

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2019.05.011

Holling-II 型三种群食物网模型的 Hopf 分岔行为研究^①

康 举, 黄头生, 孟天祥, 张化永

华北电力大学 工程生态学与非线性科学研究中心, 北京 102206

摘要: 构建了 Holling-II 型三种群食物网模型, 利用 Jacobian 矩阵、Routh-Hurwitz 判据、Hopf 分岔和中心流形等理论分别讨论了系统的局部渐进稳定性和 Hopf 分岔的发生条件. 通过数值模拟, 展示了食物网系统的 Hopf 分岔行为, 揭示了种群动态随外界参数条件的变化以及随时间演化的分布规律.

关键词: 食物网模型; 局部渐进稳定性; Hopf 分岔; 数值模拟

中图分类号: O175.14; Q141

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2019)05-0064-08

20 世纪 30 年代 Elton^[1] 最初提出了食物网的概念以及研究方法, 从此拉开了食物网的研究序幕. 随后, 学者们广泛地研究了食物网的特征, 包括稳定性、复杂性和动力学等特点^[2-4], 如 1991 年 Hastings 和 Powell^[3] 在一个简单的三种群食物链模型中发现了混沌行为; Fussmann 和 Heber^[4] 认为食物网系统中营养级越多, 混沌的预测就越困难, 而且自然食物网的结构特征在本质上可能降低种群动态出现混沌的可能性. 因此食物网模型动力学行为的研究, 对理解自然生态系统的特性具有关键的作用.

食物网模型是种群动力学中最重要的模型之一^[5-6]. 近年来, 具有功能反应的食物网模型引起了人们的广泛关注^[5-10], 如 Baek^[5] 研究了两种功能反应下的三种群食物网动力系统模型, 讨论了系统在平衡点处的稳定性, 并根据极限环存在的条件确定了系统的稳定性条件, 通过数值模拟展示了 Hopf 分岔等行为; Raw 等人^[7] 提出并讨论了一个具有防御机制的三种群食物网模型, 并发现了许多复杂的动力学行为, 如 Hopf 分岔、拟周期分岔和混沌等.

食物网模型的动力学行为研究是种群动力学的前沿问题之一^[7, 11]. 食物网系统的动力学行为对于揭示种群随时间演化的分布规律有着非常重要的生态学意义. 因此, 本文基于 Hasting-Powell 模型^[3] 构建了 Holling-II 型三种群食物网动力系统模型, 其表达式为:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dT} = RX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - F_1(X)Y - F_2(X)Z \\ \frac{dY}{dT} = E_1 F_1(X)Y - F_3(Y)Z - I_1 Y \\ \frac{dZ}{dT} = E_2 F_2(X)Z + E_3 F_3(Y)Z - I_2 Z \end{cases} \quad (1)$$

其中: $F_i(U)$ 表示 Holling-II 型功能反应函数, 其表达式为

① 收稿日期: 2018-04-28

基金项目: 国家“十三五”重大科技专项(2017ZX07101-002); 中央高校基本科研业务费专项(JB2017069).

作者简介: 康 举(1992-), 男, 硕士研究生, 主要从事非线性动力学研究.

通信作者: 张化永, 教授.

$$F_i(U) = \frac{A_i U}{B_i U + 1} \quad i = 1, 2, 3 \quad (2)$$

式中: X, Y, Z 是种群密度; T 是时间; R 是种群 X 的内在增长率; K 是环境对种群 X 的最大承载能力; E_1 是种群 Y 捕食种群 X 的转化率; E_2 是种群 Z 捕食种群 X 的转化率; E_3 是种群 Z 捕食种群 Y 的转化率; I_1 是种群 Y 的死亡率; I_2 是种群 Z 的死亡率; $A_i (i = 1, 2, 3)$ 是捕获率; B_i 是饱和率.

从生态学的角度来讲, 参数 R, K, I_i, E_i, A_i 和 B_i 的值均不小于零, 还应注意种群密度也应不小于零. 因此, 方程(1) 应该限制在 $\mathbb{R}_+^3 = \{(X, Y, Z) \in \mathbb{R}^3 : X \geq 0, Y \geq 0, Z \geq 0\}$ 的状态空间. 为了减少方程(1) 中参数的数量, 对其无量纲化, 引入:

$$x = \frac{X}{K} \quad y = A_1 Y \quad z = A_2 Z \quad t = T \quad (3)$$

利用(3) 式替换(1) 式中的相应变量, 可以得到无量纲的食物网系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1-x) - \frac{xy}{a_1x+1} - \frac{xz}{a_2x+1} = f_1(x, y, z) \\ \frac{dy}{dt} = \frac{a_3xy}{a_1x+1} - \frac{a_4yz}{a_5y+1} - a_6y = f_2(x, y, z) \\ \frac{dz}{dt} = \frac{a_7xz}{a_2x+1} + \frac{a_8yz}{a_5y+1} - a_9z = f_3(x, y, z) \end{cases} \quad (4)$$

其中:

$$\begin{aligned} r &= R & a_1 &= B_1 K & a_2 &= B_2 K & a_3 &= E_1 A_1 K & a_4 &= \frac{A_3}{A_2} \\ a_5 &= \frac{B_3}{A_1} & a_6 &= I_1 & a_7 &= E_2 A_2 K & a_8 &= \frac{E_3 A_3}{A_1} & a_9 &= I_2 \end{aligned}$$

1 稳定性分析

令 $dx/dt=0, dy/dt=0, dz/dt=0$, 可以得到系统(4) 的唯一共存平衡点 $E^*(x^*, y^*, z^*)$, 且共存平衡点 E^* 满足代数方程:

$$\begin{cases} r(1-x) - \frac{y}{a_1x+1} - \frac{z}{a_2x+1} = 0 \\ \frac{a_3x}{a_1x+1} - \frac{a_4z}{a_5y+1} - a_6 = 0 \\ \frac{a_7x}{a_2x+1} + \frac{a_8y}{a_5y+1} - a_9 = 0 \end{cases} \quad (5)$$

用 Jacobian 矩阵和 Routh-Hurwitz 判据来讨论系统(4) 在共存平衡点 E^* 处的局部渐进稳定性. 系统(4) 在共存平衡点 E^* 处的 Jacobian 矩阵可写为

$$\mathbf{J}(E^*) = D_{x_j} f_i(x_j) \Big|_{E^*} = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right]_{E^*} \quad i, j = 1, 2, 3 \quad (6)$$

那么 Jacobian 矩阵 $\mathbf{J}(E^*)$ 对应的特征方程为

$$\lambda^3 + \sigma_2 \lambda^2 + \sigma_1 \lambda + \sigma_0 = 0 \quad (7)$$

其中, b_{ij} 为 Jacobian 矩阵的元素, 且

$$\begin{aligned} \sigma_0 &= b_{12} b_{23} b_{31} + b_{13} b_{21} b_{32} - b_{11} b_{23} b_{32} - b_{12} b_{21} b_{33} + b_{11} b_{22} b_{33} - b_{13} b_{22} b_{31} \\ \sigma_1 &= b_{12} b_{21} + b_{13} b_{31} + b_{23} b_{32} - b_{22} b_{33} - b_{11} (b_{22} + b_{33}) \\ \sigma_2 &= b_{11} + b_{22} + b_{33} \end{aligned} \quad (8)$$

定义

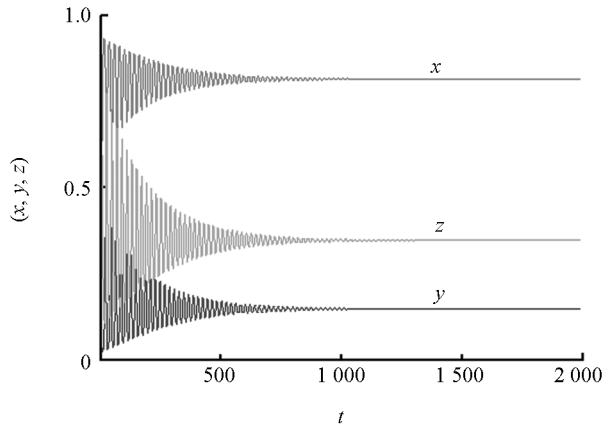
$$\Delta_1 = \sigma_2, \Delta_2 = \sigma_1 \sigma_2 - \sigma_0, \Delta_3 = \sigma_0 \Delta_2 \tag{9}$$

根据 Routh-Hurwitz 判据, 如果条件 $\Delta_1 > 0, \Delta_2 > 0$ 和 $\Delta_3 > 0$ 同时满足, 那么系统(4) 在共存平衡点 E^* 处是局部渐进稳定的. 否则, 在共存平衡点 E^* 处是不稳定的.

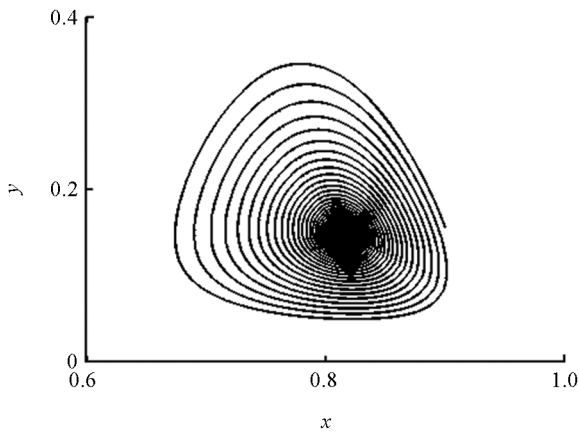
举例验证系统(4) 在共存平衡点 E^* 处的局部渐进稳定性. 选择参数:

$$\begin{aligned} a_1 = 1.5 & \quad a_2 = 1.5 & \quad a_3 = 1.2 & \quad a_4 = 1.2 & \quad a_5 = 0.1 \\ a_6 = 0.03 & \quad a_7 = 0.32 & \quad a_8 = 1.6 & \quad a_9 = 0.35 & \quad r = 2.2 \end{aligned} \tag{10}$$

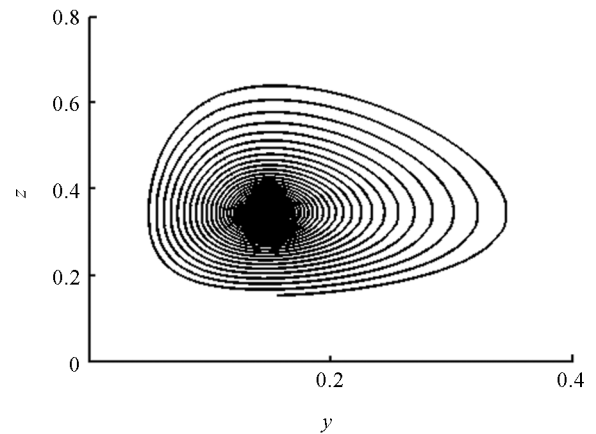
图 1 表明系统(4) 是局部渐进稳定的, 即种群状态随着时间的演化由初始的震荡状态最终趋于稳定平衡(图 1(a)); $x - y$ 相图(图 1(b)) 和 $y - z$ 相图(图 1(c)) 也表明种群状态最终趋于稳定平衡, 即趋于一个稳定的中心.



(a) 时间序列图



(b) x-y 时间序列图



(c) y-z 相图

图 1 系统(4) 的动力学行为

由(10) 式提供的参数可得共存平衡点 $E^* = (0.9019, 0.1441, 0.3635)$, 那么 Jacobian 矩阵 $J(E^*)$ 对应特征方程的特征根为:

$$\lambda_1 = -1.8527 \quad \lambda_{2,3} = -0.000718 \pm 0.313759i \tag{11}$$

可见特征根的实部均小于零, 表明系统(4) 是局部渐进稳定的.

相应地, 可以得到:

$$\Delta_1 = 1.85409 \quad \Delta_2 = 0.0050756 \quad \Delta_3 = 0.000925718 \tag{12}$$

可见条件 $\Delta_1 > 0, \Delta_2 > 0$ 和 $\Delta_3 > 0$ 同时满足, 从而进一步表明系统(4) 在共存平衡点 E^* 处是局部渐进稳定的.

2 Hopf 分岔分析

本节将用 Hopf 分岔理论和中心流形理论^[12-15] 来确定系统(4) 产生 Hopf 分岔的条件. 根据 Hopf 分岔理论, 当系统(4) 经历 Hopf 分岔时, 相应的特征方程(7) 必须有一对共轭的纯虚根, 即

$$\lambda_{1,2} = \pm i\omega \quad i = \sqrt{-1} \quad (13)$$

选择参数 r 作为分岔参数. 当参数 r 的值在 Hopf 分岔临界点 r_0 附近变化时, 纯虚根 $\pm i\omega$ 将变成复特征根 $\lambda = v + i\tilde{\omega}$, 并将 $\lambda = v + i\tilde{\omega}$ 代入特征方程(7) 进行实部和虚部的分离, 可得

$$v^3 + \sigma_0 + v\sigma_1 + v^2\sigma_2 - 3v\tilde{\omega}^2 - \sigma_2\tilde{\omega}^2 = 0 \quad (14)$$

$$3v^2\tilde{\omega} + \sigma_1\tilde{\omega} + 2v\sigma_2\tilde{\omega} - \tilde{\omega}^3 = 0 \quad (15)$$

化简(14) 式和(15) 式, 可得

$$\sigma_0 - 8v^3 - 2v\sigma_1 - 8v^2\sigma_2 - \sigma_1\sigma_2 - 2v\sigma_2^2 = 0 \quad (16)$$

在 $r = r_0$ 处, (16) 式对 r 求导, 可得

$$\left. \frac{dv}{dr} \right|_{r=r_0} = \left(\frac{1}{2} \left(\frac{d\sigma_0}{dr} - \sigma_2 \frac{d\sigma_1}{dr} - \sigma_1 \frac{d\sigma_2}{dr} \right) / (\sigma_1 + \sigma_2^2) \right) \Big|_{r=r_0} \quad (17)$$

如果 $\left. \frac{dv}{dr} \right|_{r=r_0} \neq 0$ 满足, 那么系统(4) 将产生 Hopf 分岔, 表明当参数 r 跨过分岔临界点 r_0 时, 种群状态随着时间的演化由稳定平衡变为周期震荡.

系统(4) 在 $r = r_0$ 处经历 Hopf 分岔时还应满足最后的决定条件. 考虑(7) 式的特征根为 $\lambda_{1,2} = \pm i\omega$ 和 λ_3 , 为了得到这个条件, 引入

$$x_1 = x - x^* \quad x_2 = y - y^* \quad x_3 = z - z^* \quad (18)$$

将(18) 式代入系统(4) 并进行线性部分和非线性部分的分离, 可得

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \\ \dot{x}_3 \end{pmatrix} = \mathbf{J}(E^*) \Big|_{r=r_0} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} F_1(x_1, x_2, x_3) \\ F_2(x_1, x_2, x_3) \\ F_3(x_1, x_2, x_3) \end{pmatrix} \quad (19)$$

其中:

$$\begin{aligned} F_1(x_1, x_2, x_3) &= \sum_{2 \leq j_1 + j_2 + j_3 \leq 3} m_{j_1 j_2 j_3} x_1^{j_1} x_2^{j_2} x_3^{j_3} + O((|x_1| + |x_2| + |x_3|)^4) \\ F_2(x_1, x_2, x_3) &= \sum_{2 \leq j_1 + j_2 + j_3 \leq 3} n_{j_1 j_2 j_3} x_1^{j_1} x_2^{j_2} x_3^{j_3} + O((|x_1| + |x_2| + |x_3|)^4) \\ F_3(x_1, x_2, x_3) &= \sum_{2 \leq j_1 + j_2 + j_3 \leq 3} l_{j_1 j_2 j_3} x_1^{j_1} x_2^{j_2} x_3^{j_3} + O((|x_1| + |x_2| + |x_3|)^4) \end{aligned} \quad (20)$$

其中 $O((|x_1| + |x_2| + |x_3|)^4)$ 是关于变量 $(|x_1|, |x_2|, |x_3|)$ 的四阶多项式函数.

$$\begin{aligned} m_{j_1 j_2 j_3} &= \frac{1}{(j_1 + j_2 + j_3)!} \frac{\partial f_1^{j_1 + j_2 + j_3}}{\partial x_1^{j_1} \partial x_2^{j_2} \partial x_3^{j_3}} \\ n_{j_1 j_2 j_3} &= \frac{1}{(j_1 + j_2 + j_3)!} \frac{\partial f_2^{j_1 + j_2 + j_3}}{\partial x_1^{j_1} \partial x_2^{j_2} \partial x_3^{j_3}} \\ l_{j_1 j_2 j_3} &= \frac{1}{(j_1 + j_2 + j_3)!} \frac{\partial f_3^{j_1 + j_2 + j_3}}{\partial x_1^{j_1} \partial x_2^{j_2} \partial x_3^{j_3}} \end{aligned} \quad (21)$$

通过引入可逆变:

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ q_{21} & q_{22} & q_{23} \\ q_{31} & q_{32} & q_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \end{pmatrix} \quad (22)$$

其中, 系数 $q_{l_1 l_2}$ ($l_1, l_2 = 1, \dots, 3$) 的表达式为:

$$\begin{aligned}
q_{21} &= \frac{b_{12}b_{13}b_{21}b_{23} + b_{11}b_{13}b_{22}b_{23} - b_{11}b_{12}b_{23}^2 + b_{13}b_{23}\omega^2 - b_{13}^2b_{21}b_{22}}{b_{13}^2b_{22}^2 - 2b_{12}b_{13}b_{22}b_{23} + b_{12}^2b_{23}^2 + b_{13}^2\omega^2} \\
q_{22} &= \frac{(b_{13}^2b_{21} - b_{11}b_{13}b_{23} + b_{13}b_{22}b_{23} - b_{12}b_{23}^2)\omega}{b_{13}^2b_{22}^2 - 2b_{12}b_{13}b_{22}b_{23} + b_{12}^2b_{23}^2 + b_{13}^2\omega^2} \\
q_{23} &= \frac{b_{11}b_{23} - b_{23}\lambda - b_{13}b_{21}}{b_{13}b_{22} - b_{12}b_{23} - b_{13}\lambda} \\
q_{31} &= \frac{b_{12}b_{13}b_{21}b_{22} - b_{11}b_{13}b_{22}^2 - b_{12}^2b_{21}b_{23} + b_{11}b_{12}b_{22}b_{23} - b_{11}b_{13}\omega^2 - b_{12}b_{23}\omega^2}{b_{13}^2b_{22}^2 - 2b_{12}b_{13}b_{22}b_{23} + b_{12}^2b_{23}^2 + b_{13}^2\omega^2} \\
q_{32} &= \frac{\omega(b_{11}b_{12}b_{23} + b_{12}b_{22}b_{23} - b_{12}b_{13}b_{21} - b_{13}b_{22}^2 - b_{13}\omega^2)}{b_{13}^2b_{22}^2 - 2b_{12}b_{13}b_{22}b_{23} + b_{12}^2b_{23}^2 + b_{13}^2\omega^2} \\
q_{33} &= \frac{b_{12}b_{21} - b_{11}b_{22} + b_{11}\lambda + b_{22}\lambda - \lambda^2}{b_{13}b_{22} - b_{12}b_{23} - b_{13}\lambda}
\end{aligned}$$

那么系统(19)的标准型可以写为

$$\begin{pmatrix} \dot{y}_1 \\ \dot{y}_2 \\ \dot{y}_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\omega & 0 \\ \omega & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \tilde{F}_1(y_1, y_2, y_3) \\ \tilde{F}_2(y_1, y_2, y_3) \\ \tilde{F}_3(y_1, y_2, y_3) \end{pmatrix} \quad (23)$$

其中,

$$\begin{pmatrix} \tilde{F}_1(y_1, y_2, y_3) \\ \tilde{F}_2(y_1, y_2, y_3) \\ \tilde{F}_3(y_1, y_2, y_3) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ q_{21} & q_{22} & q_{23} \\ q_{31} & q_{32} & q_{33} \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} F_1(x_1, x_2, x_3) \\ F_2(x_1, x_2, x_3) \\ F_3(x_1, x_2, x_3) \end{pmatrix} \quad (24)$$

式中: 多项式 $\tilde{F}(y_1, y_2, y_3)$ 的系数为 $\tilde{m}_{j_1j_2j_3}$, $\tilde{n}_{j_1j_2j_3}$, $\tilde{l}_{j_1j_2j_3}$.

基于中心流形理论, 利用原点处存在的中心流形 $W^C(0, 0, 0)$ 对系统(23)降维, 即

$$W^C(0, 0, 0) = \{(y_1, y_2, y_3) \in \mathbb{R}^3 \mid y_3 = h(y_1, y_2), h(0, 0) = 0, Dh(0, 0) = 0\} \quad (25)$$

其中,

$$h(y_1, y_2) = \sum_{1 \leq k_1 + k_2 \leq 3} h_{k_1k_2} y_1 y_2 + O((|y_1| + |y_2|)^4) \quad (26)$$

通过计算可得:

$$\begin{aligned}
h_{10} &= h_{01} = h_{11} = 0 & h_{20} &= -\frac{\tilde{l}_{200} + \tilde{l}_{020}\omega^2}{\lambda(1 + \omega^4)} & h_{02} &= -\frac{\tilde{l}_{020} - \tilde{l}_{200}\omega^2}{1 + \omega^4} \\
h_{30} &= \frac{1}{(1 + \omega^4)(\lambda^2 + \omega^6)} (\tilde{l}_{200}n_{101} - \tilde{l}_{300}\lambda - 2\tilde{l}_{020}n_{200}\lambda\omega + \tilde{l}_{020}n_{101}\omega^2 + \tilde{l}_{011}\tilde{l}_{020}\omega^3 - \\
&\quad \tilde{l}_{030}\omega^3 + 2\tilde{l}_{200}n_{200}\lambda\omega^3 - \tilde{l}_{300}\lambda\omega^4 - \tilde{l}_{011}\tilde{l}_{200}\omega^5 - \tilde{l}_{030}\omega^7) \\
h_{21} &= \frac{(\tilde{l}_{200} + \tilde{l}_{020}\omega^2)(\tilde{l}_{011}\lambda + 2\tilde{m}_{200}\lambda\omega + 2\tilde{n}_{110}\lambda^2\omega^3 - 2\tilde{m}_{110}\omega^4 + \tilde{n}_{101}\lambda\omega^5 - 2\tilde{n}_{020}\lambda\omega^6)}{\lambda(1 + \omega^4)(\lambda^2 + \omega^6)} - \\
&\quad \frac{\tilde{l}_{020}(2\tilde{n}_{110}\lambda\omega + \tilde{n}_{101}\omega^3 - 2\tilde{n}_{020}\omega^4)}{\lambda^2 + \omega^6} \\
h_{12} &= \frac{(\tilde{l}_{200} + \tilde{l}_{020}\omega^2)(2\tilde{m}_{110}\lambda\omega - \tilde{n}_{101}\lambda^2\omega^2 + \tilde{l}_{011}\omega^3 + 2\tilde{n}_{020}\lambda^2\omega^3 + 2\tilde{m}_{200}\omega^4 + 2\tilde{n}_{110}\lambda\omega^6)}{\lambda(1 + \omega^4)(\lambda^2 + \omega^6)} - \\
&\quad \frac{\tilde{l}_{020}(2\tilde{n}_{020}\lambda\omega + 2\tilde{n}_{110}\omega^4 - \tilde{n}_{101}\lambda)}{\lambda^2 + \omega^6} \\
h_{03} &= \frac{\tilde{l}_{011}\tilde{l}_{020}\lambda - \tilde{l}_{030}\lambda + \tilde{l}_{300}\omega^3 + 2\tilde{l}_{020}\tilde{n}_{200}\omega^4}{\lambda^2 + \omega^6} - \frac{(\tilde{l}_{200} + \tilde{l}_{020}\omega^2)(\tilde{l}_{011}\lambda^2\omega^2 + \tilde{n}_{101}\omega^3 + 2\tilde{n}_{200}\lambda\omega^6)}{\lambda(1 + \omega^4)(\lambda^2 + \omega^6)} \quad (27)
\end{aligned}$$

相应地,系统的动力学性质被限制在中心流形 $W^c(0, 0, 0)$ 处, 联立(25)式, 系统(23)可以简化为

$$\begin{pmatrix} \dot{y}_1 \\ \dot{y}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(y_1, y_2) \\ p(y_1, y_2) \end{pmatrix} \quad (28)$$

其中:

$$\begin{aligned} g(y_1, y_2) &= -\omega y_2 + \mu_1 y_1^2 + \mu_2 y_1 y_2 + \mu_3 y_1^3 + \mu_4 y_1^2 y_2 + \mu_5 y_1 y_2^2 + \mu_6 y_2^3 \\ p(y_1, y_2) &= \omega y_1 + \gamma_1 y_1^2 + \gamma_2 y_1 y_2 + \gamma_3 y_2^2 + \gamma_4 y_1^3 + \gamma_5 y_1^2 y_2 + \gamma_6 y_1 y_2^2 + \gamma_7 y_2^3 \end{aligned} \quad (29)$$

式中:

$$\begin{aligned} \mu_1 &= \tilde{m}_{200} & \mu_2 &= \tilde{m}_{110} & \mu_3 &= h_{20} \tilde{m}_{101} + \tilde{m}_{300} \\ \mu_4 &= \tilde{m}_{210} & \mu_5 &= h_{02} \tilde{m}_{101} & \gamma_1 &= \tilde{n}_{200} & \gamma_2 &= \tilde{n}_{110} & \gamma_3 &= \tilde{n}_{020} \\ \gamma_4 &= \tilde{n}_{300} & \gamma_5 &= h_{20} \tilde{n}_{011} & \gamma_6 &= 0 & \gamma_7 &= h_{02} \tilde{n}_{011} + \tilde{n}_{030} \end{aligned} \quad (30)$$

引入偏导数记号,

$$\frac{\partial g}{\partial y_1}(y_{r_0}) = g_{y_1} \quad \frac{\partial^3 g}{\partial y_1^2 \partial y_2}(y_{r_0}) = g_{y_1 y_1 y_2} \quad \frac{\partial^2 p}{\partial y_2^2}(y_{r_0}) = p_{y_2 y_2} \quad \dots \quad (31)$$

下标 y_1 和 y_2 分别表示对第 1 个和第 2 个变量求偏导数.

基于(29)式, 可得 $g_{y_1} = 0, g_{y_2} = -\omega \neq 0, p_{y_1} = \omega \neq 0, p_{y_2} = 0$ 和 $g_{y_2} p_{y_1} < 0$. 此外, 它能确保系统(28)有纯虚特征根 $\pm i \sqrt{|g_{y_2} p_{y_1}|}$. 所以, 可以最终确定系统(4)产生 Hopf 分岔^[12]:

$$\begin{aligned} K_{r_0} &= \frac{1}{16} \left(\left| \frac{g_{y_2}}{p_{y_1}} \right|^{\frac{1}{2}} g_{y_1 y_1 y_1} + \left| \frac{p_{y_1}}{g_{y_2}} \right|^{\frac{1}{2}} g_{y_1 y_2 y_2} + \left| \frac{g_{y_2}}{p_{y_1}} \right|^{\frac{1}{2}} p_{y_1 y_1 y_2} + \left| \frac{p_{y_1}}{g_{y_2}} \right|^{\frac{1}{2}} p_{y_2 y_2 y_2} \right) + \\ &\quad \frac{1}{16 p_{y_1}} \left| \frac{p_{y_1}}{g_{y_2}} \right|^{\frac{1}{2}} \left(g_{y_1 y_1} g_{y_1 y_2} + \left| \frac{p_{y_1}}{g_{y_2}} \right| g_{y_2 y_2} g_{y_1 y_2} + \left| \frac{p_{y_1}}{g_{y_2}} \right| g_{y_2 y_2} p_{y_2 y_2} \right) + \\ &\quad \frac{1}{16 g_{y_2}} \left| \frac{g_{y_2}}{p_{y_1}} \right|^{\frac{1}{2}} \left(p_{y_2 y_2} p_{y_1 y_2} + \left| \frac{g_{y_2}}{p_{y_1}} \right| p_{y_1 y_1} p_{y_1 y_2} + \left| \frac{g_{y_2}}{p_{y_1}} \right| g_{y_1 y_1} p_{y_1 y_1} \right) \end{aligned} \quad (32)$$

化简(32)式可得

$$K_{r_0} = \frac{1}{16\omega} (\mu_3 + \mu_5 + \gamma_5 + \gamma_7) + \frac{1}{16\omega} (\mu_1 \mu_2 - \gamma_2 \gamma_3 - \gamma_1 \gamma_2 - \gamma_1 \mu_1) \quad (33)$$

总结上面的分析, 如果条件(17)和(33)同时满足, 那么系统(4)在共存平衡点 $(x_{r_0}^*, y_{r_0}^*, z_{r_0}^*)$ 处将产生 Hopf 分岔. 此外, 当 $\frac{dv}{dr}|_{r=r_0} < 0$ 时: ① 如果 $K_{r_0} < 0$ 且 $0 < r - r_0 \ll 1$, 那么系统(4)将产生超临界 Hopf 分岔并形成稳定的周期轨, 其半径大约为 $\sqrt{|v_{r_0}/K_{r_0}|}$; ② 如果 $K_{r_0} > 0$ 且 $0 < r_0 - r \ll 1$, 那么系统(4)将产生亚临界 Hopf 分岔并形成稳定的周期轨, 其半径大约为 $\sqrt{|v_{r_0}/K_{r_0}|}$. 此结果表明 3 种群食物网系统中可能存在 Hopf 分岔行为, 现举例验证这一结果. 选择参数 r 为分岔参数, 其他的参数见(10)式. 在此参数条件下, 可得系统(4)经历 Hopf 分岔的临界值 $r_0 = 3.0515$, 同时在分岔临界点处的共存平衡点为 $E^*(0.9300, 0.1431, 0.3685)$, 相应的特征值为 $\lambda_{1,2} = \pm 0.314963i$ 和 $\lambda_3 = -2.70703$, 即具有一对共轭的纯虚根. 此外, 根据以上的计算结果, 可以进一步得到 $\frac{dv}{dr}|_{r=r_0} = -0.0105031 < 0$ 和最后的 Hopf 分岔决定值 $K_{r_0} = -2.42159 < 0$. 由此可知, 系统(4)将产生超临界 Hopf 分岔并形成稳定的周期轨迹.

图 2 展示了当 $r=3.3$ 时, 食物网系统的动力学行为. 相应地, Jacobian 矩阵 $\mathbf{J}(E^*)$ 对应特征方程的特征根为

$$\lambda_1 = -2.70808 \quad \lambda_{2,3} = 0.000385794 \pm 0.313676i \quad (34)$$

可见特征根的实部不全小于零, 表明系统(4)是不稳定的.

由 Routh-Hurwitz 判据, 可得:

$$\Delta_1 = -2.70731 \quad \Delta_2 = 0.527178 \quad \Delta_3 = -0.140469 \quad (35)$$

可见条件 $\Delta_1 > 0$, $\Delta_2 > 0$ 和 $\Delta_3 > 0$ 不能同时满足, 这也就意味着系统(4)是不稳定的. 图 2(a)、图 2(b) 和图 2(c) 反映了随着时间的演化变量 x, y, z 始终处于震荡状态. 图 2(d) 中 $x-y-z$ 相图明确地表明其轨迹是一个稳定的极限环.

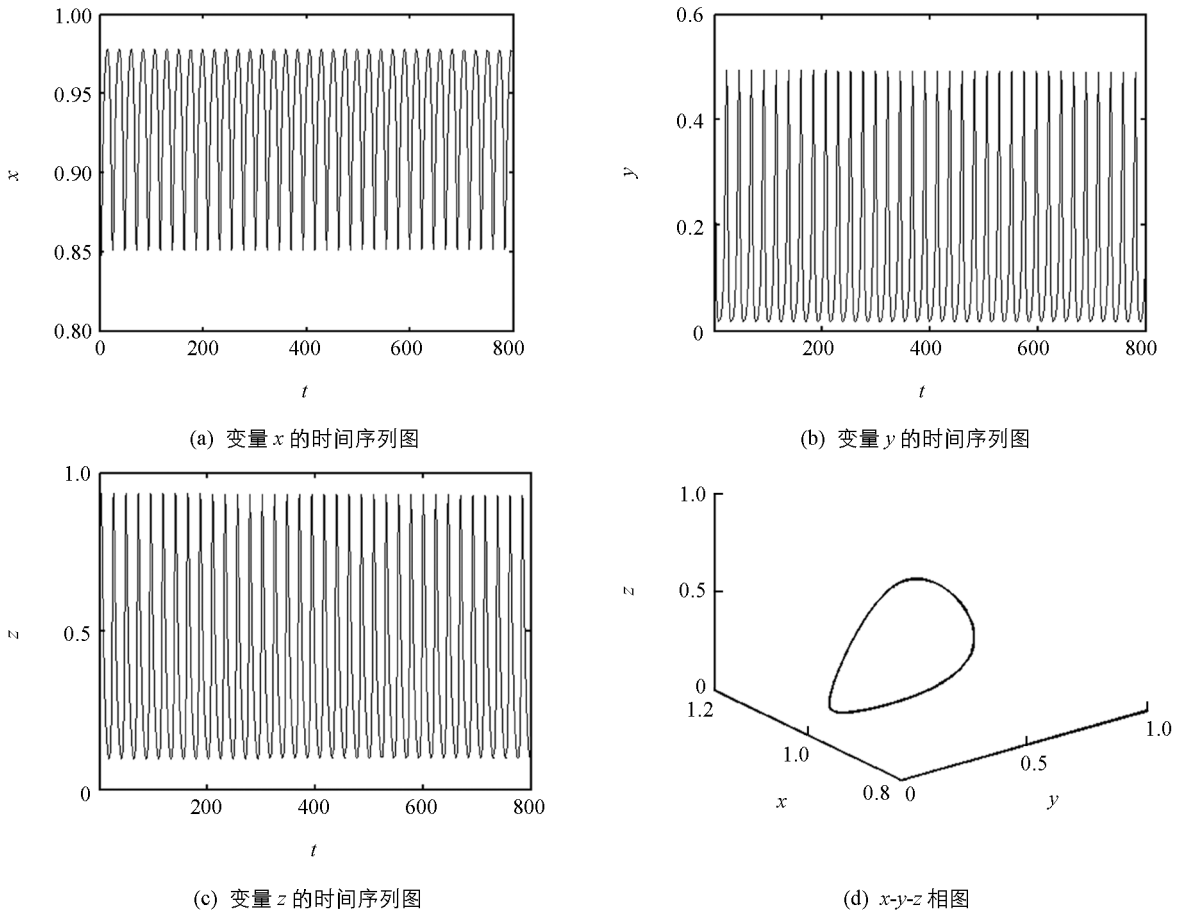
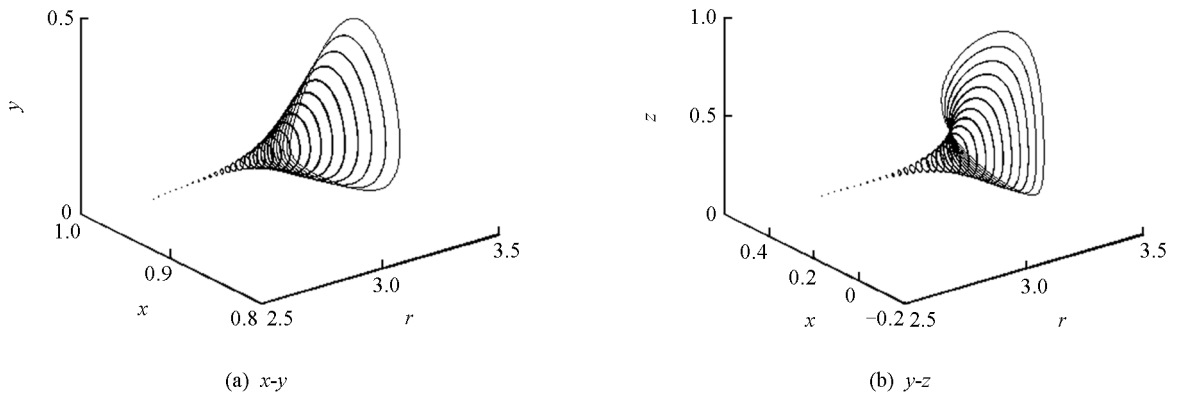


图 2 当 $r = 3.3$ 时, 食物网系统的动力学行为

图 3 展示了随参数 r 变化的 Hopf 分岔图. 随着参数 r 的增大系统(4)的 $x-y$ 相图和 $y-z$ 相图由一个稳定点变成一个极限环, 这一变化过程充分地显示了 Hopf 分岔和相应的动力学转变过程.



$2.2 < r < 3.3$, 其他参数与图 2 相同.

图 3 系统(4)随参数 r 变化的 Hopf 分岔图

3 结 论

研究了 Holling-II 型三种群食物网系统的 Hopf 分岔行为. 通过 Jacobian 矩阵、中心流形理论和 Hopf

分岔理论, 讨论了食物网系统产生 Hopf 分岔的条件. 选择恰当的参数, 系统能够产生超临界 Hopf 分岔, 即随着分岔参数 r 的变化, 系统的动力学行为由稳定的中心转变成周期轨.

参考文献:

- [1] ELTON C S. Animal Ecology [M]. London: Sidgwick and Jackson, 1927.
- [2] POLIS G A, STRONG D R. Food Web Complexity and Community Dynamics [J]. The American Naturalist, 1996, 147(5): 813-846.
- [3] HASTINGS A, POWELL T. Chaos in a Three-Species Food Chain [J]. Ecology, 1991, 72(3): 896-903.
- [4] FUSSMANN G F, HEBER G. Food Web Complexity and Chaotic Population Dynamics [J]. Ecology Letters, 2002, 5(3): 394-401.
- [5] BAEK H. On the Dynamical Behavior of a Two-Prey One-Predator System with Two-Type Functional Responses [J]. Kyungpook Mathematical Journal, 2013, 53(4): 647-660.
- [6] SEN M, BANERJEE M, MOROZOV A. Bifurcation Analysis of a Ratio-Dependent Prey-Predator Model with the Allee Effect [J]. Ecological Complexity, 2012, 11: 12-27.
- [7] RAW S N, MISHRA P, KUMAR R, et al. Complex Behavior of Prey-Predator System Exhibiting Group Defense: a Mathematical Modeling Study [J]. Chaos Solitons & Fractals, 2017, 100: 74-90.
- [8] ZHAO M, LV S J. Chaos in a Three-Species Food Chain Model with a Beddington-DeAngelis Functional Response [J]. Chaos Solitons & Fractals, 2009, 40(5): 2305-2316.
- [9] 谢文鑫, 王稳地. 具有竞争的 Leslie 型捕食者-食饵模型的定性分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2009, 31(3): 18-21.
- [10] 李雅芝, 熊梅. 具基因突变的周期脉冲捕食-食饵系统的动力学行为研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2018, 40(3): 82-88.
- [11] HSU S B, RUAN S G, YANG T H. Analysis of Three Species Lotka-Volterra Food Web Models with Omnivory [J]. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2015, 426(2): 659-687.
- [12] ROBINSON R C. 动力系统导论 [M]. 韩茂安, 邢业朋, 毕平, 译. 北京: 机械工业出版社, 2007.
- [13] KUZNETSOV Y A. Elements of Applied Bifurcation Theory [M]. New York: Springer-Verlag, 1995.
- [14] 尤里·阿·库兹涅佐夫. 应用分支理论基础 [M]. 金成桴, 译. 北京: 科学出版社, 2010.
- [15] MISRA O P, SINHA P, SINGH C. Stability and Bifurcation Analysis of a Prey-Predator Model with Age Based Predation [J]. Applied Mathematical Modelling, 2013, 37(9): 6519-6529.

Study on Hopf Bifurcation in a Three-Species Food Web Model with Holling-II Functional Response

KANG Ju, HUANG Tou-sheng,
MENG Tian-xiang, ZHANG Hua-yong

Research Center for Engineering Ecology and Nonlinear Science, North China Electric Power University, Beijing 102206, China

Abstract: We investigated a three-species food web model with Holling-II functional response. Jacobian matrix, Routh-Hurwitz criteria, Hopf bifurcation theorem and central manifold theorem were used to analyze local asymptotic stability and to determine Hopf bifurcation condition for the food web system. The Hopf bifurcation of the system was demonstrated by numerical simulations. The dynamics behaviors revealed change of population dynamics with variations of the parameters as well as time evolution.

Key words: food web model; local asymptotic stability; Hopf bifurcation; numerical simulations