

斑块环境下具 Allee 效应的捕食者 – 食饵模型

李 萌, 常笑源

(哈尔滨理工大学 理学院, 哈尔滨 150080)

摘 要: 为了研究斑块环境下捕食者带有 Allee 效应的捕食者与食饵相互作用的种群扩散模型的动力学性质, 分析了两个斑块环境下扩散对种群的影响, 并给出了模型解的正性, 最终有界性, 以及平衡点的存在性和局部稳定性。最终得出当扩散系数很大时, 平衡点都是不稳定的; 当扩散系数很小时, 存在两个平衡点是局部渐近稳定的, 这个现象是由模型中的 Allee 效应产生的。最后进行数值模拟, 验证所得结果。

关键词: Allee 效应; 捕食者 – 食饵模型; 扩散; 斑块环境; 最终有界性

DOI: 10.15938/j.jhust.2023.06.018

中图分类号: O175.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1007-2683(2023)06-0153-08

A Predator-prey Model with Allee Effect in Patch Environment

LI Meng, CHANG Xiaoyuan

(School of Science, Harbin University of Science and Technology, Harbin 150080, China)

Abstract: In order to study the dynamics of the predator-prey model with Allee effect in two patch environments, the effects of diffusion on the population in two patch environments are analyzed. The positivity and the ultimate boundedness of the solutions are obtained, also the existence and the stability of the equilibrium points are proved. It is concluded that when the diffusion coefficient is large enough, the equilibrium points are unstable. However, when the diffusion coefficient is small enough, there are two equilibrium points which are both locally asymptotically stable, which phenomenon is caused by the Allee effect in this model. Finally, the numerical simulations are carried out to verify the obtained results.

Keywords: Allee effect; predator-prey model; diffusion; the patch environment; the ultimate boundedness

0 引 言

在同种环境下经典的捕食者 – 食饵模型已经被许多学者研究过并得到丰富的结果。然而在现实中, 由于环境千差万别, 从而产生一类与迁移有关的离散路径, 文[1-2]对此问题进行了大量的研究。Mehich^[3]等考虑了在两个渔区之间自由移动的两类鱼群与两个不同捕捞渔船之间的关系, 给出了稳定

性分析及最佳捕获策略。Hastings^[4], Holt 和 Barfield^[5], Donahue^[6], Padrn 和 Trevisan^[7]等综合性地研究了多斑块环境中带有扩散的种群模型的动力学行为。Rohani, Ruxton^[8]和 Hanski^[9]等研究了集合种群动力学模型。通常, 假设斑块之间的扩散率是固定的, 代表了物种与物种之间的进化稳定模式并且影响物种存在的持久性。斑块环境中种群模型的定性分析和扩散对其的影响的讨论有助于给出种群多样性的数学解释, 对生态环境的可持续发展提供

收稿日期: 2022-08-22

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(11901140), 黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养项目(UNPYSCT-2018206)。

作者简介: 李 萌(1999—), 女, 硕士研究生。

通信作者: 常笑源(1982—), 女, 副教授, 博士研究生导师, E-mail: changxiaoyuan@hrbust.edu.cn。

理论依据。

在种群生态学中, Allee 效应普遍存在, 在捕食者-食饵系统中发挥重要作用并且对种群的生存和发展至关重要, 文[10-13]研究了具 Allee 效应的捕食者-食饵模型的动力学行为。1930 年, Warder Allee^[14]最先引入 Allee 效应并在脊椎动物^[15], 无脊椎动物^[16]和植物^[17]中观察到 Allee 效应现象。许多生物因素都可以导致 Allee 效应的产生, 如难以寻找配偶^[18], 近亲繁殖^[19], 教育行为等。在数学上, Allee 效应分为强 Allee 效应和弱 Allee 效应。强 Allee 效应是指存在一个临界种群密度(称为 Allee 阈值), 当种群密度低于这个值时, 种群平均增长率达到负值。弱 Allee 效应是指种群密度低时人均增长率降低, 但永远不会变成负数。2018 年, D. Pal 和 G. P. Samanta^[20]首先研究了两个斑块环境下捕食者与食饵的相互作用, 考虑了一个斑块中食饵种群加入 Allee 效应, 在存在和不存在扩散速度的情况下研究系统非平凡平衡解的存在性及稳定性。

在此基础上, 考虑两斑块环境中一种捕食者带有 Allee 效应的捕食者-食饵种群扩散模型。本文主要研究模型解的正性, 最终有界性以及有无扩散时, 相应模型的动力学性质, 包括平衡点的存在性、局部稳定性等, 着重分析在两斑块环境中扩散率对种群的影响。

1 模型构建

D. Pal 和 G. P. Samanta^[20]研究了如下的两个斑块环境下捕食者与食饵的相互作用, 其模型如下:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1}\right) \left(\frac{x_1}{k_1} - 1\right) - \lambda_1 x_1 y_1 + \delta(d_{21} x_2 - d_{12} x_1) \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{k_2}\right) - \lambda_2 x_2 y_2 + \delta(d_{12} x_1 - d_{21} x_2) \\ \frac{dy_1}{dt} &= e_1 x_1 y_1 - m_1 y_1 \\ \frac{dy_2}{dt} &= e_2 x_2 y_2 - m_2 y_2 \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

本文在 D. Pal 和 G. P. Samanta 构建的模型的基础上构建一个新的数学模型, 忽略食饵 x_1 的 Allee 效应而假设其为 logistic 增长, 并且在捕食者

y_1 中加入 Allee 效应项 $y_1/(y_1 + b)$, 食饵之间可以自由移动, 但捕食者之间不能自由移动(见图 1)。因此, 用以下微分方程描述捕食者-食饵种群扩散动力学行为:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{k_1}\right) - \lambda_1 x_1 y_1 + \delta(d_{21} x_2 - d_{12} x_1) \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{k_2}\right) - \lambda_2 x_2 y_2 + \delta(d_{12} x_1 - d_{21} x_2) \\ \frac{dy_1}{dt} &= e_1 x_1 y_1 + y_1 \frac{y_1}{y_1 + b} - m_1 y_1 \\ \frac{dy_2}{dt} &= e_2 x_2 y_2 - m_2 y_2 \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

其中: $x_i = x_i(t)$ ($i = 1, 2$) 代表在斑块 i 中食饵的种群密度, $y_i = y_i(t)$ ($i = 1, 2$) 代表在斑块 i 中捕食者的种群密度, r_i 代表食饵的最大增长速率, k_i 代表食饵的最大承载能力, λ_i 代表捕食者的捕食速率, δ 表示扩散速率, d_{ij} ($i = 1, 2, j = 1, 2$) 代表食饵从 i 路径向 j 路径的扩散速率, e_i 代表生物转化率, m_i 代表捕食者 y_i ($i = 1, 2$) 的死亡率, $y_1/(y_1 + b)$ 是 Allee 效应项, $b > 0$ 是 Allee 效应常数。为了方便讨论, 给出如下对称性假设, 令 $r_1 = r_2 = 1, k_1 = k_2 = 1$ 并作无量纲变换 $\tilde{y}_1 = \lambda_1 y_1, \tilde{y}_2 = \lambda_2 y_2, \tilde{e}_1 = e_1 k_1, \tilde{e}_2 = e_2 k_2, \tilde{b} = \lambda_1 b, d = \delta d_{21}, 1 = \delta d_{12}$, 去掉符号“ $\sim$ ”, 于是模型(2)可写为

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(1 - x_1) - x_1 y_1 + dx_2 - x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(1 - x_2) - x_2 y_2 + x_1 - dx_2 \\ \frac{dy_1}{dt} &= e_1 x_1 y_1 + y_1 \frac{y_1}{y_1 + b} - m_1 y_1 \\ \frac{dy_2}{dt} &= e_2 x_2 y_2 - m_2 y_2 \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

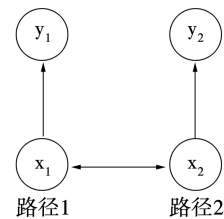


图1 两斑块环境下的捕食者与食饵相互作用的流程

Fig. 1 Flow diagram of the prey-predator interaction in two-patch environment

在没有扩散的情况下,模型可简化为

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(1-x_1) - x_1y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(1-x_2) - x_2y_2 \\ \frac{dy_1}{dt} &= e_1x_1y_1 + y_1\frac{y_1}{y_1+b} - m_1y_1 \\ \frac{dy_2}{dt} &= e_2x_2y_2 - m_2y_2 \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

代表了两个独立的模块下的捕食者-食饵模型,食饵之间没有相互运动。

2 基本性质

本节给出模型(3)的一些基本性质,包括解的正性及最终有界性等。依据系统的生物学意义,假设初值满足 $x_i(0) \geq 0, y_i(0) \geq 0 (i=1,2)$ 。

引理 1 模型(3)的任意解 $(x_1(t), x_2(t), y_1(t), y_2(t))$ 都是正解。

定理 1 假设 $m_1 > 1 + e_1, m_2 > e_2$, 则模型(3)的解 $(x_1(t), x_2(t), y_1(t), y_2(t))$ 是最终有界的,即 $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 1 (i=1,2), \limsup_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = b(m_1 - e_1), \limsup_{t \rightarrow \infty} e_2x_2(t) + y_2(t) = \frac{2e_2}{m_2}$ 。

证明: 设系统(3)存在一个正不变集 $R_4^+ = \{(x_1, x_2, x_3, x_4) | x_i > 0, y_i > 0, i=1,2\}$ 。并且定义 $V(t) = \max\{x_1, dx_2\}$ 。如果 $V(t) = x_1$, 则其解的右导数

$$D^+V(t) = \dot{x}_1 \leq x_1(1-x_1) \leq V(t)(1-V(t))$$

于是有 $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_1(t) \leq 1$ 。如果 $V(t) = dx_2$, 则其解的右导数

$$D^+V(t) = d\dot{x}_2 \leq dx_2(1-x_2) \leq \frac{V(t)}{d}(d-V(t))$$

于是有 $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_2(t) \leq 1$ 。从而得到对任意的 $0 < \varepsilon <$

$\min\{\frac{m_1 - e_1 - 1}{e_1}, \frac{m_2 - e_2}{e_2}\}$, 存在 $T_1 > 0$, 当 $t \geq T_1$ 时, 有 $x_i(t) < 1 + \varepsilon (i=1,2)$ 。

由 $\dot{y}_1 = y_1(e_1x_1 + \frac{y_1}{y_1+b} - m_1) \leq y_1(e_1 - m_1 + \varepsilon e_1 + \frac{y_1}{b})$ 知,

$$y_1(t) \leq \frac{b(m_1 - e_1 - \varepsilon e_1)y_1(0)}{y_1(0)(1 - e^{(m_1 - e_1 - \varepsilon e_1)t}) + b(m_1 - e_1 - \varepsilon e_1)e^{(m_1 - e_1 - \varepsilon e_1)t}}$$

并且当 $t \rightarrow \infty$ 时有 $y_1(t) \rightarrow b(m_1 - e_1 - \varepsilon e_1)$, 于是有

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} y_1(t) \leq b(m_1 - e_1)。$$

直接计算有,

$$\frac{d(e_2x_2 + y_2)}{dt} \leq -m_2(e_2x_2 + y_2) + e_2(x_1 + x_2) \leq$$

$$-m_2(e_2x_2 + y_2) + 2e_2(1 + \varepsilon)$$

于是得到

$$e_2x_2(t) + y_2(t) \leq (e_2x_2(0) + y_2(0) + \frac{2e_2(1 + \varepsilon)}{m_2})e^{-m_2t} +$$

$$\frac{2e_2(1 + \varepsilon)}{m_2}$$

即 $\limsup_{t \rightarrow \infty} e_2x_2(t) + y_2(t) \leq \frac{2e_2}{m_2}$, 证明完毕。

3 无扩散时模型(4)的动力学性质

本节考虑模型(4)的平衡点存在性及其稳定性。由于模型(4)是一个非完全耦合的捕食者-食饵单斑块模型,于是可以视为两个独立模型:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(1-x_1) + x_1y_1 \\ \frac{dy_1}{dt} &= e_1x_1y_1 + y_1\frac{y_1}{y_1+b} - m_1y_1 \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

和

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_2}{dt} &= x_2(1-x_2) - x_2y_2 \\ \frac{dy_2}{dt} &= e_2x_2y_2 - m_2y_2 \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

先分析模型(6)的动力学性质。显然,模型(6)存在两个边界平衡点 $E_0^{(2)} = (0,0), E_1^{(2)} = (1,0)$, 当 $e_2 - m_2 > 0$ 时模型(6)存在唯一一个正平衡点 $E_2^{(2)} = (\frac{m_2}{e_2}, 1 - \frac{m_2}{e_2})$ 。

下面分析各个平衡点的稳定性。假设 $(\hat{x}_2, \hat{y}_2)$ 是模型(6)的任意一个平衡点,则在 $(\hat{x}_2, \hat{y}_2)$ 处的线性化方程的特征方程为

$$\lambda^2 - Tr^{(2)}(\hat{x}_2, \hat{y}_2)\lambda + Det^{(2)}(\hat{x}_2, \hat{y}_2) = 0 \quad (7)$$

其中:

$$Tr^{(2)}(\hat{x}_2, \hat{y}_2) = 1 - 2\hat{x}_2 - \hat{y}_2 + e_2\hat{x}_2 - m_2$$

$$Det^{(2)}(\hat{x}_2, \hat{y}_2) = e_2\hat{x}_2(1 - 2\hat{x}_2) - m_2(1 - \hat{x}_2) + m_2\hat{y}_2$$

直接计算得,当 $(\hat{x}_2, \hat{y}_2) = E_0^{(2)}$ 时,方程(7)的特征值为 $\lambda_1 = 1 > 0, \lambda_2 = -m_2 < 0$; 当 $(\hat{x}_2, \hat{y}_2) = E_1^{(2)}$ 时,特征值为 $\lambda_1 = -1 < 0, \lambda_2 = e_2 - m_2$; 当 $(\hat{x}_2, \hat{y}_2) = E_2^{(2)}$

时, $Tr^{(2)}(E_2^{(2)}) = -\frac{m_2}{e_2}, Det^{(2)}(E_2^{(2)}) = \frac{m_2}{e_2}(e_2 - m_2)$ 。

于是有:

定理2 对于模型(6),如下结论成立:

1) $E_0^{(2)} = (0,0)$ 是不稳定的;

2) 当 $e_2 < m_2$ 时, $E_1^{(2)} = (1,0)$ 是局部渐近稳定的, 当 $e_2 > m_2$ 时, $E_1^{(2)} = (1,0)$ 是不稳定的;

3) 当 $e_2 > m_2$ 时, $E_2^{(2)} = (\frac{m_2}{e_2}, 1 - \frac{m_2}{e_2})$ 是局部渐近稳定;

下面考虑模型(5)的动力学性质。直接计算可得模型(5)有三个边界平衡点 $E_0^{(1)} = (0,0)$, $E_1^{(1)} = (1,0)$, $E_2^{(1)} = (0, \frac{bm_1}{1-m_1})$ ($m_1 < 1$)。假设 $(\tilde{x}_1, \tilde{y}_1)$ ($\tilde{x}_1 > 0, \tilde{y}_1 > 0$) 是模型(5)的正平衡点, 则 $\tilde{x}_1 = 1 - \tilde{y}_1$, $\tilde{y}_1$ 是一元二次方程

$$g(y) = e_1 y^2 + (e_1 b + m_1 - e_1 - 1)y - (e_1 - m_1)b$$

显然, 当 $e_1 - m_1 > 0$ 时, $g(y)$ 存在唯一正根并且

$$\tilde{y}_1 = \frac{-e_1 b - m_1 + e_1 + 1 + \sqrt{(e_1 b + m_1 - e_1 - 1)^2 + 4e_1(e_1 - m_1)b}}{2e_1} \quad (8)$$

由 $\tilde{x}_1 = 1 - \tilde{y}_1 > 0$ 得 $0 < \tilde{y}_1 < 1$, 从而解得 $m_1 > \frac{1}{1+b}$ 。综上有:

定理3 对于模型(5),如下结论成立:

1) 模型(5)总存在两个边界平衡点 $E_0^{(1)} = (0,0)$ 和 $E_1^{(1)} = (1,0)$;

2) 当 $m_1 < 1$ 时, $E_2^{(1)} = (0, \frac{bm_1}{1-m_1})$ 是模型(5)的一个边界平衡点;

3) 当 $\frac{1}{1+b} < m_1 < e_1$ 时, 模型(5)存在唯一一个正平衡点 $E_3^{(1)} = (\tilde{x}_1, \tilde{y}_1)$, 这里 $\tilde{x}_1 = 1 - \tilde{y}_1$, $\tilde{y}_1$ 的表达式见(8)。

记 $(\hat{x}_1, \hat{y}_1)$ 是模型(5)的某一个平衡点, 则在 $(\hat{x}_1, \hat{y}_1)$ 处的线性化方程的特征方程为:

$$\lambda^2 - Tr^{(1)}(\hat{x}_1, \hat{y}_1)\lambda + Det^{(1)}(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = 0$$

其中

$$Tr^{(1)}(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = 1 - 2\hat{x}_1 - \hat{y}_1 + e_1\hat{x}_1 - m_1 + \frac{\hat{y}_1(\hat{y}_1 + 2b)}{(\hat{y}_1 + b)^2}$$

$$Det^{(1)}(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = e_1\hat{x}_1(1 - 2\hat{x}_1) - (1 - 2\hat{x}_1 - \hat{y}_1) \left(\frac{\hat{y}_1(\hat{y}_1 + 2b)}{(\hat{y}_1 + b)^2} - m_1 \right)$$

直接计算得, 当 $(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = E_0^{(1)}$ 时, 特征值为 $\lambda_1 = 1 > 0, \lambda_2 = -m_1 < 0$; 当 $(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = E_1^{(1)}$ 时, 特征值为 $\lambda_1 = -1, \lambda_2 = e_1 - m_1$; 当 $(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = E_2^{(1)}$ 时, 特征值为 $\lambda_1 = m_1(1 - m_1), \lambda_2 = 1 - \frac{bm_1}{1-m_1}$; 当 $(\hat{x}_1, \hat{y}_1) = E_3^{(1)}$

时, $Det^{(1)}(E_3^{(1)}) > 0$, 并且当 $m_1 > e_1^2$ 时, $Tr^{(1)}(E_3^{(1)}) > 0$ 。于是有:

定理4 对于模型(5),如下结论成立:

1) $E_0^{(1)} = (0,0)$ 和 $E_2^{(1)} = (0, \frac{bm_1}{1-m_1})$ ($m_1 < 1$) 是不稳定的;

2) 当 $e_1 < m_1$ 时, $E_1^{(1)} = (1,0)$ 是局部渐近稳定的, 当 $e_1 > m_1$ 时, $E_1^{(1)} = (1,0)$ 是不稳定的;

3) 当 $\max\{e_1^2, \frac{1}{1+b}\} < m_1 < e_1$ 时, $E_3^{(1)} = (\tilde{x}_1, \tilde{y}_1)$ 是局部渐近稳定的。

4 有扩散时模型(3)的动力学性质

在本节中,考虑模型(3)的动力学性质。首先考虑边界平衡点的存在性。显然,模型(3)的平衡点满足:

$$\left. \begin{aligned} x_1(1-x_1) - x_1y_1 + dx_2 - x_1 &= 0 \\ x_2(1-x_2) - x_2y_2 + x_1 - dx_2 &= 0 \\ e_1x_1y_1 + y_1 \frac{y_1}{y_1+b} - m_1y_1 &= 0 \\ e_2x_2y_2 - m_2y_2 &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

直接计算有:

定理5 对于模型(3),有如下结论:

1) $E_0 = (0,0,0,0)$ 和 $E_1 = (x_1^{(1)}, x_2^{(1)}, 0,0)$ 总是模型(3)的边界平衡点, 这里 $x_2^{(1)}$ 是方程 $f(z) = z^3 + 2(d-1)z^2 + (d-1)^2z - d$ (10) 的唯一正根, 且 $x_1^{(1)} = x_2^{(1)}(d-1+x_2^{(1)})$;

2) 当 $m_1 < 1$ 时, 模型(3)存在一个边界平衡点 $E_2 = (0,0, \frac{bm_1}{1-m_1}, 0)$;

3) 当 $d < \frac{e_2}{m_2}$ 时, 模型(3)存在一个边界平衡点

$$E_3 = (\sqrt{\frac{dm_2}{e_2}}, \frac{m_2}{e_2}, \frac{bm_1}{1-m_1}, 0);$$

4) 当 $b < \frac{1-m_1}{e_1}, \frac{b}{b-1} < d < \frac{1-m_1}{bm_1} + 1$ 时, 模型

(3)存在一个边界平衡点 $E_4 = (x_1^{(4)}, x_2^{(4)}, y_1^{(4)}, 0)$, 这里 $x_2^{(4)} = \frac{x_1^{(4)}(x_1^{(4)} + y_1^{(4)})}{d}, y_1^{(4)} = \frac{b(m_1 - x_1^{(4)})}{1 - m_1 + e_1x_1^{(4)}}$,

$x_1^{(4)}$ 是方程

$$g(z) = e_1^2z^5 + q_1z^4 + q_2z^3 + q_3z^2 + q_4z + q_5 \quad (11)$$

的唯一正根, 且

$$q_1 = 3e_1(1 - m_1 - be_1),$$

$$\begin{aligned}
q_2 &= (1 - m_1 - be_1)^2 + 2be_1m_1 + de_1^2(d-1), \\
q_3 &= 2(1 - m_1 - be_1)(bm_1 + de_1(d-1)) + de_1^2(bd - b - d) > 0, \\
q_4 &= bm_1(bm_1 + e_1(d-1)) + d(d-1)(1 - m_1)(1 - m_1 - e_1) > 0, \\
q_5 &= -d(1 - m_1)(1 - m_1 + bm_1 - bdm_1) < 0. \quad (12)
\end{aligned}$$

5) 当 $m_1 < 1, d < \min\{1 - x_2, d_1\}$ 时, 模型(3)存在唯一一个正平衡点 $E_* = (x_1^*, x_2^*, y_1^*, y_2^*)$, 这里

$$x_2^* = \frac{m_2}{e_2}, y_1^* = \frac{b(m_1 - e_1x_1^*)}{1 - m_1 + e_1x_1^*}, y_2^* = 1 - d - x_2^* + \frac{x_1^*}{x_2^*},$$

$$d_1 = \frac{m_1^2 e_2}{m_2 e_1^2}, x_1^* \text{ 是方程}$$

$$h(z) = e_1^2 z^3 + (1 - m_1 - be_1)z^2 + (bm_1 - de_1x_2^*)z + dx_2^*(m_1 - 1) \quad (13)$$

的唯一正根。

下面讨论平衡点的稳定性并有如下结论:

定理 6 对于模型(3), 得到以下结论:

- 1) 平衡点 E_0, E_2 和 E_4 是不稳定的;
- 2) 当 $d < 1$ 时, E_1 是局部渐近稳定的;

3) 当 $d < \min\{d_1, \frac{e_2}{m_2}\}$ 时, E_3 是局部渐近稳定的;

4) 当 $m_1 e_1^3 + (e_1 - 1)(2 - e_1^2) > 0, x_1^* > \frac{m_1}{e_1 + e_1^*}$, $d < d_2$ 和 $p_1 p_2 p_3 > p_3^2 + p_1^2 p_4$ 时, E_* 是局部渐近稳定的, 这里 $d_2 = \frac{m_2(1 - x_2^*)}{m_2 + 1}$, p_1, p_2, p_3, p_4 的表达式见(16)。

证明: 在 E_0 点的特征值为 $\lambda_1 = 1 > 0, \lambda_2 = -d, \lambda_3 = -m_1, \lambda_4 = -m_2$ 。这说明 E_0 是不稳定的。在 E_2 点, 其中一个特征值 $\lambda = m_1(1 - m_1) > 0$, 这暗含 E_2 是不稳定的。在 E_1 点的其中两个特征值为 $\lambda_1 = -m_1, \lambda_2 = -m_2$, 其余两个特征值满足:

$$\lambda_3 + \lambda_4 = -2(x_2^{(1)})^2 - 2dx_2^{(1)} + 1 - d$$

$$\lambda_3 \lambda_4 = 2(1 - d)x_2^{(1)}(x_2^{(1)} - 1 + d) + 3d$$

于是, 当 $d < 1$ 时, $\lambda_3 + \lambda_4 < 0, \lambda_3 \lambda_4 > 0$, 即 E_1 是局部渐近稳定的。

在 E_3 点, 一个特征值为 $\lambda = e_1 x_1^{(3)} - m_1$, 并且当

$$d < d_1 = \frac{m_1^2 e_2}{m_2 e_1^2} \text{ 时有 } \lambda < 0, \text{ 其余三个特征值满足方程}$$

$$\lambda^3 + (2x_1^{(3)} + x_2^{(3)} + \frac{x_1^{(3)}}{x_2^{(3)}})\lambda^2 + (m_2 y_2^{(3)} + 2x_1^{(3)} x_2^{(3)} + d)\lambda + 2m_2 x_1^{(3)} y_2^{(3)} = 0$$

这说明其余 3 个特征值的实部都是小于零的, 即结

论(3)成立。

在 E_4 点, 一个特征值为 $\lambda = e_2 x_2^{(4)} - m_2$, 并且当

$$d > d_1 = \frac{m_1^2 e_2}{m_2 e_1^2} \text{ 时有 } \lambda < 0, \text{ 其余 3 个特征值满足方程}$$

$$\lambda^3 + \omega_1 \lambda^2 + \omega_2 \lambda + \omega_3 = 0 \quad (14)$$

其中,

$$\omega_1 = \frac{y_1^{(4)}}{(y_1^{(4)} + b)^2}((y_1^{(4)})^2 + 2by_1^{(4)} + b^2 - b) + 2x_1^{(4)} + x_2^{(4)} + \frac{x_1^{(4)}}{x_2^{(4)}},$$

$$\omega_2 = x_1^{(4)} x_2^{(4)} + \frac{(x_1^{(4)})^2}{x_2^{(4)}} + \frac{d(x_2^{(4)})^2}{x_1^{(4)}} + e_1 x_1^{(4)} y_1^{(4)} -$$

$$\frac{by_1^{(4)}}{(y_1^{(4)} + b)^2}(x_1^{(4)} + x_2^{(4)} + \frac{x_1^{(4)}}{x_2^{(4)}} + \frac{dx_2^{(4)}}{x_1^{(4)}}),$$

$$\omega_3 = \frac{x_1^{(4)}(\sqrt{be_1}(y_1^{(4)} + b) + b)((x_2^{(4)})^2 + x_1^{(4)})(\sqrt{be_1} - 1 + m_1 + e_1 x_1^{(4)})}{x_2^{(4)}(1 - m_1 + e_1 x_1^{(4)})} -$$

$$\frac{bd(x_2^{(4)})^2 y_1^{(4)}}{x_1^{(4)}(y_1^{(4)} + b)^2}.$$

因为 $\omega_3 < 0$, 于是, 方程(14)至少有一个根具有正实部, 这暗含 E_4 是不稳定的。

在 E_* 点, 特征方程为

$$\lambda^4 + p_1 \lambda^3 + p_2 \lambda^2 + p_3 \lambda + p_4 = 0 \quad (15)$$

其中

$$p_1 = -a_{11} - a_{22} - a_{33},$$

$$p_2 = a_{11}(a_{22} + a_{33}) + a_{22}a_{33} - d + e_1 x_1^* y_1^* + e_2 x_2^* y_2^*,$$

$$p_3 = (d - a_{11}a_{22})a_{33} - a_{22}e_1 x_1^* y_1^* - e_2 x_2^* y_2^*(a_{11} + a_{33}),$$

$$p_4 = (a_{11}a_{33} + e_1 x_1^* y_1^*)e_2 x_2^* y_2^* \quad (16)$$

以及

$$a_{11} = -2x_1^* - y_1^*, a_{22} = 1 - d - 2x_2^* - y_2^*,$$

$$a_{33} = \frac{by_1^*}{(y_1^* + b)^2}.$$

根据 Routh-Hurwitz 稳定性判据易知, 当 $p_i > 0 (i = 1, 2, 3, 4)$, $p_1 p_2 > p_3$ 且 $p_1 p_2 p_3 > p_3^2 + p_1^2 p_4$ 时, 特征方程(15)的所有特征值都有负实部。当满足 $a_{11} a_{33} + e_1 x_1^* y_1^* > 0, a_{11} + a_{33} < 0, e_2 x_2^* y_2^* - d > 0$ 时, $p_i > 0 (i = 1, 2, 3, 4)$ 成立。

记 $K = m_1 - e_1 x_1^*$, 计算得到当 $d < \frac{m_2(1 - x_2^*)}{m_2 + 1}$

时, 有 $e_2 x_2^* y_2^* - d = 1 - \frac{d(m_2 + 1)}{m_2 + 1} - x_2^* - \frac{x_1^*}{x_2^*} > 0$ 成立。

当 $m_1 e_1^3 + (e_1 - 1)(2 - e_1^2) > 0$ 时, 得到 $a_{11} +$

$$a_{33} = m_1 e_1^3 + \frac{(e_1 - 1)(2 - e_1^2)}{e_1(1 - K)} < 0. \text{ 故当 } K < \frac{e_1 m_1}{e_1 + 1} \text{ 时,}$$

$$e_1 x_1^* y_1^* + a_{11} a_{33} > e_1 x_1^* y_1^* - a_{11}^2 =$$

$$\frac{e_1^2 b^2 K(e_1 m_1 - K e_1 - K) + b m_1 e_1^2 (2 m_1 - K) + 4(1 - K)^2 m_1^2}{e_1^2 (1 - K)^2}$$

>0

证明完毕。

由定理6的结论能够看出, E_0 的稳定性与 $E_0^{(1)}$ 和 $E_2^{(1)}$ 的稳定性相同, E_2 的稳定性与 $E_0^{(1)}$ 和 $E_2^{(1)}$ 的稳定性相同, 并且都与扩散系数 d 无关。当扩散系数很大时 ($d > \max\{1, d_1, e_2/m_2\}$) 无论是哪个平衡点, 都是不稳定的; 当扩散系数 d 很小时 ($d < \max\{d_1, d_2\}$), E_1, E_3 和 E_* 都是局部渐近稳定的, 这个现象也是由模型中的 Allee 效应产生的。

5 数值模拟

本节利用 Matlab 数学软件, 对模型(3)进行数值模拟, 验证所得结果, 并给出扩散系数 d 对模型(3)的动力学影响。首先取参数为 $e_1 = 0.85, m_1 = 0.9, e_2 = 4, m_2 = 1, b = 0.5$, 初始函数为 $(2.5, 2.5, 2.5, 2.5)$ 。

利用定理5和方程(13)可获得 x_1^* 与扩散系数 d 之间的关系, 见图2。从图2可以看出 x_1^* 的值随着扩散系数 d 的增大而增大, 由 $x_2^* = 0.45, y_1^* = 0.9 - 0.85x_1^*, y_2^* = 0.75 - d + 4x_1^*$ 的表达式知, E_* 的值随着扩散系数 d 的变化而变化。

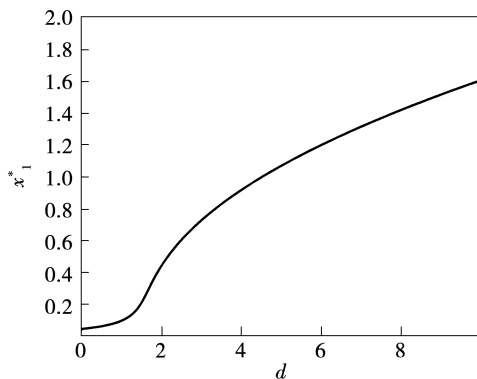


图2 x_1^* 与扩散系数 d 的关系示意图

Fig. 2 Schematic diagram of the relationship between x_1^* and d

利用定理6选取不同的扩散系数 d 的值, 可获得 E_* 稳定性与扩散系数 d 之间的关系, 见图3。从图3可以看出当扩散系数 d 变化时, E_* 的稳定性也发生改变, 且 $d = 0.375$ 是一个临界值, 即当 $d < 0.375$ 时, E_* 是局部渐近稳定的; 当 $d > 0.375$ 时, E_* 的稳定性发生改变且是不稳定的。因此, E_* 的稳定性随着扩散系数 d 的变化而发生改变。

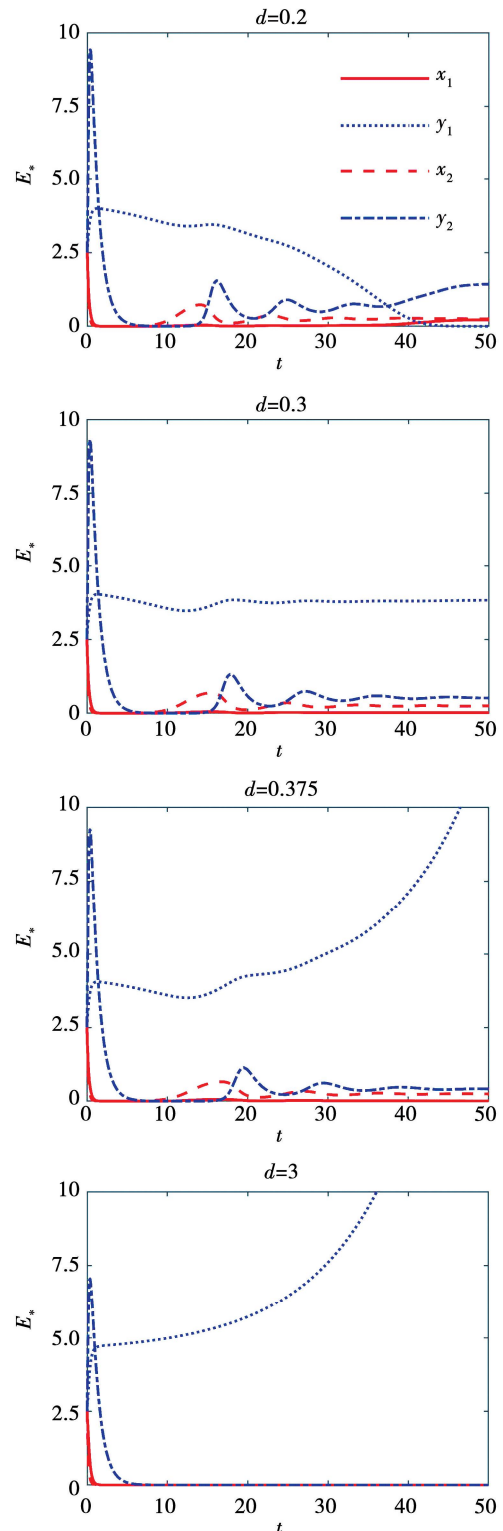


图3 E_* 的稳定性变化

Fig. 3 The stability change of the equilibrium point E_* with the parameter d

下面分别观察当参数取何值时, 平衡点 E_1, E_3 和 E_* 是局部渐近稳定的:

当初始条件为 $(2.5, 2.5, 2.5, 2.5)$, $e_1 = 2, m_1 =$

3, $e_2 = 3, m_2 = 4, d = 0.8$ 时, $E_1 = (0.9238, 1.0661, 0, 0)$ 是局部渐近稳定的, 见图 4。

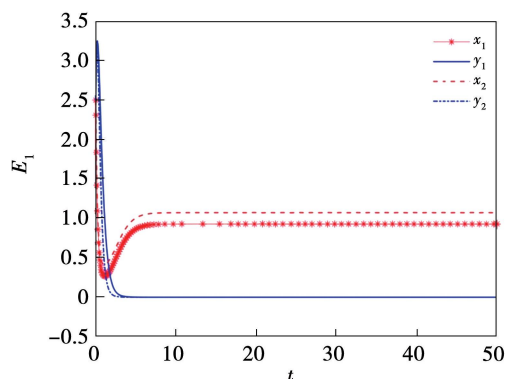


图 4 E_1 是局部渐近稳定的

Fig. 4 E_1 is locally asymptotically stable

当初始条件为 $(2.5, 2.5, 2.5, 2.5)$, $e_1 = 2, m_1 = 2, e_2 = 3, m_2 = 1.5, b = 0.5, d = 1.5$ 时, 平衡点 $E_3 = (0.8658, 0.5002, 0, 0.7319)$ 是局部渐近稳定的, 见图 5。

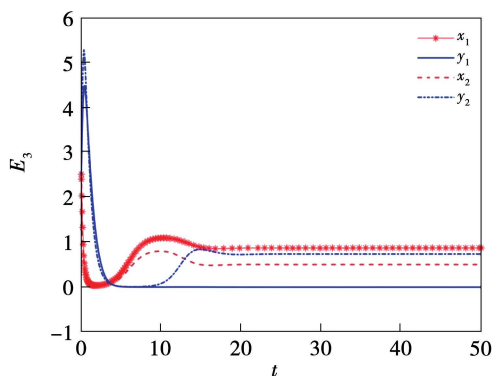


图 5 E_3 是局部渐近稳定的

Fig. 5 E_3 is locally asymptotically stable

当初始条件为 $(2.5, 2.5, 2.5, 2.5)$, $e_1 = 0.85, m_1 = 0.9, e_2 = 4, m_2 = 1, b = 0.5, d = 1.5$ 时, 平衡点 $E_* = (0.0195, 0.2514, 3.8341, 0.5171)$ 是局部渐近稳定的, 见图 6。

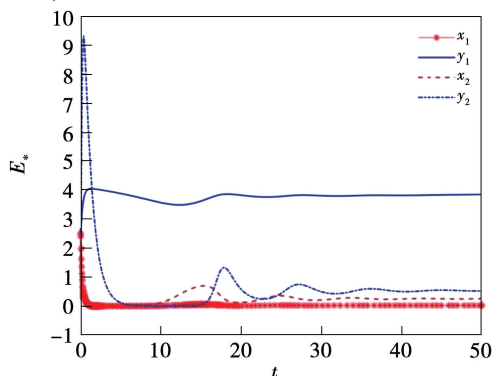


图 6 E_* 是局部渐近稳定的

Fig. 6 E_* is locally asymptotically stable

6 结 论

本文主要研究了模型 (3) 的动力学性质, 着重分析扩散对捕食者-食饵种群产生的影响。定理 1 给出模型解的正性和最终有界性的充分条件。定理 2~6 给出平衡点存在性和局部稳定性的充分条件, 并且通过数值模拟讨论了扩散系数对平衡点稳定性的影响, 这个现象也是由模型中的 Allee 效应产生的。

参 考 文 献:

- [1] 张柏枫, 张国洪. 对流环境下具有混合迁移模式的捕食者-食饵模型分析[J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2022, 47(5): 1.
ZHANG Bofeng, ZHANG Guohong. A Analysis of Predator-Prey Model with Mixed Migration Modes in Convective Environments[J]. Journal of Southwest Normal University: Natural Science Edition, 2022, 47(5): 1.
- [2] 徐王军, 曹进德, 伍代勇, 等. 一类具有迁移和 Allee 效应的食饵-捕食者系统稳定性[J]. 广西师范大学学报: 自然科学版, 2022, 40(2): 103.
XU Wangjun, CAO Jinde, WU Daiyong. A Class of Prey-Predator System Stability with Migration and Allee Effect [J]. Journal of Guangxi Normal University: Natural Science Edition, 2022, 40(2): 103.
- [3] MICHICH R, AUGER P M, BRAVO de la Parra R, et al. Dynamics of a Fishery on Two Fishing Zones with Fish Stock Dependent Migrations: Aggregation and Control [J]. Ecological Modelling, 2002, 158(1): 51.
- [4] HASTINGS A. Can Spatial Variation Alone Lead to Selection for Dispersal? [J]. Theoretical Population Biology, 1983, 24(3): 244.
- [5] HOLT RD, BARFIELD M. On the Relationship between the Idealfree Distribution and the Evolution of Dispersal. In: Danchin JCE, Dhondt A, Nichols JD (eds) Dispersal[M]. Oxford University Press, Oxford, 2001:83.
- [6] DONAHUE M J, HOLYOAK M, FENG C. Patterns of Dispersal and Dynamics among Habitat Patches Varying in Quality [J]. The American Naturalist, 2003, 162(3): 302.
- [7] PADRON V, TREVISAN M C. Environmentally Induced Dispersal under Heterogeneous Logistic Growth[J]. Mathematical Biosciences, 2006, 199(2): 160.

- [8] ROHANI P, RUXTON G D. Dispersal and Stability in Metapopulations[J]. *Mathematical Medicine& Biology: A Journal of the IMA*, 1999, 16(3): 297.
- [9] HANSKI I. *Metapopulation Ecology*[M]. Oxford University Press, New York, 1999.
- [10] ZHENG Famei, HU Guixin. Dynamical Behaviors of a Stochastic Single-Species Model with Allee Effects[J]. *Methodology and Computing in Applied Probability*, 2021, 24(2): 1.
- [11] 卢越冬, 王稳地. 一类具有 Allee 效应和阶段结构的种群动力学模型研究[J]. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2021, 46(5): 13.
LU Yuedong, WANG Wendi. Research on a Class of Population Dynamics Models with Allee Effect and Stage Structure[J]. *Journal of Southwest Normal University: Natural Science Edition*, 2021, 46(5): 13.
- [12] ZHU Zhenliang, CHEN Yuming, LI Zhong, et al. Stability and Bifurcation in a Leslie-Gower Predator-Prey Model with Allee Effect[J]. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2022, 32(3): 15.
- [13] YIN Wenqi, LI Zhong, CHEN Fengde, et al. Modeling Allee Effect in the Leslie-Gower Predator-Prey System Incorporating a Prey Refuge[J]. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2022, 32(6): 1.
- [14] ALLEE WC. Animal Aggregations[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1927, 2(3): 367.
- [15] TAYLOR C M, HASTING A. Allee Effects in Biological Invasions[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(8): 895.
- [16] WITTMER H U, SINCLAIR A R E, MCLELLAN B N. The Role of Predation in the Decline and Extirpation of Woodland Caribou[J]. *Oecologia*, 2005, 144(2): 257.
- [17] GROOM M J. Allee Effects Limit Population Viability of an Annual Plant[J]. *The American Naturalist*, 1998, 151(6): 487.
- [18] HADJIAVGOSTI D, ICHITAROGLU S. Allee Effect in a Prey-Predator System[J]. *Chaos Solutions Fractals*, 2008, 36(2): 334.
- [19] STEPHEN P A, SUTHERLAND W. Consequences of the Allee Effect for Behaviour Ecology and Conservation[J]. *Trends in Ecology Evolution*, 1999, 14(10): 401.
- [20] PAL D, SAMANTA G P. Effects of Dispersal Speed and Strong Allee Effect on Stability of a Two-Patch Predator-Prey Model[J]. *International Journal of Dynamics and Control*, 2018, 6(4): 1848.

(编辑:温泽宇)