

文章编号: 1671-4229(2025)01-0021-12

埃及伊蚊和白纹伊蚊竞争模型的全局动力学

陈小鹏, 郭志明*

(广州大学 数学与信息科学学院, 广东 广州 510006)

摘要: 登革热是由伊蚊传播登革病毒所引起的急性传染病, 主要传播媒介是白纹伊蚊和埃及伊蚊。目前, 控制登革热传播的一种可行的方法是释放携带 *Wolbachia* 氏菌的蚊子与野生蚊子产生 CI 效应, 进而起到阻断疾病传播的目的。不同蚊虫之间的竞争机制会影响到释放携带 *Wolbachia* 蚊子的效果。为了探究埃及伊蚊和白纹伊蚊的种间竞争及交配对蚊子种群动态及其生态的影响, 文章基于对白纹伊蚊与埃及伊蚊偏态的种间交配实验和最新研究结果, 建立了一个两种群竞争模型来模拟埃及伊蚊和白纹伊蚊的种群动力学行为, 在不同条件下, 证明了平凡平衡点、边界平衡点和正平衡点的全局渐近稳定性。文章的理论研究结果与文献中实验结果一致, 即白纹伊蚊的高种间交配率和再交配率导致其在和埃及伊蚊的竞争繁衍中取得优势。了解这一机制将为预防控制媒介蚊虫以及后续制定感染 *Wolbachia* 蚊子的释放策略来控制登革热的传播提供科学指引。

关键词: 伊蚊种群; 竞争模型; 偏态种间竞争; 二次交配; 全局渐近稳定

中图分类号: O175; R184.3 **文献标志码:** A

Global dynamics of a competition model between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*

CHEN Xiao-peng, GUO Zhi-ming*

(School of Mathematics and Information Science, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: Dengue fever is an acute infectious disease caused by the transmission of dengue virus by the main vectors *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti*. At present, a feasible method to control the transmission of dengue fever is to release mosquitoes carrying *Wolbachia* to produce a CI effect with wild mosquitoes, so as to block the transmission of the disease. The competition mechanism between different mosquitoes will affect the effectiveness of releasing *Wolbachia* carrying mosquitoes. Therefore, in order to explore the effects of interspecific competition and mating between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* on mosquito population dynamics, this paper established a population competition model to simulate the population dynamics of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* under different conditions, based on the experiment and latest research results of the preferential interspecific mating between *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti*. The global asymptotic stabilities of the trivial equilibrium point, boundary equilibrium point and positive equilibrium point are proved. The theoretical results of this study are consistent with the experimental results in the literature, that is, the high interspecific mating and remating rate of *Aedes albopictus* leads to its advantage in the competition and reproduction with *Aedes aegypti*. Understanding this mechanism will help prevent and control the vector mosqui-

收稿日期: 2024-09-14; 修回日期: 2024-11-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(12171110)

作者简介: 陈小鹏(2000—), 男, 硕士研究生. E-mail: 2112215067@e.gzhu.edu.cn

*通信作者. E-mail: guozm@gzhu.edu.cn

引文格式: 陈小鹏, 郭志明. 埃及伊蚊和白纹伊蚊竞争模型的全局动力学[J]. 广州大学学报(自然科学版), 2025, 24(1): 21-32.

toes. This paper helps to provide scientific guidance on the subsequent development of release strategies for *Wolbachia* infected mosquitoes to control the spread of dengue fever.

Key words: *Aedes*; population competition model; preferential interspecies competition; remating; globally asymptotic stability

登革热是一种由携带登革热病毒的雌蚊叮咬传播引起的急性全身性蚊媒传染性疾病,主要通过埃及伊蚊和白纹伊蚊传播,在美洲、非洲和东南亚等热带、亚热带地区流行,以非洲、美洲、西太平洋地区最为严重。全世界每年有多达 3 亿人感染登革热,约有 9 600 万人患病,超过 125 个国家受到登革热流行的影响,对这些国家造成了严重的经济和社会负担^[1-2]。由于缺乏临床治疗方法和有效的疫苗,目前的登革热控制措施主要是控制埃及伊蚊或白纹伊蚊的种群规模,它们常年在热带和亚热带地区传播登革热、寨卡和黄热病等多种蚊媒疾病。进入 21 世纪后,媒介生物可持续控制的创新理念和模式为我国重大蚊媒害虫防治提出了新要求^[3]。经研究表明,通过释放携带 *Wolbachia* 的蚊子对野外蚊群进行种群压制和种群替换在预防和控制蚊媒疾病方面发挥了重要作用^[4-7],由此,许多学者通过建立数学模型来研究感染 *Wolbachia* 的蚊子在野生蚊子中的传播动力学行为,例如 Zheng 等^[4]建立了一种时滞微分方程来描述利用释放携带 *Wolbachia* 的雄蚊来控制野生蚊子数量的模型, Huang 等^[8]用反应扩散方程模型来描述感染和未感染蚊子混合种群的 *Wolbachia* 空间传播动力学, Liu 等^[9]建立了一类具有自由边界的 *Wolbachia* 感染模型, Li 等^[10]建立的离散竞争模型,武丹等^[11]建立的常微分方程模型。

制定有效的灭蚊策略与合理的生物模型需要更好地了解蚊子种类的分布及其生态行为和特征。野生蚊子以埃及伊蚊和白纹伊蚊为主,它们具有相似的生物特征和重叠的栖息地。有趣的是它们并没有在重叠的生存区域和平相处,而是开展了种群之间的战争^[12-13]。1880 年,埃及伊蚊在美国佛罗里达州被发现,但白纹伊蚊 1980 年入侵该州后,逐渐取代了埃及伊蚊^[14]。1890 年以来,澳大利亚托雷斯海峡附近的岛屿经历了多次埃及伊蚊引起的登革热疫情,直到 2005 年首次发现白纹伊蚊,并在几年内快速蔓延,到 2016 年该地区的埃及伊蚊几乎被白纹伊蚊取代^[15]。1980 年,埃

及伊蚊曾是海南岛和雷州半岛的优势物种,且 1980 年和 2007 年暴发了登革热。但最近的几项研究表明,埃及伊蚊在该地区已经几乎消失,取而代之的是白纹伊蚊的迅速繁衍。以广东省为例,目前,埃及伊蚊仅分布在湛江市乌石和企水镇,且在不久的将来白纹伊蚊将完全取代埃及伊蚊^[16]。即使埃及伊蚊的分布在广东省逐渐缩小,但仍是不可忽视的重要媒介,研究白纹伊蚊和埃及伊蚊的种间竞争关系,对后续控制登革热将有重要的意义。虽然白纹伊蚊入侵的过程还不是很清楚,但国内外的许多学者对白纹伊蚊和埃及伊蚊的竞争动力学行为进行了广泛的研究。

2013 年,Brady 等^[17]通过非参数 GAM 模型来构建在实验室和野外不同温度下的埃及伊蚊和白纹伊蚊成虫存活模型。其研究结果表明,在实验室或野外,成虫白纹伊蚊的存活率高于埃及伊蚊。然而,埃及伊蚊可能适应更广范围的温度条件。通过将两种蚊子的存活率按年龄和温度进行详细的划分,进一步揭示了与温度和年龄相关的死亡率在实验室条件和波动温度下的重要性,且开发的模型可以用来调查季节变化的登革热传播。2018 年, Tian 等^[18]基于白纹伊蚊的入侵,以及白纹伊蚊与埃及伊蚊的竞争,在考虑风的影响下建立了一类具有自由边界的反应扩散对流竞争模型。其研究结果表明,在弱-强竞争的情况下,局部范围内埃及伊蚊在与白纹伊蚊的竞争中最终会胜利,白纹伊蚊会被限制在有限区域内并逐渐消失。在弱-弱竞争的情况下,当两个对流系数小于某一阈值时,入侵的白纹伊蚊将扩散到整个空间或消失;当初始栖息地的大小大于某一阈值时,入侵的白纹伊蚊将扩散到整个空间;当初始栖息地的大小小于某一阈值时,入侵的白纹伊蚊将会消失,当地的埃及伊蚊将继续存活。2020 年, Pongsumpun^[19]研究了埃及伊蚊和白纹伊蚊的登革热传播与各区域温度关系的模型,将人类分为易感人群、暴露人群、染病人群和康复人群,蚊子种群也分为易感、暴露和感染 3 类。其研究结果表

明,各变量随着温度的变化而变化。当温度较高时,暴露、感染和康复的人,及暴露、感染的蚊子比例会上升,但易感人群和蚊子的比例会下降,并随着时间的推移,暴露的埃及伊蚊和具有传染性的白纹伊蚊呈上升趋势,而暴露的白纹伊蚊和具有传染性的埃及伊蚊呈下降趋势,直到收敛到平衡点。从结果可以发现,气温对登革热的传播有影响,与Brady等^[17]的研究结果一致。2020年,Liu等^[20]基于白纹伊蚊的入侵和白纹伊蚊与埃及伊蚊的竞争,考虑了一种关于离散拉普拉斯扩散的两种群竞争模型,他们利用离散拉普拉斯扩散算子研究了短时间和长时间两种伊蚊的竞争行为。其研究表明,当入侵的白纹伊蚊强于本地的埃及伊蚊时,即强-弱竞争下最终白纹伊蚊会取代埃及伊蚊,反之亦然。在弱-弱竞争的情况下,长时间内最终白纹伊蚊和埃及伊蚊会共存,但在短时间内,每个方向的传播速度不同,白纹伊蚊不仅会与埃及伊蚊共存,且它还会拓展到新的区域,其结果与Tian等^[18]的研究结果基本一致。2022年,Yang等^[21]为了探索种间竞争和交配对蚊子种群动态及其生态的影响,建立了白纹伊蚊和日本伊蚊相互作用的蚊虫阶段结构模型。首先讨论了两种群没有相互作用的动力学,接着研究了有种间竞争但没相互交配的动力学,最后研究了有种间竞争且相互交配的动力学。研究发现,基于现实的意义,对于互相竞争但种间不交配的蚊子存在竞争排斥原则,即不能共存;对于互相竞争且交配的蚊子,两个边界平衡点可以局部渐近稳定或不稳定。当两个边界平衡点都是局部渐近稳定时,存在唯一的鞍点,物种的存活或灭亡取决于初始量;当两个边界平衡点都不稳定,存在唯一的局部渐近稳定的正平衡点。

2022年,陈晓光团队^[13]通过采集广州、海口、云南等地的白纹伊蚊和埃及伊蚊,并分别在多种情况下进行了长期的实验观察,首次揭示了中国地域共同栖息的白纹伊蚊和埃及伊蚊之间存在着偏态的种间交配,即白纹伊蚊雄蚊与埃及伊蚊雌蚊之间的杂交率远远高于埃及伊蚊雄蚊与白纹伊蚊雌蚊的杂交,从而抑制了埃及伊蚊雌性的生殖繁衍。这是因为不同种的蚊虫,一般不能杂交,即便杂交了,也会导致子代不育,就像母马和公驴杂交产生的骡子不育一样。此外,将杂交过的白纹伊蚊雌蚊或埃及伊蚊雌蚊与同种的雄蚊再次同

笼,发现雌蚊可以通过与同种雄蚊的二次交配来纠正杂交带来的不育,且白纹伊蚊雌蚊的再次交配率要远远大于埃及伊蚊雌蚊,二者一正一反达到了“生殖干扰”,给白纹伊蚊带来了极大的竞争优势。造成这一现象的主要原因是雄性白纹伊蚊拥有较雌性埃及伊蚊更长的抱器所致,进而保证了更高的交尾成功率和受精率。这一行为和机制将为预防和控制登革热及其他蚊媒传染病提供科学指引。但目前仅是在实验上给出了白纹伊蚊取代埃及伊蚊的结果,还没有针对该研究结果做出相应的数学模型来解释其动力学行为。

基于陈晓光团队的研究结果,本文考虑的是入侵的白纹伊蚊与当地埃及伊蚊的种群竞争动力学,主要目的是探讨偏态的种间交配和再次交配率对白纹伊蚊和埃及伊蚊的生存竞争造成的影响。由于白纹伊蚊和埃及伊蚊的种间杂交所产生的后代是不育的,对伊蚊的偏态生殖竞争没有影响,因此,本文考虑了具有生殖能力的成年伊蚊的动力学,并结合两种伊蚊的生态特性和竞争机制,将文章进行如下安排:第1节建立了一个常微分方程模型来研究白纹伊蚊和埃及伊蚊的全局竞争动力学,并考虑了性别均等的情况;第2节证明了模型的不变性、非负性及有界性;为了进一步研究模型解的动力学行为,第3节讨论了在不同参数范围下系统平衡点的存在性与稳定性,并给出了每个平衡点的全局吸引条件;第4节用数值模拟来验证所得到的结论,并从生物角度解释各参数取值的意义;最后第5节给出模型的主要结论,验证了陈晓光团队的研究结果,即当白纹伊蚊的种间交配率和再交配率超过某个阈值时,白纹伊蚊会在与埃及伊蚊的竞争中取得胜利。该研究结果为后续运用感染 *Wolbachia* 蚊子的释放策略来控制登革热的传播提供了科学指引。

1 模型的建立

在本文中,将建立一个埃及伊蚊和白纹伊蚊相互竞争的常微分方程模型。用 $R(t)$ 代表埃及伊蚊, $U(t)$ 代表白纹伊蚊,考虑到野生蚊子在现实中具有世代重叠的自然现象,模型需要包含以下4个重要参数:①蚊子的出生率,这里的出生率表示存活率和自然出生率的乘积,令埃及伊蚊的出生

率为 b_1 , 白纹伊蚊的出生率为 b_2 ; ②蚊子的种内交配概率, 由于考虑的对象是有生殖能力的蚊子, 其只能由白纹伊蚊或埃及伊蚊种内交配产生, 以此来表示蚊子偏态的种间交配, 令 p_1 代表埃及伊蚊种内交配的概率, p_2 代表白纹伊蚊种内交配的概率; ③蚊子的再交配率, 即埃及伊蚊雌蚊或白纹伊蚊雌蚊种间交配以后可以通过与同种雄蚊二次交配, 来弥补因种间杂交带来的不育, 用 r_1 代表埃及伊蚊的再交配率, r_2 代表白纹伊蚊的再交配率; ④蚊子的自然死亡率和密度依赖死亡率, 由于埃及伊蚊和白纹伊蚊属于同种伊蚊, 假设埃及伊蚊和白纹伊蚊的自然死亡率和密度依赖死亡率分别相等, 那么用 θ 代表埃及伊蚊和白纹伊蚊的自然死亡率, d 代表埃及伊蚊和白纹伊蚊密度依赖死亡率。此外, 令 $R_F(t)$ 、 $R_M(t)$ 、 $U_F(t)$ 和 $U_M(t)$ 分别表示 t 时刻具有生殖能力的埃及伊蚊雌蚊、埃及伊蚊雄蚊、白纹伊蚊雌蚊和白纹伊蚊雄蚊的数量。

假设两种蚊群在自然环境下存在随机交配的行为, 结合埃及伊蚊的种内交配概率, 则埃及伊蚊雌蚊与埃及伊蚊雄蚊的交配概率为 $p_1 \frac{R_M}{R_M + U_M}$, 白纹伊蚊雌蚊与白纹伊蚊雄蚊的交配概率为 $p_2 \frac{U_M}{U_M + R_M}$ 。由于埃及伊蚊雌蚊有 p_1 的概率与埃及伊蚊雄蚊交配, 且不考虑二次交配的情形, 雌蚊一般一生只交配一次, 即埃及伊蚊雌蚊有 $(1 - p_1)$ 的概率与白纹伊蚊雄性交配, 那么埃及伊蚊雌蚊再交配的概率为 $r_1(1 - p_1)$, 则白纹伊蚊雌蚊再交配的概率为 $r_2(1 - p_2)$ 。假设雌性和雄性的出生比例是 1:1, 那么埃及伊蚊雌性的增长率为

$$\frac{b_1}{2} \frac{p_1 R_M(t)}{R_M(t) + U_M(t)} R_F(t) + \frac{b_1}{2} r_1 (1 - p_1) R_F(t). \quad (1)$$

为了调查所有蚊子对埃及伊蚊的密度依赖效应, 这里将埃及伊蚊和白纹伊蚊在 t 时刻的总体数量记为

$$T(t) = R_F(t) + R_M(t) + U_F(t) + U_M(t). \quad (2)$$

因此, 可以得到埃及伊蚊雌蚊的微分方程为

$$\begin{aligned} \frac{dR_F(t)}{dt} = & -\theta R_F(t) - dT(t)R_F(t) + \\ & \frac{b_1}{2} \frac{p_1 R_M(t)}{R_M(t) + U_M(t)} R_F(t) + \\ & \frac{b_1}{2} r_1 (1 - p_1) R_F(t), \end{aligned} \quad (3)$$

其中, $\theta R_F(t)$ 代表伊蚊的自然死亡, $dT(t)R_F(t)$ 表示与密度相关的衰减。通过类似的推导, 得到 $R_M(t)$ 、 $U_F(t)$ 和 $U_M(t)$ 满足的微分方程如下:

$$\begin{cases} \frac{dR_M(t)}{dt} = -\theta R_M(t) - dT(t)R_M(t) + \\ \quad \frac{b_1}{2} \frac{p_1 R_M(t)}{R_M(t) + U_M(t)} R_F(t) + \frac{b_1}{2} r_1 (1 - p_1) R_F(t), \\ \frac{dU_F(t)}{dt} = -\theta U_F(t) - dT(t)U_F(t) + \\ \quad \frac{b_2}{2} \frac{p_2 U_M(t)}{U_M(t) + R_M(t)} U_F(t) + \frac{b_2}{2} r_2 (1 - p_2) U_F(t), \\ \frac{dU_M(t)}{dt} = -\theta U_M(t) - dT(t)U_M(t) + \\ \quad \frac{b_2}{2} \frac{p_2 U_M(t)}{U_M(t) + R_M(t)} U_F(t) + \frac{b_2}{2} r_2 (1 - p_2) U_F(t). \end{cases} \quad (4)$$

由于假设雌雄均等, 有 $R_F = R_M$, $U_F = U_M$, 令 $x(t) = R_F(t) + R_M(t)$, $y(t) = U_F(t) + U_M(t)$, 则四维系统简化为如下的平面系统:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = -\theta x - dx(x + y) + \frac{1}{2} b_1 \frac{p_1 x^2}{x + y} + \\ \quad \frac{1}{2} b_1 r_1 x (1 - p_1), \\ \frac{dy(t)}{dt} = -\theta y - dy(x + y) + \frac{1}{2} b_2 \frac{p_2 y^2}{x + y} + \\ \quad \frac{1}{2} b_2 r_2 y (1 - p_2). \end{cases} \quad (5)$$

设 $u = \frac{2d}{b_1 p_1} x$, $v = \frac{2d}{b_1 p_1} y$, $s = \frac{b_1 p_1}{2} t$, 则模型(5)转

化为

$$\begin{cases} \frac{du(s)}{ds} = -\left(\frac{2\theta}{b_1 p_1} + u + v\right)u + \frac{u^2}{u + v} + r_1 u \left(\frac{1}{p_1} - 1\right), \\ \frac{dv(s)}{ds} = -\left(\frac{2\theta}{b_1 p_1} + u + v\right)v + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{v^2}{u + v} + \\ \quad \frac{b_2}{b_1} r_2 v \left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1}\right). \end{cases} \quad (6)$$

为了不混淆表达式, 仍用 x 、 y 、 t 来表示 u 、 v 、 s , 则方程(6)可以转化为

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = -\left(\frac{2\theta}{b_1 p_1} + x + y\right)x + \frac{x^2}{x + y} + r_1 x \left(\frac{1}{p_1} - 1\right), \\ \frac{dy(t)}{dt} = -\left(\frac{2\theta}{b_1 p_1} + x + y\right)y + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{y^2}{x + y} + \\ \quad \frac{b_2}{b_1 p_1} r_2 y (1 - p_2). \end{cases} \quad (7)$$

2 模型的非负性与有界性

由于平面系统在原点(0,0)处不存在定义,但计算发现当 $(x,y) \rightarrow (0,0)$ 时,有 $f(x,y) \rightarrow 0$ 和 $g(x,y) \rightarrow 0$ 。因此,在系统的原点(0,0)处补充定义

$$f(0,0) = g(0,0) = 0, \quad (8)$$

则系统在 $R_+^2 = \{(x,y) : x \geq 0, y \geq 0\}$ 是有定义的。设 $\gamma = (x(t), y(t))$ 为系统对应于初始值 $(x_0, y_0) \in R_+^2$ 的解,对初始值在 x 轴上的点,有 $y' = g(x, 0) = 0$,即 $y \equiv 0$ 是模型(7)的一个解,则 x 轴是一个不变集。此时,微分方程变为

$$\frac{dx}{dt} = x \left(1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1} - x \right). \quad (9)$$

当 $1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1} < 0$ 时,即当 $\frac{b_1}{2} [p_1 + r_1(1 - p_1)] < \theta$ 时,边界平衡点不存在;当 $1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1} > 0$ 时,即当 $\frac{b_1}{2} [p_1 + r_1(1 - p_1)] > \theta$ 时,边界正平衡点存在;且当 $0 < x_0 < 1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1}$ 时,有 $x' > 0$,当 $1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1} < x_0$ 时,有 $x' < 0$,在这种情况下,系统的解都会吸引到点 $(1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1}, 0)$,此时, x 轴是系统的一个正不变集。类似的,若初始值为 y 轴上, y 轴也是一个不变集,且有

$$\frac{dy}{dt} = y \left(\frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} + r_2 \left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1} \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1} - y \right). \quad (10)$$

当 $\frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2(1 - p_2) - 2\theta] < 0$ 时,即当 $\frac{b_2}{2} [p_2 + r_2(1 - p_2)] < \theta$ 时,边界平衡点不存在;当 $\frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2(1 - p_2) - 2\theta] > 0$ 时,即当 $\frac{b_2}{2} [p_2 + r_2(1 - p_2)] > \theta$ 时,边界平衡点存在;且当 $0 < y_0 < \frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2(1 - p_2) - 2\theta]$ 时, $y' > 0$;当 $\frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2(1 - p_2) - 2\theta] < y_0$ 时,有 $y' < 0$,在这种情况下,系统的解都会吸引到点 $(0, \frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2(1 - p_2) - 2\theta])$ 。因此, x 轴、 y 轴和 R_+^2 都是系统的不变集。

根据现实的生物意义,本文仅讨论在第一象

限 R_+^2 模型的性质,下面给出引理说明模型(7)满足非负性和有界性。

引理1 任何满足非负初始值 $x(0) \geq 0, y(0) \geq 0$ 的解是非负的,并最终有界。

证明 假设系统具有非负初始值,有 $x(0) = x_0 \geq 0, y(0) = y_0 \geq 0$ 。

在初始条件下,考虑这个初值问题的解 $(x(t), y(t)) \in R_+^2$,先证明 x 是非负的,将 $x = 0$ 代入模型(7)第一个方程的右端可以得到 $f(0, y) = 0$,根据文献[22]中命题B.6可以得出 x 是非负的,类似得出 y 也是非负的。因此,模型(7)在满足 $x(0) \geq 0$ 及 $y(0) \geq 0$ 的解都是非负的。接下来,讨论解的有界性,这里采用比较论证。根据模型(7),解满足以下不等式:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &< \left(1 + \frac{r_1}{p_1} \right) x \left(1 - \frac{x}{1 + \frac{r_1}{p_1}} \right), \\ \frac{dy}{dt} &< \frac{b_2}{b_1 p_1} (p_2 + r_2) y \left(1 - \frac{y}{\frac{b_2}{b_1 p_1} (p_2 + r_2)} \right), \end{aligned}$$

由此可以得到

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq 1 + \frac{r_1}{p_1},$$

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \leq \frac{b_2}{b_1 p_1} (p_2 + r_2).$$

因此, $x(t)$ 和 $y(t)$ 都是有界函数。综上所述,方程的解是非负有界的,即引理得证,则系统(7)是满足生物意义的。

3 平衡点及其稳定性

为了了解埃及伊蚊和白纹伊蚊种群动力学行为,下面研究模型(7)平衡点的存在性和稳定性,先给出边界平衡点的存在性。

根据方程(7)可以求出系统可能存在两个边界平衡点和一个正平衡点,先讨论两个边界平衡点的存在性,分别为 $E_1(1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1}, 0)$ 和 $E_2(0, \frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2(1 - p_2) - 2\theta])$ 。当边界平衡点 E_1 和 E_2 都存在时,需要满足下列条件:①当 $\frac{b_1}{2} [p_1 + r_1(1 - p_1)] > \theta$ 时, E_1 存在;②当 $\frac{b_2}{2} [p_2 + r_2(1 - p_2)] > \theta$ 时, E_2 存在。为了简便起见,令

$$1 + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1} = x^{(1)}, \frac{1}{b_1 p_1} [b_2 p_2 + b_2 r_2 (1 - p_2) - 2\theta] = y^{(1)}.$$

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} -\frac{2\theta}{b_1 p_1} - 2x - y + \frac{x^2 + 2xy}{(x+y)^2} + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) & -x - \frac{x^2}{(x+y)^2} \\ -y - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{y^2}{(x+y)^2} & -\frac{2\theta}{b_1 p_1} - 2y - x + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{y^2 + 2xy}{(x+y)^2} + r_2 \frac{b_2}{b_1} \left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1} \right) \end{pmatrix}. \quad (11)$$

定理 1 当边界平衡点 E_1 和 E_2 都存在时, 以下结论成立:

(I) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} > \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$ 时, E_1 是鞍点; 当 $y^{(1)} - x^{(1)} < \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$ 时, E_1 是局部渐近稳定的;

(II) 当 $x^{(1)} - y^{(1)} > 1$ 时, E_2 是鞍点; 当 $x^{(1)} - y^{(1)} < 1$ 时, E_2 是局部渐近稳定的。

证明 在 $E_1(x^{(1)}, 0)$ 处有

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -x^{(1)} & -x^{(1)} - 1 \\ 0 & y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \end{pmatrix}, \quad (12)$$

此时, $J(E_1)$ 有两个特征值分别为 $-x^{(1)} < 0$ 和 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$ 。当 $y^{(1)} - x^{(1)} > \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$ 时, E_1 是鞍点; 当 $y^{(1)} - x^{(1)} < \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$ 时, E_1 是局部渐近稳定的结点。类似的, 在 $E_2(0, y^{(1)})$ 处, 有

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} x^{(1)} - y^{(1)} - 1 & 0 \\ -y^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} & -y^{(1)} \end{pmatrix}, \quad (13)$$

此时, $J(E_2)$ 有两个特征值分别为 $x^{(1)} - y^{(1)} - 1$ 和 $-y^{(1)} < 0$ 。当 $x^{(1)} - y^{(1)} > 1$ 时, E_2 是鞍点; $x^{(1)} - y^{(1)} < 1$ 时, 则 E_2 是局部渐近稳定的结点, 定理得证。

接下来, 讨论正平衡点存在性与稳定性, 正平衡点需要满足下列等式:

$$\frac{x}{x+y} + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) = \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} + x + y, \quad (14)$$

$$\frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{y}{x+y} + r_2 \frac{b_2}{b_1} \left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1} \right) = \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} + x + y, \quad (15)$$

化简求得

假设边界平衡点都存在, 下面讨论 $E_1(x^{(1)}, 0)$ 和 $E_2(0, y^{(1)})$ 的局部渐近稳定性, 计算得到系统的 Jacobi 矩阵为

$$x(x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}) = y(y^{(1)} - x^{(1)} + 1), \quad (16)$$

$$y = \frac{x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}}{y^{(1)} - x^{(1)} + 1} x.$$

可得正平衡点为

$$E_3 = (\bar{x}, H\bar{x}). \quad (17)$$

$$\text{令 } H = \frac{x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}}{y^{(1)} - x^{(1)} + 1}, \text{ 接着可以求得 } E_3 \text{ 的}$$

横坐标为

$$\bar{x} = \frac{\frac{1}{1+H} + r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) - \frac{2\theta}{b_1 p_1}}{1+H}. \quad (18)$$

通过对 \bar{x} 分子进一步分析, 要使得 $\bar{x} > 0$, 即要满足

$$b_2 p_2 + b_2 p_2 r_1 \left(\frac{1}{p_1} - 1 \right) + b_2 r_2 (1 - p_2) > 2\theta \left(\frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} + 1 \right). \quad (19)$$

在这里先假设正平衡点是存在的, 即 $\bar{x} > 0$, 进一步求 E_3 的雅可比矩阵为

$$J(E_3) = \begin{pmatrix} \frac{H}{(1+H)^2} - \bar{x} & -\bar{x} - \frac{1}{(1+H)^2} \\ -\frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{H^2}{(1+H)^2} - H\bar{x} & \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \frac{H}{(1+H)^2} - H\bar{x} \end{pmatrix}. \quad (20)$$

直接计算可得

$$\det J(E_3) = -\frac{\bar{x} H \left(1 + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \right)}{1+H} < 0.$$

这说明在 E_3 正平衡点存在的条件下, E_3 是鞍点。要使得正平衡点 E_3 存在, 必须保证 $H > 0$, 这就需要讨论 $x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$ 和 $y^{(1)} - x^{(1)} + 1$ 的正

负,且要满足 $\frac{1}{1+H} + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right) - \frac{2\theta}{b_1p_1} > 0$ 。针对以上的情况,下面给出定理 2。

定理 2 对于模型(7),以下结论成立,此时正平衡点 E_3 不存在。

(I) 当 $x^{(1)} \leq 0, y^{(1)} \leq 0$ 时, E_0 是全局渐近稳定的;

(II) 当 $x^{(1)} \leq 0, y^{(1)} > 0$ 时, E_0 是不稳定的, E_2 是全局渐近稳定的;

(III) 当 $x^{(1)} > 0, y^{(1)} \leq 0$ 时, E_0 是不稳定的, E_1 是全局渐近稳定的。

证明 (I) 当 $x^{(1)} \leq 0, y^{(1)} \leq 0$ 时,只存在零平衡点 E_0 ,下面讨论其稳定性,假设函数

$$V = x + y。$$

易证在 R_+^2 中 V 是正定无穷大函数,对 Lyapunov 函数沿模型(7)的轨线求导,可得

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} = & -\left(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y\right)x + \frac{x^2}{x+y} + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right)x - \\ & \left(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y\right)y + \frac{b_2p_2}{b_1p_1} \frac{y^2}{x+y} + r_2 \frac{b_2}{b_1} \left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1}\right)y \leq \\ & -\left(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y\right)x + x + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right)x - \\ & \left(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y\right)y + \frac{b_2p_2}{b_1p_1}y + r_2 \frac{b_2}{b_1} \left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1}\right)y = \\ & x\left(1 + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right) - \frac{2\theta}{b_1p_1}\right) + y\left(\frac{b_2p_2}{b_1p_1} + \right. \\ & \left. \frac{b_2}{b_1}\left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1}\right)r_2 - \frac{2\theta}{b_1p_1}\right) - (x+y)^2 \leq \\ & xx^{(1)} + yy^{(1)} \leq 0, \end{aligned}$$

且 $\frac{dV}{dt} = 0$ 时,当且仅当 $x = y = 0$ 。根据拉塞尔不变性原理,由此可知 E_0 是全局渐近稳定的,此时代表两种蚊子种群都趋于灭绝。从生物意义上来看,此时代表白纹伊蚊和埃及伊蚊的出生率和再交配后的出生率都小于死亡率,即蚊子本身就无法存活,显然不符合实际。

(II) 当 $x^{(1)} \leq 0, y^{(1)} > 0$ 时,分为以下两种情况。

(i) 当 $x^{(1)} < 0, y^{(1)} > 0$ 时,由此可推出 $y^{(1)} - x^{(1)} + 1 > 0$,由定理 1 可知, E_2 是局部渐近稳定的,要使得正平衡点 E_3 存在,必须先保证 $x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2p_2}{b_1p_1} > 0$,即

$$b_1[r_1(1 - p_1) + p_1] > b_2r_2(1 - p_2)。$$

又 $2\theta > b_1[r_1(1 - p_1) + p_1]$,则有 $2\theta > b_2r_2(1 - p_2)$,进一步推得

$$2\theta\left(\frac{b_2p_2}{b_1p_1} + 1\right) > b_2p_2 + b_2p_2r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right) + b_2r_2(1 - p_2)。 \quad (21)$$

显然不满足式(19),即正平衡点不存在。由模型(7)的不变性可得,当 $y^{(1)} > 0$ 时,从 y 轴上出发的解都会吸引到点 $E_2(0, y^{(1)})$,所以, E_0 是不稳定的。又由于 $x^{(1)} < 0$,有

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} = & -\left(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y\right)x + \frac{x^2}{x+y} + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right)x < \\ & -\left(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y\right)x + x + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right)x = \\ & x\left(1 + r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right) - \frac{2\theta}{b_1p_1}\right) - x^2 - xy = \\ & xx^{(1)} - x^2 - xy < 0, \end{aligned}$$

即 x 是递减的,这说明模型(7)不存在非平凡的周期解。结合 $x(t)$ 和 $y(t)$ 在非负初始值下的解是非负有界,由常微分方程定性理论^[23]可知, E_2 是全局渐近稳定的。从生物意义上来看,与(I)同理。

(ii) 当 $x^{(1)} = 0, y^{(1)} > 0$ 时,与(i)的讨论类似,由此可推出 $\frac{b_2p_2}{b_1p_1} - r_1\left(\frac{1}{p_1} - 1\right) + r_2 \frac{b_2}{b_1}\left(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1}\right) > 1$,即 $y^{(1)} - x^{(1)} + 1 > 0$,由定理 1 可知, E_2 是局部渐近稳定的,要使得正平衡点 E_3 存在,必须先保证 $x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2p_2}{b_1p_1} > 0$,则有 $2\theta > b_2r_2(1 - p_2)$,又式(19)可化简为 $2\theta < b_2r_2(1 - p_2)$,产生矛盾,则正平衡点不存在。同理可得 E_0 不稳定,又 $x^{(1)} = 0$,则有 $x' = -x^2 - xy < 0$,即 x 是递减的,系统不存在非平凡的周期解,则 E_2 是全局渐近稳定的。

(III) 与(II)的证明类似,当 $x^{(1)} > 0, y^{(1)} \leq 0$ 时,可分为两种情况。(i) $y^{(1)} < 0$ 时,同理可推出 E_1 是全局渐近稳定的;(ii) 当 $y^{(1)} = 0$ 时,同理可得正平衡点不存在,且 E_1 是全局渐近稳定的。从生物意义上来看,与(I)同理,现实中不存在这种情形。

下面,讨论 $x^{(1)} > 0, y^{(1)} > 0$ 时的情况,即 E_1 和 E_2 都存在,此时符合现实的生物意义。由前面的讨论可得 E_0 是不稳定的,考虑到模型(7)的垂直等倾线 L_1 与水平等倾线 L_2 的交点为正平衡点 E_3 ,对其存在性分两种情况考虑,如图 1 所示。

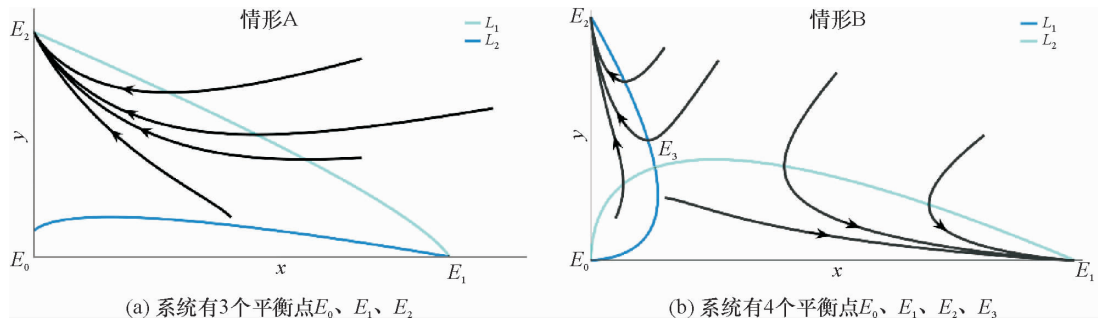


图 1 L_1 与 L_2 对应的情形 A 和情形 B

Fig. 1 Case A (left) and Case B (right) for L_1 and L_2

由图 1 可得,在情形 A 中,所有解轨线最终都趋于 E_2 ,因此, E_2 是全局渐近稳定的;而在情形 B 中,此时存在正平衡点 E_3 ,且为鞍点,在不同的初始值情况下解轨线分别趋于 E_1 和 E_2 。从生物学上解释是,情形 A 对应着白纹伊蚊相对于埃及伊蚊更具有适合度优势,给定白纹伊蚊任意的初值,最终白纹伊蚊都能入侵成功,埃及伊蚊灭绝。而情形 B 对应着白纹伊蚊具有适合度劣势,即对应不同的初始值,白纹伊蚊可能入侵成功,也可能入侵失败。下面具体分析以上两种情况对应平衡点的全局稳定性。

定理 3 对于模型(7),在 $x^{(1)} > 0, y^{(1)} > 0$ 成立的情况下,有以下结论成立。

(I) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} < 0, x^{(1)} - y^{(1)} - 1 \geq 0$ 时, E_1 是全局渐近稳定的, E_2 是不稳定的, E_3 不存在;

(II) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \geq 0, x^{(1)} - y^{(1)} - 1 < 0$ 时, E_1 是不稳定的, E_2 是全局渐近稳定的, E_3 不存在;

(III) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} < 0, x^{(1)} - y^{(1)} - 1 < 0$ 时, E_1 和 E_2 都是稳定的,正平衡点 E_3 存在且为鞍点。

证明 (I) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} < 0, x^{(1)} - y^{(1)} - 1 \geq 0$ 时,整理得 $x^{(1)} - y^{(1)} \geq 1$,由前面的计算和分析可以得出, E_1 是局部渐近稳定的, E_2 是不稳定的。若 $x^{(1)} - y^{(1)} - 1 > 0$ 时,有 $H < 0$,则正平衡点不存在;当 $x^{(1)} - y^{(1)} - 1 = 0$ 时,由式(16)可知,要使 $x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} = 0$,则有 $b_2 p_2 + b_1 p_1 = 0$,产

生矛盾,则正平衡点不存在。由于 E_0 和 E_1 轨线的特点,即 E_0 附近的轨线会远离奇点,而 E_1 附近的轨线会趋近奇点,则不可能出现连续奇点的奇异闭轨线。根据常微分方程定性理论,得出 E_1 是全局渐近稳定的。从生物意义上看, $x^{(1)} - y^{(1)} - 1 > 0$ 意味着 $b_1 r_1 (1 - p_1) > b_2 [p_2 + r_2 (1 - p_2)]$,出现这种情况要求白纹伊蚊的总出生率比埃及伊蚊的二次交配的出生率还低,显然不符合实际。

(II) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \geq 0, x^{(1)} - y^{(1)} - 1 < 0$ 时,整理得 $x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} \leq 0$,由前面的计算和分析可以得出, E_2 是局部渐近稳定的, E_1 是不稳定的。若 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} > 0$ 时,有 $H < 0$,则正平衡点不存在;若 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} = 0$ 时,由式(16)可得,要使 $y^{(1)} - x^{(1)} + 1 = 0$,则有 $b_2 p_2 + b_1 p_1 = 0$,产生矛盾,则正平衡点不存在。同理可得 E_2 是全局渐近稳定的,如图 1(a) 所示,此时,满足的条件是 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} = 0$ 且 $x^{(1)} - y^{(1)} - 1 < 0$ 。从生物意义上解释, $x^{(1)} - y^{(1)} + \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} < 0$ 意味着 $b_2 r_2 (1 - p_2) > b_1 [p_1 + r_1 (1 - p_1)]$,即白纹伊蚊相较于埃及伊蚊有更高种间交配率和再交配率。此外,降级埃及伊蚊的出生率或再交配率有利于这个结果。

(III) 当 $y^{(1)} - x^{(1)} - \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1} < 0, x^{(1)} - y^{(1)} - 1 < 0$ 时,由前面的计算和分析可以得出, E_1 和 E_2 是局部渐近稳定的,此时, $H > 0$,由 $x^{(1)} > 0$,可得 $b_2 p_2 [1 + r_1 (\frac{1}{p_1} - 1)] > 2\theta \frac{b_2 p_2}{b_1 p_1}$,又由 E_1 和 E_2 的稳定

性条件得 $-b_1p_1 < b_1r_1(1-p_1) - b_2r_2(1-p_2) < b_2p_2$, 易得条件(19)成立。如图 1(b) 所示, 则可得正平衡点 E_3 存在, 且为鞍点, 鞍点的稳定曲线在描述模型(7)的全局动力学行为时起着重要的作用。在生物意义上, 当白纹伊蚊的初始值在稳定曲线上方的解最终会趋于 E_2 , 代表着白蚊伊蚊入侵成功; 当白纹伊蚊的初始值在稳定曲线下方的解会趋于 E_1 , 代表着白蚊伊蚊入侵失败。

假设定理 3 中(III)成立, 下面对 E_3 的稳定流形进行讨论。已知模型(7)垂直等倾线 $L_1: [1 + r_1(\frac{1}{p_1} - 1) - \frac{2\theta}{b_1p_1}]x + [r_1(\frac{1}{p_1} - 1) - \frac{2\theta}{b_1p_1}]y - (x + y)^2 = 0$ 和水平等倾线 $L_2: [r_2\frac{b_2}{b_1}(\frac{1}{p_1} - 1) - \frac{2\theta}{b_1p_1}]x + [\frac{b_2p_2}{b_1p_1} + r_2\frac{b_2}{b_1}(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1}) - \frac{2\theta}{b_1p_1}]y - (x + y)^2 = 0$ 的交点是 E_3 , 并将第一象限分为 4 个部分, 已知 $f(x, y) = -(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y)x + \frac{x^2}{x + y} + r_1x(\frac{1}{p_1} - 1)$, $g(x, y) = -(\frac{2\theta}{b_1p_1} + x + y)y + \frac{b_2p_2y^2}{b_1p_1x + y} + r_2\frac{b_2}{b_1}(\frac{1}{p_1} - \frac{p_2}{p_1})y$ 。定义以下区域:

- $D_1 = \{(x, y) : f(x, y) > 0, g(x, y) > 0\}$,
- $D_2 = \{(x, y) : f(x, y) > 0, g(x, y) < 0\}$,
- $D_3 = \{(x, y) : f(x, y) < 0, g(x, y) < 0\}$,
- $D_4 = \{(x, y) : f(x, y) < 0, g(x, y) > 0\}$ 。

除了 E_3 , 第一象限的其他点都属于其中一个区域(图 2)。

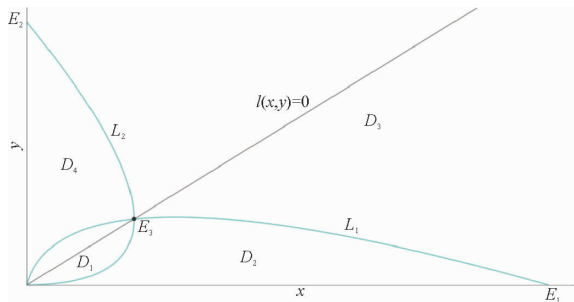


图 2 垂直等倾线 L_1 与水平等倾线 L_2 将第一象限区域的划分情况

Fig. 2 The decomposition of the first quadrant by vertical isocline L_1 and horizontal isocline L_2

由区域分布情况可知, 假设模型(7)任一初始值为 $(x_0, y_0) \in D_2$ 的解, 当 $t \rightarrow \infty$ 时, 有 $(x(t),$

$y(t)) \rightarrow E_1$, 即 D_2 属于 E_1 的吸引域。同理, 当有 $(x_0, y_0) \in D_4$ 的解, 对于任意的时间 t , 当 $t \rightarrow \infty$ 时, 有 $(x(t), y(t)) \rightarrow E_2$, 即 D_4 属于 E_2 的吸引域, 稳定曲线分隔了 E_1 和 E_2 的吸引域。由此可见, E_3 的稳定流形会穿过 D_1 和 D_3 区域, $l(x, y) = 0$ 表示经过 E_0 和 E_3 的直线。设稳定曲线是 $y = h(x)$, 不难看出, 当有初始值 $(x_0, y_0) \in D_1$ 或 D_3 的解满足

$$\frac{dy}{dx} = \frac{g(x, y)}{f(x, y)} > 0。$$

由此可得 $y = h(x)$ 是一个严格递增且光滑的函数, 不妨设初始值在 D_1 的解满足

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} (x(t), y(t)) = E_0。$$

因此, E_0 是属于 D_1 中稳定曲线的 α 极限集, 由微分方程定性理论可知, $y = h(x)$ 是连接 E_0 和 E_3 的异宿轨。接着讨论在 D_3 中 $(x(t), y(t))$ 的 α 极限集, 已知 $f < 0, g < 0$, 当 $t \rightarrow -\infty$ 满足

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} (x(t), y(t)) = (x_\infty, y_\infty)。$$

由于 D_3 中没有平衡点, 则 x_∞ 和 y_∞ 至少有一个是无穷大, 不妨设 $x_\infty < y_\infty = \infty$, 将其代入 $f(x, y)$ 有 $\lim_{t \rightarrow -\infty} x'(t) < 0$, 但因为当 $t \rightarrow -\infty$ 时, x_∞ 为有限的值, 可推得 $\lim_{t \rightarrow -\infty} x'(t) = 0$, 则产生矛盾。同理可得 $y_\infty = \infty$ 。综上, 当 $x > 0$, 稳定曲线 $y = h(x) > 0$, 且 $h'(x) > 0$ 时, 则 $\lim_{x \rightarrow \infty} h(x) = \infty$ 。然而, 稳定曲线 $y = h(x)$ 的具体位置无法解析求出, 第 4 节将用数值模拟来估计稳定曲线的位置。

4 数值模拟

为了更直观地展示在不同参数下模型(7)的动力学行为, 接下来利用 MATLAB 软件分情形 A 和情形 B 进行数值模拟, 如图 3 和图 4 所示。在情形 A 中, 各参数的取值参考 Zheng 等^[4]和陈晓光团队^[13]的实验结果, 有 $\theta = 8.5034 \times 10^{-6}$, $b_1 = 0.39$, $b_2 = 0.62$, $p_1 = 0.697$, $p_2 = 0.426$, $r_1 = 0.083$, $r_2 = 0.709$ 。初始值分别为 $x_0 = 10, y_0 = 20$ (图 3(a)); $x_0 = 20, y_0 = 10$ (图 3(b)); $x_0 = 10, y_0 = 10$ (图 3(c))。从图 3 中可以看出, 在情形 A 下不论埃及伊蚊和白纹伊蚊的初始值大小如何, 最终埃及伊蚊会灭绝, 而白纹伊蚊在竞争中取得胜利。此外, 稳定条件中可以看出, 当白纹伊蚊的种间交配率和再交配率更高时, 有利于加大白纹伊蚊的

竞争优势。此外,增加白纹伊蚊的出生率,降低死亡率也有利于这一结果,这也与陈晓光等的研究

结果一致。

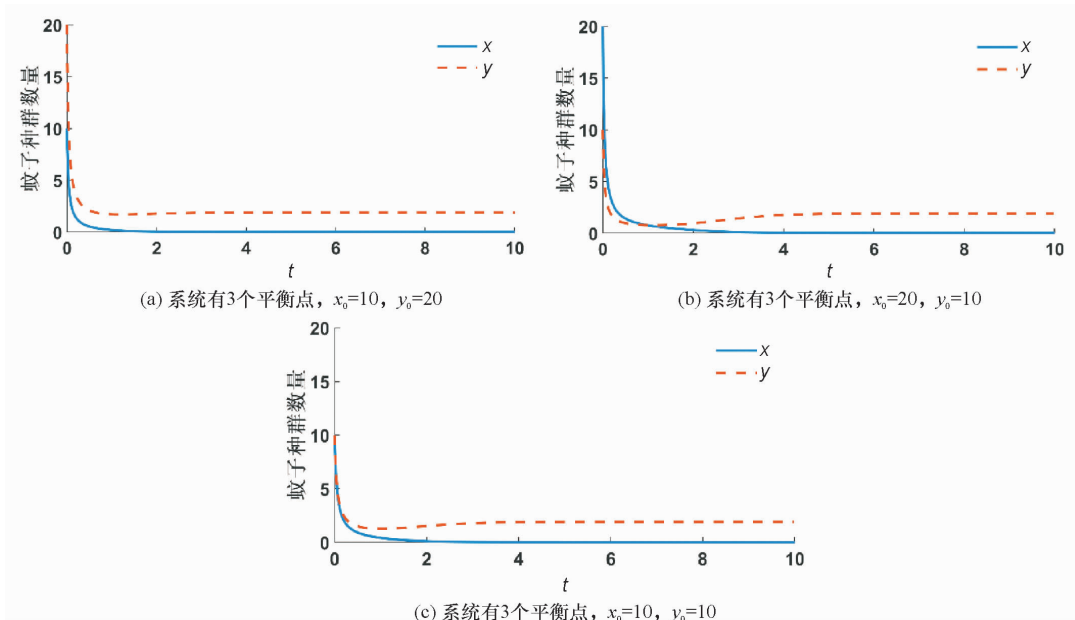


图 3 情形 A 的数值模拟

Fig. 3 The numerical simulations of Case A

在情形 B 中,各参数的取值情况为 $\theta = 8.5034 \times 10^{-6}$, $b_1 = 0.7$, $b_2 = 0.6$, $p_1 = 0.6$, $p_2 = 0.5$, $r_1 = 0.5$, $r_2 = 0.66$ 。初始值分别为 $x_0 = 15, y_0 = 20$ (图 4(a)); $x_0 = 20, y_0 = 15$ (图 4(b)); $x_0 = 10, y_0 = 12$ (图 4(c)); $x_0 = 13, y_0 = 10$ (图 4(d))。从图 4 可知,此时 E_1 和 E_2 都是局部渐近稳定的。与定理 3

的第三种情形对应,每个平衡点都有各自的吸引域,取决于埃及伊蚊和白纹伊蚊的初始数量。当初始值接近 E_1 时,最终埃及伊蚊持续存在,白纹伊蚊入侵失败;反之当初始值接近 E_2 时,则代表埃及伊蚊灭绝,白纹伊蚊入侵成功。

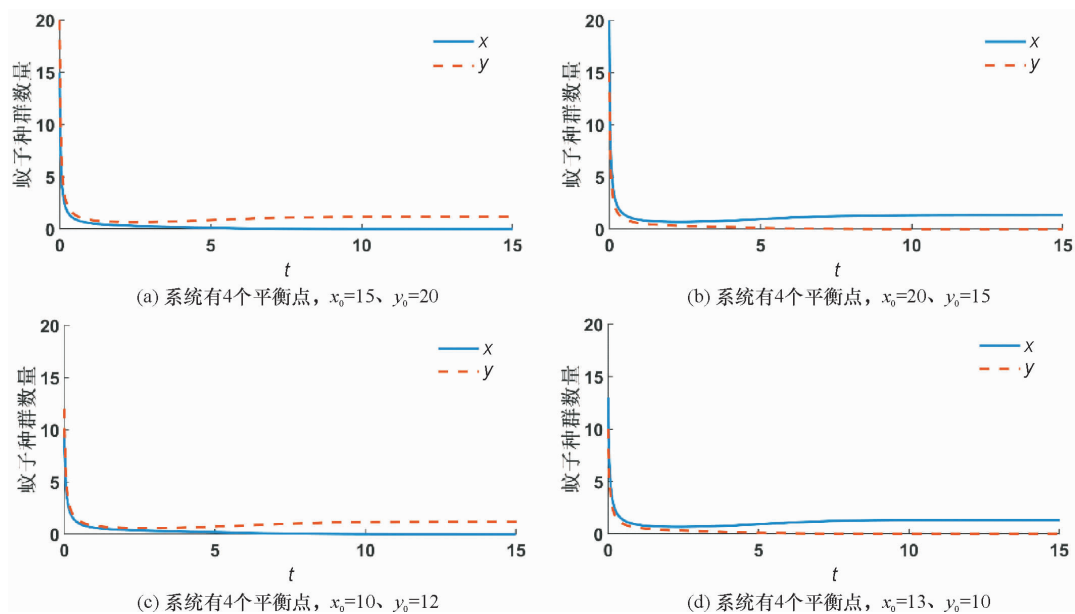


图 4 情形 B 的数值模拟

Fig. 4 The numerical simulations of Case B

由此可见,影响白纹伊蚊与埃及伊蚊竞争结果的主要因素是出生率、种间交配率和再交配率,从现实的生物学角度来看,白纹伊蚊的种间交配率和再交配率要远远高于埃及伊蚊,这也是白纹伊蚊能入侵成功的最关键原因。最后,由于 E_3 稳定流形的曲线无法精确求出,下面用数值模拟来粗略地估计稳定曲线的位置,如图 5 所示。

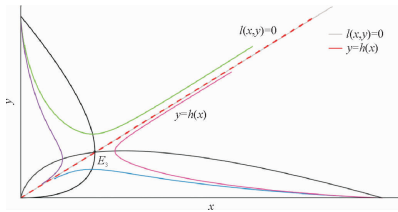


图 5 E_3 稳定曲线的大致位置

Fig. 5 The approximate position of the stable curve of E_3

图 5 中的参数取值与情形 B 相同。从图 5 中可以看出, E_3 稳定流形的大致位置可以用光滑且严格递增的函数图像 $y = h(x)$ 来表示,从 E_0 出发,正向严格递增到无穷,且与直线 $l(x, y) = 0$ 基本吻合,即 E_3 的稳定流形可用 $l(x, y) = 0$ 近似表示。

5 结 论

登革热是由伊蚊传播登革病毒所引起的急性传染病,主要的传播媒介是白纹伊蚊和埃及伊蚊,它们的空间分布时常会出现变化或重叠,造成这一现象的主要原因是种群竞争,不同蚊虫之间的竞争机制肯定会影响到释放携带 *Wolbachia* 的蚊子的效果。因此,为了探究埃及伊蚊和白纹伊蚊的种间竞争对蚊子种群动态及其生态的影响,本文建立了一个竞争模型来模拟埃及伊蚊和白纹伊蚊的动力学行为。

(1)通过对模型(7)的动力学分析,首先证明了模型是合理且有意义的,接着对系统的 4 个平衡点的稳定性进行了详细的讨论。①对于平凡平衡点 E_0 ,当 $\frac{b_1}{2}[p_1 + r_1(1 - p_1)] \leq \theta$, $\frac{b_2}{2}[p_2 + r_2(1 -$

$p_2)] \leq \theta$ 时, E_0 是全局渐近稳定的,蚊子种群最终都会灭绝;反之,至少会有一种伊蚊存活,此时,需要讨论边界平衡点 E_1 和 E_2 的稳定性。②当 $\frac{b_1}{2}[p_1 + r_1(1 - p_1)] > \theta$, $\frac{b_2}{2}[p_2 + r_2(1 - p_2)] \leq \theta$ 时, E_2 是不稳定的, E_1 是全局渐近稳定的,即白纹伊蚊入侵失败。③当 $\frac{b_1}{2}[p_1 + r_1(1 - p_1)] \leq \theta$, $\frac{b_2}{2}[p_2 + r_2(1 - p_2)] > \theta$ 时, E_1 是不稳定的, E_2 是全局渐近稳定的,则白纹伊蚊入侵成功。现实中,这 3 种情况都不会发生,因为它要求白纹伊蚊或埃及伊蚊的出生率小于死亡率,显然不符合实际。

(2)在假设两个边界平衡点 E_1 和 E_2 都存在的基础上,分 3 种情况来讨论平衡点的全局渐近稳定性。①当 $b_2 r_2(1 - p_2) < b_1[p_1 + r_1(1 - p_1)]$, $b_1 r_1(1 - p_1) \geq b_2[p_2 + r_2(1 - p_2)]$ 时, E_1 是全局渐近稳定的, E_2 是不稳定的。从生物意义上来看,出现这种情况要求白纹伊蚊的总出生率比埃及伊蚊的二次交配的出生率还低,显然不符合实际。②当 $b_2 r_2(1 - p_2) \geq b_1[p_1 + r_1(1 - p_1)]$, $b_1 r_1(1 - p_1) < b_2[p_2 + r_2(1 - p_2)]$ 时, E_1 是不稳定的, E_2 是全局渐近稳定的,这意味着相较于埃及伊蚊,白纹伊蚊的种间交配率和再交配率更高,尤其是白纹伊蚊的再交配率要显著高于埃及伊蚊的再交配率,最终使得埃及伊蚊灭绝,白纹伊蚊持续存在,这也符合陈晓光等的研究结果。以上两种情况属于强-弱竞争。③当 $b_2 r_2(1 - p_2) < b_1[p_1 + r_1(1 - p_1)]$, $b_1 r_1(1 - p_1) < b_2[p_2 + r_2(1 - p_2)]$ 时, E_1 和 E_2 都是局部渐近稳定的,正平衡点 E_3 存在且为鞍点,其稳定流行将两个边界平衡点的吸引域分开,即 E_1 和 E_2 有各自的吸引域,白纹伊蚊的入侵成功与否取决于初始值的大小,该种情况属于弱-弱竞争。

(3)本文用数值模拟验证了上述理论结果,主要展示了强-弱竞争和弱-弱竞争下的情况,模拟结果也与理论结果一致。此外,本文还通过数值模拟给出了 E_3 稳定曲线的近似位置。

参考文献:

- [1] 戴安,舒云,刘平华,等. 登革热流行现状及诊疗进展[J]. 现代临床医学, 2022, 48(1): 69-72.
- [2] Gutierrez-Barbosa H, Medina-Moreno S, Zapata J C, et al. Dengue infections in Colombia: epidemiological trends of a hyperendemic country[J]. Tropical Medicine and Infectious Disease, 2020, 5(4): 156.

- [3] 龚君淘, 刘起勇, 王以燕, 等. 沃尔巴克氏体控制媒介伊蚊的应用及前景 [J]. 农药科学与管理, 2022, 43(10): 20-29.
- [4] Zheng B, Tang M X, Yu J S. Modeling *Wolbachia* spread in mosquitoes through delay differential equations [J]. SIAM Journal on Applied Mathematics, 2014, 74(3): 743-770.
- [5] Lenharo M. Dengue rates drop after release of modified mosquitoes in Colombia [J]. Nature, 2023, 623(7986): 235-236.
- [6] Utarini A, Indriani C, Ahmad R A, et al. Efficacy of *Wolbachia*-infected mosquito deployments for the control of dengue [J]. New England Journal of Medicine, 2021, 384(23): 2177-2186.
- [7] Lim J T, Bansal S, Chong C S, et al. Efficacy of *Wolbachia*-mediated sterility to reduce the incidence of dengue: a synthetic control study in Singapore [J]. The Lancet Microbe, 2024, 5(5): e422-e432.
- [8] Huang M G, Yu J S, Hu L C, et al. Qualitative analysis for a *Wolbachia* infection model with diffusion [J]. Science China Mathematics, 2016, 59(7): 1249-1266.
- [9] Liu Y F, Guo Z M, El Smailly M, et al. A *Wolbachia* infection model with free boundary [J]. Journal of Biological Dynamics, 2020, 14(1): 515-542.
- [10] Li Y J, Guo Z M, Xing Y Y. Modeling *Wolbachia* diffusion in mosquito populations by discrete competition model [J]. Discrete Dynamics in Nature and Society, 2020, 2020(1): 8987490.
- [11] 武丹, 刘建. 一类 *Wolbachia* 氏菌在蚊群传播的数学模型的动力学研究 [J]. Advances in Applied Mathematics, 2021, 10: 1855.
- [12] Serpa L L N, Kakitani I, Voltolini J C. Competição entre larvas de *Aedes aegypti* e *Aedes albopictus* em laboratório [J]. Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical, 2008, 41(5): 479-484.
- [13] Zhou J Y, Liu S, Liu H K, et al. Interspecific mating bias may drive *Aedes albopictus* displacement of *Aedes aegypti* during its range expansion [J]. PNAS Nexus, 2022, 1(2): pgac041.
- [14] O'Meara G F, Evans L F Jr, Gettman A D, et al. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida [J]. Journal of Medical Entomology, 1995, 32(4): 554-562.
- [15] Muzari M O, Davis J, Bellwood R, et al. Dominance of the tiger: the displacement of *Aedes aegypti* by *Aedes albopictus* in parts of the Torres Strait, Australia [J]. Communicable Diseases Intelligence, 2019, 43: 43.
- [16] 陈宗晶, 秦冰, 白安颖, 等. 广东省雷州市乌石镇埃及伊蚊与广东省各地白纹伊蚊种间竞争实验研究 [J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 2020, 31(4): 486-489.
- [17] Brady O J, Johansson M A, Guerra C A, et al. Modelling adult *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* survival at different temperatures in laboratory and field settings [J]. Parasites & Vectors, 2013, 6: 1-12.
- [18] Tian C R, Ruan S G. On an advection-reaction-diffusion competition system with double free boundaries modeling invasion and competition of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* mosquitoes [J]. Journal of Differential Equations, 2018, 265(9): 4016-4051.
- [19] Pongsumpun P. Proceedings of the 2020 2nd International Conference on Image Processing and Machine Vision, August 05-07, 2020 [C]. New York: ACM, 2020.
- [20] Liu Z H, Tian C R, Ruan S G. On a network model of two competitors with applications to the invasion and competition of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* mosquitoes in the United States [J]. SIAM Journal on Applied Mathematics, 2020, 80(2): 929-950.
- [21] Yang C H, Zhang X N, Li J. Coexistence from interspecific matings for mosquitoes with stage structure [J]. Journal of Applied Analysis & Computation, 2022, 12(3): 1043-1061.
- [22] Smith H L, Waltman P E. The theory of the chemostat: dynamics of microbial competition [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [23] 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]. 北京: 科学出版社, 2001.

【责任编辑: 卓祯雨】