

文章编号: 1671-4229(2023)04-0077-10

基于 Beverton-Holt 模型下 *Wolbachia* 传播动力学分析

江锐斌, 郭志明*

(广州大学 数学与信息科学学院, 广东 广州 510006)

摘要: 登革热是由登革病毒经蚊媒传播引发的一种急性传染病,目前一种新型的生物控制策略是向野外释放感染 *Wolbachia* 的蚊子,这种蚊子能够有效抑制登革热病毒在人群之间的传播。基于经典的 Beverton-Holt 模型,文章假设在完全 *CI* 的条件下,建立一个具有世代重叠的扩展的 Beverton-Holt 模型,研究在 4 种不同的释放策略下该模型的动力学行为。通过应用差分方程稳定性与分支理论,证明该模型平衡点的存在性条件、稳定性性态和吸引域,成功找到了 *Wolbachia* 在野生蚊子种群中成功传播的释放阈值 r^* ,并且当 $r=r^*$ 时,模型存在一个鞍结点分支,最后利用数值模拟证明所得出的结论。

关键词: Beverton-Holt 模型; 完全 *CI*; 稳定性; 吸引域; 鞍结点分支

中图分类号: O 29 **文献标志码:** A

The analysis of *Wolbachia* propagation dynamics based on Beverton-Holt model

JIANG Rui-bin, 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 mosquito-borne transmission of dengue virus. At present, a novel biological control strategy is to release *Wolbachia*-infected mosquitoes into the wild, which can effectively inhibit the transmission of dengue virus between humans. Based on the classical Beverton-Holt model and the assumption of complete cytoplasmic incompatibility (*CI*), this paper establishes an extended Beverton-Holt model with overlapping generations to study the dynamics of the model under four different release strategies. By applying the stability and bifurcation theory of difference equations, the existence condition, stability and attraction domain of the equilibrium point in this model are proved. The release threshold r^* for *Wolbachia* to spread successfully in the wild mosquito populations is found. Moreover, the model has a saddle node bifurcation when $r=r^*$. Finally, the results were proven by numerical simulation.

Key words: Beverton-Holt model; complete *CI*; stability; domain of attraction; saddle node bifurcation

登革热是由登革热病毒所引起的一种急性传染病,它的传播机制主要是通过雌蚊叮咬患者从而携带登革热病毒,然后再去叮咬正常人,使得正常人也患病,其中,最主要的两种传播蚊子是白纹伊蚊和埃及伊蚊。近几年来,登革热已经在世界

上各个地方广泛流行起来,据统计,每年全世界大约有 4 亿人感染登革热,约有 9 600 万人患病,他们主要是分布在热带以及亚热带的国家或地区,以非洲、东南亚、美洲地区最为严重^[1-2]。登革热患者的主要临床表现是发烧、头痛、肌肉酸痛以及

收稿日期: 2022-09-27; 修回日期: 2022-10-14

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(12171110)

作者简介: 江锐斌(1997—),男,硕士研究生. E-mail: jiangruibin2020@163.com

*通信作者. E-mail: guozm@gzhu.edu.cn

引文格式: 江锐斌, 郭志明. 基于 Beverton-Holt 模型下 *Wolbachia* 传播动力学分析[J]. 广州大学学报(自然科学版), 2023, 22(4): 77-86.

呕吐等,除此之外也有部分人会出现腹痛或胃肠道不适等症状,轻则 5 ~ 10 天就能康复,重则会导致器官受损或死亡^[3-4]。登革热具有传播速度快、发病率高和患者死亡率高等特点,这不得不引起全球人类的重视,但因为目前还没有研制出有效的疫苗或是药物,来对抗登革热病毒,因此,只能切断登革热病毒的传播途径,如通过化学药物来灭蚊,但这种灭蚊措施局限性较大,且长期使用会使蚊子产生抗药性以及对环境造成污染^[5]。如何安全并且有效抑制登革热病毒的传播,已经成为全球科学家所研究的课题。

有研究发现,可以采用一些生物措施来控制登革热病毒的传播,关于生物控制目前最主要的措施是向野外释放携带 *Wolbachia* 的蚊子,已有大量实验表明, *Wolbachia* 可以抑制登革热病毒在蚊子体内的复制,从而降低登革热在人群与蚊子之间传播的概率。因为 *Wolbachia* 可经过母体垂直传播给后代,所以只要成年雌蚊感染了 *Wolbachia*, 其后代也会感染此菌^[6], 并且被感染 *Wolbachia* 的雄蚊与正常雌蚊交配后所产下的后代会因为细胞质不相容(Cytoplasmic Incompatibility, 简称 CI)而在早期胚胎中死亡^[7], 这些特点都有利于 *Wolbachia* 在野外蚊子种群中进行传播,与传统的控制措施相比,使用 *Wolbachia* 是一种新型且环境友好的控制方式。

基于生物控制有这样显著的效果,许多学者通过建立数学模型来研究感染 *Wolbachia* 蚊子在野生蚊子中的传播动力学行为。在 2014 年, Zheng 等^[8] 提出一个利用携带 *Wolbachia* 雄蚊来控制野生蚊子数量的时滞微分方程模型,在一些特定的条件下对该模型进行分析,并给出了确定的感染频率的阈值,即如果要将野外蚊群消灭,替换成携带 *Wolbachia* 蚊群,则释放携带 *Wolbachia* 雄蚊的数量要大于这个阈值,另外他们还发现,当感染蚊子的雌雄比例为 1:5 时是最优的释放方案。在 2018 年, Yu^[9] 通过建立一个时滞微分方程研究携带 *Wolbachia* 雄蚊在野外蚊子种群中的传播动力学行为,他在文中提出了两种释放策略:补偿策略和恒定策略。补偿策略是通过释放新的携带 *Wolbachia* 雄蚊来补充雄蚊的损失,而恒定策略是每间隔 T 天释放固定的携带 *Wolbachia* 雄蚊的数量。在补偿策略中他找到了释放阈值 r^* , 当携带 *Wolbachia* 雄蚊的释放量小于阈值时,模型显示出

两个稳定平衡点和一个不稳定平衡点的双稳态,当携带 *Wolbachia* 雄蚊的释放量大于阈值时, *Wolbachia* 传播成功,野生蚊子种群将被替换;而在恒定策略下他利用数值模拟合理地估计了固定释放量 c^* 与周期 T 的阈值。随着这个课题的深入研究,有学者也考虑到在野生蚊子所生存的生态系统中,它们会因为存在天敌或食物分布不均匀等而发生扩散的现象,此时对 *Wolbachia* 传播也会产生一定的影响。Chan 等^[10] 通过建立一个反应扩散方程来研究 *Wolbachia* 在同一环境下的空间扩散情况,他们证明存在一个 *Wolbachia* 成功入侵行波解,并且估计了该行波解对应的波速。另外,对于利用 *Wolbachia* 来控制蚊媒传染病,还有其他学者通过建立不同的离散模型、常微分方程模型以及反应扩散方程模型等来进行研究^[11-15]。

在本文中,假设 *Wolbachia* 诱导的 CI 效应是完全的,即感染 *Wolbachia* 的雄性蚊子与未感染的野生雌蚊交配之后所产生的受精卵全部死亡的情况,这个情况在很多野外释放蚊子的实验中也得到了证实^[16]。考虑在野外进行释放的试验中,对野生蚊子种群数量以及感染 *Wolbachia* 蚊子数量的统计数据一般都是离散的,而且在自然界中,野生蚊子种群在同一时期内会存在不同世代的蚊子,即野生蚊子种群是世代重叠的,因此,在第一部分建立了一个具有世代重叠的扩展 Beverton - Holt 离散模型,在第二部分证明模型的有界性与非负性,为了更加深入了解模型的动力学行为及其性态,在第三部分讨论了在不同释放水平下平衡点的存在性与稳定性,在第四部分,通过用分析的方法找出了各个稳定平衡点的吸引域,此外,当释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量 $r = r^*$ 时,模型存在一个鞍结点分支,即随着参数 r 的变化,一个平衡点会消失,并且分支成两个平衡点,其中一个稳定的,另一个是不稳定的,第五部分中用数值模拟来验证所得到的结论,最后在第六部分给出了模型的主要结果,即感染 *Wolbachia* 蚊子成功入侵的阈值。

1 模型的建立

Beverton-Holt 模型是描述种群数量增长的离散时间模型,它是用一个自治差分方程来描述种群第 $t + 1$ 代的数量与第 t 代数量之间的函数关

系,令 y_t 表示种群第 t 代的数量,则 Beverton-Holt 模型可表示为

$$y_{t+1} = \frac{by_t}{1+cy_t}, \quad (1)$$

其中, b 表示种群的出生率, c 表示种内竞争系数,且 $b, c > 0$ 。对于这个模型,有下面的结论:当 $0 < b < 1$ 时,这个模型只有一个非负平衡点 $y^* = 0$,并且这个平衡点是全局渐近稳定的,当 $b > 1$ 时,这个模型存在两个非负的平衡点 $y^* = 0, y^* = \frac{b-1}{c}$,

其中, $y^* = 0$ 是不稳定的, $y^* = \frac{b-1}{c}$ 是全局渐近稳定的。

在本文中,建立一个通过释放感染 *Wolbachia* 雄蚊来抑制野生蚊子增长的离散时间模型,并且考虑到野生蚊子在现实中具有世代重叠的自然现象,令 x_t 表示野生蚊子种群第 t 代数量,则该模型可以表示为

$$x_{t+1} = b(x_t, r) + (1-d)x_t, \quad (2)$$

其中, $r \geq 0$ 表示释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量, $b(x_t, r)$ 表示野生蚊子的增长函数,因为在蚊子种群中会存在种内竞争与种间竞争,所以这个增长函数同时会受到野生蚊子的数量与释放感染 *Wolbachia* 蚊子数量的影响; d 为死亡率, $0 < d < 1$, $(1-d)x_t$ 是表示第 t 代野生蚊子的幸存数量。

为了更准确地描述野生蚊子种群数量的变化情况,增长函数采用 Beverton-Holt 模型,但与方程(1)不一样的是,在这里还要考虑野生蚊子与感染 *Wolbachia* 蚊子之间的种间竞争关系,以及如果感染 *Wolbachia* 蚊子与野生蚊子具有相同的交配竞争力,则第 t 代野生蚊子与感染 *Wolbachia* 蚊子交配的概率是 $\frac{x_t}{r+x_t}$,而且感染 *Wolbachia* 蚊子与野生蚊子交配之后会出现 CI 的现象,假设它们交配之后所产生的卵全部不能正常孵化,此时野生蚊子种群的出生率变为 $b \cdot \frac{x_t}{r+x_t}$,通过修改方程(1),可以得到一个新的 Beverton-Holt 模型

$$b(x_t, r) = \frac{bx_t}{1+c_1r+c_2x_t} \frac{x_t}{r+x_t}, \quad (3)$$

其中, b 表示野生蚊子种群的出生率, c_1 和 c_2 分别表示种间竞争系数、种内竞争系数,并且 $b, c_1, c_2 > 0$ 。将方程(3)代入方程(2),并且考虑到蚊子种群的种间竞争和种内竞争之间的关系可以忽略,令

$c_1 = c_2 = c$,从而得到模型

$$x_{t+1} = \frac{bx_t}{1+cr+cx_t} \frac{x_t}{r+x_t} + (1-d)x_t. \quad (4)$$

令 $y_t = cx_t$,经过无量纲化,将方程(4)化为

$$y_{t+1} = \frac{by_t}{1+cr+y_t} \frac{y_t}{cr+y_t} + (1-d)y_t. \quad (5)$$

为了不混淆表达式,这里的变量依然用 x_t 来表示,让 $R = cr > 0$,这样可以得到下面的模型

$$x_{t+1} = \frac{bx_t}{1+R+x_t} \frac{x_t}{R+x_t} + (1-d)x_t \triangleq F(x_t). \quad (6)$$

另外,对任意 $x > 0$, $F'(x) = \frac{bx[2R(1+R+x)+x]}{(1+R+x)^2(R+x)^2} + (1-d) > 0$,即 $F(x)$ 是一个非线性单调递增函数,并且 $F(0) = 0$ 。

2 非负性与有界性

为了使模型更具实际意义,对于模型(6),用下面的引理来证明其非负性与有界性。

引理 1 任意给定一个初值条件 $x(t_0) = x_0 \geq 0$,模型(6)的解 $x_t = x(t, t_0, x_0)$ 具有非负性和有界性,并且其正不变集为 $\Omega = \{x \in R | 0 \leq x \leq \frac{b}{d}\}$ 。

证明 由于模型(6)中所有的参数都是非负的,故对任意给定一个初值条件 $x(t_0) = x_0 \geq 0$,其解 $x_t = x(t, t_0, x_0)$ 必定是非负的。下面证明其有界性。从模型(6)可得

$$x_{t+1} \leq b + (1-d)x_t,$$

令 $d_1 = 1-d$,则有 $x_{t+1} - d_1x_t \leq b$,由这个递推关系,可以得到下面的 t 个不等式

$$\begin{cases} x_t - d_1x_{t-1} \leq b, \\ d_1x_{t-1} - d_1^2x_{t-2} \leq d_1b, \\ d_1^2x_{t-2} - d_1^3x_{t-3} \leq d_1^2b, \\ \dots \\ d_1^{t-1}x_1 - d_1^tx_0 \leq d_1^{t-1}b. \end{cases}$$

将上述 t 个不等式全部相加,可得

$$x_t - d_1^tx_0 \leq b(1+d_1+d_1^2+\dots+d_1^{t-1}) = b \frac{1-d_1^t}{1-d_1},$$

如果 $x_0 \leq \frac{b}{d}$,则

$$x_t \leq \frac{b}{d}(1-d_1^t) + \frac{b}{d}d_1^t = \frac{b}{d}.$$

因此,模型(6)的正不变集为

$$\Omega = \{x \in R | 0 \leq x \leq \frac{b}{d}\}.$$

3 平衡点的存在性与稳定性分析

平衡点的存在性是研究野生蚊子种群的动力学行为的一个重要部分,为了证明模型(6)平衡点的存在性,有以下引理:

引理 2 记

$$R^* = \frac{(b-d)^2}{4bd},$$

则模型(6)的非负平衡点可以分为以下几种情况:

(I) 当 $b \leq d, R \geq 0$ 时,模型(6)有且只有一个平衡点 $x_0^* = 0$ 。

(II) 当 $b > d$ 时,有以下 4 种情况:

(i) 如果 $R = 0 \Leftrightarrow r = 0$,模型(6)有两个非负平衡点

$$x_0^* = 0, x_1^* = \frac{b}{d} - 1;$$

(ii) 如果 $0 < R < R^* \Leftrightarrow 0 < r < \frac{R^*}{c}$,模型(6)有 3 个非负平衡点

$$x_0^* = 0, x_1^* = -\frac{(2R+1-\frac{b}{d}) + \sqrt{\beta(R)}}{2},$$

$$x_2^* = \frac{-(2R+1-\frac{b}{d}) + \sqrt{\beta(R)}}{2},$$

其中,

$$\beta(R) = (2R+1-\frac{b}{d})^2 - 4R(R+1) = -\frac{4b}{d}R + (1-\frac{b}{d})^2;$$

(iii) 如果 $R = R^* \Leftrightarrow r^* = \frac{R^*}{c}$,模型(6)也有两个非负正平衡点

$$x_0^* = 0, x^* = \frac{b^2 - d^2}{4bd};$$

(iv) 如果 $R > R^* \Leftrightarrow r > \frac{R^*}{c}$,模型(6)有且只有一个非负平衡点 $x_0^* = 0$ 。

证明 显然, $x_0^* = 0$ 始终都是模型(6)的一个平衡点,下面证明其他正平衡点的存在性。考虑下面的方程

$$\frac{bx}{(1+R+x)(R+x)} = d, \quad (7)$$

它等价于

$$x^2 + (2R+1-\frac{b}{d})x + R(R+1) = 0.$$

设

$$h(x, R) = x^2 + (2R+1-\frac{b}{d})x + R(R+1),$$

则模型(6)的正平衡点是 $h(x, R)$ 的零点。

(I) 当 $b \leq d, R \geq 0$ 时,则 $2R+1-\frac{b}{d} \geq 0, h(x, R)$ 的对称轴是负的, $h(0, R) > 0$, 则 $h(x, R) = 0$ 不存在有正实根。

(II) 当 $b > d$ 时,则有:

(i) 如果 $R = 0, h(x, R) = x^2 + (1-\frac{b}{d})x$, 此时 $h(x, R) = 0$ 只有一个正实根 $x_1^* = \frac{b}{d} - 1$;

(ii) 如果 $2R+1-\frac{b}{d} < 0$, 即 $R < \frac{b-d}{2d}$, 在这样的条件下, $h(x, R) = 0$ 才有可能存在正实根, 它的判别式是

$$\Delta = (2R+1-\frac{b}{d})^2 - 4R(R+1) = -\frac{4b}{d}R + (1-\frac{b}{d})^2 \triangleq \beta(R). \quad (8)$$

这是一个关于 R 的线性函数, 令 $\beta(R) > 0$, 得到 $0 < R < \frac{(b-d)^2}{4bd} = R^* < \frac{b-d}{2d}$, 此时, $h(x, R) = 0$ 有两个正实根

$$x_1^* = -\frac{(2R+1-\frac{b}{d}) + \sqrt{\beta(R)}}{2},$$

$$x_2^* = \frac{-(2R+1-\frac{b}{d}) + \sqrt{\beta(R)}}{2};$$

(iii) 在方程(8), 令 $\beta(R) = 0$, 解得 $R^* = \frac{(b-d)^2}{4bd}$, 在这样的条件下, $h(x, R) = 0$ 只有一个正实根 $x^* = \frac{b^2 - d^2}{4bd}$;

(iv) 从(ii)可以知道, 如果 $R^* < R < \frac{b-d}{2d}$, 有 $2R+1-\frac{b}{d} < 0$ 且 $\beta(R) < 0$, 此时, $h(x, R) = 0$ 是没有实根的; 当 $2R+1-\frac{b}{d} \geq 0$ 时, 即 $R \geq \frac{b-d}{2d}$, 此时, $h(x, R)$ 的对称轴是负的, $h(0, R) > 0, h(x, R) = 0$ 也不存在正实根; 综上所述, 如果 $R > R^*$, $h(x, R) = 0$ 不存在正实根。 ■

以下通过引理 2 讨论 b, d, R 在不同取值范围内各个平衡点的稳定性。

定理 1 当 $b \leq d, R \geq 0$ 时,模型(6)只有一个平衡点 $x_0^* = 0, x_1^* = 0$ 是全局渐近稳定的。

证明 当 $b \leq d, R \geq 0$ 时,由引理 2(I)可知模型(6)有只有一个零平衡点 $x_0^* = 0$,并且当 $x > 0$ 时, $h(x, R) > 0 \Rightarrow \frac{bx}{(1+R+x)(R+x)} - d < 0$ 。由 $|F'(0)| = |1-d| < 1$ 可知 $x_0^* = 0$ 是局部渐近稳定的,以下进一步证明它是全局渐近稳定的。任意给定一个初值 $x_0 > 0$,由于 $F(x)$ 是一个单调递增函数,则

$$x_1 - x_0^* = \left[\frac{bx_0^2}{(1+R+x_0)(R+x_0)} + (1-d)x_0 \right] - \left[\frac{bx_0^{*2}}{(1+R+x_0^{*2})(R+x_0^{*2})} + (1-d)x_0 \right] = F(x_0) - F(x_0^*) > 0,$$

这表明,当 $x_0 > 0 = x_0^*$ 时,必有 $x_1 > x_0^*$ 。此外由模型(6)可知,

$$\frac{x_{t+1}}{x_t} = 1 + \frac{bx_t}{(1+R+x_t)(R+x_t)} - d < 1,$$

这说明模型(6)的解 x_t 是单调递减并趋于 x_0^* ,因此, $x_0^* = 0$ 是全局渐近稳定的。 ■

下面主要讨论 $b > d$ 时,即出生率大于死亡率时野生蚊子种群 x_t 的数量变化情况,分为以下 4 种情况:

Case(i):当 $b > d, R = 0$ 时,即野生蚊子种群不受释放感染 *Wolbachia* 蚊子的干扰时,模型(6)可简化为

$$x_{t+1} = \frac{bx_t}{1+x_t} + (1-d)x_t, \quad (9)$$

即 $F(x) = \frac{bx}{1+x} + (1-d)x_0$ 。

定理 2 当 $b > d, R = 0$ 时,模型(6)有两个非负平衡点 $x_0^* = 0, x_1^* = \frac{b}{d} - 1$,其中, x_0^* 是不稳定的, x_1^* 是全局渐近稳定的。

证明 当 $b > d, R = 0$ 时,由引理 2(II)(i)可知方程(9)有两个非负平衡点 $x_0^* = 0, x_1^* = \frac{b}{d} - 1$,在 $R = 0$ 的条件下,有

$$F'(x) = \frac{b}{(1+x)^2} + 1 - d > 0,$$

故 $F(x)$ 是一个单调递增函数。当 $b > d$ 时, $|F'(x_0^*)| = |1+b-d| > 1$,因此, x_0^* 是不稳定的; $|F'(x_1^*)| = \left| \frac{d^2}{b} + 1 - d \right| < 1$,正平衡点 x_1^* 是局部

渐近稳定的。任意给定一个初值 $x_0 > 0$,当 $x_0 > x_1^*$ 时,

$$x_1 - x_1^* = \left[\frac{bx_0}{1+x_0} + (1-d)x_0 \right] - \left[\frac{bx_1^*}{1+x_1^*} + (1-d)x_1^* \right] = F(x_0) - F(x_1^*) > 0,$$

这表明,当 $x_0 > x_1^*$ 时,一定有 $x_1 > x_1^*$ 。另外,由方程(9)可以得到

$$\frac{x_{t+1}}{x_t} = \frac{b}{1+x_t} + 1 - d < \frac{b}{1+x_1^*} + 1 - d = 1,$$

则 x_t 是单调递减趋于 x_1^* ;同理可得,当 $0 < x_0 < x_1^*$ 时, $x_t < x_1^*$,且 x_t 单调递增趋于 x_1^* ,因此, x_1^* 是全局渐近稳定的。 ■

当 $R > 0$ 时,此时感染 *Wolbachia* 蚊子入侵到野生蚊子种群中,野生蚊子种群出现比较复杂的动力学行为。在这种情况下, $x_0^* = 0$ 始终是模型(6)的一个零平衡点,并且 $|F'(0)| = |1-d| < 1$,因此,零平衡点是局部渐近稳定的。

Case(ii):当 $b > d, 0 < R < R^*$ 时,模型(6)有 3 个非负平衡点,它显示出一个双稳态结构。

定理 3 当 $b > d, 0 < R < R^*$ 时,模型(6)有 3 个非负平衡点

$$x_0^* = 0, x_1^* = -\frac{(2R+1-\frac{b}{d}) + \sqrt{\beta(R)}}{2}, x_2^* = \frac{-(2R+1-\frac{b}{d}) + \sqrt{\beta(R)}}{2},$$

其中, x_0^* 是局部渐近稳定的, x_1^* 是不稳定的, x_2^* 是局部渐近稳定的。

证明 对于定义在模型(6)中的函数 $F(x)$,有

$$F'(x) = \frac{bx[2R(1+R+x)+x]}{(1+R+x)^2(R+x)^2} + (1-d)。$$

假设 x 是模型(6)的一个正平衡点,则 x 满足方程(7),由此可得

$$F'(x) = d \frac{2R(1+R+x)+x}{(1+R+x)(R+x)} + (1-d) = d \left[\frac{2R}{R+x} + \frac{x}{(1+R+x)(R+x)} \right] + (1-d) = d \left(\frac{2R}{R+x} + \frac{d}{b} \right) + (1-d) = 1 + d \left(\frac{2R}{R+x} + \frac{d}{b} - 1 \right)。$$

(10)

如果正平衡点 x 满足

$$-\frac{2}{d} < \frac{2R}{R+x} + \frac{d}{b} - 1 < 0, \quad (11)$$

则 x 是局部渐近稳定的;如果正平衡点 x 满足

$$\frac{2R}{R+x} + \frac{d}{b} - 1 < -\frac{2}{d}, \quad \frac{2R}{R+x} + \frac{d}{b} - 1 > 0. \quad (12)$$

这两个条件中的任意一个,则 x 是不稳定的。

当 $b > d, 0 < R < R^*$ 时,记 $a = \frac{b}{d}$,则 $a > 1$,由引理 2(II)(ii)可知模型(6)除了有一个零平衡点外还有 2 个正平衡点

$$x_1^* = -\frac{(2R+1-a) + \sqrt{\beta(R)}}{2},$$

$$x_2^* = -\frac{(2R+1-a) + \sqrt{\beta(R)}}{2}.$$

从方程(8)还可以得到:此时 $\beta(R) = -4aR + (1-a)^2$,并且当 $0 < R < R^*$ 时, $\sqrt{\beta(R)} \in (0, a-1)$ 。

对于正平衡点 x_1^* ,由不等式(12)有

$$\frac{2R}{R+x} + \frac{1}{a} - 1 = \frac{2R}{R+x_1^*} + \frac{1}{a} - 1 =$$

$$\frac{2R}{R - \frac{(2R+1-a) + \sqrt{\beta(R)}}{2}} + \frac{1}{a} - 1 =$$

$$\frac{1}{a} - 1 - \frac{4R}{1-a + \sqrt{\beta(R)}} =$$

$$\frac{(1-a)(1-a + \sqrt{\beta(R)}) - 4Ra}{a(1-a + \sqrt{\beta(R)})} =$$

$$\frac{\beta(R) - (a-1)\sqrt{\beta(R)}}{a(1-a + \sqrt{\beta(R)})} =$$

$$\frac{1}{a}\sqrt{\beta(R)} > 0,$$

因此, x_1^* 是不稳定的。同理可得,对于正平衡点 x_2^* ,有

$$\frac{2R}{R+x} + \frac{1}{a} - 1 = \frac{2R}{R+x_2^*} + \frac{1}{a} - 1 =$$

$$\frac{2R}{R + \frac{-(2R+1-a) + \sqrt{\beta(R)}}{2}} + \frac{1}{a} - 1 =$$

$$\frac{-\beta(R) - (a-1)\sqrt{\beta(R)}}{a(a-1 + \sqrt{\beta(R)})} < 0.$$

下面考虑不等式

$$\frac{-\beta(R) - (a-1)\sqrt{\beta(R)}}{a(a-1 + \sqrt{\beta(R)})} > -\frac{2}{d},$$

它等价于

$$\beta(R) + (a-1)\sqrt{\beta(R)} <$$

$$\frac{2a(a-1 + \sqrt{\beta(R)})}{d} \Leftrightarrow$$

$$\beta(R) + (a-1 - \frac{2a}{d})\sqrt{\beta(R)} - \frac{2a(a-1)}{d} < 0.$$

令 $f(\sqrt{\beta}) = \beta + (a-1 - \frac{2a}{d})\sqrt{\beta} - \frac{2a(a-1)}{d}$, $\sqrt{\beta} \in (0, a-1)$,因为 $f(0) = -\frac{2a(a-1)}{d} < 0$ 和 $f(a-1) = 2(a-1)(a-1 - \frac{2a}{d}) < 0$,所以 $f(\sqrt{\beta}) < 0$ 对任意的 $\sqrt{\beta} \in (0, a-1)$ 恒成立,即不等式(11)是恒成立的,因此, x_2^* 是局部渐近稳定的。 ■

Case(iii):当 $b > d, R = R^* = \frac{(b-d)^2}{4bd}$ 时,由引理 2(II)(iii)可知,模型(6)有一个零平衡点和一个正平衡点 $x^* = \frac{b^2-d^2}{4bd}$,并且当 $x \in (0, x^*) \cup (x^*, +\infty)$, $h(x, R^*) > 0$,即

$$\frac{bx}{(1+R^*+x)(R^*+x)} - d < 0. \quad (13)$$

定理 4 当 $b > d, R = R^* = \frac{(b-d)^2}{4bd}$ 时,模型(6)有两个非负平衡点 $x_0^* = 0$ 和 $x^* = \frac{b^2-d^2}{4bd}$,其中, $x_0^* = 0$ 是局部渐近稳定的, x^* 是半稳定的。

证明 由前面可知零平衡点是局部渐进稳定的,对于正平衡点 x^* ,任意给定一个初值 $x_0 > x^*$,则

$$x_1 - x^* = F(x_0) - F(x^*) > 0,$$

这就有 $x_1 > x^*$,依次类推,可以得到 $x_i > x^*$ 。另外,由模型(6)与不等式(13)可知

$$\frac{x_{i+1}}{x_i} = 1 + \frac{bx_i}{(1+R^*+x_i)(R^*+x_i)} - d < 1,$$

这表明 x_i 是从 x^* 右边开始单调递减趋于 x^* ,因此, x^* 是半稳定的。 ■

Case(iv):当 $b > d, R > R^*$ 时,有下面结论:

定理 5 当 $b > d, R > R^*$ 时,模型(6)只有一个平衡点 $x_0^* = 0, x_0^* = 0$ 是全局渐近稳定的。

证明 定理 5 的证明与定理 1 相似,这里不再赘述。

另外,图 1 更好地展示了这 4 种不同情况下各个参数的取值范围,其中,Case(i)对应的参数范围是直线 I,Case(ii)对应的参数范围是区域

II, Case (iii) 对应的参数范围是曲线 III, Case (iv) 对应的参数范围是区域 IV。

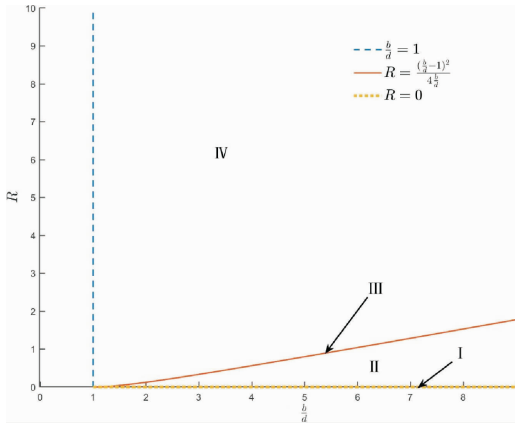


图1 4种不同情况下各个参数的取值范围

Fig. 1 The value range of each parameter in four different cases

4 稳定平衡点的吸引域与鞍结点分支

文章在第三部分已经分析了 r 在不同取值范围内各位非负平衡点的稳定性情况,包括全局稳定性与局部稳定性,这也体现了模型(6)有着复杂的动力学行为,在这部分里面继续分析各个稳定平衡点的吸引域。除此以外,经过计算分析发现,当 $R = R^* = \frac{(b-d)^2}{4bd}$, 即 $r = \frac{(b-d)^2}{4bcd}$ 时,模型(6)存在一个鞍节点分支。

4.1 稳定平衡点的吸引域

定理 6 对于模型(6)各个稳定平衡点,有以下结论:

Case (i): x_1^* 是全局渐近稳定的,它的吸引域是 $(0, x_1^*) \cup (x_1^*, +\infty)$;

Case (ii): x_0^* 与 x_2^* 是局部渐近稳定的,其中, x_0^* 的吸引域是 $(0, x_1^*)$, x_2^* 的吸引域是 $(x_1^*, x_2^*) \cup (x_2^*, +\infty)$;

Case (iii): x_0^* 是局部渐近稳定的,它的吸引域是 $(0, x^*)$, x^* 是半稳定的;它的吸引域是 $(x^*, +\infty)$;

Case (iv): x_0^* 是全局渐近稳定的,它的吸引域是 $(0, +\infty)$ 。

证明 Case (i)、Case (iii)、Case (iv) 在第四部分已经证明了,下证 Case (ii)。与前面证法类似,在 $b > d, 0 < R < R^*$ 的条件下,当 $x \in (0, x_1^*)$ 时,

$h(x, R) > 0 \Rightarrow \frac{bx}{(1+R+x)(R+x)} - d < 0$, 任取一个初值 $x_0 \in (0, x_1^*)$, 则

$$x_1 - x_0^* = F(x_0) - F(x_0^*) > 0,$$

这就有 $x_1 > x_0^*$, 依次类推,可以得到 $x_i > x_0^*$ 。另外由模型(6)可知

$$\frac{x_{i+1}}{x_i} = 1 + \frac{bx_i}{(1+R+x_i)(R+x_i)} - d < 1,$$

这表明 x_i 是单调递减趋于 x_0^* , 因此, x_0^* 的吸引域是 $(0, x_1^*)$ 。同理可得 x_2^* 的吸引域是 $(x_1^*, x_2^*) \cup (x_2^*, +\infty)$ 。

4.2 鞍结点分支

记

$$F(x, R) = \frac{bx}{1+R+x} \frac{x}{R+x} + (1-d)x,$$

则由方程(7)可知, $F(x, R)$ 在平衡点处的偏导数为

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 F(x, R)}{\partial x^2} &= \frac{2b}{(R+x)(R+x+1)} - \frac{4bx}{(R+x)(R+x+1)^2} - \frac{4bx}{(R+x)^2(R+x+1)} + \\ &\frac{2bx^2}{(R+x)(R+x+1)^3} + \frac{2bx^2}{(R+x)^2(R+x+1)^2} + \frac{2bx^2}{(R+x)^3(R+x+1)} = \\ &\frac{2d}{x} - \frac{4d}{R+x+1} - \frac{4d}{R+x} + \frac{2dx}{(R+x+1)^2} + \frac{2d^2}{b} + \frac{2dx}{(R+x)^2} = \\ &\frac{2d}{x} + \frac{2d^2}{b} + 2dx \left(\frac{1}{(R+x+1)^2} + \frac{1}{(R+x)^2} \right) - \\ &4d \left(\frac{1}{R+x+1} + \frac{1}{R+x} \right). \end{aligned} \quad (14)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial F(x, R)}{\partial R} &= -\frac{bx^2(R+x+R+x+1)}{(R+x)^2(R+x+1)^2} = \\ &-\frac{bx^2}{(R+x)(R+x+1)^2} - \frac{bx^2}{(R+x)^2(R+x+1)} = \\ &-d \frac{x}{R+x+1} - d \frac{x}{R+x} = \\ &-dx \left(\frac{1}{R+x+1} + \frac{1}{R+x} \right). \end{aligned} \quad (15)$$

当 $R = R^* = \frac{(b-d)^2}{4bd}$, 即 $r = \frac{(b-d)^2}{4bcd}$ 时, 模型(6)有一个平衡点 $x^* = \frac{b^2-d^2}{4bd}$, 由引理 2(II) (iii) 可得

$F(x^*, R^*) = 0$, 由方程(10)、(14)、(15)可知

$$\begin{aligned} \frac{\partial F(x^*, R^*)}{\partial x} &= 1 + d \left(\frac{2R^*}{R^* + x^*} + \frac{d}{b} - 1 \right) = \\ &1 + d \left(\frac{2 \frac{(b-d)^2}{4bd}}{\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2-d^2}{4bd}} + \frac{d}{b} - 1 \right) = \\ &1 + d \left(\frac{2(b-d)^2}{(b-d)^2 + b^2 - d^2} + \frac{d}{b} - 1 \right) = 1, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 F(x^*, R^*)}{\partial x^2} &= \frac{2d}{x^*} + \frac{2d^2}{b} + \\ &2dx^* \left(\frac{1}{(R^* + x^* + 1)^2} + \frac{1}{(R^* + x^*)^2} \right) - \\ &4d \left(\frac{1}{R^* + x^* + 1} + \frac{1}{R^* + x^*} \right) = \\ &\frac{2d}{b^2 - d^2} + \frac{2d^2}{4bd} + \\ &2d \frac{b^2 - d^2}{4bd} \left(\frac{1}{\left(\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2 - d^2}{4bd} + 1 \right)^2} + \right. \\ &\left. \frac{1}{\left(\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2 - d^2}{4bd} \right)^2} \right) - \\ &4d \left(\frac{1}{\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2 - d^2}{4bd} + 1} + \right. \\ &\left. \frac{1}{\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2 - d^2}{4bd}} \right) = \frac{8bd^2}{b^2 - d^2} + \frac{2d^2}{b} + \\ &\frac{2d^2}{b} \left(\frac{b-d}{b+d} + \frac{b+d}{b-d} \right) - \frac{16bd^2}{b^2 - d^2} = \\ &\frac{2d^2}{b} \left(1 + \frac{2(b^2 + d^2)}{b^2 - d^2} \right) - \frac{8bd^2}{b^2 - d^2} = \\ &\frac{2d^2(3b^2 + d^2)}{b(b^2 - d^2)} - \frac{8bd^2}{b^2 - d^2} = \\ &-\frac{2d^2(b^2 - d^2)}{b(b^2 - d^2)} = \\ &-\frac{2d^2}{b} < 0, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial F(x^*, R^*)}{\partial R} &= -dx^* \left(\frac{1}{R^* + x^* + 1} + \frac{1}{R^* + x^*} \right) = \\ &-d \frac{b^2 - d^2}{4bd} \left(\frac{1}{\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2 - d^2}{4bd} + 1} + \right. \\ &\left. \frac{1}{\frac{(b-d)^2}{4bd} + \frac{b^2 - d^2}{4bd}} \right) = \end{aligned}$$

$$-d \frac{b^2 - d^2}{4bd} \left(\frac{2d}{b+d} + \frac{2d}{b-d} \right) = -d < 0,$$

则模型(6)会出现一个鞍结点分支^[17], (x^*, R^*) 是分支点, 如图 2 所示, 即存在一个 $\delta > 0$, 使得当 $-\delta + R^* < R < R^*$, 模型(6)在 $x = x^*$ 的领域内有两个平衡解 x_1^* 和 x_2^* , 其中, $x_1^* < x^*$, 且 x_1^* 是不稳定的, $x_2^* > x^*$, 且 x_2^* 是渐近稳定的; 而当 $R^* < R < R + \delta$ 时, 模型(6)在 $x = x^*$ 的领域内没有平衡解。

取 $b = 4, d = 0.2$, 则模型(6)的鞍结点分支如图 2 所示, 其中, 实线表示稳定, 虚线表示不稳定。

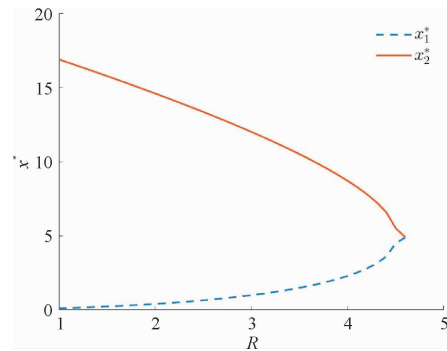


图 2 模型(6)的鞍结点分支示意图

Fig. 2 The schematic diagram of saddle node bifurcation for Model (6)

5 数值模拟

为了更好地展示模型(4)的动力学行为, 利用 MATLAB 软件进行数值模拟。在数值模拟中通过固定参数 b, c, d 的值, 改变释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量 r 以及野生蚊子种群的数量初始值 x_0 , 以观察野生蚊子种群数量 x_i 的最终变化情况。

在数值模拟中固定模型(4)的参数如下:

$$b = 4, c = 1, d = 0.2,$$

由前面可知释放阈值 $r^* = \frac{(b-d)^2}{4bcd} = 4.5125$ 。

在 Case(i) 的情况下, 即野生蚊子种群不受释放感染 *Wolbachia* 蚊子的影响, 如图 3(a) 所示, 此时, 无论野生蚊子的初始数量有多少, 野生蚊子种群的数量最终将趋于平衡点 $x_1^* = 19$ 。

如果野生蚊子种群受到了释放感染 *Wolbachia* 蚊子的影响, 并且产生完全的 CI 现象。此时, 野生蚊子的数量表现出复杂的动态变化。在 Case(ii) 的情况下, 取释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量 $r = 2 \in (0, r^*)$, 由定理 3 可知有一个零平衡点和两个正平衡点 $x_1^* \approx 0.4113, x_2^* \approx 14.5888$, 此时,

野生蚊子的动力学行为是一个双稳态的结构,如图 3(b)所示,当野生蚊子的初始数量比较小时,野生蚊子种群最终将灭绝,即感染 *Wolbachia* 蚊子能成功入侵到整个野生蚊子种群中;相反,当野生蚊子的初始数量比较大时,野生蚊子的数量最终趋于 x_2^* ,即感染 *Wolbachia* 蚊子入侵失败。在 Case (iii)的情况下,如果释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量刚好是阈值 $r = r^*$,由定理 4 可知,由一个零平衡点和一个正平衡点 $x^* = 4.987 5$,如图 3

(c)所示, $x^* = 4.987 5$ 是半稳定的。在这种情况下,野生蚊子种群数量的动态变化和 Case (ii)一样,取决于野生蚊子初始数量的多少。在 Case (iv)的情况下,取释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量 $r = 6 \in (r^*, +\infty)$,由定理 5 可知,只有一个零平衡点,如图 3(d)所示,这意味着,当释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量足够大时,此时,无论野生蚊子的初始数量有多少,野生蚊子种群最终将灭绝,即感染 *Wolbachia* 蚊子入侵成功。

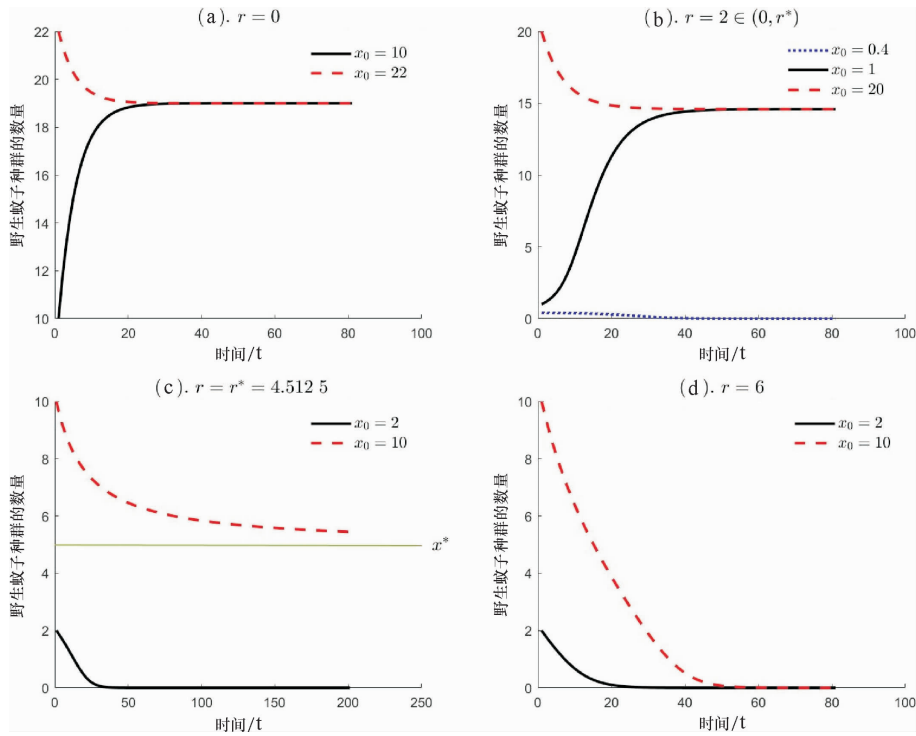


图 3 Cases (i) ~ (iv) 4 种不同情况下 x_t 的变化趋势图

Fig. 3 The variation of x_t under four different conditions of Cases (i) ~ (iv)

6 结 论

登革热目前在全世界被视为一种比较严重的蚊媒传染病,利用感染 *Wolbachia* 蚊子来控制野生蚊子种群数量的增长,从而切断登革热病毒的传播途径,降低登革热在人群中传播的风险,这是一种可持续且安全有效的生物控制策略。

本文通过建立一个具有世代重叠的离散竞争模型来研究感染 *Wolbachia* 蚊子在不同释放策略下对野生蚊子种群数量的影响变化情况。首先证明了在 4 种不同的释放策略下模型(4)平衡点的存在性和全局稳定性性态,假设 $b > d$,则①如果释放量 $r = 0$,则模型(4)存在一个不稳定的零平衡点

和一个全局渐近稳定的正平衡点;②如果释放量 $0 < r < r^*$,则模型(4)存在一个局部渐近稳定的零平衡点以及两个正平衡点,其中一个是不稳定的,另一个是局部渐近稳定的;③如果释放量 $r = r^*$,则模型(4)存在一个局部渐近稳定的零平衡点和一个半稳定的正平衡点;④如果释放量 $r > r^*$,模型(4)只有一个全局渐近稳定的零平衡点。另外,当 $b \leq d$ 时,无论 r 取任意值,模型只有一个全局渐近稳定的零平衡点。平衡点存在性的参数条件区域,如图 1 所示。除此以外,运用分析的方法来找出不同情况下各个稳定平衡点的吸引域,这有助于更加了解 *Wolbachia* 在野生蚊子种群之间的传播动力学行为。

此外,如果把释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量

r 作为分支参数,还证明了当 $r = r^*$ 时模型(4)存在一个鞍结点分支,在 r^* 的邻域内,随着参数 r 的变小,模型(4)从不存在正平衡点到存在一个渐近稳定的正平衡点,最后再分支成两个正平衡点,其中一个为渐近稳定的,一个是不稳定的。

研究结果表明,在不同的释放策略下,本文找到了模型的释放阈值 r^* ,如果释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量 $r \in (0, r^*]$,则利用 *Wolbachia* 抑制野生蚊子增长是不确定的,当野生蚊子的种群规模较小时,感染 *Wolbachia* 蚊子成功入侵并抑制野生蚊子的增长,当野生蚊子的种群规模较大时,感染

Wolbachia 蚊子入侵失败,即此时释放的数量还无法抑制野生蚊子的增长,但与没有释放感染 *Wolbachia* 蚊子相比,野生蚊子的数量最终是减少的;如果释放感染 *Wolbachia* 蚊子的数量 $r > r^*$,无论野生蚊子的种群规模有多大,野生蚊子的数量最终趋于零,即感染 *Wolbachia* 蚊子成功入侵并抑制野生蚊子的增长。另外,如果提高野生蚊子的出生率 b 或降低蚊子之间的竞争系数 c ,则释放阈值 r^* 将会变大,即需要释放更多感染 *Wolbachia* 蚊子,才能成功抑制野生蚊子的增长。

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):156-170.
- [3] Ramos-De La Medina A, Remes-Troche J M, González-Medina M F, et al. Abdominal and gastrointestinal symptoms of dengue fever. Analysis of a cohort of 8 559 patients[J]. Gastroenterologia Y Hepatologia, 2011, 34(4): 243-247.
- [4] García G, González N, Pérez A B, et al. Long-term persistence of clinical symptoms in dengue-infected persons and its association with immunological disorders[J]. International Journal of Infectious Diseases, 2011, 15(1): e38-e43.
- [5] Somwang P, Yanola J, Suwan W, et al. Enzymes-based resistant mechanism in pyrethroid resistant and susceptible aedes aegypti strains from northern Thailand[J]. Parasitology Research, 2011, 109(3): 531-537.
- [6] Iturbe-Ormaetxe I, Walker T, O'Neill S L. *Wolbachia* and the biological control of mosquito-borne disease[J]. EMBO Reports, 2011, 12(6): 508-518.
- [7] Yen J H, Barr A R. New hypothesis of the cause of cytoplasmic incompatibility in culex pipiens L[J]. Nature, 1971, 232(5313): 657-658.
- [8] 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.
- [9] Yu J S. Modeling mosquito population suppression based on delay differential equations[J]. SIAM Journal on Applied Mathematics, 2018, 78(6): 3168-3187.
- [10] Chan M H T, Kim P S. Modelling a *Wolbachia* invasion using a slow-fast dispersal reaction-diffusion approach[J]. Bulletin of Mathematical Biology, 2013, 75(9): 1501-1523.
- [11] Li J. Simple discrete-time malarial models[J]. Journal of Difference Equations and Applications, 2013, 19(4): 649-666.
- [12] Liu Y, Guo Z, El Smailly M, et al. A *Wolbachia* infection model with free boundary[J]. Journal of Biological Dynamics, 2020, 14(1): 515-542.
- [13] Huang M G, Tang M X, Yu J S. *Wolbachia* infection dynamics by reaction-diffusion equations[J]. Science China Mathematics, 2015, 58(1): 77-96.
- [14] Huang M, Yu J, Hu L, et al. Qualitative analysis for a *Wolbachia* infection model with diffusion[J]. Science China Mathematics, 2016, 59(7): 1249-1266.
- [15] Zheng B, Yu J, Xi Z, et al. The annual abundance of dengue and zika vector aedes albopictus and its stubbornness to suppression[J]. Ecological Modelling, 2018, 387: 38-48.
- [16] Zhang D, Lees R S, Xi Z, et al. Combining the sterile insect technique with *Wolbachia*-based approaches: II - a safer approach to aedes albopictus population suppression programmes, designed to minimize the consequences of inadvertent female release[J]. PloS One, 2015, 10(8): e0135194.
- [17] 周义仓,曹慧,肖燕妮. 差分方程及其应用[M]. 北京:科学出版社, 2014.

【责任编辑:周 全】