DOI: 10.13718/j. cnki. xdzk. 2018. 11. 008

# 带非局部效应的单种群模型时空分布模式分析®

#### 杨高翔<sup>1,2</sup>

1. 安康学院 数学与统计学院,陕西安康,725000;2. 安康学院 数学与应用数学研究所,陕西安康,725000

摘要: 主要利用反应扩散方程的空间均匀的 Hopf 分支条件和其行波方程的分支条件,得到了该单种群模型的时空 分布模式,主要包括空间均匀时间上周期振荡的分布模式和空间非均匀的周期行波模式.此外,还借助数值计算的 方法,验证了所得的理论结果.数值计算结果发现该空间非均匀的行波解还受到时滞的影响,当时滞量增大时,该 空间非均匀的行波解由波前解转化为带振荡尾巴的周期行波解.

关键词:非局部效应;时空分布模式;Hopf分支

**中图分类号: 0175.26** 文献标志码: A 文章编号: 1673 - 9868(2018)11 - 0055 - 06

反应扩散方程一直是生物种群数学模型研究中比较经典的模型之一,可以很好地解释生物种群在现 实世界中存在的模式<sup>[1-10]</sup>.但是近年来,由于在种群建模的过程中既不能忽视种群走动过程中的扩散效 应,也不能忽视种群相互作用过程中的时滞因素,所以考虑非局部效应对种群分布模式的影响变得越来 越重要.

### 1 模 型

英国的生物数学学家 Britton<sup>[11]</sup> 在 logistic 单种群模型的基础上提出存在非局部效应的单种群模型,主要考虑了种群在空间中扩散之后,种群密度的变化率可能受到过去某段时间内和相邻区域的种群相互作用的影响,即种群的非局部效应对种群时空分布的影响.该带有非局部效应的单种群模型<sup>[12]</sup> 表示如下:

 $u_{t} = d\Delta u + ru(1 + \alpha u - \beta u^{2} - (1 + \alpha - \beta)(f * * u))$ (1) 其中:  $(f * * u)(x, t) = \int_{-\infty}^{t} \int_{\mathbb{R}} f(x - y, t - s)u(y, s)dyds; (x, t) \in \mathbb{R} \times (0, +\infty);$ 参数  $d, r, \alpha, \beta$  均 是正参数, r 表示种群的内禀增长率,  $\alpha$  表示种群的聚集效应,  $\beta$  表示种群个体空间竞争产生的效应, d 表示 种群的扩散系数;  $\Delta = \frac{\partial^{2}}{\partial x^{2}}$  是一维空间中的拉普拉斯算子, 而且  $1 + \alpha - \beta > 0$ . 在方程(1)中, 其核函数

$$f(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} e^{-\frac{|x|^2}{4t}} \frac{1}{\tau} e^{-\frac{t}{\tau}}$$

其中  $\tau$  表示种群个体反应的平均时滞. 该模型(1)的各项都有着相应的生物学上的解释:  $\alpha u$  表示种群的聚 集作用、 $-\beta u^2$ 表示种群对空间的竞争、积分项 $-(1+\alpha-\beta)(f**u)$ 表示种群内食物资源引发的竞争,且 核函数满足如下性质:

(H1) *f* ∈ *L*<sup>1</sup>(ℝ×(0,∞)) 并且 *tf* ∈ *L*<sup>1</sup>(ℝ×(0,∞)), 其中 *f* ∈ *L*<sup>1</sup>(ℝ×(0,∞)) 表明卷积 *f* \* \* *u* 是关于时间和空间的可积函数.

① 收稿日期: 2017-06-13

基金项目:国家自然科学基金项目(11301451);陕西省教育厅项目(15JK1016));安康学院科研项目(2016AYQDZR10,2018AYPY01); 大学生创新创业项目(2017sxjy017).

作者简介:杨高翔(1979-),男,副教授,博士研究生,主要从事反应扩散方程分支理论及其应用的研究.

(H2) f 满足 f \* \* 1 = 1,也就是说  $\int_{\mathbb{R}} \int_{0}^{\infty} f(x, t) dt dx = 1$  成立.这个条件表明原系统的均匀状态的解 是不会改变的,仍对应着局部形式下的系统的均匀平衡态.

(H3) 因为 f 为权函数, 故核函数  $f(x, t) \ge 0$ .

(H4) 核函数 f 刻画着 u(v, s) 关于  $u(x, t)(s \leq t)$  的从 x 到 v 的非局部效应.

文献[12] 主要讨论了该单种群模型的3类分支现象和其所对应的周期驻波解、空间周期结构的解的 存在性.

#### 2 空间均匀周期解发生的条件

当选择 
$$f(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} e^{-\frac{|x|^2}{4t}} \frac{1}{\tau} e^{-\frac{t}{\tau}}$$
 时,在变换  
 $v(x, t) = f * * u = \int_{-\infty}^{t} \int_{\mathbb{R}}^{t} f(x - y, t - s)u(y, s) dy ds =$   
 $\int_{-\infty}^{t} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} e^{-\frac{(x-y)^2}{4(t-s)}} \frac{1}{\tau} e^{-\frac{t-s}{\tau}} u(y, s) dy ds$ 

中今

z = x - y  $\theta = t - s$ 

有

$$v(x, t) = \int_{0}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{\sqrt{4\pi\theta}} e^{\frac{z^{2}}{4\theta}} \frac{1}{\tau} e^{-\frac{\theta}{\tau}} u(x-z, t-\theta) dz d\theta$$

依据文献[13],模型(1)被转化为如下的方程组

$$\begin{cases} u_t = d\Delta u + f_1(u, v) \\ v_t = \Delta v + f_2(u, v) \end{cases}$$
(2)

其中

$$f_{1}(u, v) = ru(1 + \alpha u - \beta u^{2} - (1 + \alpha - \beta)v)$$
$$f_{2}(u, v) = \frac{1}{\tau}(u - v)$$

本节主要通过分析系统(2)来得到系统(1)的动力学行为.系统(2)有3个平衡点(0,0),  $\left(-\frac{1}{R}, -\frac{1}{R}\right)$ , (1, 1). 但是从生物种群的角度, 主要关注系统(2) 在第 3 个平衡点(1, 1) 附近的动力学行 为,因为该平衡点对应着种群生存环境容纳量的平衡状态.系统(2)在平衡点(1,1)处线性化后得到如下 的线性系统:

$$\begin{cases} u_{t} = d\Delta u + a_{11}u + a_{12}v \\ v_{t} = \Delta v + a_{21}u + a_{22}v \end{cases}$$
(3)

 $\pm \Phi a_{11} = r(\alpha - 2\beta), \ a_{12} = -r(1 + \alpha - \beta), \ a_{21} = \frac{1}{\tau}, \ a_{22} = -\frac{1}{\tau}.$ 

这里为了研究方便假设系统(2)满足如下的初始条件,

$$u(0, x) = \varphi_1(x) \ge 0, v(0, x) = \varphi_2(x) \ge 0 \qquad x \in \mathbb{R}$$
  
行滑的边界条件,进一步系统(2)边界条件为纽曼边界条件,即

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial n} = \frac{\partial v(t, x)}{\partial n} = 0, t \ge 0, x \in \partial \mathbb{R}$$

其中 n 表示边界  $\partial \Omega$  的外法向量.

根据线性系统(3)和文献[7],令

$$\binom{u}{v} = \binom{\alpha_1}{\alpha_2} \cos(kX) e^{\lambda t}$$

并带入到方程(3)得到如下的方程式,

$$\begin{cases} \lambda \alpha_{1} \cos(kX) e^{\lambda t} = -dk^{2} \alpha_{1} \cos(kX) e^{\lambda t} + a_{11} \alpha_{1} \cos(kX) e^{\lambda t} + a_{12} \alpha_{2} \cos(kX) e^{\lambda t} \\ \lambda \alpha_{2} \cos(kX) e^{\lambda t} = -dk^{2} \alpha_{2} \cos(kX) e^{\lambda t} + a_{21} \alpha_{1} \cos(kX) e^{\lambda t} + a_{22} \alpha_{2} \cos(kX) e^{\lambda t} \end{cases}$$

也就是

$$\lambda \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\mathrm{d}k^2 + a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & -k^2 + a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix}$$

为了找到非零的常数 $\alpha_1$ 和 $\alpha_2$ ,可以得到如下的特征方程,

$$\begin{vmatrix} \lambda + dk^2 - a_{11} & -a_{12} \\ -a_{21} & \lambda + k^2 - a_{22} \end{vmatrix} = 0$$

该特征方程等价于

$$\lambda^2 - Tr_k \lambda + \Delta_k = 0 \tag{4}$$

其中

$$Tr_{k} = a_{11} + a_{22} - (d+1)k^{2} = Tr_{0} - (d+1)k^{2}$$
$$\Delta_{k} = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} - (a_{11} + a_{22}d)k^{2} + dk^{4}$$

$$\Delta_{k} = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} - (a_{11} + a_{22}d)k^{2} + a_{22}dk^{2} +$$

依据特征方程(4),得到两个特征根为:

$$\lambda_{k1} = \frac{Tr_k + \sqrt{Tr_k^2 - 4\Delta_k}}{2}, \ \lambda_{k2} = \frac{Tr_k - \sqrt{Tr_k^2 - 4\Delta_k}}{2}$$
(5)

综合上面的分析可得系统(2)的平衡点(1,1)渐进稳定的充分条件和在该平衡点处形成空间均匀周期解的 条件.

**定理1** 当
$$\tau < \frac{1}{r(\alpha - 2\beta)}, 4d(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) > (a_{11} + a_{22}d)^2$$
时,特征方程(4)对于所有的 $k$ 而言,

其根的实部都是小于零的,则平衡点(1,1)是渐进稳定的;当  $\tau = \frac{1}{r(\alpha - 2\beta)}, 4d(a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}) >$  $(a_{11} + a_{22}d)^2$ 时,特征方程(4)在k = 0时有一对纯虚根,并且对任意的k > 0,其根的实部都是小于零的, 则平衡点(1,1)将失稳而发生空间均匀的 Hopf 分支,形成空间均匀的周期解.

依据定理1选取参数 $d = 1.0, r = 3.0, a = 1.2, \beta = 0.4,$ 当 $\tau = 0.5$ 时,系统(2)的平衡点(1,1) 是渐进稳定的(图1(a)); 当 $\tau = 0.9$ 时,系统(2)的平衡点(1,1)将失去稳定性,在此处诱发空间均匀的 周期解(图1(b)).



图 1 u 关于时间 t 和空间 x 的历程图

从上面的数值计算结果来看,种群模型(2)在一定的条件下存在空间均匀的解,这种解要么为一个均 匀的稳态,要么是一个均匀的周期解.但是这种解是否会受到模型中其他参数的影响进而转化为其他形式

### 3 周期行波解的存在条件

在第2节中,主要借助空间均匀的 Hopf 分支理论和 Hurwtiz 准则得到系统诱发空间均匀周期解的条件,然后借助数值计算的方法,选取合适的系统参数,来验证前面所得到的理论分析. 但是在模型(2)中还存在其他形式的时空分布模式. 由定理1知,当时滞量 a 增大到 d =0.001 时,系统(2)将在平衡点 r =3.0 处诱发超临界的 Hopf 分支并诱发空间均匀的周期解形成. 该解将会在扩散的影响下,有可能导致系统(1) 形成周期行波解.

为了得到系统(1)周期行波解的存在性,需要把系统(2)转化为行波方程.对于系统(2)而言,若有 $u(x,t) = \zeta(z), v(x,t) = \xi(z), z = x + ct$ ,则可以得到关于变量 $\zeta, \xi$ 的行波方程如下:

$$\begin{cases} \boldsymbol{\zeta}'' - c\boldsymbol{\zeta}' + r\boldsymbol{\zeta} [1 + \alpha\boldsymbol{\zeta} - \beta\boldsymbol{\zeta}^2 - (1 + \alpha - \beta)\boldsymbol{\xi}] = 0\\ \boldsymbol{\xi}'' - c\boldsymbol{\xi} + \frac{1}{\tau} (\boldsymbol{\zeta} - \boldsymbol{\xi}) = 0 \end{cases}$$
(6)

令  $\zeta' = \overline{\xi}, \zeta' = \overline{\xi},$ 于是系统(6) 化为如下形式:

$$\begin{cases} \boldsymbol{\zeta}' = \boldsymbol{\tilde{\zeta}} \\ \boldsymbol{\tilde{\zeta}}' = c\boldsymbol{\zeta}' - r\boldsymbol{\zeta} \left[ 1 + \alpha\boldsymbol{\zeta} - \beta\boldsymbol{\zeta}^2 - (1 + \alpha - \beta)\boldsymbol{\xi} \right] \\ \boldsymbol{\xi}' = \boldsymbol{\tilde{\xi}} \\ \boldsymbol{\tilde{\xi}}' = c\boldsymbol{\xi}' - \frac{1}{\tau}(\boldsymbol{\zeta} - \boldsymbol{\xi}) \end{cases}$$
(7)

系统(7)有两个与时滞量  $\tau$  无关的平衡点(0,0,0,0)和(1,0,1,0).于是,将系统(7)在平衡点(1,0,1,0)处线性化,可得到相应的特征方程为:

$$\left[\lambda\left(\lambda-c\right)-\frac{1}{\tau}\right]\left[\lambda\left(\lambda-c\right)+r\left(\alpha-2\beta\right)\right]+\frac{r\left(1+\alpha-\beta\right)}{\tau}=0$$
(8)

令  $\lambda = i\omega_0(\omega_0 > 0)$  代入到方程(8) 中,同时分离实部和虚部有

$$\begin{cases} \frac{1}{\tau} + 2\omega_0^2 - r(\alpha - 2\beta) = 0\\ \left(\frac{1}{\tau} + \omega_0^2\right)(\omega_0^2 - r(\alpha - 2\beta)) - c^2\omega_0^2 + \frac{r}{\tau}(1 + \alpha - \beta) = 0 \end{cases}$$
(9)

由方程(9)有如下结果

$$\begin{cases} \omega_{0}^{2} = \frac{\tau r (\alpha - 2\beta) - 1}{2\tau} \\ \tau = \frac{\omega_{0}^{2} + r + r\beta}{c^{2} \omega_{0}^{2} - \omega_{0}^{2} (\omega_{0}^{2} - r (\alpha - 2\beta))} \end{cases}$$
(10)

于是,由方程(10)可得到时滞τ的临界值为

$$\tau_{0} \frac{2c^{2} + 4l + 4r(1+\beta) + \sqrt{[2c^{2} + 4l + 4r(1+\beta)]^{2} - 16l(c^{2} + 4l)}}{8l(c^{2} + 4l)}$$

其中

$$l = \frac{1}{2r(\alpha - 2\beta)}$$

方程(8)两边关于时滞 τ 微分可得

$$\lambda_{\tau}' = \frac{r(1+\alpha-\beta)-1}{2\tau^{2}(\lambda-c)+2\tau^{2}\lambda}$$

于是当 $\tau = \tau_0$ 时,

$$\operatorname{Re\lambda}_{\tau}' = \frac{r(1+\alpha-\beta)-1}{10\tau_{0}^{2}\omega_{0}}$$

若  $r(1+\alpha-\beta)-1>0$ ,则 Re $\lambda_{\tau}'>0$ .

综合以上分析,得到如下结论:

**定理 2** 若  $r(1 + \alpha - \beta) - 1 > 0$  和  $\alpha - 2\beta > 0$ ,那么当时滞参数  $\tau$  通过其临界值  $\tau_0$  时,行波系统通过 Hopf 分支形成了一个小振幅的周期解,也就是系统的周期行波解.

对系统(2) 进行数值验证.选取一维的空间来反映该种群在空间的分布状况.在所有的数值结果中, 系统的边界条件为 Neumann 边界条件且空间范围为 0 ~ 1 000,时间方向上的范围为 0 ~ 300,且空间步 长  $\Delta x = 1$ ,时间步长  $\Delta t = 0.05$ ,并且初始条件为在系统平衡态上的扰动.取系统参数为 d = 1, r = 3,  $\alpha = 0.5, \beta = 0.2$ ,系统在  $\tau = 0.05, \tau = 5$  时的数值结果见图 2.



图 2 系统在不同时刻的波形图

从图 2 的数值模拟结果可知当时滞量非常小的时候,系统存在单调递增的波前解.但是,随着时滞的 增加,系统行波解的波形也随之发生变化,出现周期行波解.这些结果的生物解释和意义为:一定的情况 下,现实生态环境中的种群在空间的分布会呈现出行波的传播方式.于是可以借助行波的波速和振幅,预 测种群在空间传播的速度和传播的范围,为提前做好种群资源的管理,特别是某些有害入侵物种的控制提 供一些理论方面的帮助和指导.

#### 4 总 结

本文主要讨论了一类耦合了非局部效应的单种群模型的时空分布模式,主要包括空间均匀的周期解和 空间非均匀的周期行波解的存在性,并借助数值计算的方法模拟出这些时空分布模式.所得到的结果主要 从理论的角度说明了种群在空间分布的波动行为,虽然不能很好反映出现实世界中种群分布的现状,但是 为生物学家分析某类入侵种群在空间分布上的传播速度和传播范围提供了一定的指导和借鉴.

#### 参考文献:

- [1] WU J H, ZOU X F. Travelling Wave Fronts of Reaction-Diffusion Systems with Delay [J]. Journal of Dynamics and Differential Equations, 2001, 13(3): 651-687.
- [2] 李 瑜,李艳玲.具有扩散的三种群食物链模型的 Hopf 分支 [J]. 计算机工程与应用, 2016, 52(3): 1-6.
- [3] WANG Z C, LI W T, RUAN S G. Traveling Wave Fronts in Reaction-Diffusion Systems with Spatio-Temporal Delays
   [J]. Journal of Differrential Equations, 2006, 222(1): 185-232.
- [4] LI W T, RUAN S, Wang Z C. On the Diffusive Nicholson's Blowflies Equation with Nonlocal Delay [J]. Journal of Nonlinear Science, 2007, 17(6): 505-525.

- [5] ZHANG J M, PENG Y H. Travelling Waves of the Diffusive Nicholson's Blowflies Equation with Strong Generic Delay Kernel and Non-Local Effect [J]. Nonlinear Analysis: Theory, Methods & Applications, 2008, 68(5): 1263-1270.
- [6] SHERRATT J A. Invading Wave Fronts and Their Oscillatory Wakes are Linked by a Modulated Travelling Phase Resetting Wave [J]. Physica D: Nonlinear Phenomena, 1998, 117(1-4): 145-166.
- [7] TANG X S, SONG Y L. Stability, Hopf Bifurcations and Spatial Patterns in a Delayed Diffusive Predator-Prey Model with Herd Behavior [J]. Applied Mathematics and Computation, 2015, 254: 375-391.
- [8] SONG Y, YANG R, SUN G. Pattern Dynamics in a Gierer-Meinhardt Model with a Saturating Term [J]. Applied Mathematical Modelling, 2017, 46: 476-491.
- [9] SONG Y, ZHANG T, PENG Y. Turing-Hopf Bifurcation in the Reaction-Diffusion Equations and Its Applications [J]. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 2016, 33: 229-258.
- [10] 黄玲智.具有脉冲扩散和扩散时滞的单种群模型研究 [J]. 重庆工商大学学报(自然科学版), 2015, 32(9): 5-9.
- [11] BTITTON N F. Aggregation and the Competitive Exclusion Principle [J]. Journal of Theoretical Biology, 1989, 136(1): 57-66.
- [12] 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.
- [13] 张建明, 彭亚红. 具有非局部反应的时滞扩散 Nicholson 方程的行波解 [J]. 数学年刊, 2006, 27(6): 771-778.

## Analysis of Spatiotemporal Patterns of a Single Population Model with Nonlocal Effect

YANG Gao-xiang<sup>1,2</sup>

- 1. School of Mathematics and Statistics, Ankang University, Ankang Shaanxi 725000, China;
- 2. Institute of Mathematics and Applied Mathematics, Ankang University, Ankang Shaanxi 725000, China

Abstract: In this paper, the spatiotemporal distribution patterns of a single population model with nonlocal effect are investigated by employing the Hopf bifurcation theory, including the spatially homogeneous and temporally oscillated distribution pattern and spatially nonhomogeneous periodic traveling wave solution. Besides, the theoretical results are validated by using the numerical method. It is found that as the time delay increases the shape of this traveling wave solution will vary from the traveling wave front to the periodic traveling wave with an oscillation wake.

Key words: nonlocal effect; spatiotemporal distribution pattern; Hopf bifurcation

责任编辑 张 枸