

DOI:10.13718/j.cnki.xsxb.2023.04.008

盐沼生态系统中植物和硫化物相互作用模型的稳定性分析^①

尹甜，喻凤斯，黄启华

西南大学 数学与统计学院，重庆 400715

摘要：研究了一类描述硫化物与植被相互作用反应扩散模型的空间动力学行为，通过线性稳定性分析以及构造 Liapunov 函数来讨论平衡点的局部稳定性与全局稳定性，并通过数值模拟验证了理论分析的结果。

关 键 词：反应扩散；平衡点；全局稳定性

中图分类号：O175

文献标志码：A

文章编号：1000-5471(2023)04-0060-07

Stability Analysis of the Interaction Model Between Plants and Sulfides in Salt Marsh Ecosystems

YIN Tian, YU Feng Si, HUANG Qihua

School of Mathematics and Statistics, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In this paper, the spatial dynamic behavior of a reaction-diffusion model describing the interaction between sulfide and vegetation is studied. The local stability and global stability of the equilibrium points are discussed by linear stability analysis and the construction of Liapunov function. And the theoretical analysis results are verified through numerical simulation.

Key words: reaction-diffusion; equilibrium point; global stability

在许多生态系统中普遍存在空间自组织模式，如干旱生态系统、淡水与盐沼系统、珊瑚礁等等。实验和理论模型都强调这些自组织模式可以揭示驱动生态系统复原力的潜在机制，因此有利于帮助我们推断生态系统的环境变化。在盐沼系统中植被模式的空间动力学行为受多重因素影响，例如养分消耗、硫化物积累和毒性都是制约盐沼植被发育的因素。另一方面，研究表明植物的生长会促进土壤中硫化物的浓度增长。受文献[1]的启发，主要对盐沼系统中植被与硫化物相互作用的机理进行研究。我们首先考虑一个描述植物和硫化物相互作用的常微分方程模型，分析平衡点的存在性、局部^[2-5]和全局稳定性^[6-9]，获得植物和硫化物共存的条件以及导致植物灭绝的条件等。接下来考虑到植被和硫化物的空间扩散^[10-15]。我们将常微分方程模型延伸到反应扩散方程模型，进一步分析扩散对常数稳态解的影响。研究结果表明扩散系数不影响常数稳态解的局部和全局稳定性，即不会产生图灵不稳定性。最后，我们用数值模拟验证理论分析的结果。

① 收稿日期：2022-03-21

作者简介：尹甜，硕士研究生，主要从事生物数学及动力系统理论及其应用研究。

通信作者：黄启华，教授，博士研究生导师。

1 常微分系统的稳定性分析

考虑如下植物-硫化物的反馈模型:

$$\begin{cases} \frac{dP}{dT} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - cPS \\ \frac{dS}{dT} = I_{in} - dS + bP \end{cases} \quad (1)$$

其中: $P = P(T)$ 表示 T 时刻土壤中植物的密度, $S = S(T)$ 表示 T 时刻土壤中硫化物的浓度, $rP\left(1 - \frac{P}{K}\right)$ 表示植物呈 Logistic 型增长, cPS 表示有害的硫化物会导致植物的死亡, I_{in} 指无植被土壤中硫化物浓度的沉积率, dS 表示单位时间内硫化物浓度的衰减, bP 表示植物促进硫化物浓度的增长. 模型(1)中所有的参数都是正数, 其中: r 表示植物的最大增长率, K 是环境容纳量, c 表示因硫化物引起的植物的最大死亡率, d 为解毒系数即土壤中硫化物减少的系数, b 表示植物促进硫化物增长的最大转化率.

为便于对模型(1)进行理论分析, 我们引进以下无量纲化的变量和参数:

$$p = \frac{P}{K}, s = \frac{c}{r}S, t = rT$$

则模型(1)可以无量纲化为

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = p(1 - p) - ps \triangleq f(p, s) \\ \frac{ds}{dt} = \alpha + \gamma p - \beta s \triangleq g(p, s) \end{cases} \quad (2)$$

这里: $\alpha = \frac{I_{in}c}{r^2}$, $\beta = \frac{d}{r}$, $\gamma = \frac{bcK}{r^2}$.

令 $\frac{dp}{dt} = \frac{ds}{dt} = 0$, 我们发现模型(2)总是存在边界平衡点 $E_0 = \left(0, \frac{\alpha}{\beta}\right)$, 正平衡点 $E^* = (p^*, s^*) = \left(\frac{\beta - \alpha}{\beta + \gamma}, \frac{\alpha + \gamma}{\beta + \gamma}\right)$ 存在当且仅当 $\beta > \alpha$.

为了分析平衡点 E_0 和 E^* 的稳定性, 我们在平衡点处对模型(2)进行线性化得到对应的 Jacobi 矩阵为

$$J = \begin{pmatrix} f_p & f_s \\ g_p & g_s \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2p - s & -p \\ \gamma & \beta \end{pmatrix}$$

于是在 E_0 处,

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} \frac{\beta - \alpha}{\beta} & 0 \\ \gamma & -\beta \end{pmatrix}$$

在 E^* 处,

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} & \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} \\ \gamma & -\beta \end{pmatrix}$$

因此

$$\text{tr}(J(E_0)) = 1 - \beta - \frac{\alpha}{\beta}, \det(J(E_0)) = \alpha - \beta;$$

$$\text{tr}(J(E^*)) = \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} - \beta, \det(J(E^*)) = \beta - \alpha$$

于是, 我们有以下定理:

定理 1 (i) 当 $\beta < \alpha$ 时, 模型(2)只存在一个边界平衡点 E_0 , 且 E_0 是局部渐近稳定的;

(ii) 当 $\beta > \alpha$ 时, 模型(2)存在两个平衡点 E_0 与 E^* , 其中 E^* 是局部渐近稳定的, E_0 是鞍点.

引理 1^[14] (Lasalle 不变原理) 设在平衡点的邻域 U 内存在正定函数 $V(\mathbf{x})$, 且 $V(\mathbf{x})$ 沿着模型(2) 轨线的全导数 $\dot{V}(\mathbf{x})$ 是半负定的. 若集合

$$M = \{\mathbf{x} \mid \dot{V}(\mathbf{x}) = \mathbf{0}\}$$

内除平衡点外, 不再包含系统的其他轨线, 则模型(2) 的平衡点是渐近稳定的. 于是为了讨论正平衡点 \mathbf{E}^* 的全局稳定性, 可取 Liapunov 函数

$$V_1(p, s) = \int_{p^*}^p \frac{\xi - p^*}{\xi} d\xi + \int_{s^*}^s \frac{\eta - s^*}{\gamma} d\eta, (p, s) \in U(p^*, s^*), x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^+$$

因为当 $p > p^*$ 时, $\int_{p^*}^p \frac{\xi - p^*}{\xi} d\xi > 0$, 当 $p < p^*$ 时, $\int_{p^*}^p \frac{\xi - p^*}{\xi} d\xi = \int_p^{p^*} \frac{p^* - \xi}{\xi} d\xi > 0$; 同理当 $s > s^*$ 时, $\int_{s^*}^s \frac{\eta - s^*}{\gamma} d\eta > 0$, 当 $s < s^*$ 时, $\int_{s^*}^s \frac{\eta - s^*}{\gamma} d\eta = \int_s^{s^*} \frac{s^* - \eta}{\gamma} d\eta > 0$. 于是 $V_1(p, s) > 0$, 其中 $(p, s) \in U(p^*, s^*)$.

因为

$$\begin{aligned} \frac{dV_1}{dt} &= \frac{p - p^*}{p} \frac{dp}{dt} + \frac{s - s^*}{\gamma} \frac{ds}{dt} = \\ &= \frac{p - p^*}{p} [p(1 - p) - ps] + \frac{s - s^*}{\gamma} (\alpha + \gamma p - \beta s) = \\ &= (p - p^*)(1 - p - s) + \frac{1}{\gamma} (s - s^*)(\alpha + \gamma p - \beta s) \end{aligned} \quad (3)$$

将 $1 - p^* - s^* = 0$, $\alpha + \gamma p^* - \beta s^* = 0$ 代入(3) 式得

$$\begin{aligned} \frac{dV_1}{dt} &= (p - p^*)(p^* + s^* - p - s) + \frac{1}{\gamma} (s - s^*)(-\gamma p^* + \beta s^* + \gamma p - \beta s) = \\ &= -(p - p^*)^2 - \frac{\beta}{\gamma} (s - s^*)^2 \end{aligned}$$

于是对任意 $(p, s) \neq (p^*, s^*)$ 都有 $\frac{dV_1}{dt} < 0$ 恒成立, 因此由引理 1 可知模型(2) 的共存平衡点 \mathbf{E}^* 是全局渐近稳定的.

2 偏微分系统的稳定性分析

接下来考虑到植物和硫化物的空间扩散, 我们将常微分方程模型(2) 延伸至如下的反应扩散模型:

$$\begin{cases} \frac{\partial p}{\partial t} = p(1 - p) - ps + d\Delta p, & (x, t) \in \Omega \times (0, \infty) \\ \frac{\partial s}{\partial t} = \alpha + \gamma p - \beta s + \Delta s, & (x, t) \in \Omega \times (0, \infty) \\ \frac{\partial p}{\partial \mathbf{v}} = \frac{\partial s}{\partial \mathbf{v}} = 0, & (x, t) \in \partial\Omega \times (0, \infty) \\ p(x, 0) = p_0(x) \geqslant 0, \not\equiv 0, & x \in \Omega \\ s(x, 0) = s_0(x) \geqslant 0, \not\equiv 0, & x \in \Omega \end{cases} \quad (4)$$

其中: $p = p(x, t)$, $s = s(x, t)$ 分别代表 t 时刻 x 处的土壤中植物的密度和硫化物的浓度, $d\Delta p$ 和 Δs 分别代表植物和硫化物的扩散速率, 其中 Δ 是拉普拉斯算子, $\Omega \subset \mathbb{R}$ 是边界光滑的有界域, 模型(4) 的第三个方程表示 Neumann 边界条件, \mathbf{v} 是边界 $\partial\Omega$ 上的单位外法向量, 模型(4) 的第四和第五个方程表示植物和硫化物的初始分布, $p_0(x)$ 和 $s_0(x)$ 都是 Ω 上的连续函数.

设 $0 = \mu_0 < \mu_1 < \mu_2 < \dots$ 是 Ω 上考虑 Neumann 边界条件时算子 Δ 的特征值.

设 $X = \left\{ (p, s) \in [C^1(\Omega)]^2 \mid \frac{\partial p}{\partial \mathbf{v}} = \frac{\partial s}{\partial \mathbf{v}} = 0 \right\}$, 将 X 分解为直和形式 $X = \bigoplus_{i=1}^{\infty} X_i$, 这里 X_i 是特征值 μ_i

对应的特征空间($i = 0, 1, 2, \dots$).

定理2 (i) 当 $\beta < \alpha$ 时, 模型(4) 的常数稳态解 \mathbf{E}_0 是局部渐近稳定的;

(ii) 当 $\beta > \alpha$ 时, 模型(4) 的常数稳态解 \mathbf{E}_0 是不稳定的.

证 在 \mathbf{E}_0 处对模型(4) 进行线性化, 有

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} p \\ s \end{pmatrix} = \mathbf{L} \begin{pmatrix} p \\ s \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(p=0, s-\frac{\alpha}{\beta}) \\ g(p=0, s-\frac{\alpha}{\beta}) \end{pmatrix}$$

其中

$$\mathbf{L} = \begin{pmatrix} f_p + d\Delta & f_s \\ g_p & g_s + \Delta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\beta - \alpha}{\beta} + d\Delta & 0 \\ \gamma & -\beta + \Delta \end{pmatrix}$$

这里 $f(\epsilon_1, \epsilon_2) = o(\epsilon_1^2 + \epsilon_2^2)$, $g(\epsilon_1, \epsilon_2) = o(\epsilon_1^2 + \epsilon_2^2)$.

X_i 是不变子空间, 并且 μ_i 是 \mathbf{L} 在 X_i 上的特征值当且仅当 λ_i 是矩阵 \mathbf{M}_i 的特征值,

$$\mathbf{M}_i = \begin{pmatrix} \frac{\beta - \alpha}{\beta} - d\mu_i & 0 \\ \gamma & -\beta - \mu_i \end{pmatrix}$$

于是

$$\text{tr}(\mathbf{M}_i) = \frac{-\beta^2 + \beta - \alpha}{\beta} - \mu_i - d\mu_i$$

$$\det(\mathbf{M}_i) = d\mu_i^2 + \left(\beta d + \frac{\alpha - \beta}{\beta}\right)\mu_i + \alpha - \beta$$

从而

(i) 当 $\beta < \alpha$ 时, $\text{tr}(\mathbf{M}_i) < 0$, $\det(\mathbf{M}_i) > 0$, λ_i^\pm 都有负实部($i = 0, 1, 2, \dots$);

(ii) 当 $\beta > \alpha$ 时, 存在 μ_i 使得 $\det(\mathbf{M}_i) < 0$ 即 λ_i^- 有负实部, λ_i^+ 有正实部($i = 0, 1, 2, \dots$):

$$[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i) > [\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 > 0$$

则

$$\text{Re}(\lambda_i^-) = \frac{1}{2} \{ \text{tr}(\mathbf{M}_i) - \sqrt{[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i)} \} < 0$$

$$\text{Re}(\lambda_i^+) = \frac{1}{2} \{ \text{tr}(\mathbf{M}_i) + \sqrt{[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i)} \} > 0$$

定理3 当 $\beta > \alpha$ 时, 模型(4) 的常数稳态解 \mathbf{E}^* 是局部渐近稳定的.

证 对模型(4) 在 \mathbf{E}^* 处线性化, 有

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} p \\ s \end{pmatrix} = \mathbf{L} \begin{pmatrix} p \\ s \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(p-p^*, s-s^*) \\ g(p-p^*, s-s^*) \end{pmatrix}$$

其中

$$\mathbf{L} = \begin{pmatrix} f_p + d\Delta & f_s \\ g_p & g_s + \Delta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} + d\Delta & \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} \\ \gamma & -\beta + \Delta \end{pmatrix}$$

这里 $f(\epsilon_1, \epsilon_2) = o(\epsilon_1^2 + \epsilon_2^2)$, $g(\epsilon_1, \epsilon_2) = o(\epsilon_1^2 + \epsilon_2^2)$.

X_i 是不变子空间, 并且 μ_i 是 \mathbf{L} 在 X_i 上的特征值当且仅当 λ_i 是矩阵 \mathbf{M}_i 的特征值,

$$\mathbf{M}_i = \begin{pmatrix} \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} - d\mu_i & \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} \\ \gamma & -\beta - \mu_i \end{pmatrix}$$

于是

$$\text{tr}(\mathbf{M}_i) = \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} - \beta - \mu_i - d\mu_i$$

$$\det(\mathbf{M}_i) = d\mu_i^2 + \left(\beta d + \frac{\beta - \alpha}{\beta + \gamma}\right)\mu_i + \beta - \alpha$$

从而当 $\beta > \alpha$ 时, $\text{tr}(\mathbf{M}_i) < 0$, $\det(\mathbf{M}_i) > 0$, λ_i^\pm 都有负实部 ($i = 0, 1, 2, \dots$):

(i) 若 $[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i) \leq 0$, 则

$$\text{Re}(\lambda_i^\pm) = \frac{1}{2}\text{tr}(\mathbf{M}_i) \leqslant \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} - \beta < 0$$

(ii) 若 $[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i) > 0$, 则

$$\begin{aligned} \text{Re}(\lambda_i^-) &= \frac{1}{2}\{\text{tr}(\mathbf{M}_i) - \sqrt{[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i)}\} < \frac{\text{tr}(\mathbf{M}_i)}{2} \leqslant \frac{\alpha - \beta}{\beta + \gamma} - \beta < 0 \\ \text{Re}(\lambda_i^+) &= \frac{1}{2}\{\text{tr}(\mathbf{M}_i) + \sqrt{[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i)}\} = \\ &\quad \frac{2\det(\mathbf{M}_i)}{\text{tr}(\mathbf{M}_i) - \sqrt{[\text{tr}(\mathbf{M}_i)]^2 - 4\det(\mathbf{M}_i)}} < \frac{2\det(\mathbf{M}_i)}{\text{tr}(\mathbf{M}_i)} < -\delta_i < 0 \end{aligned}$$

因此 \mathbf{L} 的特征值都具有负实部.

为了讨论模型(4) 正解的全局稳定性, 需要给出以下引理.

引理 2 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \max_{\bar{\Omega}} p(x, t) \leq 1$, $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \max_{\bar{\Omega}} s(x, t) \leq \frac{\alpha + \gamma}{\beta}$.

证 考虑模型

$$\begin{cases} \frac{\partial p_1}{\partial t} = p_1(1 - p_1) + d\Delta p_1, & (x, t) \in \Omega \times (0, \infty) \\ \frac{\partial p_1}{\partial v} = 0, & (x, t) \in \partial\Omega \times (0, \infty) \\ p_1(x, 0) = p_0(x) \geq 0, \not\equiv 0, & x \in \Omega \end{cases} \quad (5)$$

设 $(p(x, t), s(x, t))$ 是模型(4) 的正解, $p_1(x, t)$ 是模型(5) 的解, 于是由比较原理可得

$$0 < p(x, t) < p_1(x, t), t > 0, x \in \Omega$$

接下来考虑常微分系统

$$\begin{cases} z_t = z(1 - z), t > 0 \\ z(0) = z_0 > 0 \end{cases} \quad (6)$$

易知系统(6) 的解 $z(t)$ 满足 $\lim_{t \rightarrow +\infty} z(t) = 1$, 再次由比较原理可得 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \max_{\bar{\Omega}} p(x, t) \leq 1$. 同理可得

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \max_{\bar{\Omega}} s(x, t) \leq \frac{\alpha + \gamma}{\beta}$$

定理 4 当 $\beta > \alpha$ 时, 模型(4) 的常数稳态解 \mathbf{E}^* 存在并且是全局渐近稳定的; 当 $\beta < \alpha$ 时, 模型(4) 的常数稳态解 \mathbf{E}_0 是全局渐近稳定的.

证 构造 Liapunov 函数

$$\begin{aligned} V_2(t) &= \int_{\Omega} V_1(p, s) dx = \\ &\quad \int_{\Omega} \left(\int_{p^*}^p \frac{\xi - p^*}{\xi} d\xi + \int_{s^*}^s \frac{\eta - s^*}{\gamma} d\eta \right) dx \\ \frac{dV_2}{dt} &= \int_{\Omega} \left[\frac{dV_1}{dt} + \frac{p - p^*}{p} d\Delta p + \frac{s - s^*}{\gamma} \Delta s \right] dx \end{aligned}$$

由分步积分公式以及 Neumann 边界条件, 得

$$\frac{dV_2}{dt} = \int_{\Omega} \frac{dV_1}{dt} dx + d \int_{\partial\Omega} \frac{p - p^*}{p} \frac{\partial p}{\partial v} dx - \int_{\Omega} \frac{p^*}{p^2} d|\nabla p|^2 dx +$$

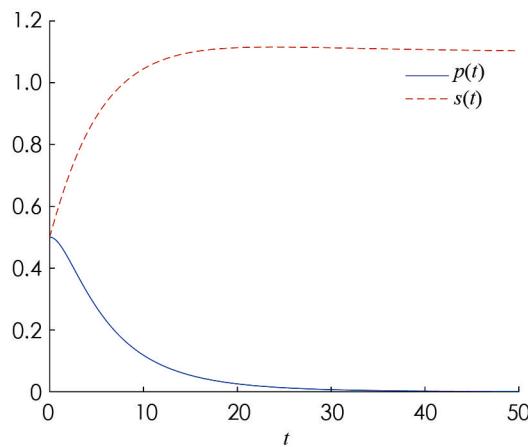
$$\int_{\partial\Omega} \left[\frac{s - s^*}{p} \frac{\partial s}{\partial v} dx - \int_{\Omega} \frac{1}{\gamma} |\nabla s|^2 \right] dx = \\ \int_{\Omega} \left[\frac{dV_1}{dt} - \frac{p^*}{p^2} d |\nabla p|^2 - \frac{1}{\gamma} |\nabla s|^2 \right] dx < 0$$

因此 $\lim_{t \rightarrow +\infty} |p(x, t) - p^*| = \lim_{t \rightarrow +\infty} |s(x, t) - s^*| = 0$, 常数稳态解 E^* 关于模型(4)是全局渐近稳定的.

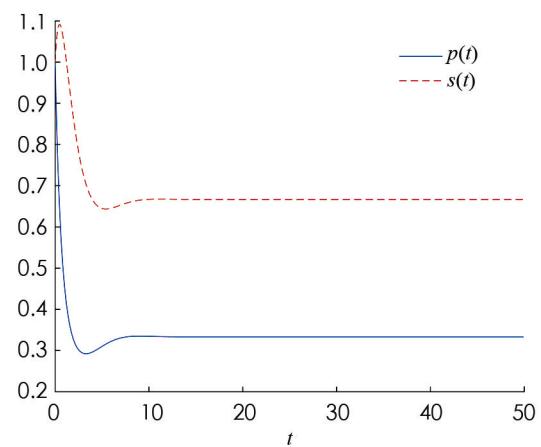
常数稳态解 E_0 的全局稳定性同上可证, 只需取 $V_1(p, s) = V(s) = \int_{\frac{\alpha}{\beta}}^s \frac{\eta - \frac{\alpha}{\beta}}{\gamma} d\eta$ 即可.

3 数值模拟

取参数 $\alpha > \beta$ 与 $\alpha < \beta$ 时模型(2)与模型(4)平衡点稳定性的情况如图 1,2 所示.

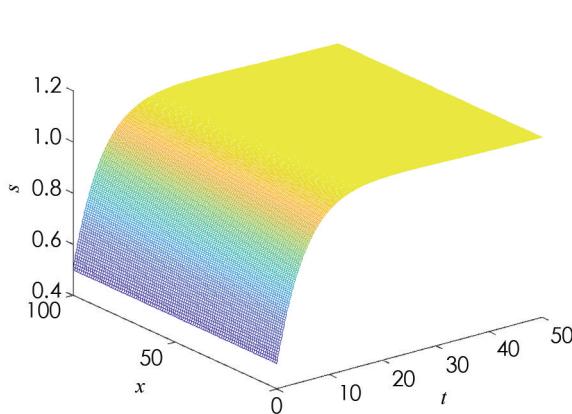


(a) $\alpha=0.11, \beta=0.1, \gamma=0.1$ 时
平衡点 E_0 的稳定性

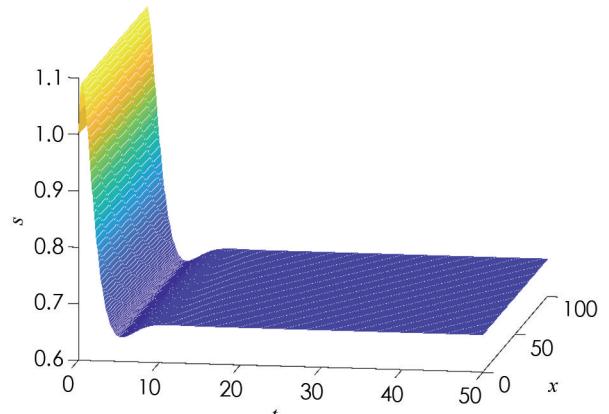


(b) $\alpha=0.2, \beta=0.8, \gamma=1$ 时
平衡点 E^* 的稳定性

图 1 模型(2) 平衡点的稳定性



(a) $d=100, \alpha=0.11, \beta=0.1, \gamma=0.1$ 时
平衡解 E_0 的稳定性



(b) $d=100, \alpha=0.2, \beta=0.8, \gamma=1$ 时
平衡解 E_0 的稳定性

图 2 模型(4) 平衡解的稳定性

由图 1 可知当 $\alpha > \beta$ 时, 模型(2)的平衡点 E_0 是全局渐近稳定的; 当 $\alpha < \beta$ 时, 模型(2)的平衡点 E^* 是全局渐近稳定的. 由图 2 可知取 $d = 100$, 当 $\alpha > \beta$ 时, 模型(4)的常数平衡解 E_0 是全局渐近稳定的; 当 $\alpha < \beta$ 时, 模型(4)的常数稳态解 E^* 是全局渐近稳定的.

4 结果与展望

本文在文献[1]的模型基础上稍有改动, 考虑的是植被呈 Logistic 增长, 硫化物浓度升高受土壤中硫化

物的沉积以及植物的促进两方面的影响。研究结果表明该模型的正平衡点在有无扩散的情况下都是全局稳定的,而植被的生长受多种因素的影响,因此研究营养物质与植被生长的关系也是十分有意义的。

参考文献:

- [1] ZHAO L X, ZHANG K, SITEUR K, et al. Fairy Circles Reveal the Resilience of Self-Organized Salt Marshes [J]. *Science Advances*, 2021, 7(6): eabe1100.
- [2] 马知恩,周义仓,李承治.常微分方程定性与稳定性方法[M].2版.北京:科学出版社,2015:46-57.
- [3] RAO F. Spatiotemporal Dynamics in a Reaction-Diffusion Toxic-Phytoplankton-Zooplankton Model [J]. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2013, 2013(8): P08014.
- [4] DUBEY B, KUMARI N, UPADHYAY R K. Spatiotemporal Pattern Formation in a Diffusive Predator-Prey System: an Analytical Approach [J]. *Journal of Applied Mathematics and Computing*, 2009, 31(1): 413-432.
- [5] HSU S B. A Survey of Constructing Lyapunov Functions for Mathematical Models in Population Biology [J]. *Taiwanese Journal of Mathematics*, 2005, 9(2): 151-173.
- [6] PENG R, LIU S Q. Global Stability of the Steady States of an SIS Epidemic Reaction-Diffusion Model [J]. *Nonlinear Analysis: Theory, Methods & Applications*, 2009, 71(1-2): 239-247.
- [7] PARDO O. Global Stability for a phytoplankton-Nutrient System [J]. *Journal of Biological Systems*, 2000, 8(2): 195-209.
- [8] SHAN C H, HUANG Q H. Direct and Indirect Effects of Toxins on Competition Dynamics of Species in an Aquatic Environment [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2019, 78(3): 739-766.
- [9] CHEN L J, CHEN F D, CHEN L J. Qualitative Analysis of a Predator-Prey Model with Holling Type II Functional Response Incorporating a Constant Prey Refuge [J]. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2010, 11(1): 246-252.
- [10] SHI J P, XIE Z F, LITTLE K. Cross-Diffusion Induced Instability and Stability in Reaction-Diffusion Systems [J]. *Journal of Applied Analysis and Computation*, 2010, 24(3): 95-119.
- [11] NI W M, TANG M X. Turing Patterns in the Lengyel-Epstein System for the CIMA Reaction [J]. *Transactions of the American Mathematical Society*, 2005, 357(10): 3953-3969.
- [12] BIE Q Y, PENG R. Qualitative Analysis on a Reaction-Diffusion Prey-Predator Model and the Corresponding Steady-States [J]. *Chinese Annals of Mathematics, Series B*, 2009, 30(2): 207-220.
- [13] LOU Y, NI W M. Diffusion, Self-Diffusion and Cross-Diffusion [J]. *Journal of Differential Equations*, 1996, 131(1): 79-131.
- [14] DU Y H, HSU S B. A Diffusive Predator-Prey Model in Heterogeneous Environment [J]. *Journal of Differential Equations*, 2004, 203(2): 331-364.
- [15] 叶其孝,李正元,王明新.反应扩散方程引论[M].2版.北京:科学出版社,2011: 30-76.

责任编辑 张枸