

DOI:10.13718/j.cnki.xsxb.2021.05.003

一类具有 Allee 效应和阶段结构的种群动力学模型研究^①

卢越冬, 王稳地

西南大学 数学与统计学院, 重庆 400715

摘要: 本文建立了一类在 Allee 效应下繁殖的三阶段结构种群动力学模型. 证明了当正平衡点不存在时灭绝平衡点是全局稳定的, 还得到了存在一个正平衡点和两个正平衡点的条件. 当系统只存在一个正平衡点时, 验证了这个正平衡点的局部渐近稳定性, 进而研究了正平衡点全局稳定的条件. 而当两个正平衡点同时存在时, 证明了较小的正平衡点是不稳定的, 而从较大的正平衡点可以产生 Hopf 分支, 诱导出现灭绝平衡点和正周期解双稳定现象.

关键词: Allee 效应; 配对限制; 阶段结构; 稳定性; 分支

中图分类号: O175

文献标志码: A

文章编号: 1000-5471(2021)05-0013-06

自然界中有许多物种都要经历多个生命阶段, 它们在不同的阶段具有不同的生态特征. 阶段结构模型就是为了使原本的单种群模型更贴近这些物种本身而被提出. 文献[1]表明, 在单种群阶段结构模型中, 幼年的出生率对整个种群的存续起到决定性作用, 幼年出生率非常小时, 种群灭绝, 反之种群存活. 在阶段结构模型的基础上, 具有 Allee 效应的生物模型受到越来越多研究者们的关注, 由于产生 Allee 效应的原因不同, 所以 Allee 效应以不同的作用形式出现在模型中^[2-7]. 基于这一类 Allee 效应的特点, 本文将引入适当的数学模型, 建立一类具有 Allee 效应的三阶段结构模型, 并对其动力学性态进行分析.

1 模型建立

本文建立的阶段结构模型分为卵、幼年、成年 3 个阶段: 卵孵化后成为幼年, 未能成功孵化的卵死亡; 部分幼年个体成长为成年个体, 剩下的幼年个体死亡; 成年个体的繁殖受 Allee 效应的影响, Allee 效应作用下的繁殖率函数采用文献[5]给出的函数. 令 x_1, x_2, x_3 分别代表卵、幼年以及成年个体的数量; m_1, m_2 分别为卵成长为幼年的转化率、幼年成长为成年的转化率; d_1, d_2, d_3 分别为卵、幼年、成年个体的死亡率.

$\frac{Ab}{(x_3 - T)^2 + b}$ 为 Allee 效应下的交配率函数, A, b, T 为常参数, 表示配对率在成年个体数量为 T 时达到最大值 A , 而函数形状受到 b 调节. 这种交配率函数在实际应用中非常重要, 例如文献[8]研究沃尔巴克体在蚊子种群中传播时就采用这种出生率函数. 根据上面这些假设得到如下数学模型:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \frac{Ab}{(x_3 - T)^2 + b} x_3 - m_1 x_1 - d_1 x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = m_1 x_1 - d_2 x_2 - m_2 x_2 \\ \frac{dx_3}{dt} = m_2 x_2 - d_3 x_3 \end{cases} \quad (1)$$

① 收稿日期: 2020-11-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(12071381).

作者简介: 卢越冬, 硕士研究生, 主要从事生物数学研究.

通信作者: 王稳地, 教授, 博士研究生导师.

模型中的参数 $A, b, T, m_1, m_2, d_1, d_2, d_3$ 均为正实数.

2 模型分析

2.1 灭绝平衡点

容易知道系统(1)始终存在灭绝平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$. 设

$$\alpha = \left(\frac{m_1 m_2 A}{(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)d_3} - 1 \right) b$$

定理 1 当 $\alpha < T^2$ 时, 系统(1)的灭绝平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 是渐近稳定的; 当 $\alpha > T^2$ 时, 系统(1)的灭绝平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 是不稳定的; 进而当 $\alpha < 0$ 时, 系统(1)的灭绝平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 是全局渐近稳定的.

证 计算系统(1)在 E_0 处的 Jacobian 矩阵得

$$J_0 = \begin{pmatrix} -d_1 - m_1 & 0 & \frac{Ab}{T^2 + b} \\ m_1 & -d_2 - m_2 & 0 \\ 0 & m_2 & -d_3 \end{pmatrix}$$

计算得矩阵 J_0 的特征方程为

$$\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0 \quad (2)$$

其中:

$$\begin{aligned} a_1 &= d_1 + d_2 + d_3 + m_1 + m_2 \\ a_2 &= (d_1 + d_2 + m_1 + m_2)d_3 + (m_1 + d_1)(m_2 + d_2) \\ a_3 &= d_3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2) - \frac{m_1 m_2 Ab}{T^2 + b} \end{aligned}$$

注意到 $a_3 > 0$ 的条件为 $\alpha < T^2$. 又有

$$\begin{aligned} \Delta_2 &:= a_1 a_2 - a_3 = \\ &[(d_1 + d_2 + m_1 + m_2)d_3 + (m_1 + d_1)(m_2 + d_2)][d_1 + d_2 + d_3 + m_1 + m_2] - \\ &d_3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2) + \frac{m_1 m_2 Ab}{T^2 + b} = \\ &(m_1 + d_1)^2(m_2 + d_2) + (m_2 + d_2)^2(m_1 + d_1) + (m_1 + d_1)^2 d_3 + (m_2 + d_2)^2 d_3 + (m_1 + d_1)d_3^2 + \\ &(m_2 + d_2)d_3^2 + 3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)d_3 - d_3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2) + \frac{m_1 m_2 Ab}{T^2 + b} = \\ &(m_1 + d_1)^2(m_2 + d_2) + (m_2 + d_2)^2(m_1 + d_1) + (m_1 + d_1)^2 d_3 + (m_2 + d_2)^2 d_3 + (m_1 + d_1)d_3^2 + \\ &(m_2 + d_2)d_3^2 + 2(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)d_3 + \frac{m_1 m_2 Ab}{T^2 + b} > 0 \end{aligned}$$

则由 Routh-Hurwitz 稳定性判据可知, 当 $\alpha < T^2$ 时特征方程(2)的所有根均具有负实部, 从而 E_0 是局部渐近稳定的.

下面证明当 $\alpha < 0$ 时 E_0 是全局稳定的. 构造如下 Lyapunov 函数:

$$V_0(t) = x_1 + \frac{m_1 + d_1}{m_1} x_2 + \frac{(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)}{m_1 m_2} x_3$$

$V_0(t)$ 沿着系统(1)解的导数为

$$\begin{aligned} \frac{dV_0(t)}{dt} &= \frac{Ab}{(x_3 - T)^2 + b} x_3 - m_1 x_1 - d_1 x_1 + \\ &\frac{m_1 + d_1}{m_1} (m_1 x_1 - d_2 x_2 - m_2 x_2) + \\ &\frac{(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)}{m_1 m_2} (m_2 x_2 - d_3 x_3) = \end{aligned}$$

$$\left(\frac{Ab}{(x_3 - T)^2 + b} - \frac{(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)}{m_1 m_2} d_3 \right) x_3$$

由于

$$\max \left\{ \frac{Ab}{(x_3 - T)^2 + b} \right\} = A$$

容易看出当 $\alpha < 0$ 时,

$$\frac{dV_0(t)}{dt} \leq 0$$

并且这个式子成为等式当且仅当 $x_1(t) \equiv 0$, $x_2(t) \equiv 0$, $x_3(t) \equiv 0$. 由 Lyapunov-LaSalle 不变原理可知, 当 $\alpha < 0$ 时 E_0 是全局渐近稳定的.

2.2 正平衡点

2.2.1 正平衡点的存在性

容易得到系统(1) 只存在一个正平衡点和两个正平衡点的条件如下:

1) 当 $\alpha > T^2$ 时, 系统(1) 存在唯一的正平衡点 $E_1 = (x_{11}^*, x_{12}^*, x_{13}^*)$, 其中

$$x_{11}^* = \frac{d_3(d_2 + m_2)}{m_1 m_2} (T + \sqrt{\alpha}) \quad x_{12}^* = \frac{d_3}{m_2} (T + \sqrt{\alpha}) \quad x_{13}^* = T + \sqrt{\alpha}$$

2) 当且仅当 $0 < \alpha < T^2$ 时, 系统(1) 存在两个正平衡点 $E_1 = (x_{11}^*, x_{12}^*, x_{13}^*)$ 和 $E_2 = (x_{21}^*, x_{22}^*, x_{23}^*)$, 其中

$$x_{21}^* = \frac{d_3(d_2 + m_2)}{m_1 m_2} (T - \sqrt{\alpha}) \quad x_{22}^* = \frac{d_3}{m_2} (T - \sqrt{\alpha}) \quad x_{23}^* = T - \sqrt{\alpha}$$

2.2.2 正平衡点的局部稳定性

当系统(1) 只存在唯一的正平衡点 E_1 时, 其局部稳定性由下面定理描述.

定理 2 当 $\alpha > T^2$ 时, 系统(1) 的唯一正平衡点 E_1 是局部渐近稳定的.

证 系统在 E_1 处的特征方程为

$$\lambda^3 + b_1 \lambda^2 + b_2 \lambda + b_3 = 0 \quad (3)$$

其中

$$b_1 = d_1 + d_2 + d_3 + m_1 + m_2$$

$$b_2 = (d_1 + d_2 + m_1 + m_2)d_3 + (m_1 + d_1)(m_2 + d_2)$$

$$b_3 = d_3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2) - m_1 m_2 \frac{Ab(T^2 + b - x_{13}^{*2})}{(b + (T - x_{13}^*)^2)^2}$$

利用 $x_{13}^* = T + \sqrt{\alpha}$, 化简得到

$$b_3 = m_1 m_2 Ab \frac{2\alpha + 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} > 0$$

直接计算得

$$\Delta_2 := b_1 b_2 - b_3 =$$

$$[(d_1 + d_2 + m_1 + m_2)d_3 + (m_1 + d_1)(m_2 + d_2)][d_1 + d_2 + d_3 + m_1 + m_2] -$$

$$m_1 m_2 Ab \frac{2\alpha + 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} =$$

$$m_1 m_2 Ab \left[\frac{(m_1 + d_1)^2(m_2 + d_2) + (m_2 + d_2)^2(m_1 + d_1) + (m_1 + d_1)d_3^2 + (m_2 + d_2)d_3^2}{m_1 m_2 Ab} \right] +$$

$$m_1 m_2 Ab \left[\frac{(m_1 + d_1)^2 d_3 + (m_2 + d_2)^2 d_3 + 3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)d_3}{m_1 m_2 Ab} - \frac{2\alpha + 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} \right] \geq$$

$$m_1 m_2 Ab \left[\frac{(m_1 + d_1)^2(m_2 + d_2) + (m_2 + d_2)^2(m_1 + d_1) + (m_1 + d_1)d_3^2 + (m_2 + d_2)d_3^2}{m_1 m_2 Ab} \right] +$$

$$m_1 m_2 A b \left[\frac{5(m_1 + d_1)(m_2 + d_2)d_3}{m_1 m_2 A b} - \frac{2\alpha + 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} \right] =$$

$$m_1 m_2 A b \left[\frac{(m_1 + d_1)^2(m_2 + d_2) + (m_2 + d_2)^2(m_1 + d_1) + (m_1 + d_1)d_3^2 + (m_2 + d_2)d_3^2}{m_1 m_2 A b} \right] +$$

$$m_1 m_2 A b \left[\frac{5}{b + \alpha} - \frac{2\alpha + 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} \right]$$

由于 $\alpha > T^2$, 则

$$\frac{5}{b + \alpha} - \frac{2\alpha + 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} = \frac{5b + 3\alpha - 2T\sqrt{\alpha}}{(b + \alpha)^2} \geq \frac{5b + 3\alpha - 2\alpha}{(b + \alpha)^2} = \frac{5b + \alpha}{(b + \alpha)^2} > 0$$

所以 $\Delta_2 > 0$. 注意到 $b_1, b_2, b_3 > 0$. 利用 Routh-Hurwitz 稳定性判据知道特征方程(3)的所有根均具有负实部, 因而 E_1 局部渐近稳定.

当系统(1)的两个正平衡点 E_1 和 E_2 同时存在时, 设

$$T^* = \frac{b_1 b_2 (b + \alpha)^2}{2\sqrt{\alpha} m_1 m_2 A b} - \frac{\alpha}{\sqrt{\alpha}}$$

有如下定理:

定理 3 设 $0 < \alpha < T^2$. 则有:

(i) 当 $\sqrt{\alpha} < T < T^*$ 时, E_1 局部渐近稳定; 当 $T > T^*$ 时, E_1 不稳定; 系统(1)在 $T = T^*$ 处产生 Hopf 分支;

(ii) E_2 不稳定.

证 (i) 当两个正平衡点同时存在时, 系统(1)在 E_1 处的特征方程同定理 2 证明中 E_1 的特征方程, 因此, $b_3, b_2, b_1 > 0$. 不同的是, 此时是在条件 $0 < \alpha < T^2$ 下, 不能判断出 $\Delta_2 = b_1 b_2 - b_3$ 的符号. 为了探讨 Δ_2 的符号, 令 $\Delta_2 = 0$, 可以解出 T 关于其他参数的表达式得 $T = T^*$. 不难证明: $T^* > \sqrt{\alpha}$; 当 $\sqrt{\alpha} < T < T^*$ 时, $\Delta_2 > 0$; 当 $T^* < T$ 时, $\Delta_2 < 0$. 于是由文献[9]知系统(1)在 $T = T^*$ 处产生 Hopf 分支. 再利用 Routh-Hurwitz 稳定性判据可知 E_1 的稳定性.

(ii) 系统(1)在 E_2 处的特征方程为

$$\lambda^3 + c_1 \lambda^2 + c_2 \lambda + c_3 = 0 \quad (4)$$

其中

$$c_1 = d_1 + d_2 + d_3 + m_1 + m_2$$

$$c_2 = (d_1 + d_2 + m_1 + m_2)d_3 + (m_1 + d_1)(m_2 + d_2)$$

$$c_3 = d_3(m_1 + d_1)(m_2 + d_2) - m_1 m_2 \frac{Ab(T^2 + b - x_{23}^{*2})}{(b + (T - x_{23}^*)^2)^2}$$

注意 $x_{23}^* = T - \sqrt{\alpha}$, 而 $T > \sqrt{\alpha}$, 因此化简得到

$$c_3 = m_1 m_2 A b \frac{2(\alpha - T\sqrt{\alpha})}{(b + \alpha)^2} < 0$$

而 $c_2, c_1 > 0$, 因此特征方程(4)存在具有正实部的根, 所以 E_2 不稳定.

图 1 给出了系统(1)平衡点关于分支参数 T 的分支曲线. 其中参数值为: $b = 0.9$; $A = 20$; $m_1 = 0.85$; $m_2 = 0.85$; $d_1 = 0.2$; $d_2 = 0.14$; $d_3 = 0.12$. 虚线代表不稳定, 实线代表稳定. 从图 1 可以看出, 随着分支参数 T 的变化, 正平衡点的个数由一个变为两个, 并且平衡点的稳定性也随之改变. 当一个正平衡点存在时, 灭绝平衡点是不稳定的. 当有两个平衡点时, 灭绝平衡点是稳定的. 小的正平衡点始终是不稳定的, 大的正平衡点始终是稳定的.

图 2 给出了当 $\Delta_2 < 0$ 时出现稳定的周期解和稳定的绝灭平衡点双稳定现象. 粗实线和虚线分别是大小正平衡点. $b = 3$; $A = 10$; $T = 180$; $m_1 = 0.85$; $m_2 = 0.85$; $d_1 = 0.25$; $d_2 = 0.14$; $d_3 = 0.12$.

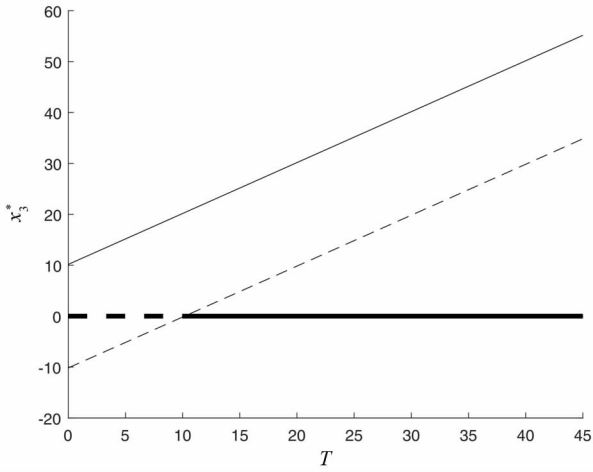


图 1 分支图

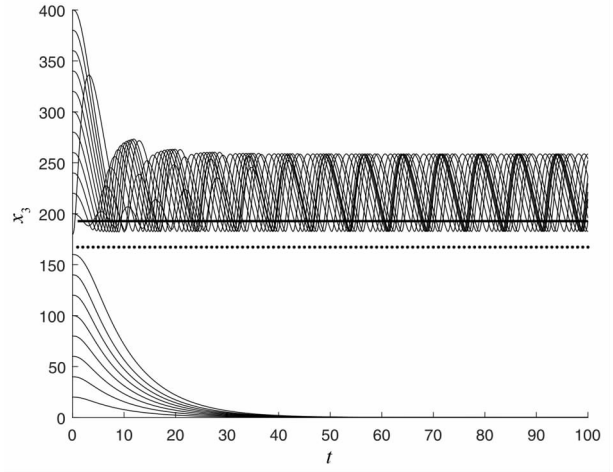


图 2 双稳定现象

2.2.3 正平衡点的全局稳定性

下面讨论当 $\alpha > T^2$ 时, 系统(1) 唯一正平衡点 E_1 的全局稳定性. 首先考虑下面的系统(5):

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = g(x_3) - m_1 x_1 - d_1 x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = m_1 x_1 - d_2 x_2 - m_2 x_2 \\ \frac{dx_3}{dt} = m_2 x_2 - d_3 x_3 \end{cases} \quad (5)$$

其中,

$$g(x_3) = \begin{cases} \frac{Ab}{(x_3 - T)^2 + b} x_3 & x_3 \in (0, \sqrt{T^2 + b}) \\ \frac{Ab}{2\sqrt{T^2 + b} - 2T} & x_3 \in [\sqrt{T^2 + b}, +\infty) \end{cases} \quad (6)$$

定理 4 假设

$$T < \min \left\{ \sqrt{\alpha}, \frac{b - \alpha}{2\sqrt{\alpha}} \right\} \quad (7)$$

则系统(1) 的唯一正平衡点 E_1 是全局稳定的.

证 可以知道此时系统(5) 有唯一的正平衡点 E_1 , 且该平衡点处于函数 g 严格单调上升部分. 因而系统(5) 与系统(1) 在绝灭平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 和生存平衡点 E_1 处有着相同的 Jacobian 矩阵. 于是由定理 1 的证明知道系统(5) 在 $E_0 = (0, 0, 0)$ 的 Jacobian 矩阵有一个正特征值, 系统(5) 的正平衡点 E_1 是渐近稳定的.

注意到

$$g'(x_3) = \begin{cases} \frac{Ab(T^2 + b - x_3^2)}{(b + (T - x_3)^2)^2} & x \in (0, \sqrt{(T^2 + b)}) \\ 0 & x \in (\sqrt{(T^2 + b)}, +\infty) \end{cases} \quad (8)$$

因此 $g'(x_3) \geq 0$. 从而模型(5) 是一个合作系统. 进而选取充分大的正数 $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ 使得

$$\begin{cases} \frac{Ab}{2\sqrt{T^2 + b} - 2T} - m_1 \alpha_1 - d_1 \alpha_1 < 0 \\ m_1 \alpha_1 - d_2 \alpha_2 - m_2 \alpha_2 < 0 \\ m_2 \alpha_2 - d_3 \alpha_3 < 0 \end{cases} \quad (9)$$

容易看出, 系统(5) 在 $(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3)$ 处满足:

$$\frac{dx_1}{dt} < 0 \quad \frac{dx_2}{dt} < 0 \quad \frac{dx_3}{dt} < 0$$

由合作系统的性质^[10] 知, 从原点附近出发的正解将单调上升趋向于 E_1 , 而从 $(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3)$ 出发的解将单调

减趋向于 E_1 . 故系统(5)的唯一正平衡点 E_1 是全局稳定的. 再由比较定理^[11], 当 t 充分大后, 系统(1)的解 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 满足

$$0 \leq x_1 < x_{11}^* + \epsilon \quad 0 \leq x_2 < x_{12}^* + \epsilon \quad 0 \leq x_3 < x_{13}^* + \epsilon$$

其中 ϵ 是充分小的正数. 而限制在这个区域上的系统(1)是合作系统. 由于系统(1)在 $E_0 = (0, 0, 0)$ 的 Jacobian 矩阵有一个正特征值, 从原点附近出发的正解将单调上升趋向于 E_1 ^[10]. 再一次利用比较定理就可以断定 E_1 是全局稳定的.

参考文献:

- [1] XIAO A, LEI C Q. Dynamic Behaviors of a Non-Selective Harvesting Single Species Stage-Structured System Incorporating Partial Closure for the Populations [J]. Advances in Difference Equations, 2018(245): 1-16.
- [2] LI J, CAI L M, LI Y. Stage-Structured Wild and Sterile Mosquito Population Models and Their Dynamics [J]. Journal of Biological Dynamics, 2017, 11(sup1): 79-101.
- [3] 邹幸福. 动物单种群动态的 ALLEE 效应的数学模型及其解的性态 [J]. 生物数学学报, 1992, 7(1): 95-98.
- [4] 黄小燕, 陈凤德. Allee 效应对阶段结构单种群模型的动力学行为影响 [J]. 福州大学学报(自然科学版), 2020, 48(2): 135-139.
- [5] BOUKAL D S, BEREC L. Single-Species Models of the Allee Effect: Extinction Boundaries, Sex Ratios and Mate Encounters [J]. Journal of Theoretical Biology, 2002, 218(3): 375-394.
- [6] 王 璐. 基于配对限制的阿利效应对陕西北朱鹮(Nipponianippon)再引入种群的影响 [D]. 西安: 陕西师范大学, 2017.
- [7] 陈建鹏. 陕西北朱鹮(Nipponianippon)再引入种群的夜宿集群、个体存活率、种群增长率与阿利效应 [D]. 西安: 陕西师范大学, 2018.
- [8] YU J S, ZHENG B. Modeling Wolbachia Infection in Mosquito Population via Discrete Dynamical Models [J]. Journal of Difference Equations and Applications, 2019, 25(11): 1549-1567.
- [9] YU P. closed-Form Conditions of Bifurcation Points for General Differential Equations [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2005, 15(4): 1467-1483.
- [10] WANG W D, ZHAO X Q. An Age-Structured Epidemic Model in a Patchy Environment [J]. SIAM Journal on Applied Mathematics, 2005, 65(5): 1597-1614.
- [11] 马知恩, 周义仓, 李承治. 常微分方程定性方法与稳定性方法 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2015: 13-22.

Study on a Class of Population Dynamics Model with Allee Effect and Stage-Structure

LU Yue-dong, WANG Wen-di

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

Abstract: In this paper, a class of three-stage structural population dynamical model with the propagation under Allee effect has been established. It is proved that the extinction equilibrium is globally stable when there is no positive equilibrium, and the conditions for the existence of one positive equilibrium and two positive equilibrium points have been obtained. When there is only one positive equilibrium point in the system, the local asymptotic stability of this positive equilibrium point is verified, and the condition of global stability of this positive equilibrium point studied. When two positive equilibrium points exist at the same time, it is proved that the smaller positive equilibrium point is unstable, and Hopf bifurcation can be generated from the larger positive equilibrium point, which leads to the extinction equilibrium point and the bi-stable phenomenon of positive periodic solution.

Key words: Allee effect; pairing restrictions; stage structure; stability; branch