

食饵具有Allee效应和集群行为的捕食者-食饵 系统动力学行为分析

曹 奇¹, 杨文生^{1,2,3}

- (1. 福建师范大学 数学与统计学院, 福建福州 350117;
2. 福建省分析数学及应用重点实验室, 福建福州 350117;
3. 福建省应用数学中心(福建师范大学), 福建福州 350117)

摘 要: 该文考虑了食饵具有Allee效应和一般集群行为的捕食者-食饵模型. 文中分析了一定初值条件下种群数量的长时间性态. 利用线性稳定性理论讨论了平衡点的局部稳定性, 在正平衡点稳定的情况下, 讨论了食饵集群行为对捕食者与食饵数量的影响. 其次用分支理论给出了系统跨临界分支和Hopf分支存在的条件, 利用计算第一Lyapunov系数分析了Hopf分支的方向. 最后通过数值模拟验证了结论的可行性.

关键词: Allee效应; 集群行为; 稳定性; Hopf分支

中图分类号: O175.14

文献标识码: A **文章编号:** 1000-4424(2023)02-0203-11

§1 引 言

在自然界中, 有研究发现种群自身密度的变化会影响种群的增长率. Allee在文[1-2]中通过金鱼种群增长的实验研究中发现金鱼密度较大时有利于金鱼种群的增长. 随后Odum在文[3]将这种生物现象称为“Allee效应”, 近些年来也有许多学者进一步扩展了Allee效应的定义和表达形式, 例如Stephens等人在文[4]中认为Allee效应是种群自身适应度与种群自身的数量或者密度等其他方面的正相关关系. 目前, Allee效应已经得到了广泛的研究(见[5-9]及其中的参考文献). 如果用 $x(t)$ 表示 t 时刻食饵的密度, 食饵具有Allee效应的增长模型表示为

$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{k})(\frac{x}{k_0} - 1), \quad (1.1)$$

其中 r 表示食饵的自然增长率, k 表示环境容纳量, k_0 表示Allee常数, 且 $0 < k_0 < k$, 可以看到如果食饵数量小于 k_0 , 食饵增长率将会小于0, 即食饵最终会灭绝, 因此这种效应被称为“强Allee效应”.

其次本文还考虑食饵具有一般性的集群行为. 众所周知, 在自然界中, 食饵为了躲避捕食者

的追杀和保护年幼和年老的个体,通常会群居生活.一旦捕食者入侵,被捕食的往往是食饵种群边界上的个体,捕食者无法进入食饵种群的内部捕食,即捕食者捕食食饵的数量与食饵边界上的数量正相关.目前已有许多学者讨论了与集群行为相关的种群动力学模型(见[10-14]及其中的参考文献).例如,Yuan等人在文[10]讨论了带扩散项的食饵具有集群行为的捕食者-食饵模型,分析了模型正平衡点的Turing分支. Ajraldi等人在文[11]讨论了食饵具有集群行为的捕食者-食饵模型的Hopf分支的存在性. Braza在文[12]考虑捕食者与食饵生活在二维平面上的情形,例如羊,羊,狼等生活在陆地上的生物,基于Holling-II型^[13]功能性反应函数,提出了以下模型

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{k}) - \frac{\delta\sqrt{xy}}{1 + \delta t_a \sqrt{x}}, \\ \frac{dy}{dt} = -\mu y + \frac{e\delta\sqrt{xy}}{1 + \delta t_a \sqrt{x}}, \end{cases} \quad (1.2)$$

其中 $x(t), y(t)$ 分别代表在 t 时刻食饵和捕食者的密度, δ 表示捕食者的捕食效率, μ 表示捕食者的自然死亡率, t_a 表示捕食者捕食食饵的平均时间, e 表示捕食者捕食食饵的能量转化为捕食者自身能量的转化比率. 若在三维平面上,考虑食饵具有集群行为,例如鸟类等一些飞禽,此时一个捕食者捕食食饵的平均个数为 $x^{\frac{2}{3}}$. 因此基于不同空间维度的一般情况, Djlali^[14-17]提出模型

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{k}) - \frac{\delta x^\alpha y}{1 + \delta t_a x^\alpha}, \\ \frac{dy}{dt} = -\mu y + \frac{e\delta x^\alpha y}{1 + \delta t_a x^\alpha}, \end{cases} \quad (1.3)$$

其中 $0 < \alpha \leq 1$ 表示物种集群行为的比率, 当 $\alpha = \frac{1}{2}$ 时就是二维平面的情形; 当 $\alpha = \frac{2}{3}$ 时就是三维平面的情形; 当 $\alpha = 1$ 时就是一般的带有Holling-II型功能性反应函数的模型. 基于以上考虑, 本文给出了如下食饵具有Allee效应和集群行为的捕食者-食饵模型

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{k})(\frac{x}{k_0} - 1) - \frac{mx^\alpha y}{1 + mt_a x^\alpha}, \\ \frac{dy}{dt} = -\mu y + \frac{emx^\alpha y}{1 + mt_a x^\alpha}, \end{cases} \quad (1.4)$$

其中 $x(t)$ 和 $y(t)$ 分别代表 t 时刻食饵和捕食者的密度, m 表示捕食者的捕食效率.

在本文接下来的部分, 首先研究了系统(1.4)解的正性和有界性; 然后探讨了系统(1.4)平衡点的存在性以及稳定性; 着重分析了系统(1.4)跨临界分支和Hopf分支的存在性; 最后利用Matlab数值模拟验证了相关定理以及结论.

§2 解的性质

本节将证明系统(1.4)解的非负性和有界性, 先证明系统(1.4)解的非负性.

引理2.1 当系统初值 $(x_0, y_0) \in \mathbf{R}_+^2$ 时, 系统(1.4)的所有解 $(x(t), y(t))$ 对所有的 $t > 0$ 都是非负的, 即 $\mathbf{R}_+^2$ 是其正不变集.

证 $x(t), y(t)$ 的非负性可由以下方程来验证

$$\begin{aligned} x(t) &= x_0 \exp \left\{ \int_0^t \left[r \left(1 - \frac{x(s)}{k} \right) \left(\frac{x(s)}{k_0} - 1 \right) - \frac{mx(s)^{\alpha-1}y(s)}{1 + mt_a x(s)^\alpha} \right] ds \right\}, \\ y(t) &= y_0 \exp \left\{ \int_0^t \left[-\mu + \frac{emx(s)^\alpha}{1 + mt_a x(s)^\alpha} \right] ds \right\}. \end{aligned} \quad (2.1)$$

由于 $(x_0, y_0) \in \mathbf{R}_+^2$, 根据第一个方程可知对任意的 $t > 0$ 有 $x(t) > 0$, 根据第二个方程可知对任意的 $t > 0$ 有 $y(t) > 0$. 因此 $\mathbf{R}_+^2$ 是系统(1.4)的正不变集.

引理2.2 若系统初值 $(x_0, y_0) \in \mathbf{R}_+^2$, 当 $t \rightarrow +\infty$ 时, 系统(1.4)的所有解是有界的.

证 首先构造一个关于 x 和 y 的函数

$$W(t) = ex(t) + y(t). \quad (2.2)$$

将 $W(t)$ 沿着系统(1.4)解关于 t 求导可得

$$\begin{aligned} \frac{dW(t)}{dt} &= erx\left(1 - \frac{x}{k}\right)\left(\frac{x}{k_0} - 1\right) - \mu y \\ &= -erx - \mu y + \frac{er}{kk_0}x^2(-x + k + k_0). \end{aligned} \quad (2.3)$$

令 $G(x) = \frac{er}{kk_0}x^2(-x + k + k_0)$, 经过计算可得 $G(x)$ 在 $x = \frac{k+k_0}{3}$ 处取得最大值 M , 则可得到

$$\frac{dW(t)}{dt} \leq M - erx - \mu y \leq M - \tau W, \quad (2.4)$$

其中 $\tau = \min\{r, \mu\}$, $M = \frac{2}{27} \frac{er}{kk_0}(k + k_0)$, 由比较定理^[18]可得

$$0 \leq W(x(t), y(t)) \leq \frac{M}{\tau} + \exp(-\tau t)W(x(0), y(0)). \quad (2.5)$$

当 $t \rightarrow +\infty$ 时, 有 $0 \leq W(t) \leq \frac{M}{\tau}$, 因此系统(1.4)的所有解是有界的.

定理2.1 对系统(1.4)任意的正初值 $x(0)$, 都有 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq k$. 当 $x(0) < k_0$ 时, 则有 $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$.

证 首先证明对任意的 $x(0)$, 都有 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq k$.

情况I: $x(0) \leq k$.

假设结论不成立, 即存在 t_1 和 t_2 , $0 < t_1 < t_2$, 使得 $x(t_1) = k$, 而对任意的 $t \in (t_1, t_2)$, 有 $x(t) > k$. 当 $t \in (t_1, t_2)$ 时, 由系统(1.4)的第一个等式可得

$$x(t) = x(0) \exp \left\{ \int_0^t \phi(x(s), y(s)) ds \right\}, \quad (2.6)$$

其中 $\phi(x(t), y(t)) = r\left(1 - \frac{x(t)}{k}\right)\left(\frac{x(t)}{k_0} - 1\right) - \frac{mx(t)^{\alpha-1}y(t)}{1+mt_a x(t)^\alpha}$.

则可得

$$\begin{aligned} x(t) &= x(0) \left[\exp \left\{ \int_0^{t_1} \phi(x(s), y(s)) ds \right\} \right] \left[\exp \left\{ \int_{t_1}^t \phi(x(s), y(s)) ds \right\} \right] \\ &= x(t_1) \exp \left\{ \int_{t_1}^t \phi(x(s), y(s)) ds \right\}. \end{aligned} \quad (2.7)$$

因为 $k_0 < k$, 所以对任意的 $t \in (t_1, t_2)$, 都有 $\phi(x(t), y(t)) < 0$, 则有 $x(t) < x(t_1) = k$, 矛盾, 故结论成立, 得证.

情况II: $x(0) > k$.

因为 $x(0) > k$, 则由系统(1.4)的第一个等式可得

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=x(0)} = x(0)\phi(x(0), y) < 0, \quad (2.8)$$

其中 ϕ 是情况I中定义的, 这表明 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq k$, 即得证.

综上两种情况, 可得 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq k$.

当 $x(0) < k_0$ 时, 同样地由系统(1.4)的第一个等式可得

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=x(0)} = x(0)\phi(x(0), y) < 0. \quad (2.9)$$

这表明 $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$, 即得证.

注 定理2.1说明无论食饵最初数量为多少, 当时间趋于正无穷时, 最终都会小于环境容纳量 k . 而当食饵数量小于Allee常数 k_0 时, 此时Allee效应会对食饵灭绝起到主要作用, 也就是说即使捕食者不捕食食饵, 食饵本身也会自然灭绝.

定理2.2 如果 $\mu > emk^\alpha$, 则 $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = 0$.

证 如果用 $\bar{x}$ 来表示 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t)$, 由定理2.1知 $\bar{x} \leq k$, 由上确界的定义可知, 对任意的 ϵ 满足 $0 < \epsilon < (\frac{\mu}{em})^{\frac{1}{\alpha}} - k$, 存在 $t_\epsilon > 0$, 对任意的 $t > t_\epsilon$ 时有 $x(t) < k + \epsilon$, 则由系统(1.4)的第二个等式可得

$$\frac{dy}{dt} = -\mu y + \frac{emx^\alpha y}{1 + mt_a x^\alpha} < y(-\mu + emx^\alpha) < y(-\mu + em(k + \epsilon)^\alpha) < 0, \quad (2.10)$$

因此可得 $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = 0$.

注 定理2.2说明当捕食者捕食食饵的收益率小于捕食者的自然死亡率, 则捕食者就会灭绝.

§3 模型动力学分析

3.1 平衡点的存在性与局部稳定性分析

本节将分析系统(1.4)平衡点的存在性与稳定性, 首先考虑系统(1.4)平衡点的存在性.

(i) 显然系统(1.4)存在边界平衡点 $E_0 = (0, 0)$.

(ii) 当 $x \neq 0, y = 0$ 时, 由 $rx(1 - \frac{x}{k})(\frac{x}{k_0} - 1) = 0$, 可得 $x = k$ 或 $x = k_0$, 故系统(1.4)此时存在两个边界平衡点, 分别为: $E_1 = (k, 0), E_2 = (k_0, 0)$.

(iii) 当 $x \neq 0, y \neq 0$ 时, 令系统(1.4)的第二个方程的右端等于0, 可得

$$x^* = \left(\frac{\mu}{m(e - t_a \mu)} \right)^{\frac{1}{\alpha}}. \quad (3.1)$$

再由 $-\mu y + \frac{emx^\alpha y}{1 + mt_a x^\alpha} = 0$, 可得

$$\frac{mx^\alpha y}{1 + mt_a x^\alpha} = \frac{\mu y}{e}. \quad (3.2)$$

令系统(1.4)第二个式子的右端等于0, 并把(3.2)代入可得

$$y^* = \frac{er}{\mu} x^* \left(1 - \frac{x^*}{k} \right) \left(\frac{x^*}{k_0} - 1 \right). \quad (3.3)$$

所以当条件 $H_1: e - t_a \mu > 0, k_0 < (\frac{\mu}{m(e - t_a \mu)})^{\frac{1}{\alpha}} < k$ 成立时, 系统(1.4)存在唯一的正平衡点 $E_3 = (x^*, y^*)$.

系统(1.4)的Jacobian矩阵为

$$J = \begin{pmatrix} \frac{r}{kk_0}(-3x^2 + 2(k + k_0)x - kk_0) - \frac{\alpha mx^{\alpha-1}y}{(1 + mt_a x^\alpha)^2} & \frac{-mx^\alpha}{1 + mt_a x^\alpha} \\ \frac{\alpha emx^{\alpha-1}y}{(1 + mt_a x^\alpha)^2} & -\mu + \frac{emx^\alpha}{1 + mt_a x^\alpha} \end{pmatrix}. \quad (3.4)$$

下面通过计算各个平衡点对应的Jacobian矩阵来分析局部稳定性.

定理3.1 在系统(1.4)中

(i) 边界平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 是局部渐近稳定的.

(ii) 当参数满足条件 $H_2: \mu > \frac{emk^\alpha}{1 + mt_a k^\alpha}$ 时, 边界平衡点 $E_1 = (k, 0)$ 是局部渐近稳定的.

(iii) 边界平衡点 $E_2 = (k_0, 0)$ 是不稳定的.

(iv) 当参数满足条件 $H_3: \frac{r}{kk_0}(-3x^{*2} + 2(k + k_0)x^* - kk_0) - \frac{\alpha mx^{*\alpha-1}y^*}{(1 + mt_a x^{*\alpha})^2} < 0$ 时, 正平衡点 $E_3 = (x^*, y^*)$ 是局部渐近稳定的.

证 (i) 由(3.4)知, 系统(1.4)在 $E_0 = (0, 0)$ 处的Jacobian矩阵为

$$J_0 = \begin{pmatrix} -r & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}. \quad (3.5)$$

两特征根分别为 $\lambda_1 = -r, \lambda_2 = -\mu$, 均具有负实部, 因此 $E_0 = (0, 0)$ 是局部渐近稳定的.

(ii) 由(3.4)知, 系统(1.4)在 $E_1 = (k, 0)$ 处的Jacobian矩阵为

$$J_1 = \begin{pmatrix} \frac{r}{k_0}(k_0 - k) & \frac{-mk_0^\alpha}{1+mt_a k_0^\alpha} \\ 0 & -\mu + \frac{emk_0^\alpha}{1+mt_a k_0^\alpha} \end{pmatrix}. \quad (3.6)$$

两特征根分别为 $\lambda_1 = \frac{r}{k_0}(k_0 - k)$, $\lambda_2 = -\mu + \frac{emk_0^\alpha}{1+mt_a k_0^\alpha}$, 由 $k_0 < k$ 可得 $\lambda_1 < 0$, 再由假设条件 H_1 可得 $\lambda_2 < 0$, 因此 $E_1 = (k, 0)$ 是局部渐近稳定的.

(iii) 由(3.4)知, 系统(1.4)在 $E_2 = (k_0, 0)$ 处的Jacobian矩阵为

$$J_2 = \begin{pmatrix} \frac{r}{k}(k - k_0) & \frac{-mk_0^\alpha}{1+mt_a k_0^\alpha} \\ 0 & -\mu + \frac{emk_0^\alpha}{1+mt_a k_0^\alpha} \end{pmatrix}. \quad (3.7)$$

两特征根分别为 $\lambda_1 = \frac{r}{k}(k - k_0)$, $\lambda_2 = -\mu + \frac{emk_0^\alpha}{1+mt_a k_0^\alpha}$, 由 $k_0 < k$ 可得 $\lambda_1 > 0$, 因此 $E_2 = (k_0, 0)$ 是不稳定的.

(iv) 由(3.4)知, 系统(1.4)在 $E_3 = (x^*, y^*)$ 处的Jacobian矩阵为

$$J_3 = \begin{pmatrix} \frac{r}{kk_0}(-3x^{*2} + 2(k + k_0)x^* - kk_0) - \frac{\alpha mx^{*\alpha-1}y^*}{(1+mt_a x^{*\alpha})^2} & \frac{-mx^{*\alpha}}{1+mt_a x^{*\alpha}} \\ \frac{\alpha emx^{*\alpha-1}y^*}{(1+mt_a x^{*\alpha})^2} & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.8)$$

根据根与系数的关系, 可知方程的两特征根 λ_1 和 λ_2 满足

$$\begin{aligned} \lambda_1 + \lambda_2 &= \frac{r}{kk_0}(-3x^{*2} + 2(k + k_0)x^* - kk_0) - \frac{\alpha mx^{*\alpha-1}y^*}{(1+mt_a x^{*\alpha})^2}, \\ \lambda_1 \lambda_2 &= \frac{\alpha em^2 x^{*2\alpha-1} y^*}{(1+mt_a x^{*\alpha})^3}. \end{aligned} \quad (3.9)$$

其中 $\lambda_1 \lambda_2 > 0$ 恒成立, 由假设条件 H_3 可得 $\lambda_1 + \lambda_2 < 0$, 因此两特征根均具有负实部, 所以 $E_3 = (x^*, y^*)$ 是局部渐近稳定的.

3.2 食饵集群行为比率 α 对食饵和捕食者数量的影响

本节将分析当系统(1.4)正平衡点 E_3 稳定的情况下, 食饵集群行为比率 α 对食饵和捕食者数量的影响. 记 $m_0 = \frac{\mu}{e-t_a\mu}$, 首先考虑对食饵数量 x^* 的影响.

定理3.2 当系统正平衡点 $E_3 = (x^*, y^*)$ 存在, 即 H_1 成立的前提下, 则有

(i) 当 $m > m_0$ 时, 食饵数量 x^* 关于食饵集群行为比率 α 是递增的.

(ii) 当 $m < m_0$ 时, 食饵数量 x^* 关于食饵集群行为比率 α 是递减的.

证 首先对 x^* 关于 α 求导, 可得

$$\frac{dx^*}{d\alpha} = -\frac{1}{\alpha^2} \ln \left(\frac{\mu}{m(e-t_a\mu)} \right) \left(\frac{\mu}{m(e-t_a\mu)} \right)^{\frac{1}{\alpha}}. \quad (3.10)$$

由 $H_1: e - t_a\mu > 0$, 可知 $\frac{dx^*}{d\alpha}$ 的符号取决于 $\ln(\frac{\mu}{m(e-t_a\mu)})$ 的正负, 而且

$$\ln \left(\frac{\mu}{m(e-t_a\mu)} \right) = \begin{cases} < 0, & m > m_0, \\ = 0, & m = m_0, \\ > 0, & m < m_0. \end{cases} \quad (3.11)$$

所以当 $m > m_0$ 时, 食饵数量 x^* 关于食饵集群行为比率 α 是递增的, 当 $m < m_0$ 时, 食饵数量 x^* 关于食饵集群行为比率 α 是递减的.

接下来考虑食饵集群行为对捕食者数量 y^* 的影响, 记 $f(x) = -3x^2 + 2(k + k_0)x - kk_0$, 且 x_1, x_2 分别为 $f(x)$ 的两个根($x_1 = \frac{k+k_0-\sqrt{(k+k_0)^2-3kk_0}}{3} < k_0 < x_2 = \frac{k+k_0+\sqrt{(k+k_0)^2-3kk_0}}{3} < k$), 由根与系数的关系可知, x_1, x_2 都是正的, 由 H_1 可知 $k_0 < x^* < k$.

定理3.3 在 H_1 成立的前提下, 则有

(i) 当 $m > m_0$ 时. 如果 $x_2 < x^* < k$, 则捕食者数量 y^* 关于食饵集群行为比率 α 是递减的. 如果 $k_0 < x^* < x_2$, 则捕食者数量 y^* 关于食饵集群行为比率 α 是递增的.

(ii) 当 $m < m_0$ 时. 如果 $x_2 < x^* < k$, 则捕食者数量 y^* 关于食饵集群行为比率 α 是递增的. 如果 $k_0 < x^* < x_2$, 则捕食者数量 y^* 关于食饵集群行为比率 α 是递减的.

证 首先对 y^* 关于 α 求导, 可得

$$\begin{aligned} \frac{dy^*}{d\alpha} &= \frac{er}{\mu} \left[\left(1 - \frac{2x^*}{k}\right) \left(\frac{x^*}{k_0} - 1\right) + \frac{x^*}{k_0} \left(1 - \frac{x^*}{k}\right) \right] \frac{dx^*}{d\alpha} \\ &= \frac{er}{\mu k k_0} \frac{dx^*}{d\alpha} f(x^*). \end{aligned} \quad (3.12)$$

可知 $\frac{dy^*}{d\alpha}$ 的符号取决于 $\frac{dx^*}{d\alpha}$ 和 $f(x^*)$ 的正负, 当 $x_2 < x^* < k$ 时, $f(x^*) < 0$, 当 $k_0 < x^* < x_2$ 时, $f(x^*) > 0$, 结合定理 3.2, 即得证.

注 定理 3.2 和定理 3.3 说明当系统正平衡点 E_3 稳定时, 食饵的不同集群行为会对食饵和捕食者的数量产生正效应或者负效应. 第 4 节数值模拟中例 4.1 验证了相关结论.

3.3 跨临界分支

根据 3.1 节的分析可知, 当 $\mu > \frac{emk^\alpha}{1+mt_a k^\alpha}$ 时, E_1 是稳定的结点. 当 $\mu < \frac{emk^\alpha}{1+mt_a k^\alpha}$ 时, E_1 变成了不稳定的鞍点. 因此本节将讨论系统 (1.4) 在边界平衡点 $E_1 = (k, 0)$ 处的跨临界分支, 并以捕食者的自然死亡率 μ 作为分支参数.

定理 3.4 当参数 $\mu = \frac{emk^\alpha}{1+mt_a k^\alpha} = \bar{\mu}$ 时, 系统 (1.4) 在 $E_1 = (k, 0)$ 处发生跨临界分支.

证 令 S 和 H 分别为 J_1 和 J_1^T 的零特征值所对应的特征向量, 则有

$$S = \begin{pmatrix} S_1 \\ S_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\mu}{e} \\ \frac{r}{k_0}(k_0 - k) \end{pmatrix}, \quad H = \begin{pmatrix} H_1 \\ H_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (3.13)$$

从而

$$F_\mu(E_1; \bar{\mu}) = \begin{pmatrix} 0 \\ -y \end{pmatrix}_{(E_1; \bar{\mu})} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad (3.14)$$

$$DF_\mu(E_1; \bar{\mu})S = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\mu}{e} \\ \frac{r}{k_0}(k_0 - k) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \frac{r}{k_0}(k - k_0) \end{pmatrix}, \quad (3.15)$$

$$D^2F(E_1; \bar{\mu})(S, S) = \begin{pmatrix} -\frac{2r\mu^2}{ke^2} + \frac{2\alpha m \mu r k^{\alpha-1}}{ek_0(1+mt_a k^\alpha)^2}(k - k_0) \\ \frac{2\alpha m r k^{\alpha-1}}{k_0(1+mt_a k^\alpha)^2}(k_0 - k) \end{pmatrix}. \quad (3.16)$$

由上式可知, S 和 H 满足

$$\begin{aligned} H^T F_\mu(E_1; \bar{\mu}) &= 0, \\ H^T [DF_\mu(E_1; \bar{\mu})S] &= \frac{r}{k_0}(k - k_0) \neq 0, \\ H^T [D^2F(E_1; \bar{\mu})(S, S)] &= \frac{2\alpha m r k^{\alpha-1}}{k_0(1+mt_a k^\alpha)^2}(k_0 - k) \neq 0. \end{aligned} \quad (3.17)$$

由 Sotomayor 定理^[19]可知定理 3.4 成立.

3.4 Hopf 分支

由 3.1 节可知, 系统 (1.4) 正平衡点 E_3 的局部稳定性需要满足一定的条件. 因此, 本小节主要分析系统 (1.4) 在平衡点 E_3 发生 Hopf 分支的条件和 Hopf 分支的方向.

记 $\eta_1 = \lambda_1 + \lambda_2$, $\eta_2 = \lambda_1 \lambda_2$ (其中 λ_1 和 λ_2 是 (3.9) 中定义的, 且 $\eta_2 > 0$ 恒成立), 选取捕食者的自然死亡率 μ 作为分支参数. 如果存在 $\mu = \mu^* > 0$, 使得 $H_4: \eta_1(\mu^*) = 0$, $\dot{\eta}_1(\mu^*) < 0$, $2\eta_1\eta_2 + \eta_1\dot{\eta}_2 \neq 0$ 成立, 其中 $\dot{\cdot}$ 表示对 μ 求导.

定理 3.5 假设条件 H_4 成立. 当 $\mu = \mu^*$ 时, 系统会在正平衡点 E_3 处发生 Hopf 分支.

证 正平衡点 E_3 处的Jacobian矩阵对应的特征方程如下

$$\lambda^2 - \eta_1 \lambda + \eta_2 = 0. \quad (3.18)$$

当 $\mu = \mu^*$, 也即 $\eta_1 = 0$ 时, 特征方程(3.18)就可以写成

$$\lambda^2 + \eta_2 = 0, \quad (3.19)$$

此时方程(3.19)会出现一对纯虚根为 $\lambda_1 = i\sqrt{\eta_2}$, $\lambda_2 = -i\sqrt{\eta_2}$. 现验证横截条件, 对特征方程(3.18)关于 μ 进行求导, 有

$$2\lambda \frac{d\lambda}{d\mu} - \lambda \eta_1 - \frac{d\lambda}{d\mu} \eta_1 + \dot{\eta}_2 = 0, \quad (3.20)$$

整理得

$$\frac{d\lambda}{d\mu} = \frac{\lambda \eta_1 - \dot{\eta}_2}{2\lambda - \eta_1}, \quad (3.21)$$

则有

$$\left. \frac{d\lambda}{d\mu} \right|_{\lambda=i\sqrt{\eta_2}} = \frac{2\eta_1 \eta_2 + \eta_1 \dot{\eta}_2}{4\eta_2 + \eta_1^2} + i \left[\frac{2\sqrt{\eta_2} \dot{\eta}_2 - \eta_1 \sqrt{\eta_2} \dot{\eta}_2}{4\eta_2 + \eta_1^2} \right], \quad (3.22)$$

因此

$$\operatorname{Re} \left(\frac{d\lambda}{d\mu} \right) \Big|_{\lambda=i\sqrt{\eta_2}} = \frac{2\eta_1 \eta_2 + \eta_1 \dot{\eta}_2}{4\eta_2 + \eta_1^2} \neq 0. \quad (3.23)$$

则此时系统(1.4)会在正平衡点 E_3 处发生Hopf分支, 证毕.

下面通过计算第一Lyapunov系数 $^{[20]}\sigma$ 来分析Hopf分支的方向. 首先作变换, 令 $u = x - x^*$, $v = y - y^*$, 对系统(1.4)泰勒展开可得

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= a_{10}u + a_{01}v + a_{11}uv + a_{20}u^2 + a_{02}v^2 + a_{30}u^3 + a_{21}u^2v + a_{12}uv^2 + a_{03}v^3 + P(u, v), \\ \frac{dv}{dt} &= b_{10}u + b_{01}v + b_{11}uv + b_{20}u^2 + b_{02}v^2 + b_{30}u^3 + b_{21}u^2v + b_{12}uv^2 + b_{03}v^3 + Q(u, v), \end{aligned}$$

其中

$$\begin{aligned} a_{10} &= \frac{r}{kk_0}(-3x^{*2} + 2(k + k_0)x^* - kk_0) - \frac{\alpha m x^{*\alpha-1} y^*}{(1 + mt_a x^{*\alpha})^2}, a_{01} = \frac{-m x^{*\alpha}}{1 + mt_a x^{*\alpha}} = -\frac{\mu}{e}, \\ a_{20} &= \frac{r}{kk_0}(-3x^* + k + k_0) - \frac{(\alpha^2 m - \alpha m) x^{*\alpha-2} y^* - (\alpha m^2 t_a - \alpha^2 m^2 t_a) x^{*2\alpha-2} y^*}{2(1 + mt_a x^{*\alpha})^3}, \\ a_{11} &= -\frac{\alpha m x^{*\alpha-1}}{(1 + mt_a x^{*\alpha})^2}, a_{02} = 0, a_{03} = 0, a_{12} = 0, \\ a_{30} &= -\frac{r}{kk_0} \\ &\quad - \frac{[(\alpha - 2)(\alpha^2 m - \alpha m) x^{*\alpha-3} y^* - (2\alpha - 2)(\alpha m^2 t_a + \alpha^2 m^2 t_a) x^{*2\alpha-3} y^*](1 + mt_a x^{*\alpha}) - A}{6(1 + mt_a x^{*\alpha})^4}, \\ A &= 3[(\alpha^2 m - \alpha m) x^{*\alpha-2} y^* - (\alpha m^2 t_a + \alpha^2 m^2 t_a) x^{*2\alpha-2} y^*] \alpha m t_a x^{*\alpha-1}, \\ a_{21} &= -\frac{(\alpha^2 m - \alpha m) x^{*\alpha-2} - (\alpha m^2 t_a + \alpha^2 m^2 t_a) x^{*2\alpha-2}}{2(1 + mt_a x^{*\alpha})^3}, b_{01} = -\mu + \frac{e m x^{*\alpha}}{1 + mt_a x^{*\alpha}}, \\ b_{11} &= -e a_{11}, b_{20} = -e y^* a_{21}, b_{21} = -e a_{21}, b_{12} = 0, b_{10} = -e y^* a_{11}, \\ b_{02} &= 0, b_{03} = 0, b_{30} = -e(a_{30} + \frac{r}{kk_0}), P(u, v) = \sum_{i+j=4}^{+\infty} a_{ij} u^i v^j, Q(u, v) = \sum_{i+j=4}^{+\infty} b_{ij}^4 u^i v^j. \end{aligned}$$

则由[21], 第一Lyapunov系数 σ 经计算可得

$$\begin{aligned} \sigma = & -\frac{3\pi}{2a_{01}\Delta^{\frac{3}{2}}} \{ [a_{10}b_{10}(a_{11}^2 + a_{11}b_{02} + a_{02}b_{11}) + a_{10}a_{01}(b_{11}^2 + a_{20}b_{11} + a_{11}b_{02}) \\ & + b_{10}^2(a_{11}a_{02} + 2a_{02}b_{02}) \\ & - 2a_{10}b_{10}(b_{02}^2 - a_{20}a_{02}) - 2a_{10}a_{01}(a_{20}^2 - b_{20}b_{02}) - a_{01}^2(2a_{20}b_{20} + b_{11}b_{20}) \\ & + (a_{01}b_{10} - 2a_{10}^2)(b_{11}b_{02} - a_{11}a_{20})] - (a_{10}^2 + a_{01}b_{10})[3(b_{10}b_{03} - a_{01}a_{30}) + 2a_{10}(a_{21} + b_{12}) \\ & + (b_{10}a_{21} - a_{01}b_{21})] \}, \end{aligned}$$

其中 $\Delta = a_{10}b_{01} - a_{01}b_{10}$, 若 $\sigma > 0$, 则发生次临界Hopf分支; 若 $\sigma < 0$, 则发生超临界Hopf分支.

§4 数值模拟

本节取定一些参数进行Matlab数值模拟来验证前面几节得到的理论结果, 并说明这些参数的变化对整个系统动力学行为的影响.

例4.1 (i) 首先验证当系统正平衡点稳定时, 食饵集群行为比率 α 对食饵数量的影响. 取 $\mu = 0.1, t_a = 2, e = 0.3, m = 0.2 < m_0 = 1$. 由定理3.2可知此时食饵数量 x^* 关于 α 是单调递减的, 如图1(a). 取 $\mu = 0.1, t_a = 2, e = 0.3, m = 2 > m_0$ 时, 由定理3.2可知此时食饵数量 x^* 关于 α 是单调递增的, 如图1(b).

(ii) 其次验证当系统正平衡点稳定时, 食饵集群行为比率 α 对捕食者数量的影响. 取 $\mu = 0.071, r = 1, t_a = 2, e = 0.3, k = 2, k_0 = 0.5, m = 0.4 < m_0 = \frac{\mu}{e-t_a\mu} = 0.4494$. 当 α 比较小时, $x_2 < x^* < k$, 由定理3.3可知随着 α 的增大, 捕食者数量 y^* 增大, 再由定理3.2可知, 此时 x^* 会变小, 当 $x^* < x_2$ 后, 随着 α 的增大, 捕食者数量 y^* 减小, 如图2(a). 取 $\mu = 0.071, r = 1, t_a = 2, e = 0.3, k = 2, k_0 = 0.1, m = 0.5 > m_0$. 此时对所有的 α 都有 $k_0 < x^* < x_2$, 由定理3.3可知此时捕食者数量 y^* 关于 α 是递增的, 如图2(b).

接下来验证系统(1.4)的边界平衡点和正平衡点的稳定性.

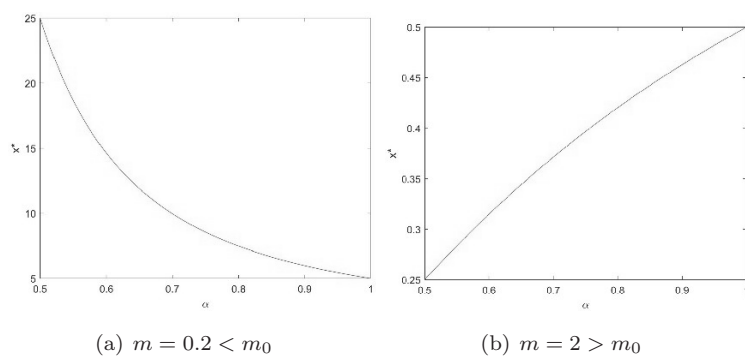
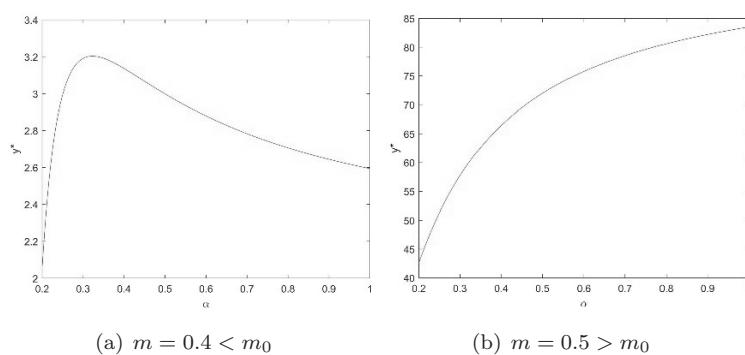
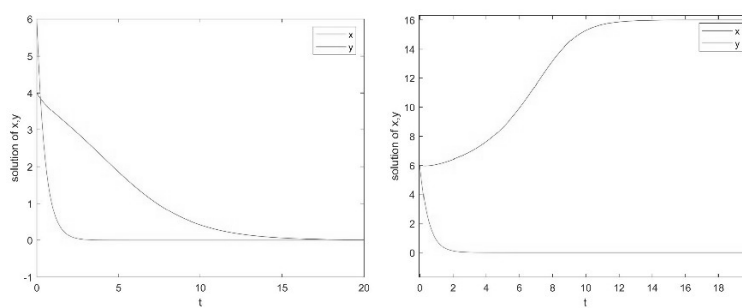
例4.2 (i) 首先验证系统边界平衡点 E_0 和 E_1 的局部稳定性. 给定参数 $\alpha = \frac{1}{2}, r = 0.4, k = 16, k_0 = 5, m = 0.3, \mu = 2, e = 0.4, t_a = 10$, 初值 $(x(0), y(0)) = (4, 6)$, 此时 $x(0) < k_0$, 则此时 $E_0 = (0, 0)$ 是局部渐近稳定的, 即捕食者和食饵都会灭绝, 如图3. 因此可以看到, 当食饵初值 $x(0)$ 小于Allee常数 k_0 时, 食饵最终会灭绝.

其余参数同上, 初值 $(x(0), y(0)) = (6, 6)$, 经过计算可得参数满足条件 H_2 , 此时 $E_1 = (16, 0)$ 是局部渐近稳定的, 当时间 t 趋于正无穷时, 捕食者种群灭绝, 食饵种群存活, 如图4.

(ii) 其次验证系统正平衡点 E_3 的稳定性. 给定参数 $\alpha = \frac{1}{2}, r = \frac{1}{3}, k = 16, k_0 = 2, m = \frac{2}{7}, e = 0.6, t_a = 2$, 初值 $(x(0), y(0)) = (13, 13)$. 经计算可得此时 $\mu^* = 0.1965$, 当 $\mu = 0.2 > \mu^*$ 时, 由定理3.1可知此时系统(1.4)唯一的正平衡点 $E_3 = (12.25, 14.71)$ 是局部渐近稳定的, 如图5(a)(b). 当 $\mu = 0.1956 < \mu^*$ 时, 此时正平衡点 E_3 是不稳定的, 如图5(c), 产生一个稳定的极限环, 如图5(d). 当 $\mu = \mu^*$ 时, 系统(1.4)在正平衡点 E_3 处发生Hopf分支.

§5 结论

本文研究了一类食饵具有Allee效应和一般集群行为的捕食者-食饵模型. 分析了其平衡点的存在性以及局部稳定性. 通过计算各个平衡点对应的Jacobian矩阵, 发现边界平衡点 E_0 一定是局部渐近稳定的, 边界平衡点 E_2 一定是不稳定的, 而边界平衡点 E_1 和正平衡点 E_3 的局部稳定

图 1 $\mu = 0.1, t_a = 2, e = 0.3, m = 0.2$ 时食饵数量随 α 的变化图 2 $\mu = 0.071, r = 1, t_a = 2, e = 0.3, k = 2, k_0 = 0.5$ 时捕食者数量随 α 的变化图 3 E_0 稳定时, x 和 y 的时间序列图 图 4 E_1 稳定时, x 和 y 的时间序列图

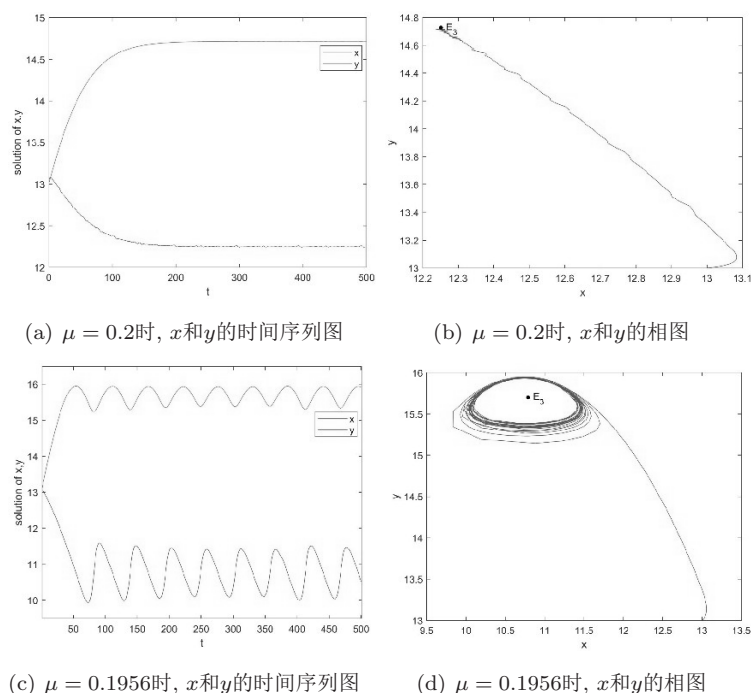


图 5 $\alpha = \frac{1}{2}, r = \frac{1}{3}, k = 16, k_0 = 2, m = \frac{2}{7}, e = 0.6, t_a = 2$, 初值取 $(x(0), y(0)) = (13, 13)$ 时 E_3 的稳定性

则需要满足一定的条件. 在Allee效应的影响下, 发现系统(1.4)的平衡点都不会全局稳定, 且系统长时间解的性态与初值相关. 如果食饵初始时刻的数量小于Allee常数 k_0 时, 食饵最终将会灭绝. 如果捕食者捕食食饵的收益率小于本身的死亡率, 那么捕食者最终将会灭绝. 其次在正平衡点稳定的情况下, 发现食饵的不同集群行为会对食饵和捕食者的数量产生正效应或者负效应. 如图3, 4所示. 进一步, 当参数满足一定条件时, 用分支理论证明了系统会在平衡点 E_1 处发生跨临界分支, 在平衡点 E_3 处发生Hopf分支. 并且通过计算第一Lyapunov系数 σ 来判定Hopf分支的方向, 如果 $\sigma > 0$, 则发生次临界Hopf分支, 如果 $\sigma < 0$, 则发生超临界Hopf分支.

参考文献:

- [1] Allee W C. Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes[J]. Journal of Experimental Zoology, 1932, 61: 185-207.
- [2] Allee W C. Animal Aggregations: A study in General Sociology[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1931.
- [3] Odum E. Fundamentals of ecology[M]. London: The Book Club, 1938.
- [4] Stephens P A, Sutherland W J. Consequences of Allee effect for behaviour, ecology and conservation[J]. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14: 401-405.
- [5] Manna D, Maiti A, Samanta G P. A Michaelis-Menten type food chain model with strong Allee effect on the prey[J]. Applied Mathematics & Computation, 2017, 311: 390-409.
- [6] Cushing J M, Hudson J T. Evolutionary dynamics and strong Allee effects[J]. Journal of Biological Dynamics, 2012, 6(2): 941-958.
- [7] Tesfay A, Tesfay D, Brannan J, et al. A logistic-harvest model with Allee effect under multiplicative noise[J]. Stochastics and Dynamics, 2021, 3(21): 2150044.

- [8] Tiwari B, Raw S N. Dynamics of Leslie-Gower model with double Allee effect on prey and mutual interference among predators[J]. *Nonlinear Dynamics*, 2021, 103: 1229-1257.
- [9] Ni Wenjie, Wang Mingxin. Dynamics and patterns of a diffusive Leslie-Gower prey-predator model with strong Allee effect in prey[J]. *Journal of Differential Equations*, 2016, 261: 4244-4274.
- [10] Yuan Sanling, Xu Chaoqun, Zhang Tonghua. Spatial dynamics in a predator-prey model with herd behavior[J]. *Chaos*, 2013, 23(3): 033102.
- [11] Ajraldi V, Pittavino M, Venturino E. Modeling herd behavior in population systems[J]. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2011, 12(4): 2319-2338.
- [12] Peter A B. Predator-prey dynamics with square root functional responses[J]. *Nonlinear Analysis Real World Applications*, 2012, 13(4): 1837-1843.
- [13] Holling C S. The functional response of invertebrate predators to prey density[J]. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1966, 98(48): 1-86.
- [14] Djilali S. Impact of prey herd shape on the predator-prey interaction[J]. *Chaos Solitons & Fractals*, 2019, 120: 139-148.
- [15] Djilali S. Herd behavior in a predator-prey model with spatial diffusion: bifurcation analysis and Turing instability[J]. *Journal of Applied Mathematics & Computing*, 2018, 58: 125-149.
- [16] Djilali S, Touaoula T M, Miri E H. A heroin epidemic model: very general nonlinear incidence, treat-age, and global stability[J]. *Acta Applicandae Mathematicae*, 2017, 152: 171-194.
- [17] Djilali S. Spatiotemporal patterns induced by cross-diffusion in predator-prey model with prey herd shape effect[J]. *International Journal of Biomathematics*, 2020, 13(4): 2050030.
- [18] Birkhoff G, Rota. *Ordinary Differential Equation*[M]. Boston: Ginn and Co, 1982.
- [19] Sotomayor J. Generic bifurcations of dynamical systems[J]. *Dynamical Systems*, 1973: 561-582.
- [20] Perko L. *Differential Equations and Dynamical Systems*[M]. New York: Springer, 1996.
- [21] Panday P, Pal N, Samanta S. Stability and bifurcation analysis of a three-species food chain model with fear[J]. *International Journal of Bifurcation & Chaos*, 2018, 28(1): 1850009.

Dynamic behavior analysis of a predator-prey system with Allee effect and herd behavior

CAO Qi¹, YANG Wen-sheng^{1,2,3}

(1. School of Mathematics and Statistics, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China;

2. Fujian Key Laboratory of Mathematical Analysis and Applications, Fuzhou 350117, China;

3. Center for Applied Mathematics of Fujian province(FJNU), Fuzhou 350117, China)

Abstract: A predator-prey model with prey Allee effect and herd behavior is considered in this paper. The long-term behaviour of the population under certain initial values is analyzed. Then the local stability of all equilibrium points is discussed by using linear stability theory. The effect of the herd behavior on the prey and predator equilibrium densities are discussed in the case of the positive equilibrium point is stable. Next, based on bifurcation theorem, conditions for the existence of Transcritical bifurcation and Hopf bifurcation are derived. The direction of the Hopf bifurcation is analysed by calculating the first Lyapunov number. Finally, numerical simulations are used to verify the feasibility of the conclusions.

Keywords: Allee effect; herd behavior; stability; Hopf bifurcation

MR Subject Classification: 34C25; 92D25; 34D20; 34D40