

捕食者斑块间扩散的集合种群模型的稳定性分析

买阿丽¹,孙国伟^{1,2*}

(1.运城学院数学与信息技术学院,山西 运城 044000; 2.山西大学复杂系统研究所,山西 太原 030006)

摘要:建立具有捕食者扩散时滞和扩散损耗的捕食-食饵种群斑块模型,分析模型共存平衡点的稳定性,并证明在大多数情况下,捕食者斑块间的扩散时滞不会影响共存平衡点的稳定性。但当扩散率和扩散损耗满足一定条件时,扩散时滞导致系统出现稳定开关现象。最后通过数值模拟验证理论结果的正确性。

关键词:集合种群;平衡点;扩散;斑块;稳定性

中图分类号:O175 **文献标志码:**A

引用格式:买阿丽,孙国伟.捕食者斑块间扩散的集合种群模型的稳定性分析[J].山东大学学报(理学版),2025,60(4):20-28.

Stability analysis of predator-prey metacommunity model with predator dispersal between patches

MAI Ali¹, SUN Guowei^{1,2*}

(1. School of Mathematics and Information Technology, Yuncheng University, Yuncheng 044000, Shanxi, China; 2. Complex System Research Center, Shanxi University, Taiyuan 030006, Shanxi, China)

Abstract: A predator-prey patchy model with the dispersal delay and the population loss during the dispersal of the predator is established. The stability of the coexistence equilibrium is analyzed. Our results show that the dispersal delay of the predator does not affect the stability of the coexistence equilibrium in most cases. But it can induce stability switches under some conditions of the dispersal rate and population loss. Finally, numerical simulations are presented to demonstrate the correctness of the theoretical results.

Key words: metacommunity; equilibrium; dispersal; patch; stability

0 引言

在自然界中,受食物、竞争、性别、气候、季节等因素的影响,种群从一个地方扩散到另一个地方,种群扩散问题的研究是生态学研究领域的热点^[1-3]。几乎所有生物的生态学和进化的理论问题都会涉及种群的扩散。如某些鸟类的冬去春来、鱼类的回游往返、浮游动物每天在水生环境中的垂直运动、人口的流动、外来物种的入侵等都是常见的种群扩散现象。通过扩散,种群可以增大其栖息地范围、促进群落演替、改变种群的基因、导致物种进化等。因此,种群扩散问题的研究对生物种群的保护、物种的多样性、环境的管理与保护等都具有十分重要的指导意义。

种群的扩散对生态系统的稳定性和持久性起着非常重要的作用。对斑块环境下的捕食-食饵种群系统而言,捕食者的扩散通常是由食饵刺激引起的扩散,如食饵的空间密度,食饵发出的不同信号,例如,人体发出的气味招来蚊子的叮咬;蜜蜂闻到气味再远的距离也会飞过来采蜜;蚂蚁通过触角辨别同类的信息素

收稿日期:2023-08-25;网络出版时间:2024-10-15 14:39:10

基金项目:国家自然科学基金资助项目(12101547);山西省回国留学人员科研资助项目(2021-149);山西省高校科技创新项目(2020L0551);运城学院学科建设资助项目(XK2023-004)

第一作者:买阿丽(1981—),女,教授,博士,研究方向为微分方程理论及其应用。E-mail:maialiy@126.com

*通信作者:孙国伟(1980—),男,教授,博士,研究方向为生物数学。E-mail:sunkanry@163.com

获得食物等。另外,捕食者为了捕食更多的食饵、追求更好的生活环境或配偶也会导致其在不同斑块间扩散,例如,非洲象为了寻找水源和食物的迁徙;仙客来蠕虫在草莓斑块环境中的扩散^[4]。在自然界中,尤其是对于昆虫生态群落而言,捕食者的非随机觅食行为常常导致其在斑块间扩散。基于此,Kang等^[5]考虑了捕食者由捕食压力引起的扩散,建立了两斑块的捕食种群扩散模型,得到扩散影响系统的稳定性,捕食者的扩散产生多个正平衡点,导致双稳态动力学;或破坏内部平衡导致在一个斑块或两斑块中捕食者的灭绝,而且在某些条件下,捕食者的扩散提高系统的持久性,说明不同的扩散策略对空间模式和动力系统有着不同的影响。Jansen等^[1]和Feng等^[6]研究发现捕食者斑块间的常数扩散并不改变对称共存平衡点的稳定性。Saha等^[7]通过建立具有Allee效应的斑块扩散种群模型,得到扩散率影响物种的持久性。Huang等^[8]得到捕食者的扩散率对种群动力系统的持久性和全局稳定性有着重要的影响。若扩散是瞬时的,集合种群的稳定性不受扩散的影响^[9]。若种群具有扩散时滞,发现时滞对系统的动力学产生持续振荡的不稳定作用^[10-11],扩散时滞可以使得本不稳定的共存平衡点变得稳定^[12],扩散时滞还可以导致出现稳定开关现象^[13-15]。以上研究所建立的种群扩散模型未考虑种群在扩散过程的损失。而种群在斑块间扩散过程中通常会受饥饿、疾病、被捕食、自然灾害等因素的影响导致死亡,因此有必要建立具有扩散损耗的种群斑块模型。借鉴文献^[16]的研究思路,本文在捕食-食饵扩散种群模型中引入捕食者扩散过程中的损失率,建立模型

$$\begin{cases} \frac{dx_1(t)}{dt} = x_1(t)f(x_1(t)) - y_1(t)g(x_1(t)), \\ \frac{dy_1(t)}{dt} = cy_1(t)g(x_1(t)) - \mu y_1(t) + d(1-\delta)y_2(t-\tau) - dy_1(t), \\ \frac{dx_2(t)}{dt} = x_2(t)f(x_2(t)) - y_2(t)g(x_2(t)), \\ \frac{dy_2(t)}{dt} = cy_2(t)g(x_2(t)) - \mu y_2(t) + d(1-\delta)y_1(t-\tau) - dy_2(t), \end{cases} \quad (1)$$

式中: $x_i(t)$ 和 $y_i(t)$ 分别表示 t 时刻在斑块 i 上食饵的种群密度和捕食者的种群密度, $i=1,2$; c 是捕食者捕获食饵的转化率; μ 是捕食者的死亡率; d 是捕食者种群在斑块间的扩散率; $\delta(0 \leq \delta < 1)$ 是捕食者种群斑块间扩散的损失率; $\tau \geq 0$ 表示的是扩散时滞; $f(x_i(t))$ 表示食饵种群的增长率, $f(x_i(t))$ 满足(A1) $f(0) > 0$,且存在 K ,使得 $f(K) = 0$ 且当 $x \neq K$ 时, $(x-K)f(x) < 0$; $g(x_i(t))$ 满足(A2) $g(0) = 0$,当 $x \geq 0$ 时, $g'(x) > 0$ 且 $\lim_{x \rightarrow \infty} g(x) < \infty$ 。

根据假设条件(A1)和(A2)可得,存在唯一的 $x^* > 0$,使得 $g(x^*) = \frac{d\delta + \mu}{c}$ 。当 $x^* < K$ 时, $y^* = \frac{x^* f(x^*)}{g(x^*)} = \frac{cx^* f(x^*)}{d\delta + \mu}$ 。因此模型(1)必存在唯一的对称正平衡点 $E^* = (x^*, y^*, x^*, y^*)$ 。

本文主要讨论捕食者的扩散、扩散时滞和扩散损失率对系统(1)的对称共存平衡点 E^* 稳定性的影响。

1 稳定性分析

对系统(1)在平衡点 E^* 处进行线性化可得到其特征方程为

$$\lambda^2 - (A - d(1-\delta))\lambda - \lambda d(1-\delta)e^{-\lambda\tau} + B - Ad(1-\delta) + Ad(1-\delta)e^{-\lambda\tau} = 0, \quad (2)$$

$$\lambda^2 - (A - d(1-\delta))\lambda + \lambda d(1-\delta)e^{-\lambda\tau} + B - Ad(1-\delta) - Ad(1-\delta)e^{-\lambda\tau} = 0, \quad (3)$$

其中, $A = f(x^*) + x^* f'(x^*) - y^* g'(x^*)$, $B = cy^* g'(x^*) g(x^*) > 0$ 。

当 $\tau = 0$ 时,其对应的特征方程为

$$\lambda^2 - A\lambda + B = 0 \quad (4)$$

和

$$\lambda^2 - (A - 2d(1-\delta))\lambda + B - 2Ad(1-\delta) = 0. \quad (5)$$

根据Routh-Hurwitz判据,对于特征方程(4),如果 $A > 0$,其存在具有正实部的特征根,因此共存平衡点 E^* 是

不稳定的;如果 $A < 0$, 则有 $B - 2Ad(1 - \delta) > 0$ 和 $A - 2d(1 - \delta) < 0$, 特征方程(4)、(5)的所有特征根具有负实部, 故共存平衡点 E^* 是局部渐近稳定的。综上所述, 可得如下定理。

定理 1 当 $\tau = 0$ 时, 如果 $A < 0$, 对称共存平衡点 E^* 是局部渐近稳定的; 如果 $A > 0$, 对称共存平衡点 E^* 是不稳定的。

当 $\tau > 0$ 时, 以扩散时滞 τ 为参数, 分析系统(1)共存平衡点的稳定性。假设特征方程(2)、(3)存在一对纯虚根 $\lambda = \pm i\omega (\omega > 0)$, 将其代入特征方程(2)、(3)可得

$$\omega^4 - (2B - A^2)\omega^2 + B^2 - 2ABd(1 - \delta) = 0. \quad (6)$$

引理 1 对方程(6), 有如下结论:

(i) 如果 $A < 0$, 方程(6)不存在正的实特征根;

(ii) 如果 $A > 0$, $B < 2Ad(1 - \delta)$ 时, 方程(6)存在一个正根 ω_1 ;

(iii) 如果 $A > 0$, $B = 2Ad(1 - \delta)$, $2B - A^2 > 0$ 时, 方程(6)存在一个正根 $\omega_1 = \sqrt{2B - A^2}$;

(iv) 如果 $A > 0$, $B > 2Ad(1 - \delta)$, $2B - A^2 > 0$ 和 $\Delta > 0$ 时, 方程(6)存在一对正根 ω_1 和 ω_2 , 其中, $\Delta = A^2(A^2 - 4B) + 8ABd(1 - \delta)$,

$$\omega_1 = \left[\frac{1}{2}(2B - A^2 + \sqrt{\Delta}) \right]^{\frac{1}{2}}, \quad (7)$$

$$\omega_2 = \left[\frac{1}{2}(2B - A^2 - \sqrt{\Delta}) \right]^{\frac{1}{2}}. \quad (8)$$

证明 记 $z = \omega^2$, 则方程(6)变为

$$z^2 - (2B - A^2)z + B^2 - 2ABd(1 - \delta) = 0. \quad (9)$$

记

$$\Delta = (2B - A^2)^2 - 4B(B - 2Ad(1 - \delta)) = A^2(A^2 - 4B) + 8ABd(1 - \delta),$$

方程(9)的 2 个根分别为

$$z_1 = \frac{1}{2}(2B - A^2 + \sqrt{\Delta}), \quad z_2 = \frac{1}{2}(2B - A^2 - \sqrt{\Delta}).$$

根据方程(9)的根表达式得:

(i) 如果 $A < 0$, 当 $2B - A^2 \leq 0$ 时, 由于 $B - 2Ad(1 - \delta) > 0$, 从而 $\Delta < (2B - A^2)^2$, 故 z_1 和 z_2 均具有负实部; 当 $2B - A^2 > 0$ 时, $\Delta < 0$, 此时 z_1 和 z_2 为虚部不为零的复数。因此, 方程(6)不存在正的实特征根。

(ii) 如果 $A > 0$, 当 $B < 2Ad(1 - \delta)$ 时, 则 $\Delta > (2B - A^2)^2$, 故 z_1 和 z_2 都是实数, 且 $z_1 > 0 > z_2$, 所以方程(6)存在一个正根 ω_1 。

(iii) 如果 $A > 0$, 当 $B = 2Ad(1 - \delta)$ 且 $2B - A^2 > 0$ 时, 方程(6)存在一个正根 $z_1 = 2B - A^2$ 。

(iv) 如果 $A > 0$, 当 $B > 2Ad(1 - \delta)$, 且 $2B - A^2 > 0$, $\Delta > 0$ 时, 方程(6)存在一对正根 z_1 和 z_2 。证毕。

对特征方程(2)、(3)两边关于 τ 求导并计算, 得

$$\text{sign} \left(\frac{d(\text{Re } \lambda)}{d\tau} \right) \Big|_{\lambda = i\omega} = \text{sign}(A^2 - 2B + 2\omega^2).$$

再将式(7)、(8)代入, 可得

$$\text{sign} \left(\frac{d(\text{Re } \lambda)}{d\tau} \right) \Big|_{\lambda = i\omega_1} = \text{sign}(\sqrt{\Delta}) > 0, \quad \text{sign} \left(\frac{d(\text{Re } \lambda)}{d\tau} \right) \Big|_{\lambda = i\omega_2} = \text{sign}(-\sqrt{\Delta}) < 0.$$

故得到特征根穿过虚轴的横截性条件。

引理 2 假设在 τ 处, 特征方程(2)、(3)存在一对纯虚根 $\lambda = \pm i\omega_j$, ($j = 1$ 或 $j = 2$), 则

$$\frac{d\text{Re}(\lambda)}{d\tau} \Big|_{\lambda = i\omega_1} > 0, \quad \frac{d\text{Re}(\lambda)}{d\tau} \Big|_{\lambda = i\omega_2} < 0.$$

利用文献[17-19]的方法, 随着 τ 的增加, 当特征方程(2)、(3)存在纯虚根时, 平衡点的稳定性发生改变, 由此可得系统(1)在 $\tau \geq 0$ 时的共存平衡点 E^* 的稳定性结论。

定理 2 对于系统(1), 有

(1) 当 $A < 0$ 时,对所有的 $\tau \geq 0$,共存平衡点 E^* 是局部渐近稳定的;

(2) 当 $A > 0$ 时,若 $\tau = 0$,共存平衡点 E^* 是不稳定的;若 $\tau > 0$,如果 $d \geq \frac{B}{2A(1-\delta)}$,共存平衡点 E^* 是不稳定的;

如果 $0 < d < \frac{B}{2A(1-\delta)}$,共存平衡点 E^* 的稳定性分 2 种情形:

① 当 $d > \frac{A}{2(1-\delta)}$ 时,如果 $\tau_{0,2} < \tau_{0,3}$,系统出现稳定开关现象,即共存平衡点 E^* 在有限个 τ 区间是局部渐近稳定的,其余区间都是不稳定的;

② 当 $0 \leq d \leq \frac{A}{2(1-\delta)}$ 时,共存平衡点 E^* 是不稳定的。

证明 注意到系统(1)在 $\tau = 0$ 时的共存平衡点 E^* 的稳定性,因此分 $A < 0$ 和 $A > 0$ 讨论。

(A) 若 $A < 0$,由引理 1 知,特征方程(2)和(3)不存在纯虚根,故对所有的 $\tau \geq 0$,共存平衡点 E^* 是局部渐近稳定的。

(B) 若 $A > 0$,分(a) $d \geq \frac{B}{2A(1-\delta)}$ 和(b) $0 \leq d < \frac{B}{2A(1-\delta)}$ 2 种情况讨论共存平衡点 E^* 的稳定性。

(a) 如果 $d > \frac{B}{2A(1-\delta)}$,或者 $d = \frac{B}{2A(1-\delta)}$ 且 $2B - A^2 > 0$,由引理 1 知,特征方程存在纯虚根 $\lambda = \pm i\omega_1$ 。再根据引理 2 知,

$\frac{d\text{Re}(\lambda)}{d\tau} \Big|_{\lambda=i\omega_1} > 0$,故 $\tau > 0$,共存平衡点 E^* 是不稳定的;当 $d = \frac{B}{2A(1-\delta)}$ 且 $2B - A^2 \leq 0$ 时,不存在纯虚根,故共存平衡点 E^* 是不稳定性的。

(b) 如果 $0 \leq d < \frac{B}{2A(1-\delta)}$,注意到当 $2B > A^2$ 和 $\Delta > 0$ 时,式(6)存在一对正根 $\omega_i (i = 1, 2)$ 。因此,分 3 种情况分析共存平衡点 E^* 的稳定性:

(b₁) 当 $d > \frac{A}{2(1-\delta)}$ 时,有 $2B > A^2$ 且 $\Delta > A^4 > 0$,因此式(6)存在一对正根 $\omega_i (i = 1, 2)$ 。将 $\lambda = i\omega$ 代入特征方程(2),得

$$\begin{cases} \cos \omega\tau = 1 - \frac{AB}{d(1-\delta)(A^2 + \omega^2)}, \\ \sin \omega\tau = \frac{\omega(B - A^2 - \omega^2)}{d(1-\delta)(A^2 + \omega^2)}. \end{cases} \quad (10)$$

定义

$$\theta_1 = \cos^{-1} \left(1 - \frac{AB}{d(1-\delta)(A^2 + \omega_1^2)} \right) \in (0, \pi),$$

和

$$\theta_2 = \cos^{-1} \left(1 - \frac{AB}{d(1-\delta)(A^2 + \omega_2^2)} \right) \in (0, \pi),$$

因为 $\sin \omega_1\tau = \frac{-\omega_1(A^2 + \sqrt{\Delta})}{2d(1-\delta)(A^2 + \omega_1^2)} < 0$,所以 $\omega_1\tau$ 位于第三或第四象限,于是可定义相应的 τ 序列为

$$\tau_{n,1} = \frac{2\pi - \theta_1}{\omega_1} + \frac{2n\pi}{\omega_1}, \quad n = 0, 1, \dots$$

又因为 $\sin \omega_2\tau = \frac{\omega_2(-A^2 + \sqrt{\Delta})}{2d(1-\delta)(A^2 + \omega_2^2)} > 0$,所以 $\omega_2\tau$ 位于第一或第二象限,于是可定义相应的 τ 序列为

$$\tau_{n,2} = \frac{\theta_2}{\omega_2} + \frac{2n\pi}{\omega_2}, \quad n = 0, 1, \dots$$

类似地,由特征方程(3)有

$$\begin{cases} \cos \omega \tau = \frac{AB}{d(1-\delta)(A^2+\omega^2)} - 1, \\ \sin \omega \tau = -\frac{\omega(B-A^2-\omega^2)}{d(1-\delta)(A^2+\omega^2)}, \end{cases} \quad (11)$$

可得相应的 τ 序列分别为

$$\begin{aligned} \tau_{n,3} &= \frac{\pi - \theta_1}{\omega_1} + \frac{2n\pi}{\omega_1}, \quad n=0,1,\dots, \\ \tau_{n,4} &= \frac{\pi + \theta_2}{\omega_2} + \frac{2n\pi}{\omega_2}, \quad n=0,1,\dots. \end{aligned}$$

由于 $\omega_1 > \omega_2$, 因此通过比较 4 个序列 $\{\tau_{n,i}\} (i=1,2,3,4)$ 得到如下关系式:

$$(R1) \quad \tau_{0,2} < \tau_{0,3} < \tau_{0,4} < \tau_{0,1} < \dots;$$

$$(R2) \quad \tau_{0,2} < \tau_{0,3} < \tau_{0,1} < \tau_{0,4} < \dots;$$

$$(R3) \quad \tau_{0,3} < \tau_{0,2} < \tau_{0,4} < \tau_{0,1} < \dots;$$

$$(R4) \quad \tau_{0,3} < \tau_{0,2} < \tau_{0,1} < \tau_{0,4} < \dots.$$

注意到在 $\tau=0$ 时, 由 (b_1) 知, 特征方程(4)存在 2 个具有正实部的特征根, 而特征方程(5)存在 2 个具有负实部的特征根, 对于 $(R1)$, 结合引理 2 可知, 特征方程的特征根在 $\tau=\tau_{0,2}$ 处穿过虚轴 $i\omega_2$, 此时具有正实部的特征根个数减少 2 个; 在 $\tau=\tau_{0,3}$ 处穿过虚轴 $i\omega_1$, 则具有正实部的特征根个数增加 2 个; 在 $\tau=\tau_{0,4}$ 处穿过虚轴 $i\omega_2$, 则具有正实部的特征根个数减少 2 个; 在 $\tau=\tau_{0,1}$ 处穿过虚轴 $i\omega_1$, 则具有正实部的特征根个数增加 2 个; \dots .

由于

$$\tau_{n+1,1} - \tau_{n,1} = \tau_{n+1,3} - \tau_{n,3} = \frac{2\pi}{\omega_1} < \frac{2\pi}{\omega_2} = \tau_{n+1,2} - \tau_{n,2} = \tau_{n+1,4} - \tau_{n,4},$$

因此无论 $(R1)$ 后面的排序如何, 总存在着有限个区间使得共存平衡点 E^* 在这些区间是局部渐近稳定, 其余区间是不稳定的, 即系统(1)出现稳定开关现象。同理, 对于 $(R2)$, 系统(1)出现稳定开关现象。但是对于 $(R3)$ 和 $(R4)$, 共存平衡点 E^* 是不稳定的。即, 如果 $\tau_{0,2} < \tau_{0,3}$, 随着 τ 的增加, 共存平衡点 E^* 由不稳定变稳定再变成不稳定, 但仅存在有限个稳定的区间, 最后共存平衡点持续不稳定。

$$(b_2) \quad \text{当 } d = \frac{A}{2(1-\delta)} \text{ 时, 有 } 2B > A^2, \text{ 且 } \Delta = A^4, \omega_1^2 = B, \omega_2^2 = B - A^2, \text{ 则对方程(2), 有 } \sin \omega_1 \tau < 0, \sin \omega_2 \tau = 0,$$

$\cos \omega_2 \tau = -1$ 。对方程(3), 有 $\sin \omega_1 \tau > 0, \sin \omega_2 \tau = 0, \cos \omega_2 \tau = 1$ 。于是对应的 4 个 $\{\tau_{n,i}\} (i=5,6,7,8)$ 序列分别为

$$\tau_{n,5} = \frac{2\pi - \theta_1}{\omega_1} + \frac{2n\pi}{\omega_1}, \quad \tau_{n,6} = \frac{\pi}{\omega_2} + \frac{2n\pi}{\omega_2}, \quad \tau_{n,7} = \frac{\pi - \theta_1}{\omega_1} + \frac{2n\pi}{\omega_1}, \quad \tau_{n,8} = \frac{2n\pi}{\omega_2}.$$

其中 $n=0,1,2,\dots$, 比较可得 $0 = \tau_{0,8} < \tau_{0,7} < \tau_{0,6} < \tau_{0,5} < \dots$ 。当 $\tau=0$ 时, 特征方程(4)存在 2 个具有正实部的特征根, 而特征方程(5)存在 2 个纯虚根, 所以随着 τ 的增加, 共存平衡点 E^* 始终不稳定。

$$(b_3) \quad \text{当 } 0 \leq d < \frac{A}{2(1-\delta)} \text{ 时, 类似于 } (b_1) \text{ 的证明, 如果 } 2B > A^2 \text{ 且 } \Delta > 0, \text{ 特征方程存在纯虚根 } \lambda = \pm i\omega_j (j=1,$$

2)。由于 $d < \frac{A}{2(1-\delta)}$, 特征方程(2)对应的 $\sin \omega_2 \tau < 0$, 而特征方程(3)对应的 $\sin \omega_2 \tau > 0$, 因此对应的 4 个 $\{\tau_{n,i}\} (i=9,10,11,12)$ 序列分别为

$$\begin{aligned} \tau_{n,9} &= \frac{2\pi - \theta_1}{\omega_1} + \frac{2n\pi}{\omega_1}, & \tau_{n,10} &= \frac{2\pi - \theta_2}{\omega_2} + \frac{2n\pi}{\omega_2}, \\ \tau_{n,11} &= \frac{\pi - \theta_1}{\omega_1} + \frac{2n\pi}{\omega_1}, & \tau_{n,12} &= \frac{\pi - \theta_2}{\omega_2} + \frac{2n\pi}{\omega_2}. \end{aligned}$$

其中 $n=0,1,2,\dots$, 易得如下关系式

$$\tau_{0,12} < \tau_{0,11} < \tau_{0,10} < \tau_{0,9} < \dots$$

又由于当 $\tau=0$ 时,特征方程(4)和(5)存在 4 个具有正实部的特征根,结合引理 2,当 $\tau>0$,共存平衡点 E^* 是不稳定的。

另一方面,如果 $2B \leq A^2$ 或 $\Delta < 0$,特征方程不存在纯虚根,因此对所有的 $\tau \geq 0$,共存平衡点 E^* 是不稳定的。证毕。

2 数值模拟

本章对本文所建立的模型进行数值模拟,并分析扩散率、扩散时滞和扩散损耗对系统稳定性的影响,为此取 $f(x) = \varepsilon \left(1 - \frac{x}{\kappa}\right)$, $g(x) = \frac{\varepsilon x}{1+x}$, $c = \frac{1}{\varepsilon}$,从而模型(1)为

$$\begin{cases} \frac{dx_1(t)}{dt} = \varepsilon x_1(t) \left(1 - \frac{x_1(t)}{\kappa} - \frac{y_1(t)}{1+x_1(t)}\right), \\ \frac{dy_1(t)}{dt} = \frac{x_1(t)y_1(t)}{1+x_1(t)} - \mu y_1(t) + d(1-\delta)y_2(t-\tau) - dy_1(t), \\ \frac{dx_2(t)}{dt} = \varepsilon x_2(t) \left(1 - \frac{x_2(t)}{\kappa} - \frac{y_2(t)}{1+x_2(t)}\right), \\ \frac{dy_2(t)}{dt} = \frac{x_2(t)y_2(t)}{1+x_2(t)} - \mu y_2(t) + d(1-\delta)y_1(t-\tau) - dy_2(t). \end{cases} \quad (12)$$

定义 $D_1 = 1 - \mu - \frac{1}{\kappa+1}$, $D_2 = 1 - \mu - \frac{2}{\kappa+1}$ 。当且仅当 $0 < d\delta < D_1$ 时,模型(12)一定存在对称正平衡点 $E^* = (x^*, y^*, x^*, y^*)$,其中, $x^* = \frac{\mu+d\delta}{1-\mu-d\delta}$, $y^* = \frac{\kappa-(\mu+d\delta)(1+\kappa)}{(1-\mu-d\delta)^2\kappa}$ 。对模型(12), $A = \frac{\varepsilon(\mu+d\delta)}{\kappa} \left(\kappa+1 - \frac{2}{1-\mu-d\delta}\right)$, $B = \frac{\varepsilon}{\kappa}(\mu+d\delta)(\kappa-(\mu+d\delta)(1+\kappa)) > 0$ 。当 $D_1 < d\delta < D_2$ 时, $A < 0$; 当 $d\delta < D_1$ 时, $A > 0$ 。

取参数 $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2$,经计算得

$$D_1 \approx 0.4667, \quad D_2 \approx 0.1333, \quad A \approx 0.0311, \quad B \approx 0.1624, \quad x^* \approx 0.3889, \quad y^* \approx 1.1188.$$

由于 $A < 2d(1-\delta) = 0.64$, $B > 2Ad(1-\delta) = 0.0199$,且 $\tau_{0,2} = 1.629 < 5.9175 = \tau_{0,3}$,由定理 2 知,系统存在稳定开关,且有 2 个稳定区间: $(1.6829, 5.9175)$, $(11.3118, 12.6555)$,其分支图如图 1 所示,红色点和蓝色点分别表示系统(12)的 x_1 对应的周期解的最小值和最大值。图 2 分别展示了时滞为 0,3,7 时系统(12)的数值解。虽然 $\tau=0$ 和 $\tau=7$ 时系统都存在周期解,但是当 $\tau=7$ 时,2 个斑块相位并不相同,即时滞会导致斑块间种群密度变化不同步。

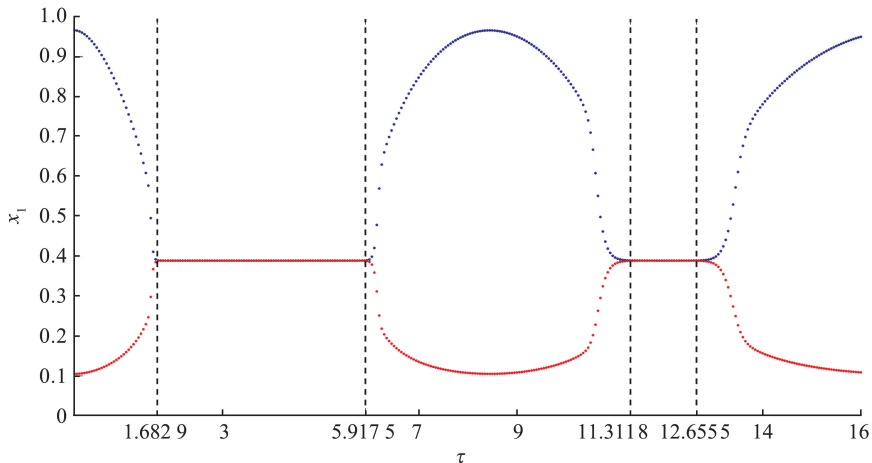


图 1 $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2, d=0.4, \delta=0.2$ 时系统(12)的分支图
Fig. 1 Bifurcation diagram of system(12) with $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2, d=0.4, \delta=0.2$

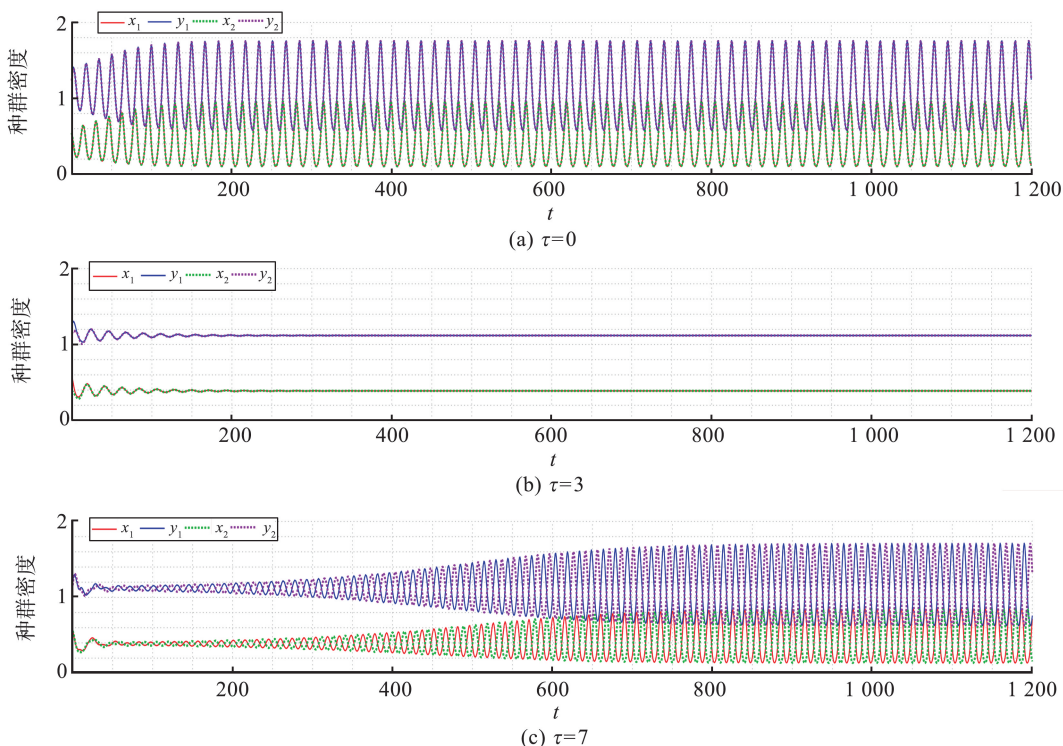


图 2 $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2, d=0.4, \delta=0.2$ 时, 扩散时滞 τ 为 0、3、7 时系统 (12) 的数值解
 Fig.2 Numerical solutions of system (12) with $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2, d=0.4, \delta=0.2$ and $\tau=0, 3, 7$

在 $d-\delta$ 平面上分析扩散率和扩散损耗对系统 (12) 对称共存平衡点存在性和稳定性的影响。如图 3, $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2$, 其中 A、B、C、D 区域分别为对称共存平衡点的不存在、存在且局部渐近稳定、存在稳定开关、不稳定的区域。在 C 区域上, (d, δ) 越接近分界线 $d\delta=D_2$, 存在的稳定区间越多。存在阈值 D_1, D_2, D_3 , 如图 3 中虚线所示, $D_3 \approx 0.05$ 。由 $\delta=0$ 时条件 $\tau_{0,2} < \tau_{0,3}$ 确定。例如, $d=0.04, \delta=0$ 满足定理 2 的条件, 但是此时 $\tau_{0,2} \approx 5.5667 > 3.6963 \approx \tau_{0,3}$, 故系统不存在稳定开关, 随着时滞 τ 增大一直不稳定。当 $0 \leq d \leq D_3$ 时, 扩散率和扩散损耗并不影响系统共存平衡点的稳定性; 当 $D_3 < d$ 时, 固定扩散率, 扩散损耗存在一个阈值 $\hat{\delta}$, 当 $\delta < \hat{\delta}$ 时, 存在稳定开关现象, 且当扩散损耗越接近 $\hat{\delta}$ 稳定区间越多。当 $D_3 < d < D_2$, $\delta > \hat{\delta}$ 时, 系统共存平衡点不稳定; 当 $D_2 < d < D_1$, $\delta > \hat{\delta}$ 时, 系统共存平衡点是局部渐近稳定的; 当 $D_1 < d < 1$ 时, 扩散损耗存在另一个阈值 $\bar{\delta}$, $\bar{\delta} < \delta$ 时系统不存在共存平衡点, 当 $\hat{\delta} < \delta < \bar{\delta}$ 时, 共存平衡点是局部渐近稳定的。

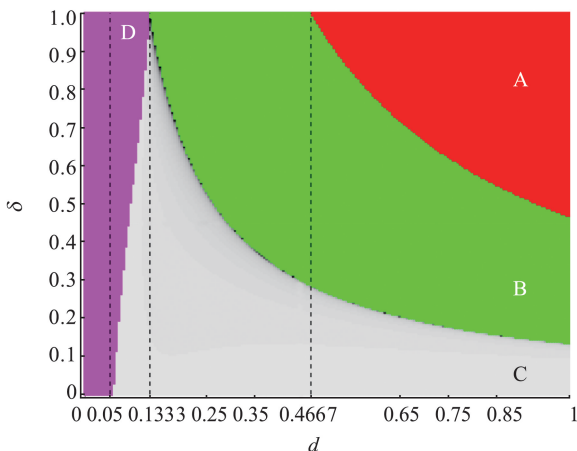


图 3 $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2$ 时对称共存平衡点的存在性和稳定性示意图
 Fig.3 Diagram of the existence and stability of the symmetric coexistence equilibrium of system with $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.2$

类似地, 图 4 为 $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.1$ 时的共存平衡点存在性和稳定性示意图。与图 3 对比, 随着 μ 减小,

扩散率还存在一个阈值 D_4 , 它由 $\delta=0$ 时条件 $\tau_{0,2}<\tau_{0,3}$ 确定的, 其中 $D_1 \approx 0.4667$, $D_2 \approx 0.2333$, $D_3 \approx 0.0389$, $D_4 \approx 0.8$ 。

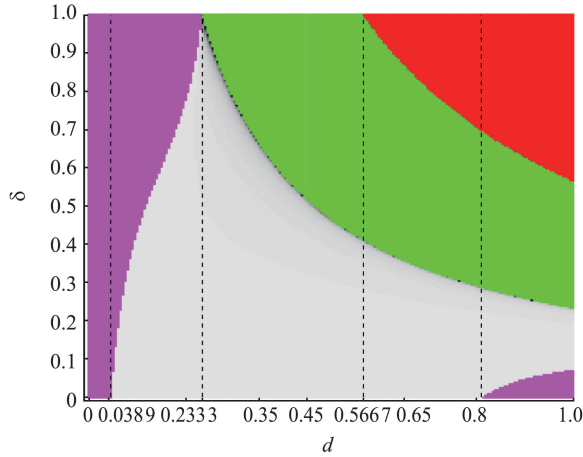


图 4 $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.1$ 时对称共存平衡点的存在性和稳定性示意图

Fig.4 Diagram of the existence and stability of the symmetric coexistence equilibrium of system with $\varepsilon=1, \kappa=2, \mu=0.1$

文献[14]没有考虑捕食者扩散过程中的种群死亡因素, 作为对比, 取 $\varepsilon=2, \kappa=2, \mu=0.325$, 系统(12)共存平衡点的存在性和稳定性如图 5 所示。取 $d=0.02$ 且扩散过程没有死亡($\delta=0$)时计算得 8 个稳定区间。在 $d=0.02$, 随着 δ 增加, 稳定区间个数会增大, 大约在 $\delta>0.41$ 后共存平衡点局部渐近稳定。

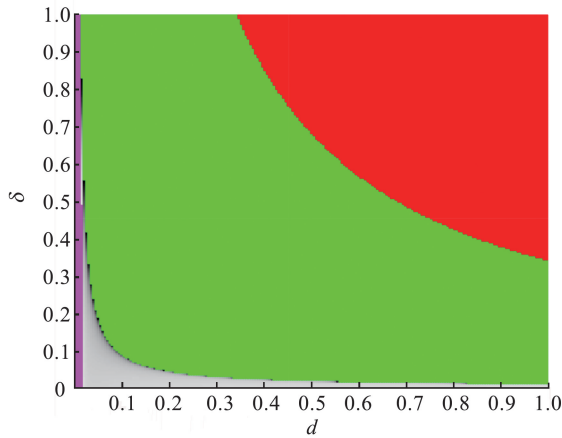


图 5 $\varepsilon=2, \kappa=2, \mu=0.325$ 时对称共存平衡点的存在性和稳定性示意图

Fig.5 Diagram of the existence and stability of the symmetric coexistence equilibrium of system with $\varepsilon=2, \kappa=2, \mu=0.325$

综上所述, 当捕食者在斑块之间移动时, 扩散损耗和扩散时滞是系统稳定性不可忽略的影响因素。

3 结论

本文主要研究了两斑块环境下的具有捕食者扩散和扩散损耗的时滞捕食种群模型, 捕食者从一个斑块扩散到另一个斑块的扩散时间对集合种群产生了复杂的动力学行为。通过对模型的共存平衡点稳定性的分析, 得到如下结论: (1) 如果单斑块环境下对应的种群模型具有稳定的共存平衡点, 则具有捕食者的随机扩散(扩散时滞)的斑块种群模型仍是稳定的; (2) 如果单斑块环境下对应的种群动力系统不稳定, 具有捕食者扩散的斑块种群系统一般情况下都保持不稳定。但当扩散率满足一定条件 $\frac{A}{2(1-\delta)} < d < \frac{B}{2A(1-\delta)}$ 时, 会发生有限数量的稳定开关现象, 从而使原本不稳定的共存平衡可以在有限数量的稳定区间内变得稳定, 捕食者的强扩散率 ($d > \frac{B}{2A(1-\delta)}$) 无法使原本不稳定的两斑块捕食系统变得稳定, 因此当捕食者的扩散满足一定条件时, 捕食者与食饵两物种在两斑块内共存。

参考文献:

- [1] JANSEN V. The dynamics of two diffusively coupled predator-prey populations[J]. *Theoretical Population Biology*, 2001, 59(2):119-131.
- [2] XIAO Siheng, WANG Yuanshi, WANG Shikun. Effects of prey's diffusion on predator-prey systems with two patches[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2021, 83(45):1-21.
- [3] XIA Yue, CHEN Lijuan, SRIVASTAVA V, et al. Stability and bifurcation analysis of a two-patch model with the Allee effect and dispersal[J]. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 2023, 20(11):19781-19807.
- [4] HUFFAKER C, KENNETT C. Experimental studies on predation: predation and cyclamen-mite populations on strawberries in California[J]. *Hilgardia*, 1956, 26(4):191-222.
- [5] KANG Yun, SASMAL S, MESSAN K. A two-patch prey-predator model with predator dispersal driven by the predation strength[J]. *Mathematical Biosciences & Engineering*, 2017, 14(4):843-880.
- [6] FENG Wei, HINSON J. Stability and pattern in two-patch predator-prey population dynamics[J]. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, 2005, 2005:268-279.
- [7] SAHA S, SAMANTA G. Influence of dispersal and strong Allee effect on a two-patch predator-prey model[J]. *International Journal of Dynamics and Control*, 2019, 7:1321-1349.
- [8] HUANG Rong, WANG Yuanshi, WU Hong. Population abundance in predator-prey systems with predator's dispersal between two patches[J]. *Theoretical Population Biology*, 2020, 135:1-8.
- [9] HAUZY C, GAUDUCHON M, HULOT F, et al. Density-dependent dispersal and relative dispersal affect the stability of predator-prey metacommunities[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2010, 266(3):458-469.
- [10] LIAO Kangling, LOU Yuan. The effect of time delay in a two-patch model with random dispersal[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2014, 76:335-376.
- [11] ZHANG Chunmei, SHI Lin. Graph-theoretic method on the periodicity of coupled predator-prey systems with infinite delays on a dispersal network[J]. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2021, 561:125-255.
- [12] ZHANG Yuxiang, LUTSCHER F, GUICHARD F. The effect of predator avoidance and travel time delay on the stability of predator-prey metacommunities[J]. *Theoretical Ecology*, 2015, 8(3):273-283.
- [13] MAI Ali, SUN Guowei, ZHANG Fengqin, et al. The joint impacts of dispersal delay and dispersal patterns on the stability of predator-prey metacommunities[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2019, 462:455-465.
- [14] MAI Ali, SUN Guowei, WANG Lin. Impacts of the dispersal delay on the stability of the coexistence equilibrium of a two-patch predator-prey model with random predator dispersal[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2019, 81(5):1337-1351.
- [15] SUN Guowei, MAI Ali. Stability switches in a ring-structured predator-prey metapopulation model with dispersal delay[J]. *Advances in Difference Equation*, 2020, 2020(196):1-19.
- [16] MAI Ali, SUN Guowei, WANG Lin. Effects of dispersal on competitive coexistence in a two-patch competition model[J]. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 2023, 46:10527-10539.
- [17] COOKE K, GROSSMAN Z. Discrete delay, distributed delay and stability switches[J]. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 1982, 86(2):592-627.
- [18] KUANG Yang. *Delay differential equations: with applications in population dynamics*[M]. Boston: Academic Press, 1993.
- [19] HALE J, LUNEL S. *Introduction to functional differential equations*[M]. New York: Springer Science & Business Media, 1993.

(编辑:陈丽萍)