

受捕食影响的单种群时滞模型的动力学

谢明铭

广州大学数学与信息科学学院, 广东 广州

收稿日期: 2024年3月28日; 录用日期: 2024年4月23日; 发布日期: 2024年4月30日

摘要

本文研究了一类受捕食影响的单种群时滞模型, 其中捕食因素导致模型出现强/弱Allee效应。我们重点分析了时滞对稳定性的影响, 并通过数值模拟验证我们的理论结果。结果表明小时滞有助于种群维持稳定生存状态, 而随着时滞的增大, 种群可能呈现周期振荡; 而当时滞充分大于临界值时, 种群最终会灭绝。此外我们研究发现, 可以通过调控时滞确保种群的持续生存。

关键词

单种群模型, Allee效应, 稳定性, 时滞

Dynamics of a Delayed Single Population Model with a Predation

Mingming Xie

School of Mathematics and Information Science, Guangzhou University, Guangzhou Guangdong

Received: Mar. 28th, 2024; accepted: Apr. 23rd, 2024; published: Apr. 30th, 2024

Abstract

This paper considers a single-species model with delay, influenced by predation, where predation may induce strong/weak Allee effects in the model. We focus on analyzing the impact of delay on stability and validate our theoretical findings through numerical simulations. The results indicate that a small delay contributes to the stable survival of the population, while an increase in delay may lead to periodic oscillations. However, when the delay significantly exceeds a critical value, the population ultimately faces extinction. Furthermore, our research finds that regulating the delay can ensure the population's sustained survival.

Keywords

Single-Population Model, Allee Effect, Stability, Delay

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

众所周知, Logistic 方程

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right). \quad (1)$$

是非常重要的单种群模型, 并在描述种群动态行为的各类模型中得到广泛应用. Logistic 模型中, r 表示内禀增长率, K 表示环境容纳量. 如果考虑到其他因素导致的种群增长率的降低, 如低交配率, 人工收益, 潜在捕食者的捕食等, Logistic 方程(1)可以修正为如下形式:

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right) - G(u). \quad (2)$$

例如, 1978 年, Ludwig 等人[1]提出了如下云杉蚜虫模型:

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right) - \frac{\beta u^2}{\alpha^2 + u^2}. \quad (3)$$

在(1)中 Ludwig 引入了 Holling III 型功能反应函数 $\frac{\beta u^2}{\alpha^2 + u^2}$ 来表示云杉蚜虫的天敌, 如鸟类的捕食函数,

其中 β 和 α 都是正参数, 分别表示饱和捕食率和半饱和常数, 即当云杉蚜虫种群规模达到 $u = \alpha$ 时, 其天敌对它的捕食率为饱和捕食率的一半. Huberman [2]类似建立了如下一类鱼的单种群模型:

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right) - \frac{\beta u^2}{\alpha^2 + u^2} - \gamma Eu. \quad (4)$$

方程(4)中右端第二项表示由于人类捕捞导致的死亡.

1989 年, Dennis [3]考虑了种群在低密度情况下由于交配机会不足引起增长减少的模型:

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right) - \frac{\lambda \theta u}{\theta + u}. \quad (5)$$

其中 λ 和 θ 都是正常数, $\theta/(\theta + u)$ 表示为物种不进行交配的概率. 文[3]的研究表明 $\frac{\lambda \theta u}{\theta + u}$ 会引起 Allee 效应(称为分量 Allee 效应或者附加性 Allee 效应[4]), 从而导致低密度种群的灭绝. 2014 年, Kang 和 Udiani [5]研究了如下带有捕食项的单种群模型:

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right) - \frac{au}{1 + mu}. \quad (6)$$

其中 r, K, a 和 m 是正参数. 在文[3]中 Holling II 型功能性反应 $au(t)/(1 + mu(t))$ 表示所有潜在捕食者对种群 u 的捕食函数, 它反映了种群 u 的增长与其捕食者之间的正相关关系. 近年来, 关于具有 Allee 效应模

型的研究得到了广泛研究[5]-[13]。

大多数生物种群的增长会受到其种群密度的影响，这一影响需要经过一段时间才会在种群规模中反映出来，我们称之为种群对其自身成长的密度依赖时滞。在含有捕食函数的单种群模型(6)中引入密度依赖反馈时滞，本文讨论如下具有密度依赖反馈时滞的单种群模型

$$\frac{du(t)}{dt} = ru(t)\left(1 - \frac{u(t-\tau)}{K}\right) - \frac{au(t)}{1+mu(t)}. \quad (7)$$

其中 $\tau > 0$ 表示物种自身生长的密度依赖性反馈时滞[14] [15]。当 $a = 0$ 时，模型(7)变为著名的时滞 Logistic 模型或 Hutchinson 方程[15]，其动力学以及得到了广泛研究[14]。

本文研究了密度依赖反馈时滞对模型(7)动力学的影响。在第二节中，我们分析了含反馈时滞的单一种群模型(7)的动力学行为，主要包括平衡点的存在性和稳定性。通过与无时滞的模型(6)相比，我们发现反馈时滞的增大可能会破坏模型(7)的稳定性，出现不稳定状态。在第三节中，我们进一步讨论了时滞对单一种群模型(7)平衡点稳定性的影响，以及如何通过调控反馈时滞来确保种群的持续生存。研究结果表明，在较小的反馈时滞下，种群能够保持稳定；时滞的逐渐增大会导致种群出现周期振荡；而当时滞超过某个阈值时，种群将面临灭绝的风险。最后我们通过数值模拟验证了这些结论。

2. 动力学分析

令

$$H(u) = r\left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{a}{1+mu}. \quad (8)$$

根据文献[16]，参数空间 $D = \{\lambda \in (r, a, m, K) \in \mathbb{R}_+^4 : armK > 0\}$ 被详细划分为以下四个区域：

- 灭绝区域： $D_0 = \left\{ \lambda \in D : mK \leq 1 \leq \frac{a}{r} \right\} \cup \left\{ \frac{a}{r} \geq \frac{(mK+1)^2}{4mK} \right\}$,
- 强 Allee 效应区域： $D_1 = \left\{ \lambda \in D : \frac{1}{mK} < 1 < \frac{a}{r} < \frac{(mK+1)^2}{4mK} \right\}$,
- 弱 Allee 效应区域： $D_2 = \left\{ \lambda \in D : \frac{1}{mK} < \frac{a}{r} \leq 1 \right\}$,
- 无 Allee 效应区域： $D_3 = \left\{ \lambda \in D : \frac{a}{r} < 1, \frac{a}{r} \leq \frac{1}{mK} \right\}$.

根据文[16]，当 $\tau = 0$ ，有如下结论：

1. 假设 $\lambda \in D_1$ ，即模型(7)具有强 Allee 效应，则(7)有一个平凡平衡点 $u = 0$ 和两个正平衡点 $u = \theta_1$ 和 $u = \theta_2$ ，其中 $u = 0$ 和 $u = \theta_2$ 局部渐进稳定， $u = \theta_1$ 不稳定。
2. 假设 $\lambda \in D_2$ ，即模型(7)具有弱 Allee 效应，则(7)有一个平凡平衡点 $u = 0$ 和一个正平衡点 $u = \theta_2$ ，其中 $u = 0$ 不稳定，而 $u = \theta_2$ 局部渐进稳定。
3. 假设 $\lambda \in D_3$ ，即模型(7)没有 Allee 效应，则(7)只有一个平凡平衡点 $u = 0$ 和一个正平衡点 $u = \theta_2$ ，其中 $u = 0$ 不稳定，而 $u = \theta_2$ 局部渐进稳定。
4. 假设 $\lambda \in D_0$ ，则模型(7)只有一个平凡平衡点 $u = 0$ ，它是全局渐进稳定。

定义

$$b_1(u) := r\left(1 - \frac{u}{K}\right) - \frac{a}{(1+mu)^2}, \quad b_2(u) := \frac{ru}{K}. \quad (9)$$

容易看出

$$b_1(u) - b_2(u) = (uH(u))' = H(u) + uH'(u).$$

若 u 是 $H(u)$ 的一个正根, 则 $b_1(u) = \frac{amu}{(1+mu)^2}$ 和 $b_1(u) - b_2(u) = uH'(u)$ 。因此, 我们得到以下结论, 该结论将在后续讨论中加以利用。

引理 2.1 若 θ_1 和 θ_2 存在时, 则 $b_1(\theta_1) - b_2(\theta_1) > 0$, $b_1(\theta_2) - b_2(\theta_2) < 0$ 。

现在, 我们研究 $\tau > 0$ 时模型(7)的动力学。初始条件: $u(t) = \phi(t)$, 其中 $t \in [-\tau, 0]$, $\phi \in C[-\tau, 0]$ 满足 $\phi \geq 0$ 。对于模型(7)的任意平衡点 $u = \theta_*$, 其对应的线性系统可以表述为

$$\frac{dU(t)}{dt} = \left(r \left(1 - \frac{\theta_*}{K} \right) - \frac{a}{(1+m\theta_*)^2} \right) U(t) - \frac{r\theta_*}{K} U(t-\tau). \quad (10)$$

其中特征方程为

$$\lambda = b_1(\theta_*) - b_2(\theta_*) e^{-\lambda\tau}. \quad (11)$$

在平凡平衡点 $u = 0$ 处, $b_1(0) = r - a$, $b_2(0) = 0$ 。因此, 对于任意的 $\tau > 0$, 若 $\frac{a}{r} > 1$, $u = 0$ 局部渐进稳定; 若 $\frac{a}{r} < 1$, $u = 0$ 不稳定。

在点 $u = \theta_i (i=1, 2)$, 有 $b_1(\theta_i) = r \left(1 - \frac{\theta_i}{K} \right) - \frac{a}{(1+m\theta_i)^2} = \frac{am\theta_i}{(1+m\theta_i)^2}$, $b_2(\theta_i) = \frac{r}{K} \theta_i$ 。因此, 根据引理

2.1, 我们可以将 Hal Smith [17] 中的定理 4.7 应用于特征方程(11)。

综上所述, 我们得出以下结论。

定理 2.1 单种群时滞模型(7)具有以下动力学特征。

1) 令 $\lambda \in D_1$, 则模型(7)具有强 Allee 效应。对于任意的 $\tau \geq 0$, $u = 0$ 局部渐进稳定, $u = \theta_1$ 不稳定。而且存在 $\tau^* > 0$, 当 $0 \leq \tau < \tau^*$ 时 $u = \theta_2$ 渐近稳定; 当 $\tau > \tau^*$ 时 $u = \theta_2$ 不稳定。其中

$$\tau^* = \frac{1}{\sqrt{[b_2(\theta_2)]^2 - [b_1(\theta_2)]^2}} \arccos \frac{b_1(\theta_2)}{b_2(\theta_2)} \quad (12)$$

2) 令 $\lambda \in D_2$, 则模型(7)具有弱 Allee 效应。对于任意的 $\tau \geq 0$, $u = 0$ 不稳定。当 $0 \leq \tau < \tau^*$ 时 $u = \theta_2$ 渐近稳定; 当 $\tau > \tau^*$ 时 $u = \theta_2$ 不稳定。

3) 令 $\lambda \in D_3$, 则模型(7)没有 Allee 效应。对于任意的 $\tau \geq 0$, $u = 0$ 不稳定。当 $0 \leq \tau < \tau^*$ 时 $u = \theta_2$ 渐近稳定; 当 $\tau > \tau^*$ 时 $u = \theta_2$ 不稳定。

4) 令 $\lambda \in D_0$, 则模型(7)只存在一个灭绝平衡点 $u = 0$, 且其对于任意的 $\tau \geq 0$, $u = 0$ 是渐近稳定的。

注 2 与 $\tau = 0$ 时模型(7)的动力学行为相比较, 定理 3.1 表明, 在 $u = \theta_2$ 处, 随着 τ 的增加, 系统从稳定状态转变为不稳定状态。这意味着密度依赖反馈时滞 τ 可能会使单种群模型(7)变得不稳定。

3. 时滞的影响分析与控制

现在, 保持参数 r, K, m 不变, 让 a 变化。将 τ^* 看作是关于 a 的函数(如图 1 所示), 即

$$\tau^*(a) = \frac{1}{\sqrt{[b_2(\theta_2)]^2 - [b_1(\theta_2)]^2}} \arccos \frac{b_1(\theta_2)}{b_2(\theta_2)}. \quad (13)$$

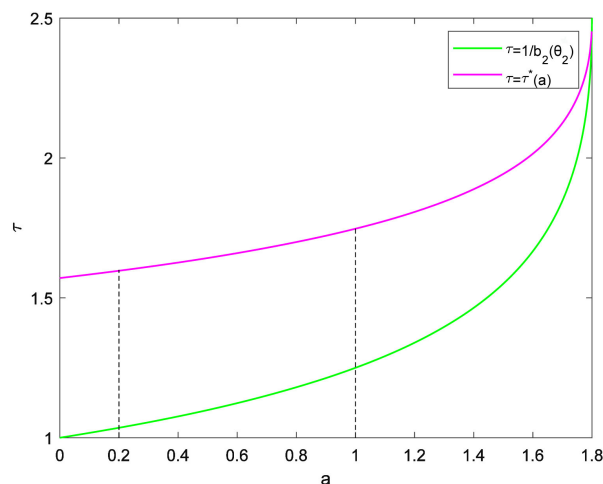


Figure 1. The graphic of $\tau = \tau^*(a)$ (pink line), where $r=1, K=10, m=0.5$ and a varies. When $1 < a < 1.8$, model (7) has strong Allee effect; when $1 \geq a > 0.2$, (7) has weak Allee effect; when $a \leq 0.2$, (7) has no Allee effect. For each case, (7) has the positive equilibrium $u = \theta_2$ which is asymptotically stable for $0 \leq \tau < \tau^*$ and unstable for $\tau > \tau^*$

图 1. $\tau = \tau^*(a)$ 的图形(粉色线), 其中 $r=1, K=10, m=0.5$, a 变化。当 $1 < a < 1.8$ 时, 模型(7)具有强 Allee 效应; 当 $1 \geq a > 0.2$ 时, (7)具有弱 Allee 效应; 当 $a \leq 0.2$ 时, (7)没有 Allee 效应。对于每种情况, (7)都具有正平衡点 $u = \theta_2$, 当 $0 \leq \tau < \tau^*$ 是渐近稳定的, 当 $\tau > \tau^*$ 是不稳定的

从数值模型的结果来看(见图 2), 密度依赖反馈时滞对种群 u 长期的稳定性有很大影响。当模型(7)具有强 Allee 效应时, 即 $\lambda \in D_1$ 。小数值的时滞 τ (即 $\tau < \tau^*$) 不会影响模型(7)中平衡点 $u = \theta_2$ 的稳定性, 因此在这种情况下, 种群 u 持续存活。随着时滞 τ 逐渐增大, 种群 u 在周期振荡的模式下生存(此时 τ 较大但接近 τ^*)。而当时滞 τ 充分大(即 $\tau > \tau^*$), 物种 u 会趋向灭绝。对于模型(7)没有 Allee 效应或具有弱 Allee 效应的情况, 当 $u = \theta_2$ 存在时, 模型(7)具有相似的现象(见图 3)。这表明数值大的密度依赖反馈时滞对种群的生存是有害的。

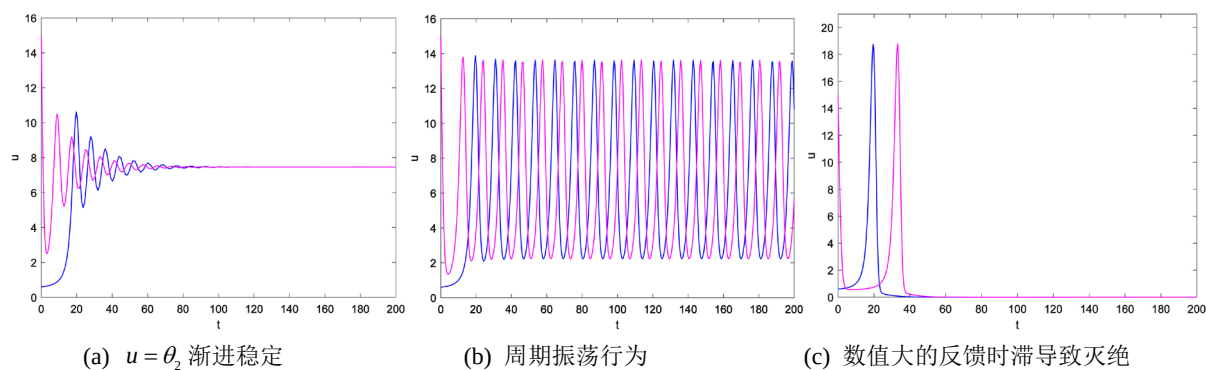


Figure 2. Parameters $(r, K, m, a) = (1, 10, 0.5, 1.2)$, model (7) has strong Allee effect. (a) $\tau = 1.6 < \tau^*$, $u = \theta_2$ is asymptotically stable. (b) $\tau = 2 > \tau^*$, $u = \theta_2$ is unstable and model (7) has periodically oscillating behavior. (c) $\tau = 2.4$ is more larger and population goes to extinction. This indicates that the large intra-species competition-induced feedback time delay is harmful to the population survival. Here, $\theta_1 = 0.5359, \theta_2 = 7.4641, \tau^* = 1.8071$

图 2. 取 $r=1, K=10, m=0.5, a=1.2$, 模型(7)具有强 Allee 效应, 且 $\theta_1 = 0.5359, \theta_2 = 7.4641, \tau^* = 1.8071$ 。(a) $\tau = 1.6 < \tau^*$, $u = \theta_2$ 渐近稳定。(b) $\tau = 2 > \tau^*$, $u = \theta_2$ 不稳定且模型(7)发生周期振荡行为。(c) $\tau = 2.4$, 此时时滞足够大导致物种的灭绝。这表明数值大的密度依赖反馈时滞对种群的生存有害

为了物种的生存, 物种需要调整反馈时滞使得 $\tau \leq \tau^*$, 即

$$\tau \leq \frac{1}{\sqrt{[b_2(\theta_2)]^2 - [b_1(\theta_2)]^2}} \arccos \frac{b_1(\theta_2)}{b_2(\theta_2)}. \quad (14)$$

因为 $b_2(\theta_2) > b_1(\theta_2) > 0$ (详见引理 2.2), 以及 $\sqrt{1 - \left[\frac{b_1(\theta_2)}{b_2(\theta_2)}\right]^2} < \arccos \frac{b_1(\theta_2)}{b_2(\theta_2)}$, 所以若 $\tau \leq \frac{1}{b_2(\theta_2)} = \frac{K}{r\theta_2}$, 则有(15)成立(见图 1)。显然, 条件 $\tau \leq \frac{1}{b_2(\theta_2)}$ 比(14)更容易验证。

因此, 当种群的反馈时滞 τ 满足 $\tau \leq \frac{1}{b_2(\theta_2)}$ 时, 如果满足以下条件之一, 该物种的种群会持续存活:

1. 模型(7)具有强 Allee 效应, 即 $\frac{1}{mK} < 1 < \frac{a}{r} < \frac{(mK+1)^2}{4mK}$, 而且种群规模大于 Allee 阈值 θ_1 , 即 $u(0) > \theta_1$ 。
2. 模型(7)具有弱 Allee 效应, 即 $\frac{1}{mK} < \frac{a}{r} \leq 1$ 。
3. 模型(7)没有 Allee 效应, 即 $\frac{a}{r} < 1$ 和 $\frac{a}{r} \leq \frac{1}{mK}$ 。

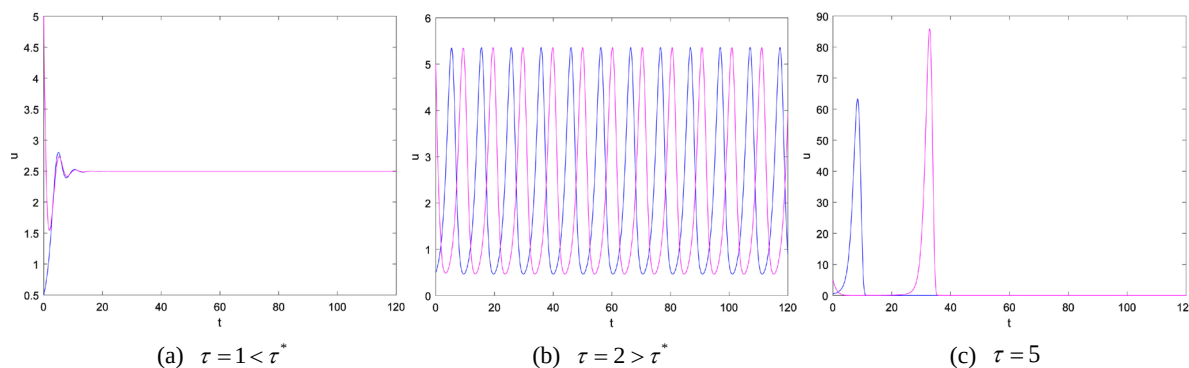


Figure 3. Parameters $(r, K, m, a) = (1, 3, 1.5, 0.8)$, model (7) has weak Allee effect. Here, $\theta_2 = 2.4937, \tau^* = 1.7183$. As the delay τ increases, the equilibrium $u = \theta_2$ shifts from stability to instability, with two stable patterns: steady-state mode and periodic oscillation mode. This indicates that the large intra-species competition-induced feedback time delay is harmful to the population survival

图 3. 取 $(r, K, m, a) = (1, 3, 1.5, 0.8)$, 模型(7)具有弱 Allee 效应, 且 $\theta_2 = 2.4937, \tau^* = 1.7183$ 。随着时滞 τ 增大, 平衡点 $u = \theta_2$ 由稳定转变为不稳定, 其中稳定的模式有两种: 稳态模式和周期振荡模式。这表明数值大的密度依赖反馈时滞对种群的生存是有害的

4. 总结

本文研究一个受捕食影响的单种群时滞模型, 重点探讨了密度依赖反馈时滞对模型(7)的影响。由捕食项 $au/(1+mu)$, 当 $\tau \geq 0$ 时单种群模型(7)可能表现出强 Allee 效应, 弱 Allee 效应和无 Allee 效应(见第 2 节)。对于每一种情况, 我们讨论了模型(7)的动力学行为, 包括平衡点的存在性和稳定性。与 $\tau = 0$ 的单种群模型(6)相比, 我们发现时滞 τ 的引入可能会导致模型(7)失稳。具体来说, 当密度依赖反馈时滞 τ 较小时(即 $0 < \tau < \tau^*$), 含有反馈时滞模型(7)与模型(6)表现出相似的动力学行为(详见定理 3.1), 即当密度依赖反馈时滞 τ 较小时不会影响模型(7)的动力学行为。随着反馈时滞 τ 的增大(即 $\tau > \tau^*$), $u = \theta_2$ 从稳定变

成不稳定, 因此说明了反馈时滞 τ 过大时会影响种群的稳定性, 从而导致种群灭绝(详见定理 3.1 以及图 2, 图 3)。这表明了过大的密度依赖反馈时滞可能会对物种的生存产生不利影响。此外, 面对数值大的时滞可能会使模型(7)失稳的现象, 我们给出了调整时滞的方法以至于保持模型(7)的稳定性(见第三节)。

参考文献

- [1] Ludwig, D., Jones, D.D. and Holling, C.S. (1978) Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 315-332. <https://doi.org/10.2307/3939>
- [2] Huberman, G. (1978) Qualitative Behavior of a Fishery System. *Mathematical Biosciences*, **42**, 1-14. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(78\)90002-0](https://doi.org/10.1016/0025-5564(78)90002-0)
- [3] Dennis, B. (1989) Allee Effect: Population Growth, Critical Density, and Chance of Extinction. *Natural Resource Modeling*, **3**, 481-538. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.1989.tb00119.x>
- [4] Kostitzin, V.A. (1940) Sur la loi logistiquesees generalizations. *Acta Biotheoretica*, **5**, 155-159. <https://doi.org/10.1007/BF01567694>
- [5] Kang, Y. and Udiani, O. (2014) Dynamics of a Single Species Evolutionary Model with Allee Effects. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **418**, 492-515. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2014.03.083>
- [6] Stephens, P.A., Sutherland, W.J. and Freckleton, R.P. (1999) What Is the Allee Effect? *Oikos: A Journal of Ecology*, **87**, 185-190. <https://doi.org/10.2307/3547011>
- [7] Gascoigne, J.C. and Lipcius, R.N. (2004) Allee Effects Driven by Predation. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 801-810. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00944.x>
- [8] Lewis, M.A. and Kareiva, P. (1993) Allee Dynamics and the Spread of Invading Organisms. *Theoretical Population Biology*, **43**, 141-158. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1993.1007>
- [9] Amarasekare, P. (1998) Allee Effects in Metapopulation Dynamics. *The American Naturalist*, **152**, 298-302. <https://doi.org/10.1086/286169>
- [10] Zhou, S., Liu, Y. and Wang, G. (2005) The Stability of Predator-Prey Systems Subject to the Allee Effects. *Theoretical Population Biology*, **67**, 23-31. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2004.06.007>
- [11] Wilson, E.O. and Bossert, W.H. (1971) A Primer of Population Biology. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- [12] Boukal, D.S. and Berec, L. (2002) Single-Species Models and the Allee Effect: Extinction Boundaries, Sex Ratios and Mate Encounters. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 375-394. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2002.3084>
- [13] Bai, D., Kang, Y., Ruan, S. and Wang, L. (2021) Dynamics of an Intraguild Predation Food Web Model with Strong Allee Effect in the Basal Prey. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, **58**, 103206. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2020.103206>
- [14] Kuang, Y. (1993) Delay Differential Equations: With Applications in Population Dynamics. Academic Press, Cambridge, Massachusetts.
- [15] Hutchinson, G.E. (1948) Circular Causal Systems in Ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **50**, 221-246. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x>
- [16] Bai, D. and Zhang, X. (2022) Dynamics of a Predator-Prey Model with the Additive Predation in Prey. *Mathematics*, **10**, 655. <https://doi.org/10.3390/math10040655>
- [17] Smith, H. (2011) An Introduction to Delay Differential Equations with Applications to the Life Sciences. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7646-8>