\ \tilde{h} h_{uu} + h_{uv} & \tilde{h} h_{uv} + h_{vv} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{h} \\ 1 \end{pmatrix} \varphi_i^2 = \\ &= \begin{pmatrix} \frac{2\alpha\gamma v_* \tilde{h}^2}{(\gamma + u_*)^3} - \frac{2\alpha\gamma \tilde{h}}{(\gamma + u_*)^2} \\ -\frac{2\beta\gamma v_* \tilde{h}^2}{(\gamma + u_*)^3} + \frac{2\beta\gamma \tilde{h}}{(\gamma + u_*)^2} - 2\theta \tilde{h} \end{pmatrix} \varphi_i^2, \end{aligned}$$

结合  $\mathbf{y}$  的定义, 可得

$$\begin{aligned} \langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] \rangle &= \\ &= \int_0^{l\pi} \left( \frac{h_u \tilde{h}}{c_v} \left( \frac{2\alpha\gamma v_* \tilde{h}^2}{(\gamma + u_*)^3} - \frac{2\alpha\gamma \tilde{h}}{(\gamma + u_*)^2} \right) - \frac{2\beta\gamma v_* \tilde{h}^2}{(\gamma + u_*)^3} + \frac{2\beta\gamma \tilde{h}}{(\gamma + u_*)^2} - 2\theta \tilde{h} \right) \varphi_i^2 \varphi_i dx = \\ &= \left( \frac{h_u \tilde{h}}{c_v} \left( \frac{2\alpha\gamma v_* \tilde{h}^2}{(\gamma + u_*)^3} - \frac{2\alpha\gamma \tilde{h}}{(\gamma + u_*)^2} \right) - \frac{2\beta\gamma v_* \tilde{h}^2}{(\gamma + u_*)^3} + \frac{2\beta\gamma \tilde{h}}{(\gamma + u_*)^2} - 2\theta \tilde{h} \right) \int_0^{l\pi} \varphi_i^3 dx. \end{aligned} \tag{23}$$

由于  $\int_0^{l\pi} \varphi_i^3 dx = \int_0^{l\pi} \cos^3\left(\frac{ix}{l}\right) dx = 0$ , 因此  $d_{2T}^{(i)'} = 0$ , 分支是干草叉型, 为判断分支的方向, 还需计算  $d_{2T}^{(i)''}$ .

根据文献[25]中式(4.6)的计算形式, 可得  $d_{2T}^{(i)''}$  有如下形式:

$$d_{2T}^{(i)''} = - \frac{\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] \rangle + 3 \langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \boldsymbol{\Theta}] \rangle}{3 \langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{d_2(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}] \rangle}, \quad (24)$$

其中  $\boldsymbol{\Theta} \in \mathbb{Z}$  是以下方程唯一的解:

$$\mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] + \mathbf{H}_{(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\boldsymbol{\Theta}] = 0. \quad (25)$$

首先, 计算  $\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] \rangle$ . 根据  $\mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}]$  的计算结果, 有

$$\mathbf{H}_{(u,v)(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] = \begin{pmatrix} \tilde{h}^2 c_{uuu} + 2\tilde{h}c_{uvv} + c_{uvv} & \tilde{h}^2 c_{uvv} + 2\tilde{h}c_{uvv} + c_{uvv} \\ \tilde{h}^2 h_{uuu} + 2\tilde{h}h_{uvv} + h_{uvv} & \tilde{h}^2 h_{uvv} + 2\tilde{h}h_{uvv} + h_{uvv} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{h} \\ 1 \end{pmatrix} \varphi_i^3 = \begin{pmatrix} \tilde{h}^3 c_{uuu} + 3\tilde{h}^2 c_{uvv} \\ \tilde{h}^3 h_{uuu} + 3\tilde{h}^2 h_{uvv} \end{pmatrix} \varphi_i^3,$$

则

$$\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}, \tilde{\mathbf{q}}] \rangle = A \int_0^{l\pi} \varphi_i^4 dx = \frac{3l\pi}{8} A,$$

其中

$$A = \frac{h_u \tilde{h}}{c_v} (\tilde{h}^3 c_{uuu} + 3\tilde{h}^2 c_{uvv}) + \tilde{h}^3 h_{uuu} + 3\tilde{h}^2 h_{uvv},$$

$$c_{uuu} = -\frac{6\alpha\gamma v_*}{(\gamma + u_*)^4}, \quad c_{uvv} = \frac{2\alpha\gamma}{(\gamma + u_*)^3}, \quad h_{uuu} = \frac{6\beta\gamma v_*}{(\gamma + u_*)^4}, \quad h_{uvv} = -\frac{2\beta\gamma}{(\gamma + u_*)^3}.$$

其次, 计算  $\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \boldsymbol{\Theta}] \rangle$ . 令  $\boldsymbol{\Theta} = \sum_{m=0}^{\infty} \begin{pmatrix} \Theta_m^1 \\ \Theta_m^2 \end{pmatrix} \cos \frac{mx}{l}$ , 则

$$\mathbf{H}_{(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\boldsymbol{\Theta}] = \begin{pmatrix} d_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + c_u & c_v \\ h_u & d_{2T}^{(i)} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + h_v \end{pmatrix} \sum_{m=0}^{\infty} \begin{pmatrix} \Theta_m^1 \\ \Theta_m^2 \end{pmatrix} \cos \frac{mx}{l}.$$

从而式(25)等价于

$$\begin{pmatrix} \tilde{h}^2 c_{uu} + 2\tilde{h}c_{uv} + c_{vv} \\ \tilde{h}^2 h_{uu} + 2\tilde{h}h_{uv} + h_{vv} \end{pmatrix} \cos^2 \left( \frac{ix}{l} \right) = - \begin{pmatrix} d_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + c_u & c_v \\ h_u & d_{2T}^{(i)} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + h_v \end{pmatrix} \sum_{m=0}^{\infty} \begin{pmatrix} \Theta_m^1 \\ \Theta_m^2 \end{pmatrix} \cos \frac{mx}{l}.$$

通过比较  $\cos(mx/l)$  的系数, 当  $m \in \mathbb{N} \setminus \{0, 2i\}$  时, 可得

$$\begin{pmatrix} \Theta_m^1 \\ \Theta_m^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} \Theta_0^1 \\ \Theta_0^2 \end{pmatrix} = \frac{1}{2D_0} \begin{pmatrix} -c_v(\tilde{h}^2 h_{uu} + 2\tilde{h}h_{uv}) \\ c_u(\tilde{h}^2 h_{uu} + 2\tilde{h}h_{uv}) - h_u(\tilde{h}^2 c_{uu} + 2\tilde{h}c_{uv}) \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} \Theta_{2i}^1 \\ \Theta_{2i}^2 \end{pmatrix} = \frac{1}{2D_{2i}} \begin{pmatrix} -\frac{4d_{2T}^{(i)2}}{l^2}(\tilde{h}^2 c_{uu} + 2\tilde{h}c_{uv}) - c_v(\tilde{h}^2 h_{uu} + 2\tilde{h}h_{uv}) \\ \left( c_u - \frac{4d_{1i}^2}{l^2} \right) (\tilde{h}^2 h_{uu} + 2\tilde{h}h_{uv}) - h_u(\tilde{h}^2 c_{uu} + 2\tilde{h}c_{uv}) \end{pmatrix},$$

其中

$$c_{uu} = \frac{2\alpha\gamma v_*}{(\gamma + u_*)^3}, \quad c_{uv} = -\frac{\alpha\gamma}{(\gamma + u_*)^2}, \quad h_{uu} = -\frac{2\beta\gamma v_*}{(\gamma + u_*)^3}, \quad h_{uv} = \frac{\beta\gamma}{(\gamma + u_*)^2} - \theta,$$

$$\tilde{D}_0 = \det(\mathbf{J}_U + \mathbf{J}_{\bar{U}}), \quad \tilde{D}_{2i} = \det(\lambda_i \mathbf{D} + \mathbf{J}_U).$$

因此, 由  $\lambda_i = \frac{i^2}{l^2}$  有  $\boldsymbol{\Theta} = \begin{pmatrix} \Theta_{2i}^1 \\ \Theta_{2i}^2 \end{pmatrix} \cos \frac{2i}{l}x + \begin{pmatrix} \Theta_0^1 \\ \Theta_0^2 \end{pmatrix}$ , 或者等价于  $\boldsymbol{\Theta} = \begin{pmatrix} \bar{\Theta}_i^1 \\ \bar{\Theta}_i^2 \end{pmatrix} \cos^2 \frac{i}{l}x + \begin{pmatrix} \bar{\Theta}_0^1 \\ \bar{\Theta}_0^2 \end{pmatrix}$ , 其中

$$\begin{aligned} \bar{\Theta}_i^1 &= 2\Theta_{2i}^1 = \frac{-4d_{2T}^{(i)}\lambda_i(\bar{h}^2c_{uu} + 2\bar{h}c_{uv}) - c_v(\bar{h}^2h_{uu} + 2\bar{h}h_{uv})}{16d_1d_{2T}^{(i)}\lambda_i^2 - 4d_{2T}^{(i)}c_u\lambda_i - h_uc_v}, \\ \bar{\Theta}_i^2 &= 2\Theta_{2i}^2 = \frac{(c_u - 4d_1\lambda_i)(\bar{h}^2h_{uu} + 2\bar{h}h_{uv}) - h_u(\bar{h}^2c_{uu} + 2\bar{h}c_{uv})}{16d_1d_{2T}^{(i)}\lambda_i^2 - 4d_{2T}^{(i)}c_u\lambda_i - h_uc_v}, \\ \bar{\Theta}_0^1 &= \Theta_0^1 - \Theta_{2i}^1 = \frac{c_v(\bar{h}^2h_{uu} + 2\bar{h}h_{uv})}{2h_uc_v} + \frac{4d_{2T}^{(i)}\lambda_i(\bar{h}^2c_{uu} + 2\bar{h}c_{uv}) + c_v(\bar{h}^2h_{uu} + 2\bar{h}h_{uv})}{2(16d_1d_{2T}^{(i)}\lambda_i^2 - 4d_{2T}^{(i)}c_u\lambda_i - h_uc_v)}, \\ \bar{\Theta}_0^2 &= \Theta_0^2 - \Theta_{2i}^2 = -\frac{c_u(\bar{h}^2h_{uu} + 2\bar{h}h_{uv}) - h_u(\bar{h}^2c_{uu} + 2\bar{h}c_{uv})}{2h_uc_v} - \\ &\quad \frac{(c_u - 4d_1\lambda_i)(\bar{h}^2h_{uu} + 2\bar{h}h_{uv}) - h_u(\bar{h}^2c_{uu} + 2\bar{h}c_{uv})}{2(16d_1d_{2T}^{(i)}\lambda_i^2 - 4d_{2T}^{(i)}c_u\lambda_i - h_uc_v)}. \end{aligned}$$

直接计算得

$$\langle \mathbf{y}, \mathbf{H}_{(u,v)(u,v)}(d_{2T}^{(i)}, u_*, v_*)[\tilde{\mathbf{q}}, \Theta] \rangle = \frac{l\pi}{2}B + \frac{3l\pi}{8}C,$$

其中

$$\begin{aligned} B &= \bar{h}[(\bar{h}c_{uu} + c_{uv})\bar{\Theta}_0^1 + \bar{h}c_{uv}\bar{\Theta}_0^2] + (\bar{h}h_{uu} + h_{uv})\bar{\Theta}_0^1 + \bar{h}h_{uv}\bar{\Theta}_0^2, \\ C &= \bar{h}[(\bar{h}c_{uu} + c_{uv})\bar{\Theta}_i^1 + \bar{h}c_{uv}\bar{\Theta}_i^2] + (\bar{h}h_{uu} + h_{uv})\bar{\Theta}_i^1 + \bar{h}h_{uv}\bar{\Theta}_i^2, \end{aligned}$$

因此,

$$d_{2T}^{(i)*} = \frac{\left(c_u - d_1 \frac{i^2}{l^2}\right)^2}{\lambda_i \left(h_uc_v + \left(c_u - d_1 \frac{i^2}{l^2}\right)^2\right)} \left(\frac{1}{4}A + B + \frac{3}{4}C\right). \tag{26}$$

证毕.

**注 3** 当  $d_{2T}^{(i)*} = 0$  时, 需要考虑更高阶导数(如  $d_{2T}^{(i)*}$ )确定分支的性质. 若高阶导数也是 0, 则表明分支点处的系统具有较高的对称性或退化性, 稳态型分支可能变为鞍结型分支或其他复杂分支形式.

为分析系统(5)正常数稳态解的稳定性区域, 需要先分析稳态分支曲线

$$L_i: d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1), \quad i \in \mathbb{N} \setminus \{0\} \tag{27}$$

和 Hopf 分支线

$$H_i: d_2 = d_{2H}^{(i)}(d_1), \quad i \in \mathbb{N} \setminus \{0\} \tag{28}$$

的性质.

**引理 3** 稳态分支曲线和 Hopf 分支直线在  $d_1$ - $d_2$  平面第一象限内的性质如下:

1) 稳态分支曲线  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  和  $d_2 = d_{2T}^{(i+1)}(d_1)$  相交于点  $(d_{1T}^{(i)}, \bar{d}_{2T}^{(i)})$ , 其中

$$d_{1T}^{(i)} = l^2c_u \left( \frac{1}{i^2 + (i+1)^2} \right), \tag{29}$$

$$\bar{d}_{2T}^{(i)} = d_{2T}^{(i)}(d_{1T}^{(i)}) = \frac{-l^2h_uc_v}{c_u \left( \frac{(i+1)^2i^2}{i^2 + (i+1)^2} \right)}; \tag{30}$$

2) 稳态分支曲线  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  的包络线为

$$d_2 = d_p(d_1) := -\frac{4h_uc_v}{c_u^2}d_1,$$

且与  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  相切于点  $(d_1(i), d_p(d_1(i)))$ , 其中  $d_1(i) = \frac{l^2c_u}{2i^2}$ .

证明: 注意到  $c_vh_u < 0, d_1 > 0, d_2 > 0$ , 由式(12), 由曲线  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  和曲线  $d_2 = d_{2T}^{(i+1)}(d_1)$  满足的方程组易解得在第一象限有一个交点  $(d_{1T}^{(i)}, d_{2T}^{(i)}(d_{1T}^{(i)}))$ . 又由  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  等价于  $D_i = 0$ , 即

$$d_1d_2\lambda_i^2 - d_2c_u\lambda_i - c_vh_u = 0, \tag{31}$$

对式(31)两端关于  $\lambda_i$  求导, 解得  $\lambda_i = \frac{c_u}{2d_1}$ , 代入式(31)得曲线族  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  包络线为  $d_2 = -\frac{4h_uc_v}{c_u^2}d_1$ .

进一步, 由式(12) $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  的定义可计算出包络线与  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  相交点  $(d_1(i), d_p(d_1(i)))$ , 其中

$d_1(i) = \frac{l^2 c_u}{2i^2}$ , 且该点为切点. 证毕.

假设稳态分支曲线  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  和第一条 Hopf 分支直线  $d_2 = d_{2H}^{(1)}(d_1)$  相交于点  $(d_{1c}^{(i)}, d_{2H}^{(1)}(d_{1c}^{(i)}))$ , 其中

$$d_{1c}^{(i)} = \frac{(c_u + i^2 c_u - \sqrt{(c_u + i^2 c_u)^2 - 4(i^2 c_u^2 + h_u c_v)}) l^2}{2i^2} < c_u l^2.$$

令  $d_{1c}^{(i_c)} = \max_{i \in \mathbb{N}} \{d_{1c}^{(i)}\}$ . 引理 3 给出了在  $d_1$ - $d_2$  平面的第一象限中稳态分支曲线的性质. 结合 Hopf 分支线, 即可确定系统(5)的稳定区域.

稳态分支曲线  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1)$  的包络线与第一条 Hopf 分支直线  $d_2 = d_{2H}^{(1)}(d_1)$  相交于点  $(\tilde{d}_1, d_{2H}^{(1)}(\tilde{d}_1))$ , 其中  $\tilde{d}_1 = \frac{c_u l^2}{c_u^2 - 4h_u c_v}$ . 若  $d_1(i) > \tilde{d}_1$ , 则  $i < \sqrt{\frac{c_u^2 - 4h_u c_v}{2c_u^2}}$ , 令

$$\tilde{i} = \max \left\{ i \in \mathbb{N} \mid i < \sqrt{\frac{c_u^2 - 4h_u c_v}{2c_u^2}} \right\}. \tag{32}$$

则有  $\tilde{i}$  个切点在 Hopf 分支线  $d_2 = d_{2H}^{(1)}(d_1)$  的上方. 将式(29)代入式(12), 有

$$d_2 = \bar{d}_{2H}^{(i)} = \frac{l^2 c_u (i + 1)^2}{i^2 + (i + 1)^2}. \tag{33}$$

令

$$i_c = \begin{cases} \tilde{i}, & \bar{d}_{2T}^{(\tilde{i})} \leq \bar{d}_{2H}^{(\tilde{i})}, \\ \tilde{i} + 1, & \bar{d}_{2T}^{(\tilde{i})} > \bar{d}_{2H}^{(\tilde{i})}, \end{cases} \tag{34}$$

则稳定性边界由  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1) (i \in 1, 2, \dots, i_c)$  与  $d_2 = d_{2H}^{(1)}(d_1)$  组成. 综上可得如下结论.

**定理 5** 在定理 4 条件下, 系统(5)的正平衡解  $E_*(u_*, v_*)$  在由  $d_2 = d_{2T}^{(i)}(d_1) (i \in 1, 2, \dots, i_c)$  与  $d_2 = d_{2H}^{(1)}(d_1)$  围成的区域内渐近稳定.

### 2 数值模拟

取

$$r = 2, \quad K = 2, \quad \alpha = 3, \quad \beta = 9, \quad \gamma = 2, \quad \theta = 1.5, \quad \mu = 0.5, \quad l = 3. \tag{35}$$

通过计算得  $u_* = \frac{311}{1\ 621}$ ,  $v_* = \frac{646}{489}$ . 根据式(8), 有

$$c_u = \frac{311}{1\ 965}, \quad c_v = -\frac{933}{3\ 553}, \quad h_u = \frac{1\ 021}{344}. \tag{36}$$

由式(36)和式(32)得

$$\sqrt{\frac{c_u^2 - 4h_u c_v}{2c_u^2}} = \frac{2\ 677}{338} \approx 7.920\ 1, \quad \tilde{i} = 7.$$

结合式(30)和式(33), 得

$$\bar{d}_{2T}^{(\tilde{i})} = \frac{1\ 589}{995}, \quad \bar{d}_{2H}^{(\tilde{i})} = \frac{59\ 712}{74\ 015}.$$

最后根据式(34), 当  $\bar{d}_{2T}^{(\tilde{i})} > \bar{d}_{2H}^{(\tilde{i})}$  时, 有  $i_c = \tilde{i} + 1 = 8$ .

系统(5)的正常数稳态解在  $d_1$ - $d_2$  平面上的稳定性区域由稳态分支曲线  $L_1 \sim L_8$  和第一条 Hopf 分支直线  $H_1$  组成, 如图 1 所示, 其中:  $M_1 \sim M_7$  为数值模拟点;

$$H_i: d_2 = \frac{ru_*(K - u_*)l^2}{K(\gamma + u_*)i^2} - d_1, \quad i = 1, 2;$$

$$L_i: d_2 = \frac{ru_*(K - u_*)[\beta\gamma - \theta(\gamma + u_*)^2]}{\left[ \gamma u_*(K - u_*)(\gamma + u_*) - d_1 K(\gamma + u_*)^2 \left(\frac{i}{l}\right)^2 \right] \left(\frac{i}{l}\right)^2}, \quad i = 1, 2, \dots, 8.$$

由图 1 可见: 当浮游植物和浮游生物的扩散速度在一定范围内时(图 1 中  $M_1$  点处), 两物种的种

群数量最终会稳定在固定水平; 若浮游生物的扩散速度相对较慢而浮游植物扩散速度相对较快(图 1 中  $M_2, M_3$  点处), 则两物种数量会呈现周期变化趋势; 若浮游生物的扩散速度相对较快而浮游植物扩散速度相对较慢(图 1 中  $M_4 \sim M_7$  点处), 则两物种数量最终会呈现空间分布不均匀的现象. 在  $d_1-d_2$  平面上, 在点  $M_1(0.1, 4)$  处系统 (5) 的正常数稳态解  $(u_*, v_*)$  是局部渐近稳定的, 初始值是

$$u_0(x) = \frac{311}{1621} + \frac{311}{3242} \cos\left(\frac{2x}{3}\right),$$

$$v_0(x) = \frac{646}{489} + \frac{323}{489} \cos\left(\frac{2x}{3}\right),$$

如图 2 所示.

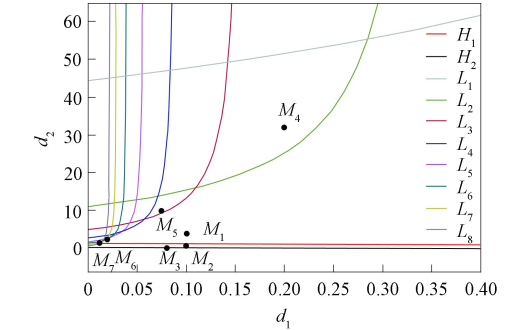
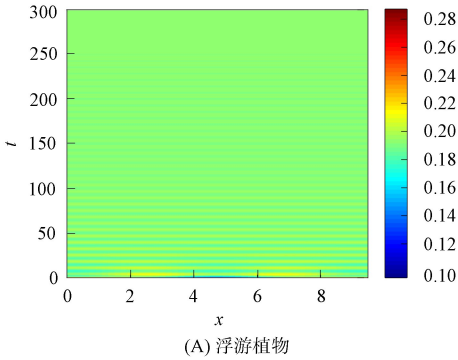


图 1 系统 (5) 的正常数稳态解在  $d_1-d_2$  平面上的稳定性区域

Fig. 1 Stability region of positive constant steady-state solution of system (5) in  $d_1-d_2$  plane

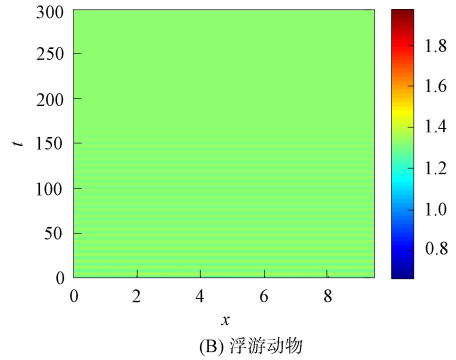


图 2 系统 (5) 在点  $M_1$  处的正常数稳态解是局部渐近稳定的

Fig. 2 Positive constant steady-state solution of system (5) at point  $M_1$  is locally asymptotically stable

点  $M_2(0.1, 0.7)$  是靠近 Hopf 分支直线的点, 系统 (5) 在点  $M_2$  处具有空间非齐次周期解, 初始值是

$$u_0(x) = \frac{311}{1621} + \frac{311}{3242} \cos\left(\frac{x}{3}\right), \quad v_0(x) = \frac{646}{489} + \frac{323}{489} \cos\left(\frac{x}{3}\right),$$

如图 3 所示. 点  $M_3(0.08, 0.2)$  是靠近 Hopf 分支直线的点, 系统 (5) 在点  $M_3$  处具有空间非齐次周期解, 与点  $M_2$  所取初始值相同, 如图 4 所示. 点  $M_4(0.2, 32)$  是靠近稳态分支曲线  $L_2$  的点, 系统 (5) 有从正常数稳态解分支出的非常值稳态解, 初始值是

$$u_0(x) = \frac{311}{1621} + \frac{311}{3242} \cos\left(\frac{2x}{3}\right), \quad v_0(x) = \frac{646}{489} + \frac{646}{2445} \cos\left(\frac{2x}{3}\right),$$

如图 5 所示. 点  $M_5(0.075, 10)$  是靠近稳态分支曲线  $L_3$  的点, 系统 (5) 有从正常数稳态解分支出的非常值稳态解, 初始值是

$$u_0(x) = \frac{311}{1621} + \frac{2177}{16210} \cos(x), \quad v_0(x) = \frac{646}{489} + \frac{646}{2445} \cos(x),$$

如图 6 所示. 点  $M_6(0.019, 2.4)$  是靠近稳态分支曲线  $L_6$  的点, 系统 (5) 有从正常数稳态解分支出的非常值稳态解, 初始值是

$$u_0(x) = \frac{311}{1621} + \frac{311}{3242} \cos(2x), \quad v_0(x) = \frac{646}{489} + \frac{646}{4890} \cos(2x),$$

如图 7 所示. 点  $M_7(0.0114, 1.43)$  是靠近稳态分支曲线  $L_8$  的点, 系统 (5) 有从正常数稳态解分支出的非常值稳态解, 初始值是

$$u_0(x) = \frac{311}{1621} + \frac{1244}{8105} \cos(4x), \quad v_0(x) = \frac{646}{489} + \frac{646}{24450} \cos(4x),$$

如图 8 所示.

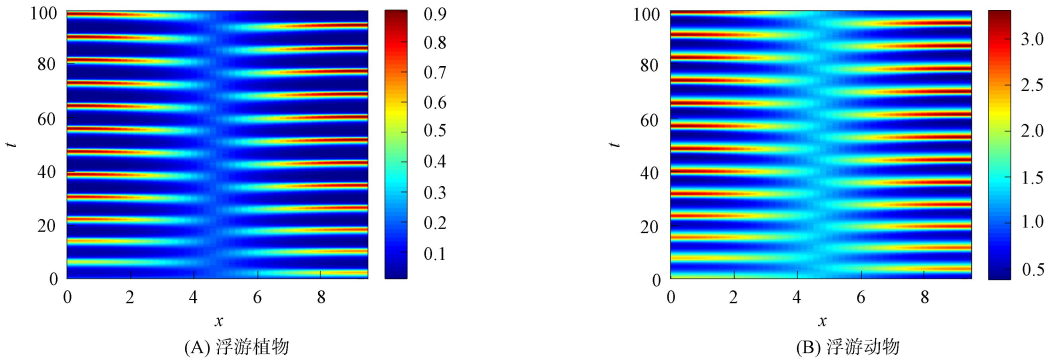


图 3 系统(5)在点  $M_2$  处具有空间非齐次周期解

Fig. 3 System (5) exhibits spatially non-homogeneous periodic solutions at point  $M_2$

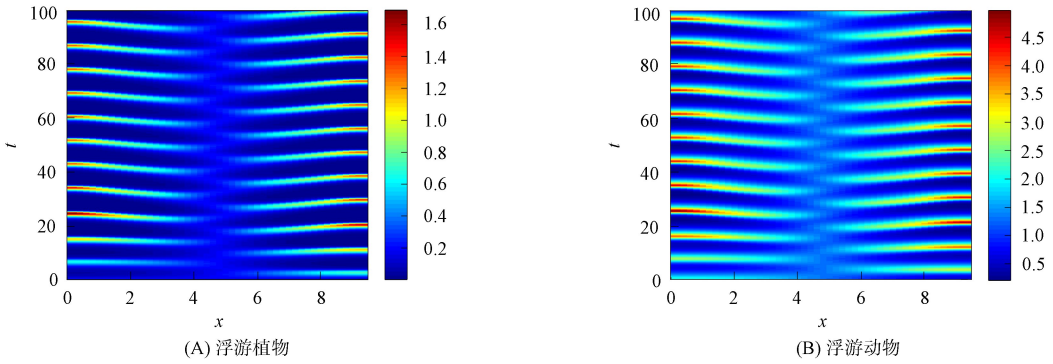


图 4 系统(5)在点  $M_3$  处具有空间非齐次周期解

Fig. 4 System (5) exhibits spatially non-homogeneous periodic solutions at point  $M_3$

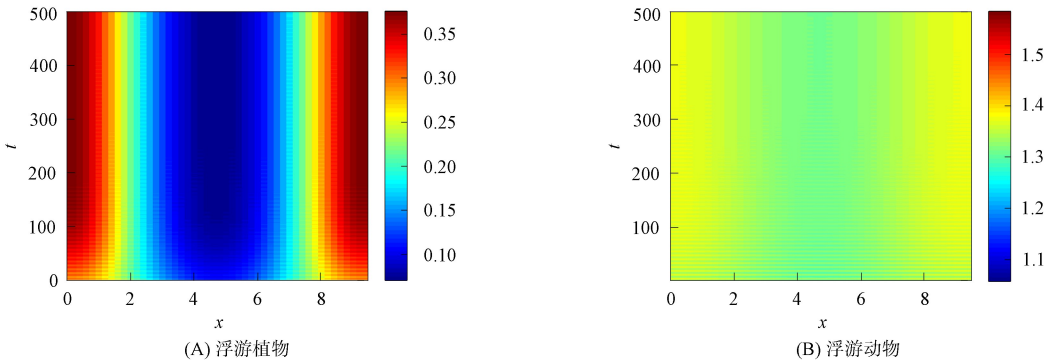


图 5 系统(5)在点  $M_4$  处具有空间非齐次稳态解

Fig. 5 System (5) exhibits spatially non-homogeneous steady-state solutions at point  $M_4$

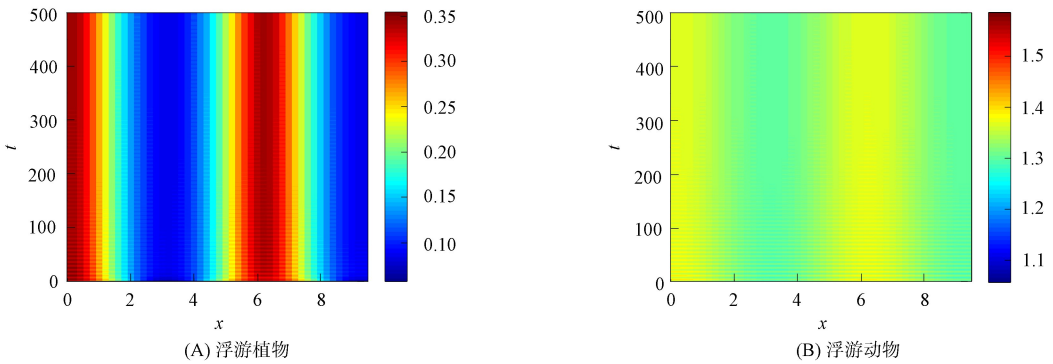


图 6 系统(5)在点  $M_5$  处具有空间非齐次稳态解

Fig. 6 System (5) exhibits spatially non-homogeneous steady-state solutions at point  $M_5$

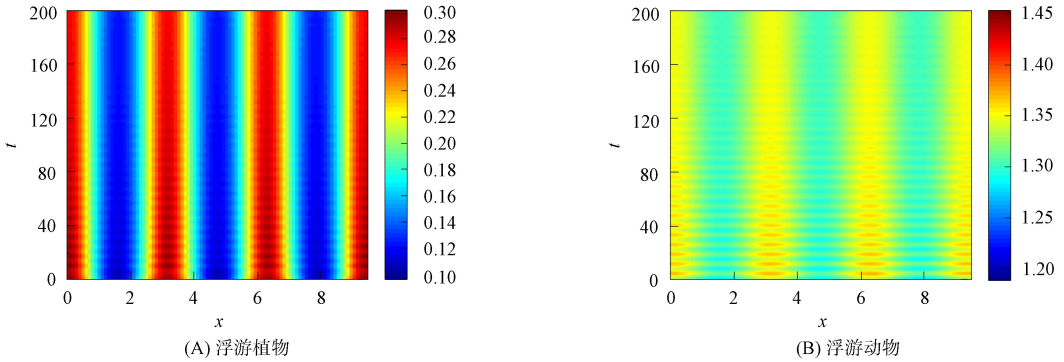


图 7 系统(5)在点  $M_6$  处具有空间非齐次稳态解

Fig. 7 System (5) exhibits spatially non-homogeneous steady-state solutions at point  $M_6$

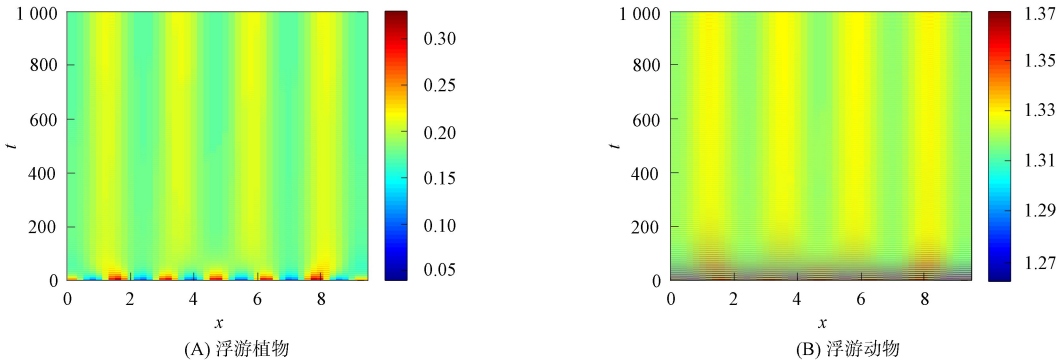


图 8 系统(5)在点  $M_7$  处具有空间非齐次稳态解

Fig. 8 System (5) exhibits spatially non-homogeneous steady-state solutions at point  $M_7$

综上所述, 本文主要研究了空间平均项对有毒浮游生物模式形成的影响. 在局部扩散系统正常数稳态解稳定的条件下, 讨论了非局部项对正常数稳态解稳定性的影响, 以及可能的 Hopf 分支和稳态分支的存在性, 并给出了空间非齐次稳态解的分支性质. 结果表明, 非局部系统在一定条件下存在空间非齐次稳态解或空间非齐次周期解.

### 参 考 文 献

[ 1 ] HALLEGRAEFF G M. A Review of Harmful Algal Blooms and Their Apparent Global Increase [J]. Phycologia, 1993, 32(2): 79-99.

[ 2 ] BUSKEY E J, STOCKWELL D A. Effects of a Persistent “Brown Tide” on Zooplankton Populations in the Laguna Madre of South Texas [C]//Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. Amsterdam; Elsevier, 1993; 659-666.

[ 3 ] CHATTOPADHAYAY 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.

[ 4 ] CHEN S S, SHI J P. Stability and Hopf Bifurcation in a Diffusive Logistic Population Model with Nonlocal Delay Effect [J]. Journal of Differential Equations, 2012, 253(12): 3440-3470.

[ 5 ] FUENTES M A, KUPERMAN M N, KENKRE V M. Nonlocal Interaction Effects on Pattern Formation in Population Dynamics [J]. Physical Review Letters, 2003, 91(15): 158104-1-158104-4.

[ 6 ] FURTER J, GRINFELD M. Local vs. Non-local Interactions in Population Dynamics [J]. Journal of Mathematical Biology, 1989, 27: 65-80.

[ 7 ] SONG Y L, WU S H, WANG H. Spatiotemporal Dynamics in the Single Population Model with Memory-Based Diffusion and Nonlocal Effect [J]. Journal of Differential Equations, 2019, 267(11): 6316-6351.

[ 8 ] SUN L N, SHI J P, WANG Y W. Existence and Uniqueness of Steady State Solutions of a Nonlocal Diffusive Logistic Equation [J]. Zeitschrift für Angewandte Mathematik und Physik, 2013, 64: 1267-1278.

- [9] CHEN S S, YU J S. Stability and Bifurcation on Predator-Prey Systems with Nonlocal Prey Competition [J]. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, 2018, 38(1): 43-62.
- [10] MERCHANT S M, NAGATA W. Instabilities and Spatiotemporal Patterns behind Predator Invasions with Nonlocal Prey Competition [J]. *Theoretical Population Biology*, 2011, 80(4): 289-297.
- [11] ALTSCHULER S J, ANGENENT S B, WANG Y Q, et al. On the Spontaneous Emergence of Cell Polarity [J]. *Nature*, 2008, 454(7206): 886-889.
- [12] TURING A M. The Chemical Basis of Morphogenesis [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1990, 52(1/2): 153-197.
- [13] 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.
- [14] OUYANG Q, SWINNEY H L. Transition from a Uniform State to Hexagonal and Striped Turing Patterns [J]. *Nature*, 1991, 352(6336): 610-612.
- [15] KONDO S, ASAI R. A Reaction-Diffusion Wave on the Skin of the Marine Angelfish Pomacanthus [J]. *Nature*, 1995, 376(6543): 765-768.
- [16] SHETH R, MARCON L, BASTIDA M F, et al. Hox Genes Regulate Digit Patterning by Controlling the Wavelength of a Turing-Type Mechanism [J]. *Science*, 2012, 338(6113): 1476-1480.
- [17] SICK S, REINKER S, TIMMER J, et al. WNT and DKK Determine Hair Follicle Spacing through a Reaction-Diffusion Mechanism [J]. *Science*, 2006, 314(5804): 1447-1450.
- [18] JUERGENS N. The Biological Underpinnings of Namib Desert Fairy Circles [J]. *Science*, 2013, 339(6127): 1618-1621.
- [19] 张道祥, 孙光讯, 徐明丽, 等. 带有时滞和非线性收获效应的捕食者-食饵系统的空间动力学 [J]. *吉林大学学报(理学版)*, 2018, 56(3): 515-522. (ZHANG D X, SUN G X, XU M L, et al. Spatial Dynamics in Predator-Prey System with Time Delay and Nonlinear Harvesting Effect [J]. *Journal of Jilin University (Science Edition)*, 2018, 56(3): 515-522.)
- [20] 刘洋, 刘宇鑫, 郑巍. 具恐惧效应和配偶相遇的扩散捕食系统分析 [J]. *东北师大学报(自然科学版)*, 2022, 54(4): 44-49. (LIU Y, LIU Y X, ZHENG W. Analysis of a Diffusive Predator-Prey System with Fear Effect and Mating Encounter [J]. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 2022, 54(4): 44-49.)
- [21] MAINI P K, PAINTER K J, HELENE N P C. Spatial Pattern Formation in Chemical and Biological Systems [J]. *Journal of the Chemical Society Faraday Transactions*, 1997, 93(20): 3601-3610.
- [22] KONDO S, MIURA T. Reaction-Diffusion Model as a Framework for Understanding Biological Pattern Formation [J]. *Science*, 2010, 329(5999): 1616-1620.
- [23] YI F Q, WEI J J, SHI J P. Bifurcation and Spatiotemporal Patterns in a Homogeneous Diffusive Predator-Prey System [J]. *Journal of Differential Equations*, 2009, 246(5): 1944-1977.
- [24] CRANDALL M G, RABINOWITZ P H. Bifurcation from Simple Eigenvalues [J]. *Journal of Functional Analysis*, 1971, 8(2): 321-340.
- [25] SHI J P. Persistence and Bifurcation of Degenerate Solutions [J]. *Journal of Functional Analysis*, 1999, 169(2): 494-531.

(责任编辑: 赵立芹)