

具有Allee效应和Holling-IV型功能反应的修正Leslie-Gower模型的分支分析

马雅妮

西北师范大学数学与统计学院, 甘肃 兰州

收稿日期: 2024年1月21日; 录用日期: 2024年2月19日; 发布日期: 2024年2月26日

摘要

本文在带有Allee效应和Holling-IV型功能反应的修正Leslie-Gower捕食者-食饵模型中, 研究稳定性与各种分支。首先讨论平衡点的局部渐近稳定性, 然后分析跨临界分支, 以及以Allee效应参数 m 为分支参数的Hopf分支, 给出分支存在的条件, 根据定理得出分支的方向及分支周期解的稳定性。最后, 通过数据模拟验证结论的准确性。

关键词

修正的Leslie-Gower模型, Allee效应, Holling-IV型功能反应, 跨临界分支, Hopf分支

Hopf Bifurcation of a Modified Leslie-Gower Predator-Prey System with Strong Allee Effect and Holling Type-IV Functional Response

Yani Ma

College of Mathematics and Statistics, Northwest Normal University, Lanzhou Gansu

Received: Jan. 21st, 2024; accepted: Feb. 19th, 2024; published: Feb. 26th, 2024

Abstract

In this paper, we investigate the stability and bifurcations of a modified Leslie-Gower predator-prey system with Holling type-IV functional response and strong Allee effect. First, we use the linearization analysis and bifurcation theory, the local asymptotic stability of the equilibrium points are discussed, and then the condition of the existence of bifurcations is given by choosing m as the bifurcation parameter. On addition, using the canonical theory and the central manifold theorem, the direction of Hopf bifurcation and the stability of periodic solution of bifurcation are analyzed. Finally, the accuracy of the conclusion is verified by numerical simulation.

Keywords

Modified Leslie-Gower Predator-Prey System, Allee Effect, Holling Type-IV Functional Response, Transcritical Bifurcation, Hopf Bifurcation

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

现在, 捕食者-食饵系统在数学生态学中被广泛研究 [1], 是用来描述种群随时间相互作用与变化 [2], 随着时间的推移, 捕食者-食饵动力学系统的研究已经越来越复杂, 例如解的存在性 [3]、持续性 [4]、全局渐进稳定性 [5] [6] [7]、各种分支. 捕食者-食饵系统主要有两部分, 一个是种群增长模型, 另一个是功能反应函数. 两个经典模型是 Leslie-Gower 模型 [8]与 Holling-Tanner 模型 [9], 之后为了进一步研究功能反应对稳定性与分支的影响, Collings [10]提出将 Holling-IV 应用于 Hollong-Tanner 模型, Holling-IV 型功能反应反映了猎物对捕食的影响, 捕食率的变化与猎物密度的增减呈正相关. 在种群动力学中, 研究发现, 当猎物密度足够大时, 种群的自我保护能力就会增强, 从而减少甚至防止捕食行为, 这种现象叫“群体防御”. 在采用简化后的 Holling-IV 型功能反

应 [11], 如下所示:

$$\begin{cases} \dot{u} = ru(1 - \frac{u}{K}) - \frac{\alpha uv}{b + u^2}, \\ \dot{v} = sv(1 - \frac{v}{\beta u}), \end{cases} \quad (1)$$

其中 u 和 v 分别表示食饵和捕食者种群的密度; 参数 r 与 s 代表它们的内在增长率; K 表示猎物的最大环境容纳量.

此后 Allee [12] 提出每个物种都有其最优生存密度, 即 Allee 效应, 它反映了增长率与种群密度之间的正相关关系, 当种群生活在低密度环境中, 尽管生存所需空间与资源足够多, 但由于 Allee 效应, 种群也会面临灭绝风险 [13]. 而 Allee 效应也使动力学系统更加复杂. 研究人员已经提出具有 Allee 效应的捕食者-食饵系统 [14] [15], 公式为

$$\frac{du}{dt} = ru(1 - \frac{u}{K})(u - m)$$

其中 $u - m$ 为 Allee 效应项, $m > 0 < 0$ 为强 Allee 效应(弱 Allee 效应), 并且有 $-K < m < K$ [16].

在实际生活中, 影响捕食者种群数量的因素也有很多, Leslie [17] 提出捕食者不会无限增长, 它们也会受到自然环境的限制, 当捕食者增长到一定程度时就会趋于稳定状态. 而且捕食者也不会只依赖于一种猎物生存, 在缺少它们最喜欢的食物的情况下, 捕食者会为了生存而捕捉其它猎物 [18]. 所以, 有研究人员提出了改进的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型, 此模型能更准确地反应捕食者-猎物之间的关系. 因此, 在本文中研究在修正的 Leslie-Gower 模型中考虑带有 Allee 效应的 Holling-IV 型功能反应:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru(1 - \frac{u}{K})(u - m) - \frac{\alpha uv}{u^2 + B}, \\ \frac{dv}{dt} = sv(1 - \frac{v}{\beta u + c}), \end{cases} \quad (2)$$

其中 α 是最大捕食率, B 代表猎物的半饱和常数, β 为衡量猎物作为捕食者食物质量的参数, c 表示其它可代替猎物的数量. 为方便起见, 通过变换

$$u = \frac{u}{K}, v = \frac{v}{\beta K}, t = rtK, m = \frac{m}{K}, a = \frac{rB}{\alpha\beta}, b = \frac{rK^2}{\alpha\beta}, s = \frac{s}{rK}, c = \frac{c}{\beta K},$$

可将系统 (2) 约化为

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(1 - u)(u - m) - \frac{uv}{a + bu^2}, \\ \frac{dv}{dt} = sv(1 - \frac{v}{u + c}), [0.25cm > [0.25cm \end{cases} \quad (3)$$

本文首先分析系统 (3) 平衡点的稳定性; 然后讨论 Hopf 分支的存在性, 并通过规范型理论和 Poincaré-Andronov-Hopf 分支理论的方法分析分支的方向及分支周期解的稳定性, 接下来利用数值模拟来验证所得结论, 最后解释本文的主要结论.

2. 平衡点的存在性和稳定性

2.1. 平衡点的存在性

对于模型 (3), 总存在平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 和半平凡平衡点 $E_1 = (1, 0)$, $E_m = (m, 0)$, $E_c = (0, c)$. 下面讨论它的正平衡点, 如果 $\bar{E} = (\bar{u}, \bar{v})$, 则有 $\bar{v} = \bar{u} + c$, 并且 \bar{u} 是满足以下等式的一个正根

$$u^4 - (1+m)u^3 + (m + \frac{a}{b})u^2 + \frac{1-a-am}{b}u + \frac{am+c}{b} = 0.$$

令

$$P(u) = u^4 + Au^3 + Bu^2 + Cu + D,$$

其中 $A = -(1+m)$, $B = m + \frac{a}{b}$, $C = \frac{1-a-am}{b}$, $D = \frac{am+c}{b}$.

为了求出 $P(u) = 0$ 正根的存在条件, 我们使用文 [19] 中的方法. 做一变量变换, 让 $u = U - \frac{A}{4}$, 可得到

$$P(u) = P(U - \frac{A}{4}) = U^4 + EU^2 + FU + G = Q(U),$$

其中 $E = -\frac{3A^2}{8} + B$, $F = \frac{A^3}{8} - \frac{AB}{2} + C$, $G = -\frac{3A^4}{256} + \frac{A^2B}{16} - \frac{AC}{4} + D$. 现在, 需考虑以下两种情况.

情况一: 如果 $F = 0$, 则 $Q(U) = U^4 + EU^2 + G$, 令 $\Delta = E^2 - 4G$, 我们可得出以下结论.

(1) 如果 $G = 0, E = 0$ 或 $E > 0$, 都有 $U = 0$, 即 $u = -\frac{A}{4} = \frac{m+1}{4}$, $v = \frac{m+1}{4} + c$, 则系统 (3) 有正解 $E_2(\frac{m+1}{4}, \frac{m+1}{4} + c)$.

(2) 如果 $G = 0, E < 0$, 则系统 (3) 有三个正解 $(\frac{m+1}{4}, \frac{m+1}{4} + c), (\sqrt{-E} - \frac{A}{4}, \sqrt{-E} - \frac{A}{4} + c), (-\sqrt{-E} - \frac{A}{4}, -\sqrt{-E} - \frac{A}{4} + c)$

(3) 如果 $G < 0$ 且 $E = 0$, 则系统 (3) 有两个正解 $(\pm\sqrt[4]{-G} - \frac{A}{4}, \pm\sqrt[4]{-G} - \frac{A}{4} + c)$.

(4) 如果 $G < 0$, 且 $E > 0$ 或 $E < 0$, 则有两个正解 $(\pm\sqrt{\frac{-E+\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4}, (\pm\sqrt{\frac{-E+\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4} + c)$

(5) 如果 $G > 0, E < 0, \Delta \geq 0$, 系统 (3) 有四个正解 $(\pm\sqrt{\frac{-E+\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4}, (\pm\sqrt{\frac{-E+\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4} + c)$.

情况二: 如果 $F \neq 0$, 可以引入参数 δ , 使得

$$\begin{aligned} (U^2 + \frac{E}{2} + \delta)^2 &= U^4 + \frac{E^2}{4} + \delta^2 + EU^2 + E\delta + 2\delta U^2 \\ &= U^4 + (E + 2\delta)U^2 + \frac{E^2}{4} + \delta E + \delta^2 \end{aligned}$$

则 $Q(U)$ 可化为

$$Q(U) = (U^2 + \frac{E}{2} + \delta)^2 - (2\delta U^2 - FU + (\delta^2 + \delta E + \frac{E^2}{4} - G)).$$

为了凑出平方差, 让 δ 满足

$$(\frac{F}{4\delta})^2 = \frac{\delta}{2} + \frac{E}{2} + \frac{E^2}{8\delta} - \frac{G}{2\delta},$$

即

$$8\delta^3 + 8E\delta^2 + 2E^2\delta - 8G\delta - F^2 = 0.$$

根据零点定理, 上式有一个正根, 将根记为 δ . 因此有

$$\begin{aligned} Q(U) &= (U^2 + \frac{E}{2} + \delta)^2 - 2\delta(U - \frac{F}{4\delta}) \\ &= (U^2 - \sqrt{2\delta}U + \frac{E}{2} + \delta + \frac{F}{2\sqrt{2\delta}})(U^2 + \sqrt{2\delta}U + \frac{E}{2} + \delta - \frac{F}{2\sqrt{2\delta}}) \\ &= q_1(U)q_2(U) \end{aligned}$$

其中

$$\Delta_1 = 2\delta - 4(\frac{E}{2} + \delta + \frac{F}{2\sqrt{2\delta}}),$$

$$\Delta_2 = 2\delta - 4(\frac{E}{2} + \delta - \frac{F}{2\sqrt{2\delta}}),$$

当 $\Delta_1, \Delta_2 \geq 0$, 则 $q_1(U)$ 与 $q_2(U)$ 的根为

$$U_{\pm}^1 = \frac{1}{2}(\sqrt{2\delta} \pm \sqrt{\Delta_1}),$$

$$U_{\pm}^2 = \frac{1}{2}(-\sqrt{2\delta} \pm \sqrt{\Delta_2}).$$

所以 $P(U) = 0$ 的解为

$$u_{\pm}^1 = \frac{1}{2}(\sqrt{2\delta} \pm \sqrt{\Delta_1}) - \frac{A}{4},$$

$$u_{\pm}^2 = \frac{1}{2}(-\sqrt{2\delta} \pm \sqrt{\Delta_2}) - \frac{A}{4}.$$

定理 1 系统 (3) 有平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 和半平凡平衡点 $E_1 = (1, 0)$, $E_m = (m, 0)$,

$E_c = (0, c)$, 对于正平衡解, 我们有:

- (i) 如果 $F = G = 0, E = 0$ 或 $E > 0$, 系统 (3) 有正解 $E_2(\frac{m+1}{4}, \frac{m+1}{4} + c)$.
- (ii) 如果 $F = G = 0, E < 0$, 系统 (3) 有三个正解 $(\frac{m+1}{4}, \frac{m+1}{4} + c), (\sqrt{-E} - \frac{A}{4}, \sqrt{-E} - \frac{A}{4} + c), (-\sqrt{-E} - \frac{A}{4}, -\sqrt{-E} - \frac{A}{4} + c)$
- (iii) 如果 $F = E = 0$ 且 $G < 0$, 系统 (3) 有两个正解 $(\pm\sqrt[4]{-G} - \frac{A}{4}, \pm\sqrt[4]{-G} - \frac{A}{4} + c)$.
- (iv) 如果 $F = 0, G < 0$, 且 $E > 0$ 或 $E < 0$, 系统 (3) 有两个正解 $(\pm\sqrt{\frac{-E+\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4}, (\pm\sqrt{\frac{-E+\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4} + c)$
- (v) 如果 $G > 0, E < 0, \Delta \geq 0$, 系统 (3) 有四个正解 $(\pm\sqrt{\frac{-E\pm\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4}, (\pm\sqrt{\frac{-E\pm\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{A}{4} + c)$.
- (vi) 当 $F \neq 0, \Delta_1, \Delta_2 \geq 0$, 并且 $\frac{1}{2}(-\sqrt{\Delta_1} + \frac{A}{2})^2 < \delta < \frac{1}{2}(\sqrt{\Delta_2} + \frac{A}{2})^2$, 系统 (3) 有四个正解 E_{\pm}^1, E_{\pm}^2 ;
- (vii) 如果 $F \neq 0, \Delta_1 \geq 0, \Delta_2 < 0$, 当 $\delta > \frac{1}{2}(-\sqrt{\Delta_1} + \frac{A}{2})^2$, 时系统 (3) 有两个解 E_{\pm}^1 ; 当 $\frac{1}{2}(\sqrt{\Delta_1} + \frac{A}{2})^2 < \delta \leq \frac{1}{2}(-\sqrt{\Delta_1} + \frac{A}{2})^2$, 时有一个正解 E_{-}^1 .
- (viii) 如果 $F \neq 0, \Delta_2 \geq 0, \Delta_1 < 0$, 当 $\delta < \frac{1}{2}(\sqrt{\Delta_2} + \frac{A}{2})^2$, 时系统 (3) 有两个解 E_{\pm}^2 ; 当 $\frac{1}{2}(\sqrt{\Delta_2} + \frac{A}{2})^2 \leq \delta \leq \frac{1}{2}(\sqrt{\Delta_2} - \frac{A}{2})^2$, 时有一个正解 E_{+}^1 .

2.2. 平衡点的局部稳定性

在本文中, 只讨论 E_0, E_1, E_m, E_c 以及当 $F = E = G = 0$ 时平衡解 E_2 . 系统 (3) 在任一点处 Jacobi 矩阵为

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -3u^2 + 2(m+1)u - m - \frac{(a-bu^2)v}{(a+bu^2)^2} & -\frac{u}{a+bu^2} \\ \frac{sv^2}{(u+c)^2} & s - \frac{2sv}{u+c} \end{pmatrix}, \quad (4)$$

下面计算系统 (3) 在每个平衡点处的 Jacobi 矩阵的特征值, 来分析这些平衡点的稳定性.

定理 2 (i) 平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 是鞍点.

(ii) 若条件 $0 < m < 1$ 成立, 则半平凡平衡点 $E_1 = (1, 0)$ 是鞍点, E_m 是结点.

(iii) 半平凡平衡点 E_c 是结点.

证明 (i) 系统 (3) 在平衡点 E_0 处的 Jacobi 矩阵为

$$\mathbf{J}_{E_0} = \begin{pmatrix} -m & 0 \\ 0 & s \end{pmatrix},$$

因 m, c 是正常数, 因此平衡点 E_0 是鞍点.

(ii) 系统 (3) 在平衡点 E_1 与 E_m 处的 Jacobi 矩阵分别为

$$\mathbf{J}_{E_1} = \begin{pmatrix} m-1 & -\frac{1}{a+b} \\ 0 & s \end{pmatrix},$$

$$\mathbf{J}_{E_m} = \begin{pmatrix} -m^2+m & -\frac{m}{a+bm^2} \\ 0 & s \end{pmatrix},$$

当 $0 < m < 1$ 时, 点 E_1 是鞍点, E_m 是不稳定的结点.

(iii) 系统 (3) 在平衡点 E_c 处的 Jacobi 矩阵为

$$\mathbf{J}_{E_c} = \begin{pmatrix} -m - \frac{c}{a} & 0 \\ s & -s \end{pmatrix},$$

而 $-m - \frac{c}{a} < 0$ 成立, 所以 E_c 是稳定的结点.

接下来讨论 E_2 的稳定性, E_2 的 Jacobi 矩阵为

$$\mathbf{J}_{E_2} = \begin{pmatrix} s_0 & s_1 \\ s & -s \end{pmatrix},$$

其中 $s_0 = -3u_2^2 + 2(m+1)u_2 - m - \frac{(a-bu_2^2)(1-u_2)(u_2-m)}{a+bu_2^2}$, $s_1 = -\frac{u_2}{a+bu_2^2}$. 其特征方程为

$$P(\lambda) = \lambda^2 - (s_0 - s)\lambda - s(s_0 + s_1),$$

定理 3 (i) 如果 $s > s_0$, 并且

$$(\mathbf{H}_1) \quad 2a(1-u_2)(u_2-m) + c > (a+bu_2^2)(-3u_2^2 + 2(m+1)u_2 - m),$$

则 E_2 局部渐近稳定;

(ii) 如果 $s < s_0$, 并且 (\mathbf{H}_1) 成立时, E_2 不稳定;

(iii) 当

$$(H_2) \quad 2a(1-u_2)(u_2-m) + c < (a+bu_2^2)(-3u_2^2 + 2(m+1)u_2 - m),$$

则 E_2 为鞍点.

3. 分支的存在性

3.1. 跨临界分支的存在性

定理 4 系统 (3) 当 $m = 1$ 时在点 E_m 处发生跨临界分支.

证明 如果选取 $m = 1$ 为分支参数, 那么系统 (3) 在 E_m 有一个零特征根以及一个负特征根, 其 Jacobi 矩阵为

$$J(E_m) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{1}{a+b} \\ 0 & -s \end{pmatrix},$$

矩阵 $J(E_m)$ and $J^\top(E_m)$ 的特征向量分别是:

$$V = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad W = \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s(a+b) \\ 1 \end{pmatrix}.$$

令 $F(u, v) = (f(u, v), g(u, v))^\top$, 可得

$$\begin{aligned} F_m(E_m; m_t) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial m} \\ \frac{\partial g}{\partial m} \end{pmatrix}_{(E_m; m_t)} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \\ DF_m(E_m; m_t)V &= \begin{pmatrix} \frac{\partial f_m}{\partial u} & \frac{\partial f_m}{\partial v} \\ \frac{\partial g_m}{\partial u} & \frac{\partial g_m}{\partial v} \end{pmatrix}_{(E_m; m_t)} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \\ D^2F(E_m; m_t)(V, V) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f}{\partial u^2} v_1 v_1 + 2 \frac{\partial^2 f}{\partial u \partial v} v_1 v_2 + \frac{\partial^2 f}{\partial v^2} v_2 v_2 \\ \frac{\partial^2 g}{\partial u^2} v_1 v_1 + 2 \frac{\partial^2 g}{\partial u \partial v} v_1 v_2 + \frac{\partial^2 g}{\partial v^2} v_2 v_2 \end{pmatrix}_{(E_m; m_t)} = \begin{pmatrix} -2 \\ 0 \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

进一步计算可得出

$$W^\top F_m(E_m; m_t) = 0,$$

$$W^\top [DF_m(E_m; m_t)V] = s(a+b) \neq 0,$$

$$W^\top [D^2F(E_m; m_t)(V, V)] = -2s(a+b) \neq 0.$$

因此, 系统 (3) 在 $m = 1$ 处发生跨临界分支.

3.2. Hopf分支分析

令 $E_* = (u_*, v_*)$ 是系统 (3) 的一个正平衡点, 有 $v_* = u_* + c$, 并且 u_* 满足等式

$$(1 - u)(u - m) = \frac{v}{a + bu^2}.$$

系统 (3) 在 E_* 处的 Jacobi 矩阵为

$$J(E_*) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix},$$

其中

$$a_{11} = u_*(1 - u_*) - u_*(u_* - m) + \frac{2bu_*^2v}{a + bu_*^2}, a_{12} = -\frac{u_*}{a + bu_*^2},$$

$$a_{21} = s, a_{22} = -s.$$

矩阵的特征方程为

$$P(\lambda) = \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}).$$

对于矩阵 J_{E_*} , 可得如下结论.

引理 3 (i) $Tr(J_{E_*}) = 0$ 当且仅当

$$(\mathbf{H}_3) \quad m = 2u_* - 1 - \frac{2bu_*v_*}{(a + bu_*^2)^2} + \frac{s}{u} = m_*,$$

(ii) $Det(J_{E_*}) > 0$ 当且仅当

$$(\mathbf{H}_4) \quad s < \frac{u_*}{a + bu_*^2},$$

当 $m = m_*$ 时, 设 $\lambda(m) = \alpha(m) \pm \beta(m)i$ 是 $P(\lambda) = 0$ 的一对虚数根, 且

$$\alpha(m) = \frac{a_{11} + a_{22}}{2}, \beta(m) = \frac{1}{2}\sqrt{-4a_{12}a_{21} - (a_{11} - a_{22})^2}.$$

因此, 当矩阵满足 (\mathbf{H}_3) 与 (\mathbf{H}_4) 时, 有 $\alpha(m) = 0, \alpha'(m) > 0$. 这就意味着横截性条件满足, 通过 Poincaré-Andronov-Hopf bifurcation 定理, 可知系统在 E_* 处会发生 Hopf 分支.

为了得出分支的方向与稳定性, 还需要更进一步计算. 作变换 $\tilde{u} = u - u^*, \tilde{v} = v - v^*$. 为了方便起见, 用 u 和 v 来代替 u^* 与 v^* , 那么系统 (3) 可以写为

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = (u + u^*)(1 - (u + u^*)((u + u^*) - m)) - \frac{(u + u^*)(v + v^*)}{a + b(u + u^*)^2}, \\ \frac{dv}{dt} = s(v + v^*)(1 - \frac{v + v^*}{(u + u^*) + c}), \end{cases}$$

即

$$\begin{pmatrix} \frac{du}{dt} \\ \frac{dv}{dt} \end{pmatrix} = J(E^*) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(u, v, m) \\ g(u, v, m) \end{pmatrix}, \tag{5}$$

其中

$$f(u, v, c) = a_1u^2 + a_2uv + a_3u^3 + a_4u^2v + \dots,$$

$$g(u, v, c) = b_1u^2 + b_2uv + b_3v^2 + b_4u^3 + b_5u^2v + b_6uv^2 \dots$$

且

$$a_1 = -3u^* + m + 1 + \frac{bu^*(3a - bu^{*2})v^*}{(a + bu^{*2})^3}, \quad a_2 = -\frac{a - bu^{*2}}{(a + bu^{*2})^2},$$

$$a_3 = -1 + \frac{bv^*(a^2 + b^2u^{*4} - 6abu^{*2})}{(a + bu^{*2})^4}, \quad a_4 = \frac{bu^*(3a - bu^{*2})}{(a + bu^{*2})^3},$$

$$b_1 = -\frac{s}{u^* + c}, \quad b_2 = \frac{2s}{u^* + c}, \quad b_3 = -\frac{s}{u^* + c},$$

$$b_4 = \frac{s}{(u^* + c)^2}, \quad b_5 = -\frac{2s}{(u^* + c)^2}, \quad b_6 = \frac{s}{(u^* + c)^2}.$$

设矩阵

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} N & 1 \\ M & 0 \end{pmatrix},$$

其中 $M = -\frac{a_{21}}{\beta(m)}, N = \frac{a_{22} - a_{11}}{2\beta(m)}$. 则可以得到

$$\mathbf{T} = \begin{pmatrix} \alpha(m) & -\beta(m) \\ \beta(m) & \alpha(m) \end{pmatrix},$$

当 $m = m^*$ 时

$$M_0 := M|_{m=m^*}, \quad N_0 := N|_{m=m^*}, \quad \beta_0 := \beta|_{m=m^*}.$$

通过变换 $(u, v)^\top = T(x, y)^\top$ 系统 (3) 可写为

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{dt} \\ \frac{dy}{dt} \end{pmatrix} = T^{-1}J(E^*)T \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + T^{-1} \begin{pmatrix} f(x, y, m) \\ g(x, y, m) \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} \alpha(m) & -\beta(m) \\ \beta(m) & \alpha(m) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f^1(x, y, m) \\ g^1(x, y, m) \end{pmatrix}, \tag{6}$$

其中

$$\begin{aligned}
 f^1(x, y, m) &= \frac{1}{M}g(Nx + y, Mx, m) \\
 &= \left(\frac{N^2}{M}b_1 + Nb_2 + Mb_3\right)x^2 + \left(\frac{2N}{M}b_1 + b_2\right)xy + \frac{b_1}{M}y^2 \\
 &\quad + \left(\frac{N^3}{M}b_4 + N^2b_5 + NMb_6\right)x^3 + \left(\frac{3N^2}{M}b_4 + 2Nb_5 + Mb_6\right)x^2y \\
 &\quad + \left(\frac{3N}{M}b_4 + b_5\right)xy^2 + \frac{b_4}{M}y^3 + \dots, \\
 g^1(x, y, m) &= f(Nx + y, Mx, m) - \frac{N}{M}g(Nx + y, Mx, m) \\
 &= (N^2a_1 + NMa_2 - \frac{N^3}{M}b_1 - N^2b_2 - NMb_3)x^2 \\
 &\quad + (2Na_1 + Ma_2 - \frac{2N^2}{M}b_1 - Nb_2)xy + (a_1 - \frac{N}{M}b_1)y^2 \\
 &\quad + (N^3a_3 + N^2Ma_4 - \frac{N^4}{M}b_4 - N^3b_5 - N^2Mb_6)x^3 \\
 &\quad + (3N^2a_3 + 2NMa_4 - \frac{3N^3}{M}b_4 - 2N^2b_5 - NMb_6)x^2y \\
 &\quad + (3Na_3 + Ma_4 - \frac{3N^2}{M}b_4 - Nb_5)xy^2 + (a_3 - \frac{N}{M}b_4)y^3 + \dots,
 \end{aligned}$$

将 (6) 式写为极坐标形式:

$$\begin{cases} \dot{r} = \alpha(m)r + a(m)r^3 + \dots, \\ \dot{\theta} = \beta(m)r + c(m)r^2 + \dots, \end{cases} \quad (7)$$

上式在 $m = m^*$ 处的泰勒展开为

$$\begin{cases} \dot{r} = \alpha'(m^*)(m - m^*)r + a(m^*)r^3 + o((m - m^*)^2r, (m - m^*)r^3, r^5), \\ \dot{\theta} = \beta(m^*)r + \beta'(m^*)(m - m^*) + c(m^*)r^2 + o((m - m^*)^2, (m - m^*)r^2, r^4). \end{cases} \quad (8)$$

为了得出 Hopf 分支周期解的稳定性, 还需要计算判断 $a(m^*)$ 的符号,

$$\begin{aligned}
 a(m^*) &:= \frac{1}{16}(f_{xxx}^1 + f_{xyy}^1 + g_{xxy}^1 + g_{yyy}^1) \\
 &\quad + \frac{1}{16\beta_0}[f_{xy}^1(f_{xx}^1 + f_{yy}^1) - g_{xy}^1(g_{xx}^1 + g_{yy}^1) - f_{xx}^1g_{xx}^1 + f_{yy}^1g_{yy}^1].
 \end{aligned}$$

在分支点 $(x, y, m) = (0, 0, m^*)$ 处的各偏导数分别为

$$\begin{aligned}
 f_{xxx}^1(0, 0, m^*) &= 6\left(\frac{N_0^3}{M_0}b_4 + N_0^2b_5 + N_0M_0b_6\right), \\
 f_{xyy}^1(0, 0, m^*) &= 2\left(\frac{3N_0}{M_0}b_4 + b_5\right), \\
 g_{xxy}^1(0, 0, m^*) &= 2(3N_0^2a_4 + 2N_0M_0a_5 - \frac{3N_0^2}{M_0}b_4 - 2N_0^2b_5 - N_0M_0b_6), \\
 g_{yyy}^1(0, 0, m^*) &= 6\left(a_3 - \frac{N_0}{M_0}b_4\right),
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
f_{xx}^1(0, 0, m^*) &= 2\left(\frac{N_0^2}{M_0}b_1 + N_0b_2 + M_0b_3\right), \\
f_{xy}^1(0, 0, m^*) &= \frac{2N_0}{M_0}b_1 + b_2, \quad f_{yy}^1(0, 0, m^*) = \frac{2}{M_0}b_1, \\
g_{yy}^1(0, 0, m^*) &= 2\left(a_1 - \frac{N_0}{M_0}b_1\right), \\
g_{xx}^1(0, 0, m^*) &= 2\left(N_0^2a_1 + N_0M_0a_2 - \frac{N_0^3}{M_0}b_1 - N_0^2b_2 - N_0M_0b_3\right), \\
g_{xy}^1(0, 0, m^*) &= 2N_0a_1 + M_0a_2 - \frac{2N_0^2}{M_0}b_1 - N_0b_2.
\end{aligned}$$

其中有 $N_0 = M_0, b_1 = b_3, b_5 = -2b_6, b_2 = -2b_1$, 我们可以得出 $f_{xx}^1(0, 0, m^*) = f_{xy}^1(0, 0, m^*) = 0$. 因此有

$$\begin{aligned}
a(m^*) &= \frac{1}{8}[3a_3 - 2b_6 + N_0^2(3a_3 + 2a_4)] \\
&\quad + \frac{1}{8\beta_0}\left[\frac{2b_1(a_1 - b_1)}{N_0} - (2a_1 + a_2)(a_1 + a_2)N_0^3 - (2a_1 + a_2)(a_1 - a_2)N_0\right],
\end{aligned}$$

所以, 可以判断 $a(m^*)$ 的符号. 其中

$$\mu_2 = -\frac{a(m^*)}{\alpha'(m^*)}, \quad \alpha'(m^*) > 0,$$

从 Poincaré-Andronov-Hopf Bifurcation 定理, 可以得出如下结论.

定理 4 假设条件 (\mathbf{H}_3) 与 (\mathbf{H}_4) 成立, 当 $m = m^*$, 系统 (3) 在内部平衡点 (u_*, v_*) 发生 Hopf 分支.

- (i) 当 $a(m^*) > 0$ (< 0), 其产生的周期解是稳定(不稳定)的;
- (ii) 当 $\mu_2 > 0$ (< 0) 分支周期解亚临界(超临界).

4. 数值模拟

本节借助 Matlab 软件进行数值模拟, 以此来验证前面所得到的结论. 在系统(3)中先选取参数

$$a = 2, \quad b = 4, \quad c = 0.0004, \quad e = 0.2, \quad m = 0.16. \quad (9)$$

满足系统有正平衡点 E^* . 经计算, $m^* \approx 0.14975$. 当 $m = 0.14 < m^*$ 时, 正平衡点 $E^* = (0.66168, 0.66208)$ 是一个渐进稳定的螺旋汇, 如下图 1(a)所示. 当 $m = 0.16 > m^*$ 时, 正平衡点 $E^* = (0.61493, 0.61533)$ 是一个不稳定的螺旋源并且模型存在一个稳定的极限环, 如下图 1(b)所示. 此外, 当 m 从 m^* 的左边穿过时, E^* 将失去它的稳定性并且出现 Hopf 分支, 进一步计算可

得 $a(m^*) \approx -0.45 < 0$, 由定理4, Hopf分支是亚临界的, 分支周期解是不稳定的.

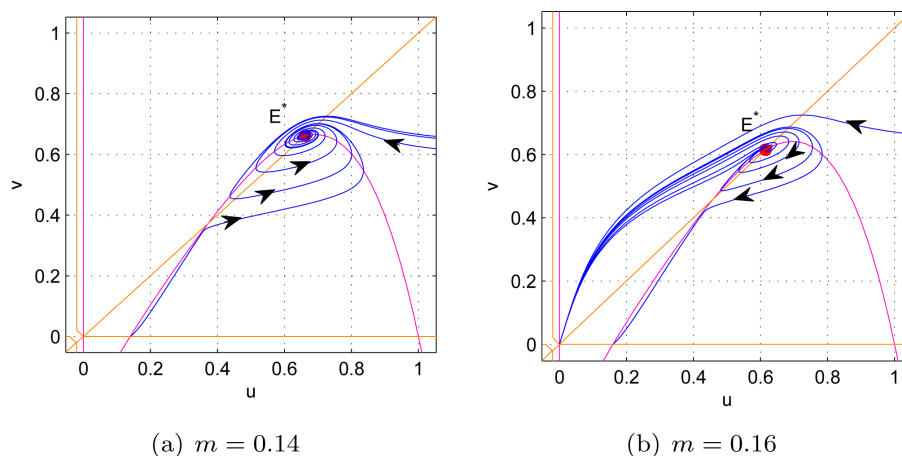


Figure 1. English

图 1. 模型(1)参数为(19)的相位图. (a) $m = 0.14$; (b) $m = 0.16$

5. 结论

综上所述, 本文研究了带 Allee 效应的修正 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型, 讨论了稳定性与分支现象, 能更加准确地描述生物种群动态. 其中 Allee 效应在自然界是普遍存在的, 它导致了更复杂的生态动力学系统, 其多用于了解稀有和濒危物种的低密度种群动态, 当猎物种群密度较低时, 种群密度会逐渐增加趋于平稳, 猎食者的消耗量快速增加, 当猎物种群密度变高时, 消耗量趋于饱和, 但如果存在环境阻力或存在竞争, 猎物种群增长速度会下降甚至灭绝. 此外, 还利用了实际数据对模型进行了验证与分析, 在适当的参数下, 模型存在多个稳定周期解, 并且随着参数的改变, 系统可能会发生分支现象. 该模型为捕食者-食饵模型提供了新的结论, 具有一定应用价值, 但也发现在某些情况下存在局限性, 因此以后的研究中还需进一步完善, 以便更好描述捕食者与食饵间的相互作用关系.

参考文献

- [1] Shang, Z. and Qiao, Y. (2022) Bifurcation Analysis of a Leslie-Type Predator-Prey System with Simplified Holling Type IV Functional Response and Strong Allee Effect on Prey. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, **64**, Article 103453. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2021.103453>
- [2] Arancibia-Ibarra, C., Flores, J.D., Pettet, G., et al. (2019) A Holling-Tanner Predator-Prey Model with Strong Allee Effect. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, **29**, Article 1930032. <https://doi.org/10.1142/S0218127419300325>

- [3] Anh, T.T., Du, N.H. and Trung, T.T. (2012) On the Permanence of Predator-Prey Model with the Beddington-Deangelis Functional Response in Periodic Environment. *Acta Mathematica Vietnamica*, **37**, 267-280.
- [4] Liang, Z. and Pan, H. (2007) Qualitative Analysis of a Ratio-Dependent Holling-Tanner Model. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **334**, 954-964.
<https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2006.12.079>
- [5] Huang, H. (1995) Global Stability for a Class of Predator-Prey Systems. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **55**, 763-783. <https://doi.org/10.1137/S0036139993253201>
- [6] Chen, S., Shi, J. and Wei, J. (2012) Global Stability and Hopf Bifurcation in a Delayed Diffusive Leslie-Gower Predator-Prey System. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, **22**, Article 1250061. <https://doi.org/10.1142/S0218127412500617>
- [7] Wang, L. and Feng, G. (2014) Global Stability and Hopf Bifurcation of a Predator-Prey Model with Time Delay and Stage Structure. *Journal of Applied Mathematics*, **2014**, Article ID: 431671. <https://doi.org/10.1155/2014/431671>
- [8] Leslie, P.H. and Gower, J.C. (1960) The Properties of a Stochastic Model for the Predator-Prey Type of Interaction between Two Species. *Biometrika*, **47**, 219-234.
<https://doi.org/10.1093/biomet/47.3-4.219>
- [9] Holling, C.S. (1966) The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density. *Memiors of the Entomological Society of Canada*, **98**, 5-86. <https://doi.org/10.4039/entm9848fv>
- [10] Collings, J.B. (1997) The Effects of the Functional Response on the Bifurcation Behavior of a Mite Predator-Prey Interaction Model. *Journal of Mathematical Biology*, **36**, 149-168.
<https://doi.org/10.1007/s002850050095>
- [11] 夏小静. 带Holling IV功能反应的Leslie型捕食与被捕食系统的分支分析[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中师范大学, 2016.
- [12] Allee, W.C. (1931) *Animal Aggregation: A Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago.
- [13] Stephens, P.A. and Freckleton, W. (1999) What Is the Allee Effect? *Oikos*, **87**, 185-190.
<https://doi.org/10.2307/3547011>
- [14] Maiti, A., Sen, P., Manna, D. and Samanta, G.P. (2016) A Predator-Prey System with Herd Behaviour and Strong Allee Effect. *Nonlinear Dynamics and Systems Theory*, **16**, 86-101.
- [15] Saha, S., Maiti, A. and Samanta, G.P. (2018) A Michaelis-Menten Predator-Prey Model with Strong Allee Effect and Disease in Prey Incorporating Prey Refuge. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, **28**, Article 1850073. <https://doi.org/10.1142/S0218127418500736>
- [16] Courchamp, F., Clutton-Brock, T. and Grenfell, B. (1999) Inverse Dependence and the Allee Effect. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 405-410.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01683-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01683-3)

-
- [17] Leslie, P.H. (1948) Some Further Notes on the Use of Matrices in Population Mathematics. *Biometrika*, **35**, 213-245. <https://doi.org/10.1093/biomet/35.3-4.213>
- [18] Chen, M., Takeuchi, Y. and Zhang, J.-F. (2023) Dynamic Complexity of a Modified Leslie-Gower Predator-Prey System with Fear Effect. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **119**, Article 107109. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2023.107109>
- [19] Ávila Vales, E., Estrella-González, Á. and Rivero-Esquivel, E. (2017) Bifurcations of a Leslie Gower Predator Prey Model with Holling Type III Functional Response and Michaelis-Menten Prey Harvesting. ArXiv:1711.08081v1