

文章编号: 1007-6735(2025)02-0202-07

DOI: 10.13255/j.cnki.jusst.20240119001

一类带有时滞的植物-传粉者-食草动物模型的动力学分析

徐婷玉, 袁梦, 未莹莹, 原三领

(上海理工大学理学院, 上海 200093)

摘要: 针对传粉者与食草动物之间的关系, 利用时滞微分方程理论, 探讨了植物-传粉者-食草动物三者之间的动力学行为。确定了系统正平衡点的稳定性和产生 Hopf 分支的临界时滞, 并根据中心流形定理和规范型理论得到了决定 Hopf 分支方向和周期解稳定性的条件, 数值模拟验证了理论结果。研究表明: 存在时滞的一个临界值, 当时滞小于该临界值时, 系统的正平衡点稳定; 而当时滞大于该临界值时, 系统会失稳, 此时植物、传粉者和食草动物以周期振荡的形式共存。该研究从理论上揭示了时滞对植物、传粉者和食草动物三物种间相互作用的影响, 即食草动物从摄食到完成自身转化所需的时间过长, 会引起系统的周期振荡。

关键词: 植物-传粉者-食草动物模型; 传粉互利共生; 时滞; Hopf 分支

中图分类号: O 175.8 **文献标志码:** A

Dynamic analysis of a plant-pollinator-herbivore model with time delay

XU Tingyu, YUAN Meng, WEI Yingying, YUAN Sanling

(College of Science, University of Shanghai for Science and Technology, Shanghai 200093, China)

Abstract: For the relationship between pollinators and herbivores, the theory of delay differential equations was used to explore the dynamical behavior of the plant-pollinator-herbivore triad. First, the stability of positive equilibrium of the system was analyzed and the critical value of time delay for the occurrence of Hopf bifurcation was obtained. Then, applying the center manifold theorem and normal form theory, the conditions for the direction of Hopf bifurcation and the stability of the bifurcation periodic solution were derived. Numerical simulations were performed to illustrate the theoretical

收稿日期: 2024-01-19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (12071293)

第一作者: 徐婷玉 (2000—), 女, 硕士研究生。研究方向: 生物数学。E-mail: xty2495249615@163.com

通信作者: 原三领 (1966—), 男, 教授。研究方向: 生物数学。E-mail: sanling@usst.edu.cn

引文格式: 徐婷玉, 袁梦, 未莹莹, 等. 一类带有时滞的植物-传粉者-食草动物模型的动力学分析[J]. 上海理工大学学报, 2025, 47(2): 202-208.

Citation: XU Tingyu, YUAN Meng, WEI Yingying, et al. Dynamic analysis of a plant-pollinator-herbivore model with time delay[J]. Journal of University of Shanghai for Science and Technology, 2025, 47(2): 202-208.

results. The results show that if the time delay is less than a critical value, the system will stabilize at a positive equilibrium point. Conversely, if it is greater than this critical value, the system will destabilize, at which point the plants, pollinators, and herbivores coexist in periodic oscillations. The results theoretically reveal the effects of time delay on the tri-species interactions between plants, pollinators, and herbivores. That is, if the time taken for the herbivore from feeding to realizing its self-transformation is too long, it will induce the periodic oscillations of the system.

Keywords: *plant-pollinator-herbivore model; pollination mutualism; time delay; Hopf bifurcation*

传粉者和食草动物是植物进化的主要驱动力。自然界中 80% 以上被子植物的传粉是通过动物,特别是传粉昆虫完成的。植物和传粉者之间是高度依赖的,在很多情况下,两个物种都不能离开对方而独自存活。植物依靠传粉者进行繁殖和维持生存,而传粉者则依靠植物来获取种子、花粉、花蜜等食物资源,这种相互作用被称为互利共生^[1]。食草动物的出现会对植物和传粉者产生积极或消极的影响。一方面,食草动物可以直接摄食植物本身或者破坏花朵来降低传粉者的访花率,减弱植物和传粉者之间的适合度,不利于物种的共存。另一方面,如果植物的枝叶比较茂盛,可能会遮挡传粉者的视线,不利于传粉者传播花粉。这时食草动物对植物叶子的摄食会增加传粉者的访花率,从而提高植物和传粉者之间的适合度,有利于物种的共存^[2]。因此,厘清影响植物-传粉者-食草动物系统动力学的关键因素,有助于揭示物种间的共存机制,且对自然生态系统和农业生态系统的稳定性具有重要的现实意义^[3]。

目前,学者们提出了多种数学模型来研究植物-传粉者-食草动物的系统动力学。例如, Jang^[2]建立了一个传粉者-植物-食草动物模型来描述互惠-捕食系统,其中,传粉者-植物、食草动物-植物系统两物种之间的相互作用均采用 Holling II 型功能反应函数来描述。结果表明,食草动物的捕食作用可以增加授粉访问率,有利于系统的持久稳定。Castellanos 等^[4]考虑了具有 Holling IV 型功能反应的传粉者-植物、食草动物-植物系统,证明了该系统存在极限环。Revilla 等^[5]从资源-服务交换的角度研究了植物-传粉者相互作用的功能反应函数,建立了包含中间产物花蜜的植物-花蜜-传粉者模型。结果显示,当花蜜的变化发生在快时间尺度上时,即在物种发生显著变化之前,花蜜的变化接近稳定状态,植物-花蜜-传粉者系统

可以转化为植物-传粉者模型,但此时的功能反应函数与文献 [2, 4] 中的形式显著不同。在 Revilla 等^[5]研究的基础上,Chen 等^[6]进一步研究了一类带有植物防御功能(即当食草动物取食植物时,植物会分泌毒素)的植物-花蜜-传粉者-食草动物模型。研究表明,随着摄食强度的改变,系统的动力学可以在食草动物灭绝、三物种稳定共存、周期振荡共存、传粉者灭绝这 4 种状态之间切换。

上述研究主要从常微分方程的角度进行建模,尽管得出了一些非常重要的结论,也能解释一些生物学现象,但这些研究都忽略了食草动物的生长时滞对系统动力学的影响。事实上,时间滞后是现实世界中普遍存在的一种现象。在生态系统中,食草动物通过摄食植物所获得的能量并不能立刻转化为该种群的生物量,还需花费特定的时间经历消化吸收、妊娠等过程。因此,在动力学模型中纳入时滞是必要且切合实际的^[7]。然而,在植物-传粉者和植物-食草动物系统中考虑时滞因素的研究并不多。例如, Huang 等^[8]研究了一个具有扩散和时滞效应的植物-传粉者模型,证明了空间齐次周期解和空间非齐次周期解的存在性,并给出了决定 Hopf 分支方向和分支周期解稳定性的条件。沈莉莉^[9]研究了一类具有时滞和植物含有毒素的植物-食草动物系统。以上研究结果表明,时滞的引入会导致系统产生稳定开关现象。注意到这些研究都局限于植物-传粉者或植物-食草动物两种群系统上,目前还没有工作来探究时滞对植物-传粉者-食草动物系统动力学的影响。为此,考虑到食草动物从摄食到实现其增长的时间滞后,本文提出并分析了一类具有时滞效应的植物-传粉者-食草动物模型。通过分析模型正平衡点的局部稳定性得到了产生 Hopf 分支的临界时滞,并利用中心流形定理和规范型理论得到

了决定 Hopf 分支方向和分支周期解稳定性的条件,最后借助数值模拟对分析结果进行了验证。

1 模型构建

考虑到动植物与花蜜变化速率之间的差异(与动植物的寿命相比,花蜜的存在短暂,因此,花蜜会迅速达到稳定的状态^[5]),Chen 等^[6]提出了如下无量纲形式的植物-传粉者-食草动物模型:

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = u_1 \left(r_1 - d_1 u_1 + \sigma_1 \frac{\beta_0 + u_2}{1 + u_2 + u_3} - \beta_{31} u_3 \right) \\ \frac{du_2}{dt} = u_2 \left(-r_2 + \frac{\sigma_2 u_1}{1 + u_2 + u_3} \right) \\ \frac{du_3}{dt} = u_3 \left(-r_3 + \sigma_{31} u_1 + \frac{\sigma_{32} u_1}{1 + u_2 + u_3} \right) \end{cases} \quad (1)$$

式中: u_1 , u_2 和 u_3 分别表示植物、传粉者和食草动物的生物量; r_1 为植物的生长率, r_2 和 r_3 分别为传粉者和食草动物的死亡率; d_1 表示植物的种内竞争; σ_1 和 σ_2 分别表示在传粉相互作用中植物和传粉者的转化率; σ_{31} 和 σ_{32} 分别表示食草动物在消耗植物和花蜜过程中的转化率; β_0 表示非生物因素的平均消耗率; β_{31} 表示食草动物对植物的平均消耗率。

考虑到食草动物从摄食植物,到经过消化吸收转化为本身的生物量所存在的时间延迟,在模型 (1) 的基础上,建立了如下时滞微分方程模型:

$$\begin{cases} \frac{du_1(t)}{dt} = u_1(t) \left(r_1 - d_1 u_1(t) + \sigma_1 \frac{\beta_0 + u_2(t)}{1 + u_2(t) + u_3(t)} - \beta_{31} u_3(t) \right) \\ \frac{du_2(t)}{dt} = u_2(t) \left(-r_2 + \frac{\sigma_2 u_1(t)}{1 + u_2(t) + u_3(t)} \right) \\ \frac{du_3(t)}{dt} = u_3(t) \left(-r_3 + \sigma_{31} u_1(t - \tau) + \frac{\sigma_{32} u_1(t)}{1 + u_2(t) + u_3(t)} \right) \end{cases} \quad (2)$$

式中, τ 为食草动物消化所摄食植物所需的时间。

2 模型的动力学分析

基于文献 [6] 的分析结果可知,模型 (2) 存在唯一的正平衡点 $E^*(u_1^*, u_2^*, u_3^*)$, 这里

$$u_1^* = \frac{\sigma_2 r_3 - \sigma_{32} r_2}{\sigma_{31} \sigma_2}$$

$$\begin{aligned} u_2^* &= \left(\frac{\sigma_2}{r_2} u_1^* - 1 - \frac{\sigma_2}{\beta_{31}} \left(\frac{r_2 \sigma_1 \beta_0}{\sigma_2 u_1^*} + r_1 - d_1 u_1^* \right) \right) \cdot \\ &\quad \left(1 + \frac{r_2 \sigma_1}{\beta_{31} \sigma_2 u_1^*} \right)^{-1} \\ u_3^* &= \frac{\sigma_2}{r_2} u_1^* - 1 - u_2^* \end{aligned}$$

接下来,探究时滞对正平衡点 E^* 稳定性的影响,以及由时滞所诱导的 Hopf 分支及其分支方向和分支周期解稳定性。

模型 (2) 在 E^* 处的线性化系统为

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial u_1}{\partial t} \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} \\ \frac{\partial u_3}{\partial t} \end{pmatrix} = L \begin{pmatrix} u_1(t) \\ u_2(t) \\ u_3(t) \end{pmatrix} + M \begin{pmatrix} u_1(t - \tau) \\ u_2(t - \tau) \\ u_3(t - \tau) \end{pmatrix} \quad (3)$$

$$\text{式中: } L = \begin{pmatrix} L_{11} & L_{12} & L_{13} \\ L_{21} & L_{22} & L_{23} \\ L_{31} & L_{32} & L_{33} \end{pmatrix}; \quad M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ \sigma_{31} u_3^* & 0 & 0 \end{pmatrix};$$

$$L_{11} = r_1 - 2d_1 u_1^* + \frac{\sigma_1 (\beta_0 + u_2^*)}{1 + u_2^* + u_3^*} - \beta_{31} u_3^*;$$

$$L_{12} = u_1^* \left(\frac{\sigma_1}{1 + u_2^* + u_3^*} - \frac{\sigma_1 (\beta_0 + u_2^*)}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} \right);$$

$$L_{13} = u_1^* \left(-\frac{\sigma_1 (\beta_0 + u_2^*)}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} - \beta_{31} \right);$$

$$L_{21} = \frac{u_2^* \sigma_2}{1 + u_2^* + u_3^*}; \quad L_{23} = -\frac{u_2^* \sigma_2 u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2};$$

$$L_{22} = -r_2 + \frac{u_1^* \sigma_2}{1 + u_2^* + u_3^*} - \frac{u_2^* \sigma_2 u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2};$$

$$L_{31} = \frac{\sigma_{32} u_3^*}{1 + u_2^* + u_3^*}; \quad L_{32} = -\frac{u_3^* \sigma_{32} u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2};$$

$$L_{33} = -r_3 + \sigma_{31} u_1^* + \frac{\sigma_{32} u_1^*}{1 + u_2^* + u_3^*} - \frac{u_3^* \sigma_{32} u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2}.$$

计算可得,模型 (2) 的特征方程为

$$\lambda^3 + a\lambda^2 + b\lambda + (p\lambda + q)e^{-\lambda\tau} = 0 \quad (4)$$

式中: $a = -L_{11} - L_{22} - L_{33}$; $b = L_{22}L_{33} - L_{32}L_{23} + L_{11}(L_{22} + L_{33}) - L_{12}L_{21} - L_{13}L_{31}$; $p = -L_{13}\sigma_{31}u_3^*$; $q = (L_{13}L_{22} - L_{12}L_{23})\sigma_{31}u_3^*$ 。

当 $\tau = 0$ 时,模型 (2) 的特征方程可变为

$$\lambda^3 + a\lambda^2 + (b + p)\lambda + q = 0 \quad (5)$$

根据 Routh-Hurwitz 判据^[10]可知,当且仅当满足假设 H1 时,方程 (5) 的根均具有负实部,这时

平衡点 $E^*(u_1^*, u_2^*, u_3^*)$ 局部渐近稳定。

H1 $a > 0$, $q > 0$ 和 $a(b+p) > q$

当 $\tau \neq 0$ 时, 假设方程 (4) 存在一对纯虚根 $i\omega (\omega > 0)$, 其中, ω 必定满足

$$-i\omega^3 - a\omega^2 + bi\omega + (pi\omega + q)e^{-i\omega\tau} = 0 \quad (6)$$

通过对式 (6) 分离实虚部, 可得

$$\begin{cases} p\omega \sin \omega\tau + q \cos \omega\tau = a\omega^2 \\ p\omega \cos \omega\tau - q \sin \omega\tau = \omega^3 - b\omega \end{cases} \quad (7)$$

由此可知

$$\omega^6 + \omega^4(a^2 - 2b) + \omega^2(b^2 - p^2) - q^2 = 0 \quad (8)$$

令 $z = \omega^2$, 则式 (8) 可变为

$$z^3 + z^2(a^2 - 2b) + z(b^2 - p^2) - q^2 = 0 \quad (9)$$

记 $g(z) = z^3 + z^2(a^2 - 2b) + z(b^2 - p^2) - q^2$ 。显然, $g(0) = -q^2 < 0$, 且 $\lim_{z \rightarrow \infty} g(z) = \infty$, 因此, 必定存在 $z_0 \in (0, \infty)$, 使得 $g(z_0) = 0$ 。

假设方程 (9) 有 3 个正根, 分别记作 z_1, z_2, z_3 , 则有 $\omega_k = \sqrt{z_k}$, $k = 1, 2, 3$ 。记

$$\tau_k^{(j)} = \frac{1}{\omega_k} \arccos \left(\frac{p\omega_k^4 + qa\omega_k^2 - bp\omega_k^2}{q^2 + p^2\omega_k^2} \right) + \frac{1}{\omega_k} 2j\pi, \\ k = 1, 2, 3, \quad j = 0, 1, 2, \dots$$

则 $\pm i\omega_k$ 是方程 (4) 在 $\tau = \tau_k^{(j)}$ 时的一对纯虚根。定义 $\tau_0 = \tau_k^0 = \min_{k \in \{1, 2, 3\}} \tau_k^0$ 。记特征方程 (4) 的根为 $\lambda(\tau) = \alpha(\tau) + i\omega(\tau)$, 则有 $\alpha(\tau_k^{(j)}) = 0$ 和 $\omega(\tau_k^{(j)}) = \omega_k$ 。令

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = \tau(u_1 + u_1^*) \left(r_1 - d_1(u_1 + u_1^*) + \sigma_1 \frac{\beta_0 + u_2 + u_2^*}{1 + (u_2 + u_2^*) + (u_3 + u_3^*)} - \beta_{31}(u_3 + u_3^*) \right) \\ \frac{du_2}{dt} = \tau(u_2 + u_2^*) \left(-r_2 + \frac{\sigma_2(u_1 + u_1^*)}{1 + (u_2 + u_2^*) + (u_3 + u_3^*)} \right) \\ \frac{du_3}{dt} = \tau(u_3 + u_3^*) \left(-r_3 + \sigma_{31}(u_1(t-1) + u_1^*) + \frac{\sigma_{32}(u_1 + u_1^*)}{1 + (u_2 + u_2^*) + (u_3 + u_3^*)} \right) \end{cases} \quad (11)$$

定义 $C = C([-1, 0], R^3)$, $\mathbf{u}(t) = (u_1(t), u_2(t), u_3(t))^T$,

$\mathbf{u}_t(\theta) = \mathbf{u}(t + \theta) = (\phi_1(\theta), \phi_2(\theta), \phi_3(\theta))^T$, $\theta \in [-1, 0]$ 。方

程 (11) 可表示为

$$\dot{\mathbf{u}}(t) = \mathbf{L}_\mu(\mathbf{u}_t) + \mathbf{F}(\mu, \mu_t) \quad (12)$$

其中, $\mathbf{L}_\mu(\phi) = \mathbf{B}_1(\phi_1(0), \phi_2(0), \phi_3(0))^T + \mathbf{B}_2(\phi_1(-1), \phi_2(-1), \phi_3(-1))^T$;

$$F(\lambda) = \lambda^3 + a\lambda^2 + b\lambda, \quad G(\lambda) = p\lambda + q$$

则方程 (4) 和 (5) 可分别改写为

$$F(\lambda) + G(\lambda)e^{-\lambda\tau} = 0, \quad F(i\omega) \overline{F(i\omega)} - G(i\omega) \overline{G(i\omega)} = 0$$

因此, 由式 (7) 可得到

$$g(\omega^2) = F(i\omega) \overline{F(i\omega)} - G(i\omega) \overline{G(i\omega)} \quad (10)$$

基于文献 [11] 的引理 2.5, 容易验证下面的横截条件成立。

引理 1 假设 $\tau = \tau_k^{(j)}$ 且 $g'(z_k) \neq 0$ 成立, 则有

$$\left. \frac{d\operatorname{Re} \lambda(\tau)}{d\tau} \right|_{\tau=\tau_k^{(j)}} \neq 0$$

且 $\left. \frac{d\operatorname{Re} \lambda(\tau)}{d\tau} \right|_{\tau=\tau_k^{(j)}}$ 的符号与 $g'(z_k)$ 的符号相同。

综上分析, 可以得到系统 (2) 平衡点的稳定性和 Hopf 分支的主要结果。

定理 1 假设 H1 成立, 则:

a. 当 $\tau \in [0, \tau_0)$ 时, 正平衡点 $E^*(u_1^*, u_2^*, u_3^*)$ 局部渐近稳定;

b. 当 $\tau > \tau_0$ 时, 正平衡点 $E^*(u_1^*, u_2^*, u_3^*)$ 不稳定;

c. 若 $g'(z_k) \neq 0$, 当 $\tau = \tau_k^{(j)}$ ($k = 1, 2, 3; j = 0, 1, 2, \dots$) 时, 系统 (2) 在正平衡点 $E^*(u_1^*, u_2^*, u_3^*)$ 附近经历 Hopf 分支。

接下来, 讨论在正平衡点 E^* 处 Hopf 分支的方向和分支周期解的稳定性。令 $\tau = \tau_0 + \mu$, $\mu \in \mathbb{R}$, $\tilde{u}_1(t) = u_1(\tau t) - u_1^*$, $\tilde{u}_2(t) = u_2(\tau t) - u_2^*$, $\tilde{u}_3(t) = u_3(\tau t) - u_3^*$ 。为书写方便, 将波浪符号去掉, 则系统 (2) 可以重写为

$$\mathbf{B}_1 = (\tau_0 + \mu) \begin{pmatrix} L_{11} & L_{12} & L_{13} \\ L_{21} & L_{22} & L_{23} \\ L_{31} & L_{32} & L_{33} \end{pmatrix};$$

$$\mathbf{B}_2 = (\tau_0 + \mu) \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ \sigma_{31}u_3^* & 0 & 0 \end{pmatrix};$$

$$\begin{aligned} F(\mu, \phi) &= (\tau_0 + \mu)(F_1(\mu, \phi), F_2(\mu, \phi), F_3(\mu, \phi))^T; \\ F_1(\mu, \phi) &= (\phi_1(0) + u_1^*) \left(r_1 - d_1(\phi_1(0) + u_1^*) + \right. \\ &\quad \left. \sigma_1 \frac{\beta_0 + \phi_2(0) + u_2^*}{1 + (\phi_2(0) + u_2^*) + (\phi_3(0) + u_3^*)} - \beta_{31}(\phi_3(0) + u_3^*) \right) - \\ &\quad \left(r_1 - 2d_1u_1^* + \frac{\sigma_1(\beta_0 + u_2^*)}{1 + u_2^* + u_3^*} - \beta_{31}u_3^* \right) \phi_1(0) - \\ &\quad u_1^* \left(\frac{\sigma_1}{1 + u_2^* + u_3^*} - \frac{\sigma_1(\beta_0 + u_2^*)}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} \right) \phi_2(0) - \\ &\quad u_1^* \left(-\frac{\sigma_1(\beta_0 + u_2^*)}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} - \beta_{31} \right) \phi_3(0); \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} F_2(\mu, \phi) &= (\phi_2(0) + u_2^*) \left(-r_2 + \frac{\sigma_2(\phi_1(0) + u_1^*)}{1 + (\phi_2(0) + u_2^*) + (\phi_3(0) + u_3^*)} \right) - \\ &\quad \frac{u_2^*\sigma_2}{1 + u_2^* + u_3^*} \phi_1(0) + \left(r_2 - \frac{u_1^*\sigma_2}{1 + u_2^* + u_3^*} + \frac{u_2^*\sigma_2u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} \right) \cdot \\ &\quad \phi_2(0) + \frac{u_2^*\sigma_2u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} \phi_3(0); \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} F_3(\mu, \phi) &= (\phi_3(0) + u_3^*) \left(-r_3 + \sigma_{31}(\phi_1(-1) + u_1^*) + \right. \\ &\quad \left. \frac{\sigma_{32}(\phi_1(0) + u_1^*)}{1 + (\phi_2(0) + u_2^*) + (\phi_3(0) + u_3^*)} \right) - \\ &\quad \frac{\sigma_{32}u_3^*}{1 + u_2^* + u_3^*} \phi_1(0) + \frac{u_3^*\sigma_{32}u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} \phi_2(0) - \\ &\quad \sigma_{31}u_3^*\phi_1(-1) + \left(r_3 - \sigma_{31}u_1^* - \frac{\sigma_{32}u_1^*}{1 + u_2^* + u_3^*} + \right. \\ &\quad \left. \frac{u_3^*\sigma_{32}u_1^*}{(1 + u_2^* + u_3^*)^2} \right) \phi_3(0). \end{aligned}$$

利用中心流形定理和规范型理论^[12] 可得

$$\begin{cases} c_1(0) = \frac{i}{2\omega_0\tau_0} \left(g_{11}g_{20} - 2|g_{11}|^2 - \frac{|g_{02}|^2}{3} \right) + \frac{g_{21}}{2} \\ \mu_2 = -\frac{\text{Re}(c_1(0))}{\text{Re}(\lambda'(\tau_0))} \\ \beta_2 = 2\text{Re}(c_1(0)) \\ T_2 = -\frac{\text{Im}(c_1(0)) + \mu_2\text{Im}(\lambda'(\tau_0))}{\omega_0\tau_0} \end{cases} \quad (13)$$

其中,

$$g_{11} = \frac{1}{4} \left[\frac{\partial^2 F_1}{\partial u_1^2} + \frac{\partial^2 F_1}{\partial u_2^2} + i \left(\frac{\partial^2 F_2}{\partial u_1^2} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial u_2^2} \right) \right],$$

$$\begin{aligned} g_{02} = g_{20} &= \frac{1}{4} \left[\frac{\partial^2 F_1}{\partial u_1^2} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial u_2^2} - 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial u_1 \partial u_2} + \right. \\ &\quad \left. i \left(\frac{\partial^2 F_2}{\partial u_1^2} - \frac{\partial^2 F_2}{\partial u_2^2} + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial u_1 \partial u_2} \right) \right], \\ g_{21} &= \frac{1}{8} \left[\frac{\partial^3 F_1}{\partial u_1^3} + \frac{\partial^3 F_1}{\partial u_1 \partial u_2^2} + \frac{\partial^3 F_2}{\partial u_1^2 \partial u_2} + \frac{\partial^3 F_2}{\partial u_2^3} + \right. \\ &\quad \left. i \left(\frac{\partial^3 F_2}{\partial u_1^3} + \frac{\partial^3 F_2}{\partial u_1 \partial u_2^2} - \frac{\partial^3 F_1}{\partial u_1^2 \partial u_2} - \frac{\partial^3 F_1}{\partial u_2^3} \right) \right] + \\ &\quad 2G_{110}W_{11} + G_{101}W_{20}, \\ G_{110} &= \frac{1}{2} \left[\frac{\partial^2 F_1}{\partial u_1 \partial u_3} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial u_2 \partial u_3} + i \left(\frac{\partial^2 F_2}{\partial u_1 \partial u_3} - \frac{\partial^2 F_1}{\partial u_2 \partial u_3} \right) \right], \\ G_{101} &= \frac{1}{2} \left[\frac{\partial^2 F_1}{\partial u_1 \partial u_3} - \frac{\partial^2 F_2}{\partial u_2 \partial u_3} + i \left(\frac{\partial^2 F_1}{\partial u_2 \partial u_3} + \frac{\partial^2 F_2}{\partial u_1 \partial u_3} \right) \right], \\ w_{11} &= -\frac{1}{4L_{33}} \left(\frac{\partial^2 F_3}{\partial u_1^2} + \frac{\partial^2 F_3}{\partial u_2^2} \right), \\ w_{20} &= -\frac{1}{4(L_{33} - 2i\omega_0)} \left(\frac{\partial^2 F_3}{\partial u_1^2} - \frac{\partial^2 F_3}{\partial u_2^2} - 2i \frac{\partial^2 F_3}{\partial u_1 \partial u_2} \right). \end{aligned}$$

结合 Hassard 等^[13] 的研究结论, 可得到定理 2.

定理 2 假设 H1 成立, 则:

- a. Hopf 分支的方向与 μ_2 有关. 当 $\mu_2 > 0$ 时, 系统产生超临界 Hopf 分支; 当 $\mu_2 < 0$ 时, 系统产生亚临界 Hopf 分支.
- b. Hopf 分支周期解的稳定性与 β_2 有关. 当 $\beta_2 < 0$ 时, 分支周期解是稳定的; 而当 $\beta_2 > 0$ 时, 分支周期解不稳定.
- c. Hopf 分支周期解的周期与 T_2 有关. 当 $T_2 > 0$ 时, 分支周期是增加的; 当 $T_2 < 0$ 时, 分支周期是减少的.

3 数值模拟

利用 Matlab 软件进行数值模拟来验证以上理论分析结果. 选取参数值 $r_1 = 0.04$, $d_1 = 0.01$, $\sigma_1 = 0.5$, $\beta_0 = 1/3$, $\beta_{31} = 0.009$, $r_2 = 0.3$, $\sigma_2 = 80/3$, $r_3 = 0.3$, $\sigma_{31} = 0.02$, $\sigma_{32} = 2/3$, 此时系统 (2) 的正平衡点为 $E^* = (14.625\ 0, 125\ 7.070\ 4, 41.929\ 6)$, 并且计算得到 $\omega_0 = 0.322\ 8, \tau_0 = 1.283\ 6$. 图 1 给出了 $\tau = 1.20 < \tau_0$ 时的仿真结果, 可以看出, 此时正平衡点是局部渐近稳定的. 图 2 给出了 $\tau = 1.30 > \tau_0$ 时的仿真结果, 结果表明, 此时正平衡点 E^* 失去稳定性, 系统在 E^* 经历一次 Hopf 分支. 由定理 2 可得, $\mu_2 = 0.002\ 6 > 0$, $T_2 = 0.001\ 9 > 0$, $\beta_2 = -0.000\ 2 < 0$.

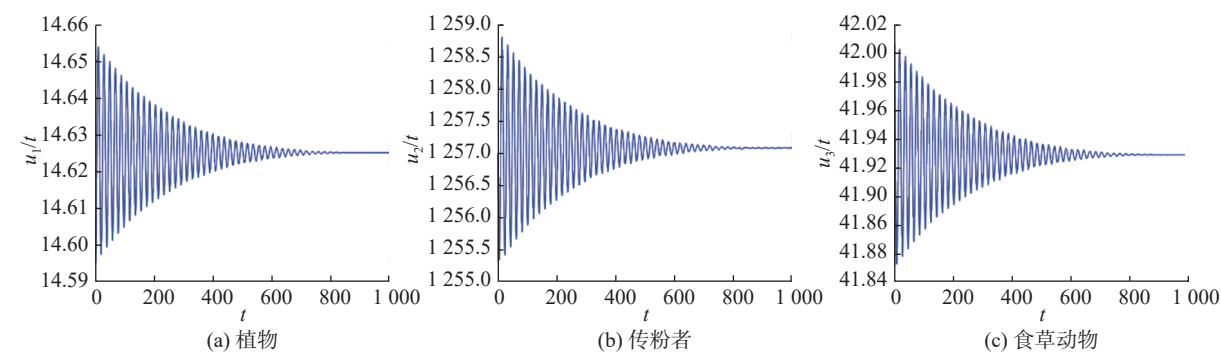


图 1 模型 (2) 的时间序列图 ($\tau = 1.20 < \tau_0$)

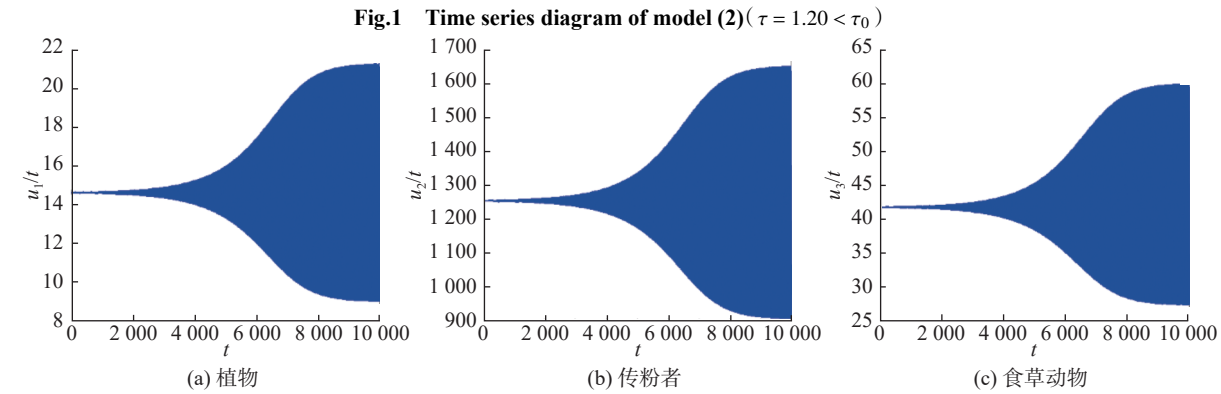


图 2 模型 (2) 的时间序列图 ($\tau = 1.30 > \tau_0$)

Fig.2 Time series diagram of model (2) ($\tau = 1.30 > \tau_0$)

因此, Hopf 分支的方向是向前的, 分支周期解是渐近稳定的, 且其周期随着 τ 的增加而增加。

4 结束语

本文研究了一类具有时滞的植物-传粉者-食草动物模型的动力学行为。首先, 考虑了模型 (2) 的线性化方程的特征根分布, 确定了系统正平衡点的稳定性和产生 Hopf 分支的最小时滞 τ_0 。其次, 得到了决定 Hopf 分支方向和分支周期解稳定性的条件, 并得到了具体的解析表达式。时滞是影响系统稳定性的一个重要原因, 时滞的增加往往会破坏系统的稳定性^[14]。研究表明: 当 $a > 0$ 和 $a(b + p) > q$ 成立时, 如果时滞 $\tau < \tau_0$ 时, 系统的正平衡点 E^* 是局部渐近稳定的; 反之当 $\tau > \tau_0$ 时, E^* 失去稳定性, 3 个物种以周期震荡的形式共存; 当 $\tau = \tau_0$ 时, 系统在 E^* 附近会产生 Hopf 分支^[15]。这意味着如果食草动物从摄食到完成自身转化所需的时间过长, 将不利于系统的稳定共存。数值仿真结果较好地验证了理论结果。

参考文献:

[1] UNDERWOOD N, HAMBÄCK P A, INOUE B D.

Pollinators, herbivores, and plant neighborhood effects[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2020, 95(1): 37–57.
[2] JANG S R J. Dynamics of herbivore-plant-pollinator models[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2002, 44(2): 129–149.
[3] GEORGELIN E, LOEUILLE N. Dynamics of coupled mutualistic and antagonistic interactions, and their implications for ecosystem management[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2014, 346: 67–74.
[4] CASTELLANOS V, SÁNCHEZ-GARDUÑO F. The existence of a limit cycle in a pollinator–plant–herbivore mathematical model[J]. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2019, 48: 212–231.
[5] REVILLA T A. Numerical responses in resource-based mutualisms: a time scale approach[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2015, 378: 39–46.
[6] CHEN M S, WU H, WANG Y S. Persistence and oscillations of plant–pollinator–herbivore systems[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2020, 82(5): 57.
[7] 马知恩, 周义仓, 王稳地, 等. 传染病动力学的数学建模与研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
[8] HUANG J R, LIU Z H, RUAN S G. Bifurcation and temporal periodic patterns in a plant-pollinator model with diffusion and time delay effects[J]. *Journal of Biological Dynamics*, 2017, 11(S1): 138–159.
[9] 沈莉莉. 一类具有时滞和毒素功能性反应的捕食系统的性态分析 [D]. 武汉: 武汉理工大学, 2010.

[10] DEJESUS E X, KAUFMAN C. Routh-Hurwitz criterion in the examination of eigenvalues of a system of nonlinear ordinary differential equations[J]. *Physical Review A*, 1987, 35(12): 5288–5290.

[11] HU H J, HUANG L H. Stability and Hopf bifurcation analysis on a ring of four neurons with delays[J]. *Applied Mathematics and Computation*, 2009, 213(2): 587–599.

[12] WU J H. Theory and applications of partial functional differential equations[M]. New York: Springer, 1996.

[13] HASSARD B D, KAZARINOFF N D, WAN Y H. Theory and applications of Hopf bifurcation[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.

[14] KUANG Y. Delay differential equations: with applications in population dynamics[M]. Cambridge: Academic Press, 1993.

[15] 田晓红, 徐瑞, 王丽丽. 一类具时滞和收获的捕食模型的稳定性与 Hopf 分支 [J]. *工程数学学报*, 2010, 27(4): 684–692.

(编辑: 丁红艺)

(上接第 201 页)

[15] SHI H C, FENG H L, YANG X, et al. Study of "coordinative effect" within bi-blended amine MEA+AMP and MEA+BEA at 0.1+2–0.5+2 mol/L with absorption-desorption parameter analyses[J]. *Asia-Pacific Journal of Chemical Engineering*, 2021, 16(4): e2645.

[16] SHI H C, ZHENG L N, HUANG M, et al. CO₂ desorption tests of blended monoethanolamine-diethanolamine solutions to discover novel energy efficient solvents[J]. *Asia-Pacific Journal of Chemical Engineering*, 2018, 13(3): e2186.

[17] NARKU-TETTEH J, AFARI D B, COKER J, et al. Evaluation of the roles of absorber and desorber catalysts in the heat duty and heat of CO₂ desorption from butylethanolamine–2-amino-2-methyl-1-propanol and monoethanolamine–methyldiethanolamine solvent blends in a bench-scale CO₂ Capture Pilot Plant[J]. *Energy & Fuels*, 2018, 32(9): 9711–9726.

[18] LIU G, KOU L Q, LI C, et al. Absorption performance for CO₂ capture process using MDEA-AMP aqueous solution[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2017, 59: 012011.

[19] SHI H C, YANG X, FENG H L, et al. Evaluating energy-efficient solutions of CO₂ capture within tri-solvent MEA+BEA+AMP within 0.1+2+2–0.5+2+2 mol/L combining heterogeneous acid-base catalysts[J]. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 2021, 60(19): 7352–7366.

[20] SHI H C, FU J X, WU Q M, et al. Studies of the coordination effect of DEA-MEA blended amines (within 1 + 4 to 2 + 3 M) under heterogeneous catalysis by means of absorption and desorption parameters[J]. *Separation and Purification Technology*, 2020, 236: 116179.

[21] LIU H L, LI M X, LUO X, et al. Investigation mechanism of DEA as an activator on aqueous MEA solution for postcombustion CO₂ capture[J]. *Aiche Journal*, 2018, 64(7): 2515–2525.

[22] NARKU-TETTEH J, MUCHAN P, SAIWAN C, et al. Selection of components for formulation of amine blends for post combustion CO₂ capture based on the side chain structure of primary, secondary and tertiary amines[J]. *Chemical Engineering Science*, 2017, 170: 542–560.

(编辑: 董 伟)