

## 【基础理论研究】微分方程与动力系统专题

一类具有恐惧效应的反应扩散捕食系统的  
动力学分析

王嘉睿, 张存华

(兰州交通大学 数理学院, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** 研究一类齐次 Neumann 边界条件下具有恐惧效应和 Holling-IV 型功能函数的反应扩散捕食系统。首先, 通过分析反应扩散系统有唯一正常数平衡解时相应线性化系统的特征值问题, 得到了扩散捕食系统正常数平衡解的稳定性和 Hopf 分岔的存在性。然后, 在 Hopf 分岔存在的情况下, 利用规范型理论和反应扩散方程中心流形定理的约化原理, 得到了空间齐次 Hopf 分岔周期解的稳定性和分岔方向。最后, 利用数值模拟验证所得理论结果的合理性。

**关键词:** 反应扩散捕食系统; 恐惧效应; Holling-IV 型功能反应函数; 稳定性; Hopf 分岔

**中图分类号:** O 175.26 **文献标识码:** A **DOI:** 10.13486/j.issn.2097-4973.2025.06.010

## 0 引言

食饵对捕食者产生的恐惧感会对食饵种群的行为方式、生理特征以及种群密度等造成影响, 进而影响捕食者的种群密度<sup>[1]</sup>, 因此, 研究具有恐惧效应的食饵-捕食系统对生态系统有重要的现实意义。Wang 等首次将恐惧因子引入食饵种群的繁殖过程中, 提出了一类具有恐惧效应的 ODE 捕食系统<sup>[2]</sup>

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru \frac{1}{1+kv} - du - au^2 - \frac{puv}{1+qu}, \\ \frac{dv}{dt} = \theta \frac{puv}{1+qu} - mv. \end{cases}$$

其中,  $u$ 、 $v$  分别表示食饵和捕食者的种群密度,  $r$  表示食饵种群的出生率,  $d$  表示食饵种群的自然死亡率,  $a$  表示食饵的内禀增长率,  $f(k, v) = \frac{1}{1+kv}$  为食饵对捕食者的恐惧函数,  $k$  表示恐惧效应参数,  $p$  表示捕食者的捕食率,  $\theta$  是捕食者的捕食转化率 ( $\theta \in (0, 1)$ ),  $m$  表示捕食者种群的自然死亡率。研究发现, 恐惧效应不仅会影响 Hopf 分岔的存在, 还会改变 Hopf 分岔的方向。存在恐惧效应的捕食系统中, Hopf 分岔可以是超临界的, 也可以是亚临界的, 而在忽略恐惧效应的经典捕食系统中, Hopf 分岔只能是超临界的。

现实中种群的空间分布是不均匀的, 空间资源分布不均会驱使种群向周边区域扩散, 因此, Wang 和 Zou 提出并分析了一类具有恐惧效应的反应扩散捕食系统<sup>[3]</sup>

收稿日期: 2024-07-15

基金项目: 国家自然科学基金项目 (61763024)

第一作者简介: 王嘉睿 (1996—), 女, 甘肃通渭人, 硕士研究生, 主要从事微分方程与动力系统研究。

E-mail: 2982258118@qq.com

通信作者简介: 张存华 (1972—), 女, 甘肃兰州人, 教授, 博士, 主要从事微分方程与动力系统研究。

E-mail: chzhang72@163.com

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \delta_1 \Delta u + \alpha \nabla(\beta(u)u \nabla v) + \frac{ru}{1+kv} - du - au^2 - g(u,v)v, x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \delta_2 \Delta v + v[-m(v) + cg(u,v)], x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial \mathbf{n}} = 0, \frac{\partial v}{\partial \mathbf{n}} = 0, \forall x \in \partial\Omega, \\ u(x,0) = u_0(x) \geq 0, v(x,0) = v_0(x) \geq 0, x \in \Omega. \end{cases}$$

其中,  $u(x,t)$  和  $v(x,t)$  分别表示在空间位置  $x \in \Omega$  和时刻  $t > 0$  时食饵和捕食者的种群密度,  $\Omega \subset \mathbf{R}^n (n \geq 1)$  是具有光滑边界  $\partial\Omega$  的有界开区域,  $\Delta$  为  $\mathbf{R}^n$  中的 Laplace 算子,  $\mathbf{n}$  表示  $\partial\Omega$  上的单位外法向量,  $\delta_1, \delta_2$  分别表示食饵和捕食者的扩散系数 ( $\delta_1 > 0, \delta_2 > 0$ )。文献[3]通过结合不同类型的功能反应函数,研究了模型中恐惧效应在斑图形成中的作用。此后,研究人员对具有恐惧效应的反应扩散捕食模型进行了深入探讨,详见文献[4-5]。

进一步地,考虑到生态系统中食饵种群增长的复杂性和对环境的依赖性,以及捕食者功能反应对食饵密度的非线性响应特征,研究人员通过大量实证研究和理论分析,建立了多种更贴合种群实际动态的增长函数。在自然生态系统中,食饵通常会进化出多种防御机制:随着食饵种群密度的增加,其集体防御效能(如警戒行为、群体防御等)或逃避捕食的能力会显著增强,从而对捕食者种群产生明显的密度制约效应。同时,由于种群内部的密度制约因素(如资源竞争、空间限制等),当种群达到一定密度阈值后会显著抑制种群的增长潜力。基于这些现象,Andrews 提出了 Monod-Haldance 函数(亦可称作 Holling-IV 型功能反应函数)<sup>[6]</sup>。针对上述影响因素,本文研究在齐次 Neumann 边界条件下具恐惧效应的 Holling-IV 型功能函数的反应扩散捕食系统

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \delta_1 u_{xx} + \frac{ru}{1+kv} - du - au^2 - \frac{puv}{c+u^2}, x \in (0, \ell\pi), t > 0, \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \delta_2 v_{xx} + \frac{\theta puv}{c+u^2} - mv, x \in (0, \ell\pi), t > 0, \\ u_x(0,t) = v_x(0,t) = 0, u_x(\ell\pi,t) = v_x(\ell\pi,t) = 0, t > 0, \\ u(x,0) = u_0(x) \geq 0, v(x,0) = v_0(x) \geq 0, x \in (0, \ell\pi), \end{cases} \quad (1)$$

其中,  $c$  表示食饵的饱和率。

### 1 反应扩散捕食系统正常数平衡解的稳定性

当条件

$$\theta^2 p^2 - 4m^2 c > 0, \frac{a(\theta p - \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c})}{2m} + d < r < \frac{a(\theta p + \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c})}{2m} + d \quad (2)$$

成立时,系统(1)有唯一的正常数平衡解  $E_* = (u_*, v_*)$ 。其中,

$$u_* = \frac{\theta p - \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c}}{2m}, v_* = \frac{-[(d+au_*)(c+u_*^2)k+p] + \sqrt{\Delta}}{2pk},$$

$$\Delta = [(d+au_*)(c+u_*^2)k+p]^2 - 4kp(d+au_* - r)(c+u_*^2).$$

定义实的 Sobolev 空间

$$X := \{(u, v) \in H^2(0, \ell\pi) \times H^2(0, \ell\pi) \mid (u_x, v_x)|_{x=0, \ell\pi} = 0\}.$$

$X$  的复延拓空间  $X_c$  为

$$X_c := X \oplus iX = \{x_1 + ix_2 \mid x_1, x_2 \in X\},$$

且空间  $X_c$  的内积  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  由下式计算

$$\langle U_1, U_2 \rangle = \int_0^{\ell\pi} (\bar{u}_1 u_2 + \bar{v}_1 v_2) dx,$$

其中,  $U_1 = (u_1, v_1) \in X_C, U_2 = (u_2, v_2) \in X_C$ 。

反应扩散系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处的线性化系统为

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial u}{\partial t} \\ \frac{\partial v}{\partial t} \end{pmatrix} = \mathbf{L}(r) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

其中,  $\mathbf{L}(r)$  是在域  $D_{L(r)} = X_C$  上定义的线性算子且

$$\mathbf{L}(r) = \begin{pmatrix} \delta_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{2pv_* u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_* & -\frac{rku_*}{(1+kv_*)^2} - \frac{pu_*}{c+u_*^2} \\ \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2} & \delta_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} \end{pmatrix}.$$

特征值问题  $\varphi'' = \mu\varphi', x \in (0, \ell\pi), \varphi'(0) = \varphi'(\ell\pi) = 0$  的特征值为  $\mu_n = \frac{n^2}{\ell^2} (n \in \{0, 1, 2, \dots\})$ , 其对应的特征函数为  $\varphi_n(x) = \cos \frac{n}{\ell}x$ 。又由文献[7-8]可知,  $\beta(r)$  是线性算子  $\mathbf{L}(r)$  的特征值的充要条件是存在  $n_0 \in \{0, 1, 2, \dots\}$  使得  $\beta(r)$  同时也是  $\mathbf{L}_{n_0}(r)$  的特征值, 其中

$$\mathbf{L}_n(r) = \begin{pmatrix} \frac{2pv_* u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_* - \frac{\delta_1 n^2}{\ell^2} & -\frac{rku_*}{(1+kv_*)^2} - \frac{pu_*}{c+u_*^2} \\ \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2} & -\frac{\delta_2 n^2}{\ell^2} \end{pmatrix}.$$

从而, 若对  $\forall n \in \{0, 1, 2, \dots\}, \mathbf{L}_n(r)$  的所有特征值都具有负实部, 则扩散系统(1)的正常数平衡解  $E_*$  是局部渐近稳定的; 若  $\exists n_0 \in \{0, 1, 2, \dots\}$  使  $\mathbf{L}_{n_0}(r)$  至少有一个特征值有正实部, 则扩散系统(1)的正常数平衡解  $E_*$  是不稳定的。

显然  $\mathbf{L}_n(r)$  的特征方程为  $\beta^2 - \beta T_n(r) + D_n(r) = 0, n \in \{0, 1, 2, \dots\}$ , 其中

$$\begin{cases} T_n(r) = -\frac{(\delta_1 + \delta_2)n^2}{\ell^2} + \frac{2pv_* u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_*, \\ D_n(r) = \frac{\delta_1 \delta_2 n^4}{\ell^4} - \frac{\delta_1 n^2}{\ell^2} \left[ \frac{2pv_* u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_* \right] + \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2} \left[ \frac{rku_*}{(1+kv_*)^2} + \frac{pu_*}{c+u_*^2} \right]. \end{cases} \quad (3)$$

并且  $\mathbf{L}_n(r)$  的特征值  $\beta(r)$  可表示为

$$\beta(r) = \frac{T_n(r) \pm \sqrt{T_n^2(r) - 4D_n(r)}}{2}, n \in \{0, 1, 2, \dots\}.$$

定义

$$r_0 = d + au_* + \frac{a(c+u_*^2)}{2pu_*} \left[ \frac{ka(c+u_*^2)^2}{2u_*} + (d+au_*)(c+u_*^2)k + p \right]. \quad (4)$$

当  $a \frac{\theta p - \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c}}{2m} + d < r < r_0$  时, 有  $\frac{2pv_* u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_* < 0$ , 则对  $\forall n \in \{0, 1, 2, \dots\}$  都有  $T_n(r) < 0$ 。

又注意到系统(1)的平衡解中  $u$  满足方程  $\frac{\theta pu}{c+u^2} - m = 0$ , 即  $mu^2 - \theta pu + mc = 0$ 。当  $\theta^2 p^2 - 4m^2 c = 0$  时, 有  $c = \frac{\theta^2 p^2}{4m^2}$ , 此时  $u_0 = \frac{\theta p}{2m} > u_*$ , 那么  $c - u_*^2 > 0$ , 从而有  $\frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2} > 0$ 。从而, 当  $\frac{a(\theta p - \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c})}{2m} + d < r < r_0$  时, 对  $\forall n \in \{0, 1, 2, \dots\}$  都有  $D_n(r) > 0$ 。此时系统(1)的正常数平衡解  $E_*$  是局部渐近稳定的。综合以上分析, 可得以下定理:

**定理 1** 当条件(2)成立时, 若  $\frac{a(\theta p - \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c})}{2m} + d < r < r_0$ , 则系统(1)的正常数平衡解  $E_*$  是局

部渐近稳定的。

## 2 反应扩散捕食系统 Hopf 分岔的存在性

考虑当条件(2)成立时,反应扩散系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生的 Hopf 分岔。对于  $\forall n \in \{0, 1, 2, \dots\}$ ,  $T_n$  和  $D_n$  由式(3)定义,且  $\frac{\theta p v_* (c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} \left[ \frac{r k u_*}{(1 + k v_*)^2} + \frac{p u_*}{c + u_*^2} \right] > 0$  恒成立。

根据文献[9]可知,若  $\exists n_0 \in \{0, 1, 2, \dots\}$  和  $r^H$  使得

$$T_{n_0}(r^H) = 0, D_{n_0}(r^H) > 0, T_{n_k}(r^H) \neq 0, D_{n_k}(r^H) \neq 0, n_k \neq n_0,$$

并且矩阵

$$L_{n_0}(r) = \begin{pmatrix} \frac{2 p v_* u_*^2}{(c + u_*^2)^2} - a u_* - \frac{\delta_1 n_0^2}{\ell^2} & -\frac{r k u_*}{(1 + k v_*)^2} - \frac{p u_*}{c + u_*^2} \\ \frac{\theta p v_* (c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} & -\frac{\delta_2 n_0^2}{\ell^2} \end{pmatrix}$$

有唯一一对共轭复特征值  $\alpha(r) \pm i\omega(r)$  满足横截条件  $\alpha'(r^H) = \frac{1}{2} T'_{n_0}(r^H) \neq 0$ , 则当  $r = r^H$  时,系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生 Hopf 分岔;若  $n_0 = 0$ ,则系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生空间齐次的 Hopf 分岔;若  $n_0 > 0$ ,则发生空间非齐次的 Hopf 分岔。

若条件(2)成立,则当  $r^H = r_0$  时,对  $\forall n_k \in \{1, 2, 3, \dots\}$ ,都有  $T_0(r_0) = 0, D_0(r_0) > 0$  且  $T_{n_k}(r_0) < 0$ , 另外

$$\alpha'(r_0) = \frac{T'_0(r_0)}{2} = \frac{p u_*^2}{(c + u_*^2) \sqrt{\Delta}} > 0, D_{n_k}(r_0) = \frac{\delta_1 \delta_2 n_k^4}{\ell^4} + \frac{\theta p v_* (c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} \left[ \frac{r_0 k u_*}{(1 + k v_*)^2} + \frac{p u_*}{c + u_*^2} \right].$$

可知,对所有  $n_k \in \{1, 2, 3, \dots\}$ ,有  $D_{n_k}(r_0) > 0$ 。从而可得以下定理:

**定理 2** 若条件(2)成立,则对所有的  $\ell > 0$ ,当  $r$  穿过  $r_0$  时,系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生的 Hopf 分岔是空间齐次的。

定义

$$r_{n_0} = d + a u_* + \frac{[a u_* + (\delta_1 + \delta_2) \frac{n_0^2}{\ell^2}] (c + u_*^2)}{2 p u_*^2} \left[ \frac{k [a u_* + (\delta_1 + \delta_2) \frac{n_0^2}{\ell^2}] (c + u_*^2)}{2 u_*^2} + E \right],$$

其中,  $E = (d + a u_*) (c + u_*^2) k + p$ 。

当条件(2)成立时,若  $\exists n_0 \in \{1, 2, 3, \dots\}$ ,则当  $r^H = r_{n_0}$  时,对  $\forall n_k \neq n_0$  有  $T_{n_0}(r_{n_0}) = 0, T_{n_k}(r_{n_0}) \neq 0$ ,且

$$\alpha'(r_{n_0}) = \frac{1}{2} T'_{n_0}(r_{n_0}) = \frac{p u_*^2}{(c + u_*^2) \sqrt{\Delta}} > 0.$$

注意到

$$D_n(r_{n_0}) = \frac{\delta_1 \delta_2 n^4}{\ell^4} - \frac{\delta_1 n^2}{\ell^2} \left[ \frac{2 p v_* u_*^2}{(c + u_*^2)^2} - a u_* \right] + \frac{\theta p v_* (c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} \left[ \frac{r_{n_0} k u_*}{(1 + k v_*)^2} + \frac{p u_*}{c + u_*^2} \right],$$

若

$$\delta_1^2 \left[ \frac{2 p v_* u_*^2}{(c + u_*^2)^2} - a u_* \right]^2 - 4 \delta_1 \delta_2 \frac{\theta p v_* (c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} \left[ \frac{r_{n_0} k u_*}{(1 + k v_*)^2} + \frac{p u_*}{c + u_*^2} \right] < 0, \tag{5}$$

则对  $\forall n \in \{0, 1, 2, \dots\}$  都有  $D_n(r_{n_0}) > 0$ , 于是有  $D_{n_0}(r_{n_0}) > 0, D_{n_k}(r_{n_0}) > 0$ 。根据上述分析可得如下定理:

**定理 3** 当条件(2)成立时,且存在  $n_0 \in \{1, 2, 3, \dots\}$  时,若式(5)成立,则当  $r$  穿过  $r_{n_0}$  时,系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生的 Hopf 分岔是空间非齐次的。

### 3 反应扩散捕食系统空间齐次 Hopf 分岔的性质

本节讨论当条件(2)成立时,系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生空间齐次 Hopf 分岔周期解的稳定性和分岔方向。

令  $U=(u, v)^T, F(U, r)=(f(U, r), g(U, r))^T$ , 其形式为

$$\begin{cases} f(U, r) = \frac{r(u+u_*)}{1+k(v+v_*)} - d(u+u_*) - a(u+u_*)^2 - \frac{p(u+u_*)(v+v_*)}{c+(u+u_*)^2} - A(r)u - B(r)v, \\ g(U, r) = \frac{\theta p(u+u_*)(v+v_*)}{c+(u+u_*)^2} - m(v+v_*) - C(r)u, \end{cases}$$

其中,

$$A(r) = \frac{2pv_*u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_*, B(r) = -\frac{rku_*}{(1+kv_*)^2} - \frac{pu_*}{c+u_*^2}, C(r) = \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2}.$$

则可将扩散系统(1)化为如下抽象形式

$$\frac{dU}{dt} = L(r)U + F(U, r). \tag{6}$$

此时,系统(1)的正常数平衡解  $E_*$  对应于系统(6)的平凡平衡解  $(0, 0)$ 。当  $r=r_0$  时,系统(6)的形式为

$$\frac{dU}{dt} = L(r_0)U + F_0(U), \tag{7}$$

其中,  $F_0(U) = F(U, r)|_{r=r_0}$ 。由泰勒展开式可得

$$\begin{aligned} F_0(U) &= \begin{bmatrix} a_1u^2 + a_2uv + a_3v^2 + a_4u^3 + a_5u^2v + a_6uv^2 + a_7v^3 + O(|u, v|^4) \\ b_1u^2 + b_2uv + b_3v^2 + b_4u^3 + b_5u^2v + b_6uv^2 + b_7v^3 + O(|u, v|^4) \end{bmatrix}, \tag{8} \\ a_1 &= \frac{pu_*v_*(3c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^3} - a, b_1 = -\frac{\theta pu_*v_*(3c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^3}, a_2 = -\frac{r_0k}{(1+kv_*)^2} - \frac{p(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2}, b_2 = \frac{\theta p(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2}, \\ a_3 &= \frac{r_0u_*k^2}{(1+kv_*)^3}, b_3 = 0, a_4 = \frac{pv_*(u_*^4 - 6cu_*^2 + c^2)}{(c+u_*^2)^4}, b_4 = -\frac{\theta pv_*(u_*^4 - 6cu_*^2 + c^2)}{(c+u_*^2)^4}, a_5 = \frac{pu_*(3c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^3}, \\ b_5 &= -\frac{\theta pu_*(3c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^3}, a_6 = \frac{r_0k^2}{(1+kv_*)^3}, b_6 = 0, a_7 = -\frac{r_0u_*k^3}{(1+kv_*)^4}, b_7 = 0. \end{aligned}$$

在域  $D_L^*(r_0) = X_C$  上定义线性算子

$$L^*(r_0) = \begin{bmatrix} \partial_1 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{2pv_*u_*^2}{(c+u_*^2)^2} - au_* & \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2} \\ -\frac{r_0ku_*}{(1+kv_*)^2} - \frac{pu_*}{c+u_*^2} & \partial_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} \end{bmatrix},$$

则  $L^*(r_0)$  是  $L(r_0)$  的伴随算子且对  $\forall \xi, \eta \in X_C$  满足  $\langle L^*(r_0)\xi, \eta \rangle = \langle \xi, L(r_0)\eta \rangle$ 。

令

$$\omega_0 = \sqrt{\left[ \frac{r_0ku_*}{(1+kv_*)^2} + \frac{pu_*}{c+u_*^2} \right] \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2}},$$

且

$$q = \begin{bmatrix} j_1 \\ y_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} i\omega_0 \\ \frac{\theta pv_*(c-u_*^2)}{(c+u_*^2)^2} \end{bmatrix}, q^* = \begin{bmatrix} j_1^* \\ y_1^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{i}{2\pi\ell\omega_0} \\ \frac{(c+u_*^2)^2}{2\pi\ell\theta pv_*(c-u_*^2)} \end{bmatrix}.$$

$q$  和  $q^*$  满足

$$L(r_0)q = i\omega_0q, L^*(r_0)q^* = -i\omega_0q^*, \langle q^*, q \rangle = 1, \langle q^*, \bar{q} \rangle = 0. \tag{9}$$

分解空间  $X$  为  $X = X^c \oplus X^s$ , 其中

$$X^c = \{zq + \bar{z}\bar{q} \mid z \in \mathbf{C}\}, X^s = \{v \in X \mid \langle q^*, v \rangle = 0\},$$

则对  $\forall U = (u, v)^T \in X$ ,  $\exists z \in \mathbf{C}$  以及  $w = (w_1, w_2)^T \in X^s$  使得

$$\begin{bmatrix} u \\ v \end{bmatrix} = zq + \bar{z}\bar{q} + \begin{bmatrix} w_1 \\ w_2 \end{bmatrix}, \quad (10)$$

其中,  $z = \langle q^*, (u, v)^T \rangle$ 。由式(9)、式(10)可将系统(7)化为以  $(z, w)$  为坐标的系统

$$\begin{cases} \frac{dz}{dt} = iz\omega_0 + \langle q^*, F_0(zq + \bar{z}\bar{q} + w) \rangle, \\ \frac{dw}{dt} = L(r_0)w + H(z, \bar{z}, w), \end{cases} \quad (11)$$

其中,

$$H(z, \bar{z}, w) = F_0(zq + \bar{z}\bar{q} + w) - \langle q^*, F_0(zq + \bar{z}\bar{q} + w) \rangle q - \langle \bar{q}^*, F_0(zq + \bar{z}\bar{q} + w) \rangle \bar{q}. \quad (12)$$

根据  $q$  的表达式做出如下定义:

$$c_0 := f_{uu}j_1^2 + 2f_{uv}j_1y_1 + f_{vv}y_1^2 = 2a_1j_1^2 + 2a_2j_1y_1 + 2a_3y_1^2, d_0 := g_{uu}j_1^2 + 2g_{uv}j_1y_1 + g_{vv}y_1^2 = 2b_1j_1^2 + 2b_2j_1y_1,$$

$$e_0 := f_{uu}|j_1|^2 + f_{uv}(j_1\bar{y}_1 + \bar{j}_1y_1) + f_{vv}|y_1|^2 = -2a_1j_1^2 + 2a_3y_1^2,$$

$$f_0 := g_{uu}|j_1|^2 + g_{uv}(j_1\bar{y}_1 + \bar{j}_1y_1) + g_{vv}|y_1|^2 = -2b_1j_1^2,$$

$$g_0 := f_{uu}|j_1|^2j_1 + f_{uv}(2|j_1|^2y_1 + j_1^2\bar{y}_1) + f_{vv}(2|y_1|^2j_1 + y_1^2\bar{j}_1) + f_{uvv}|y_1|^2y_1 = -6a_4j_1^3 - 2a_5j_1^2y_1 + 2a_6j_1y_1^2 + 6a_7y_1^3,$$

$$h_0 := g_{uu}|j_1|^2j_1 + g_{uv}(2|j_1|^2y_1 + j_1^2\bar{y}_1) + g_{vv}(2|y_1|^2j_1 + y_1^2\bar{j}_1) + g_{vvv}|y_1|^2y_1 = -6b_4j_1^3 - 2b_5j_1^2y_1.$$

这里  $f$  和  $g$  的偏导数都在  $(r_0, 0, 0)$  处取得。

令

$$Q_{qq} = \begin{bmatrix} c_0 \\ d_0 \end{bmatrix}, Q_{q\bar{q}} = \begin{bmatrix} e_0 \\ f_0 \end{bmatrix}, Q_{\bar{q}\bar{q}} = \begin{bmatrix} g_0 \\ h_0 \end{bmatrix}.$$

则

$$\langle q^*, Q_{qq} \rangle = 2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 + a_2 y_1 - \frac{i}{\omega_0} (a_1 j_1^2 + a_3 y_1^2 + b_2 j_1^2), \langle q^*, Q_{q\bar{q}} \rangle = -2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 - \frac{i}{\omega_0} (a_3 y_1^2 - a_1 j_1^2),$$

$$\langle q^*, Q_{\bar{q}\bar{q}} \rangle = -b_5 j_1^2 - 3a_4 j_1^2 + a_6 y_1^2 - \frac{i}{\omega_0} (3a_7 y_1^3 - a_5 j_1^2 y_1 - 6\pi\ell y_1^* b_1 j_1^4),$$

$$\langle \bar{q}^*, Q_{qq} \rangle = 2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 - a_2 y_1 + \frac{i}{\omega_0} (a_1 j_1^2 + a_3 y_1^2 - b_2 j_1^2), \langle \bar{q}^*, Q_{q\bar{q}} \rangle = -2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 - \frac{i}{\omega_0} (a_1 j_1^2 - a_3 y_1^2).$$

再令

$$H(z, \bar{z}, w) = \frac{H_{20}}{2} z^2 + H_{11} z\bar{z} + \frac{H_{02}}{2} \bar{z}^2 + O(|z|^3) + O(|z||w|). \quad (13)$$

由式(8)和式(12)可得

$$H_{20} = \begin{bmatrix} c_0 \\ d_0 \end{bmatrix} - \langle q^*, Q_{qq} \rangle \begin{bmatrix} j_1 \\ y_1 \end{bmatrix} - \langle \bar{q}^*, Q_{qq} \rangle \begin{bmatrix} \bar{j}_1 \\ \bar{y}_1 \end{bmatrix} = 0,$$

$$H_{11} = \begin{bmatrix} e_0 \\ f_0 \end{bmatrix} - \langle q^*, Q_{q\bar{q}} \rangle \begin{bmatrix} j_1 \\ y_1 \end{bmatrix} - \langle \bar{q}^*, Q_{q\bar{q}} \rangle \begin{bmatrix} \bar{j}_1 \\ \bar{y}_1 \end{bmatrix} = 0.$$

由文献[9]的中心流形定理可知, 系统(11)在原点附近具有中心流形, 且在原点与系统(11)的中心子空间相切, 所以可将  $w$  写为

$$w = \frac{\omega_{20}}{2} z^2 + \omega_{11} z\bar{z} + \frac{\omega_{02}}{2} \bar{z}^2 + O(|z|^3). \quad (14)$$

由式(13)和式(14)以及

$$L(r_0)w + H(z, \bar{z}, w) = \frac{dw}{dt} = \frac{\partial w dz}{\partial z dt} + \frac{\partial w d\bar{z}}{\partial \bar{z} dt}$$

可得

$$(2i\omega_0 - L(r_0))w_{20} = H_{20} = 0, (-L(r_0))w_{11} = H_{11} = 0, w_{02} = \bar{w}_{20}. \tag{15}$$

又注意到,算子  $L(r_0)$  仅有唯一一对特征值  $\pm i\omega_0$ 。因此,由式(15)知  $w_{20} = w_{11} = w_{02} = 0$ 。从而,系统(1)限制在中心流形  $z$  和  $\bar{z}$  上的方程表示为

$$\frac{dz}{dt} = i\omega_0 z + \frac{1}{2}g_{20}z^2 + g_{11}z\bar{z} + \frac{1}{2}g_{02}\bar{z}^2 + \frac{1}{2}g_{21}z^2\bar{z} + O(|z|^4),$$

其中,

$$g_{20} = \langle q^*, Q_{qq} \rangle, g_{11} = \langle q^*, Q_{q\bar{q}} \rangle, g_{02} = \langle q^*, Q_{\bar{q}\bar{q}} \rangle, g_{21} = \langle q^*, Q_{qq\bar{q}} \rangle。$$

容易得到

$$\begin{aligned} \text{Im}\{g_{20}g_{11}\} &= \text{Re}\{g_{20}\}\text{Im}\{g_{11}\} + \text{Im}\{g_{20}\}\text{Re}\{g_{11}\} = \\ & [2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 + a_2 y_1] \left[ -\frac{1}{\omega_0}(a_3 y_1^2 - a_1 j_1^2) \right] + \left[ \frac{1}{\omega_0}(a_1 j_1^2 + a_3 y_1^2 + b_1 j_1^2) \right] 2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 = \\ & \frac{1}{\omega_0} [2\pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 (2a_1 j_1^2 + b_2 j_1^2) + a_2 y_1 (a_1 j_1^2 - a_3 y_1^2)], \\ \text{Re}\{g_{21}\} &= -b_5 j_1^2 - 3a_4 j_1^2 + a_6 y_1^2。 \end{aligned}$$

由文献[10]可知

$$\begin{aligned} \text{Re}(c_1(r_0)) &= \text{Re} \left\{ \frac{i}{2\omega_0} (g_{20}g_{11} - 2|g_{11}|^2 - \frac{1}{3}|g_{02}|^2) + \frac{1}{2}\text{Re}\{g_{21}\} \right\} = -\frac{1}{2\omega_0} [\text{Im}\{g_{20}g_{11}\}] + \frac{1}{2}\text{Re}\{g_{21}\} = \\ & \frac{1}{2\omega_0^2} a_2 a_3 y_1^3 + \frac{1}{2} a_1 a_2 y_1 + \pi\ell y_1^* b_1 j_1^2 (2a_1 + b_2) - \frac{1}{2} b_5 j_1^2 - \frac{3}{2} a_4 j_1^2 + \frac{1}{2} a_6 y_1^2。 \end{aligned} \tag{16}$$

将相关数据代入式(16),计算可得

$$\begin{aligned} \text{Re}(c_1(r_0)) &= -\frac{r_0 u_* k^2 \theta^3 p^3 v_*^3 (c - u_*^2)^3}{2\omega_0^2 (1 + kv_*)^3 (c + u_*^2)^6} \left[ \frac{r_0 k}{(1 + kv_*)^2} + \frac{p(c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} \right] + \frac{r_0 k^2 \theta^2 p^2 v_*^2 (c - u_*^2)^2}{2(1 + kv_*)^3 (c + u_*^2)^4} - \\ & \frac{\theta p v_* (c - u_*^2)}{2(c + u_*^2)^2} \left[ \frac{p u_* v_* (3c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^3} - a \right] \left[ \frac{r_0 k}{(1 + kv_*)^2} + \frac{p(c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^2} \right] + \\ & \frac{\omega_0^2 u_* (3c - u_*^2)}{(c + u_*^2)(c - u_*^2)} \left[ \frac{p u_* v_* (3c - u_*^2)}{(c + u_*^2)^3} - a \right] + \frac{3p v_* (u_*^4 - 6c u_*^2 + c^2) \omega_0^2}{2(c + u_*^2)^4}。 \end{aligned} \tag{17}$$

基于上述分析和文献[10]中定理 2.1,可得到如下定理:

**定理 4** 若条件(2)成立,则对任意的  $\ell > 0$ ,当  $r$  穿过  $r_0$  时,系统(1)在正常数平衡解  $E_*$  处发生空间齐次的 Hopf 分岔。此时若  $\text{Re}(c_1(r_0)) > 0$ ,则系统(1)发生次临界的 Hopf 分岔,且分岔周期解是不稳定的;若  $\text{Re}(c_1(r_0)) < 0$ ,则系统(1)发生超临界的 Hopf 分岔,且分岔周期解是轨道渐近稳的。

#### 4 数值模拟

利用 Matlab 软件对获得的理论分析进行数值模拟。在数值模拟中结合参数的生物学意义,对模型中的参数均取正数,为了避免种群爆炸或是种群灭绝,捕食者的捕食率和捕食转换率需要平衡,因此将系统(1)的部分参数设为  $\delta_1 = 2, \delta_2 = 2, \theta = 0.6, p = 0.2, d = 0.01, a = 0.02, m = 0.04, c = 1, k = 0.8$ 。利用公式(4)计算得  $r_0 \approx 0.05418$ 。由定理 1 可知,若取  $r < r_0$ ,则系统(1)的唯一正常数平衡解  $E_*$  局部渐近稳定。如图 1 所示,当参数  $r = 0.045 < r_0, \ell = 1, E_* = (0.1\cos x + 0.382, 0.1\cos x + 0.132), x \in [0, \pi]$  时,系统(1)的正平衡解  $E_*$  是局部渐近稳定的。若取  $r = r_0$ ,利用公式(17)计算可得  $\text{Re}(c_1(r_0)) < 0$ ,由定理 4 可得系统(1)在  $E_*$  处分岔出轨道渐近稳定的空间齐次周期解。如图 2 所示,当参数  $r = 0.05418, \ell = 6$ ,

$E_* = (0.1 \cos x + 0.382, 0.1 \cos x + 0.132)$ 、 $x \in [0, 6\pi]$ 时,系统(1)在  $E_*$  处分岔出轨道渐近稳定的空间齐次周期解。

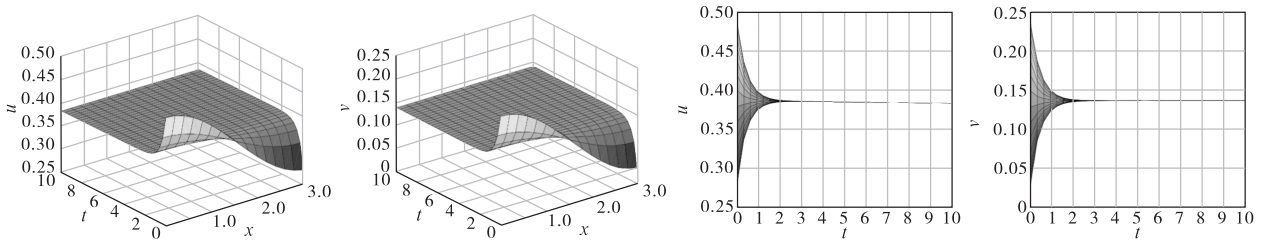


图 1  $r < r_0$  时系统(1)的数值模拟图

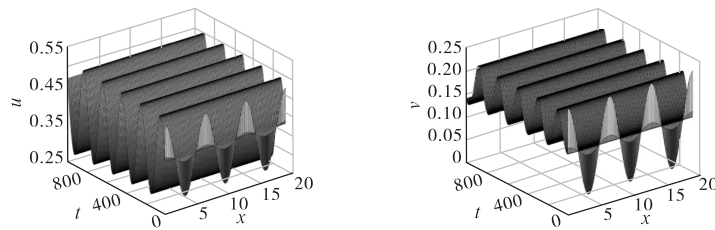


图 2  $r = r_0$  时系统(1)的数值模拟图

### 5 结论

本文考虑了在一维有界空间区域上具有齐次 Neumann 边界条件和恐惧效应的反应扩散捕食系统。重点分析了扩散捕食系统(1)在唯一正常数平衡解  $E_*$  处发生的空间齐次 Hopf 分岔的方向和分岔周期解的稳定性。理论分析表明,当  $\frac{\alpha(\theta p - \sqrt{\theta^2 p^2 - 4m^2 c})}{2m} + d < r < r_0$  时,系统(1)的唯一正常数平衡解  $E_*$  是局部渐近稳定的。恐惧效应在一定程度上有利于提高食饵种群的密度,同时,恐惧效应也会导致食饵出现反捕食行为,会增加捕食者的捕食难度。当恐惧参数在小范围内波动时,恐惧效应有利于提高食饵和捕食者种群的稳定性。

### 参考文献:

- [1] ZANETTE L Y, WHITE A F, ALLEN M C, et al. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year[J]. Science, 2011, 334(6061): 1398-1401.
- [2] WANG X Y, ZANETTE L F, ZOU X. Modelling the fear effect in predator-prey interactions[J]. Journal of mathematical biology, 2016, 73(5): 1179-1204.
- [3] WANG X Y, ZOU X. Pattern formation of a predator-prey model with the cost of anti-predator behaviors[J]. Mathematical biosciences and engineering, 2017, 15(3): 775-805.
- [4] CHEN Z, LI S, ZHANG X. Analysis of a delayed reaction-diffusion predator-prey system with fear effect and anti-predator behaviour[J]. Mathematics, 2022, 10(18). DOI:10.3390/math 10183270.
- [5] WANG F, YANG R, XIE Y, et al. Hopf bifurcation in a delayed reaction diffusion predator-prey model with weak Allee effect on prey and fear effect on predator[J]. AIMS mathematics, 2023, 8(8): 17719-17743.
- [6] ANDREWS J F. A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates[J]. Biotechnology and bioengineering, 1968, 10(6): 707-723.
- [7] YAN X P, ZHANG C H. Stability and Turing instability in a diffusive predator-prey system with

- Beddington-DeAngelis functional response[J]. *Nonlinear analysis: real world applications*, 2014, 20: 1-13.
- [8] YAN X P, ZHANG C H. Turing instability and formation of temporal patterns in a diffusive bimolecular model with saturation law[J]. *Nonlinear analysis: real world applications*, 2018, 43: 54-77.
- [9] HASSARD B, KAZARINOFF N, WAN Y. *Theory and applications of Hopf bifurcation* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- [10] 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.

## Dynamical analysis of a reaction-diffusion predator-prey system with fear effects

WANG Jiarui, ZHANG Cunhua

(School of Mathematics and Physics, Lanzhou Jiaotong University, Lanzhou 730070, China)

**Abstract:** A reaction-diffusion predator-prey system with fear effect and Holling-IV type functional response function under homogeneous Neumann boundary conditions are studied. Firstly, through the analysis that the eigenvalue problem of the linearized system of the reaction-diffusion system has a unique positive constant equilibrium solution, the stability of the positive constant equilibrium solution and the presence of the Hopf bifurcation of the reaction-diffusion system are determined. Then, under the condition of the existence of the Hopf bifurcation, the direction of the spatially homogeneous Hopf bifurcation and the stability of the spatially homogeneous bifurcating periodic solutions of the system at the positive constant equilibrium solution are analyzed by utilizing the normal form theory and the reduction principle of the central manifold theorem in reaction-diffusion equations. Finally, numerical simulations are conducted to verify the reasonableness of the theoretical results obtained.

**Keywords:** reaction-diffusion predator-prey system; fear effect; Holling-IV type functional response; stability; Hopf bifurcation

(责任编辑:贾晶晶)

**引用格式** 王嘉睿,张存华.一类具有恐惧效应的反应扩散捕食系统的动力学分析[J].山东航空学院学报,2025,42(6): 74-82.

WANG J R, ZHANG C H. Dynamical analysis of a reaction-diffusion predator-prey system with fear effects[J]. *Journal of Shandong University of Aeronautics*, 2025, 42(6): 74-82.