

DOI: 10.5846/stxb201212201834

王文婷, 王万雄. 捕食者具有厌食性反应且食饵具有 Allee 效应的捕食系统. 生态学报, 2014, 34(16): 4596-4602.

Wang W T, Wang W X. The study for predator-prey system with Allee effect exist on prey and apositic reaction exist on predator. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(16): 4596-4602.

捕食者具有厌食性反应且食饵 具有 Allee 效应的捕食系统

王文婷¹, 王万雄^{2,*}

(1. 兰州交通大学数理与软件工程学院, 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学理学院, 兰州 730070)

摘要:在 Dubis 动力系统的基础上,建立了具有 Allee 效应的捕食系统模型。对系统的稳定性进行了分析,受 Allee 效应的影响,食饵种群可能因为种群大小处于临界点以下而趋于灭绝。通过对系统进行模拟,结果表明:不受 Allee 效应的影响,系统的演化属于一种理想化的情形系统到达 P(平衡)点的时间较不受 Allee 效应影响时系统到达 P 点的时间短,不利于生物的进化,而在 Allee 效应的影响下,系统的演化将达到一个平衡状态。由此,说明 Allee 效应为濒临灭绝物种的管理提供了重要的理论依据,对管理部门的决策有参考指导作用。

关键词:Allee 效应;平衡点;稳定性;捕食系统;厌食性指标

The study for predator-prey system with Allee effect exist on prey and apositic reaction exist on predator

WANG Wenting¹, WANG Wanxiong^{2,*}

1 Mathematics Department of Lanzhou Jiaotong University, 730070 Lanzhou, China

2 Sciences Department of Gansu Agricultural University, 730070 Lanzhou, China

Abstract: Evolution takes place in an ecological setting that typically involves interactions with other organism. Predator-prey interactions are ubiquitous in nature. Such interactions have motivated various theoretical models of phenotypic coevolution in prey-predator communities. One considered the ecological model was the Dubis predator-prey model without Allee effect. However, sometimes the prey population may have a decrease in per capita growth rate at low-density populations. In other word that is Allee effect results in the existence of a threshold density below which the population goes extinct. At low density, fecundity may decrease while mortality may increase because of a range of factors including difficulties in finding mates, social dysfunction and inbreeding depression. These demographic changes lead to negative population growth rates and ultimately push the population extinction. Many studies have demonstrated the potential importance of Allee effects for dynamics of small population, range expansion, community composition and biological invasion. It is widely accepted that Allee effects may increase the extinction risk of low density populations. Evolution suicide is likely outcome of the process^[4]. Therefore, it is important to study the coevolution of the phenotypes of predator and prey population subjected to Allee effects. Based on the system of Dubis, we formulate a Predator-prey model which the prey population has Allee effect. For the reason of Allee effect, the prey population will become extinct. Meanwhile we use Matlab made an analog on predator-prey system and get a conclusion on the influence of Allee effect. The system without Allee Effect is too sublimite to apply to the actual life and compare to the system without Allee effect, the system with Allee

基金项目:甘肃省自然科学基金资助(1010RJZA127);科技部支撑项目(2007BAD88B07)

收稿日期:2012-12-20; **网络出版日期:**2014-03-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangwx@gsau.edu.cn; gsplw1221@126.com

effect shortens the time of reaching stabilization. By simulating the phase field, we can see the system with Allee effect has very obvious differences than the system without Allee effect. The figure of the system with Allee effect likes a round but the figure of the system without Allee effect gets close to fanshaped. At the same time, the curve has fluctuated on the later, so the densities of predator and prey rise and fall. Such that we can get some enlightenment protecting biological environment. Our study suggests that Allee effect has unstabilizing effect on population dynamics. Therefore, Allee effect has a great influence on endangered species and the research strong theoretical demonstrations on making decisions to protect the engendered population by the authority.

Key Words: Allee effect; equilibrium point; stability; predator-prey system; apositic index

随着人类社会活动强度的日益增加,在工业化、全球化、一体化的同时,生态环境也在不经意间遭到破坏,对生物的生存产生不利影响。对小种群而言,更容易受到 Allee 效应的影响。Allee 在 1931 年指出:群聚有利于种群的增长和存活,但过分稀疏和过分拥挤都可能阻止生长,并对生殖发生负作用,以至走向灭绝。每种生物发展都有自己的最适密度^[1],Allee 效应对生物进化也起到一定作用,它在一持续资源轴上对种类集群有重要性^[2]。这方面的理论探讨和实验观测一直是种群生态学研究上的热点之一。同时,随着人们对空间生态研究中重要性的认识,生态学家们正尝试把 Allee 效应这一生态现象的研究拓展到更广的空间尺度上去^[3]。

1975 年, Dubis 等人研究了下述系统:

$$\begin{cases} \dot{x} = k_1(1-\alpha x) - k(x)y \\ \dot{y} = y[-k_3 + \beta k(x)] \end{cases} \quad (1)$$

式中,当 $x \leq \tau$ 时, $k(x) = k_2(x)$; 当 $x > \tau$ 时, $k(x) = k_2\tau$ 。这里 $\alpha, \beta, \tau, k_1, k_2$ 均为正常数,利用计算机模拟发现系统可以存在两个极限环,但未给出证明;随后,刘南根和陈均平^[4-5]等分别研究了具有 I 型功能反应的捕食系统,且证明了两个极限环的存在性;文献^[6]分析了 Allee 效应对几何种群同步性的影响,文献^[7]建立了具有 Allee 效应的食饵-捕食者模型,讨论了强 Allee 效应和弱 Allee 效应对食饵种群的影响以及模型解的有界性和各平衡点的存在性,文献^[8]讨论了一类具有弱 Allee 效应的捕食-食饵模型,文献^[9]利用微分不等式和通过构造适当的 Lyapunov 函数,讨论了一类既具有反馈控制又具有厌食反应和疾病传染的周期捕食系统的持续生存性以及周期解的存在性,唯一性和稳定性问题,而文献^[10]考察

了当食饵具有种群防御能力的 I 型功能性反应的如下动力系统(称之为 I 型厌食系统)。

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a-bx) - h(x)y \\ \dot{y} = y[-d+eh(x)] \end{cases} \quad (2)$$

文献^[7]讨论了具有 Allee 效应的如下系统模型

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1-\frac{x}{K})(1-\frac{A+c}{x+c}) - mxy \\ \frac{dy}{dt} = emxy - dy \end{cases} \quad (3)$$

式中, x 表示捕食者的密度, y 表示捕食者的密度, m 表示捕食系数^[11], A 为 Allee 阈值, e 为转系数。由此,进一步说明了, Allee 效应对生物动力学系统有重要影响。

基于学者们的这些工作,本文将对捕食者具有厌食性指标且食饵具有 Allee 效应的捕食系统进行研究。

1 模型的建立于平衡点稳定性的分析

本文建立了 I 型功能性反应的如下动力系统:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a-bx)\frac{a+J}{x+J} - h(x)y \\ \dot{y} = y[-d+eh(x)] \end{cases} \quad (4)$$

式中, x, y 分别表示食饵和捕食者的种群密度, $a-bx$ 表示食饵种群的相对增长率, $h(x)$ 表示功能反应函数, d 为捕食者种群的死亡率, $\frac{x+J}{a+J}$ 为 Allee 效应, J 为 Allee 阈值, a, b, c, d, e, J 均为正常数(各代表一定的生物意义), 其中 β 为厌食性指标。考虑其生物学意义, 在 $R_+^2 = \{(x, y) | x > 0, y > 0\}$ 讨论, 当 $x \leq \beta$ 时, $h(x) = cx$; 系统(4)化为:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a-bx)\frac{a+J}{x+J} - cxy \\ \dot{y} = y[-d+ecx] \end{cases} \quad (5)$$

对于系统(5)进行运算^[12],得出系统的平衡点 $P_0(0,0)$; $P_1(\frac{b}{a},0)$; $P_2(\frac{d}{ce}, \frac{-(Jbd+abd-a^2ce-Jace)}{Jec^2+dc})$;

当 $x > \beta$ 时, $h(x) = c\beta^2/x$; 系统(4)化为:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a-bx)\frac{a+J}{x+J} - c\beta^2 y/x \\ \dot{y} = y[-d+ec\beta^2/x] \end{cases} \quad (6)$$

对于系统(6)进行运算,得出系统的平衡点:

$$P_3(\frac{b}{a},0); P_4(\frac{\beta^2 ce}{d}, \frac{-(b\beta^4 ac^2 e^3 + Jb\beta^4 c^2 e^3 - d\beta^2 a^2 ce^2 - Jd\beta^2 ace)}{ce\beta^2 d^2 + Jd^3});$$

将对各平衡点的稳定性进行分析,对系统(5)进行求导得到 Jacobi 矩阵:

$$\begin{bmatrix} -\frac{(J+a)(a-bx)}{(J+x)^2}x - \frac{(J+a)(a-2bx)}{J+x} - cy & -cx \\ cey & cex-d \end{bmatrix};$$

在 $p_0(0,0)$ 点处,系统是不稳定的。

平衡点 P_2 处的 Jacobi 矩阵为:

$$\begin{bmatrix} \frac{-ab(J+a)}{a+Jb} & -\frac{ac}{b} \\ 0 & \frac{ace}{b} - d \end{bmatrix}$$

对应的特征跟方程为: $\lambda^2 + \left[d - \frac{ac}{b} + \frac{ab(J+a)}{a+Jb} \right] \lambda + \frac{ab(J+a)(d - \frac{ace}{b})}{a+Jb} = 0$

应用 Routh-Hurwitz 判据, $\lambda_1 + \lambda_2 < 0$, $\lambda_1 \cdot \lambda_2 > 0$, (下同各平衡点判断方法) 则平衡点 P_1 是稳定的, 即捕食者最终灭亡(图 1)。

平衡点 P_2 处的 Jacobi 矩阵为:

$$\begin{bmatrix} \frac{(J+a)[d(ace-bd) + (2ace-bd)(Jec+d)]}{(Jec+d)^2} & -\frac{d}{e} \\ \frac{-e[bd(J+a) - ace(1+J)]}{c(Jec+d)} & 0 \end{bmatrix}$$

对应的特征根方程为: $\lambda^2 + \frac{(J+a)[(bd-2ace)(d+Jce) + d(bd-ace)]}{(d+Jce)^2} \lambda - \frac{d(d+Jce)[bd(J+a) - ace(J+1)]}{c} = 0$

则平衡点 P_2 是稳定的, 即食饵和捕食者两种群共存, 并且最终达到稳定状态(图 2)。

对系统(6)进行求导得到 Jacobi 矩阵:

$$\begin{bmatrix} -\frac{(J+a)[J(a-bx) - bx(J+a)]}{(J+x)^2} + \frac{\beta^2 cy}{x^2} & -\frac{\beta^2 c}{x} \\ -\frac{\beta^2 cey}{x^2} & \frac{\beta^2 ce}{x} - d \end{bmatrix}$$

平衡点 P_3 处的 Jacobi 矩阵为:

$$\begin{bmatrix} \frac{(J+a) \left[\left(a - \frac{2b^2}{a} \right) \left(J + \frac{b}{a} \right) - \frac{b(a^2-b^2)}{a^2} \right]}{\left(J + \frac{b}{a} \right)^2} & -\frac{\beta^2 cb}{a} \\ 0 & \frac{\beta^2 bce}{a} - d \end{bmatrix};$$

对应的特征根方程: $\lambda^2 + \frac{(J+a)(aJ+b)(a^2-2b^2)-b^2(a^2-b^2)}{(aJ+b)^2} \lambda - \frac{(ad-\beta^2 bc) \left[(J+a)(aJ+b)(a^2-2b^2)-a^3 \right]}{(aJ+b)^2} = 0$

由此,应用 Routh-Hurwitz 判据,平衡点 P_3 是不稳定的,即捕食者最终灭亡(图 3)。

平衡点 P_4 处的 Jacobi 矩阵为:

$$\begin{bmatrix} \frac{(J+a) [d(ace-bd) + (2ace-bd)(Jec+d)]}{(Jec+d)^2} & -\frac{d}{e} \\ \frac{-e[bd(J+a)-ace(1+J)]}{c(Jec+d)} & 0 \end{bmatrix};$$

对应的特征根方程为:

$$\lambda^2 + \frac{(J+a) [(bd-2ace)(d+Jce) + d(bd-ace)]}{(d+Jec)^2} \lambda - \frac{d[bd(J+a)-ace(J+1)]}{c(d+Jce)} = 0$$

则平衡点 P_4 是稳定的,即食饵和捕食者两种群共存,并且最终达到稳定状态(图 4)。

2 模拟与讨论

2.1 利用 Matlab 软件对系统在各平衡点处的动态进行模拟(结果分别如下各图所示)

图 1,图 2,图 3,图 4 分别模拟出了 $h(x) = cx$ 和

$h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$ 在平衡点 P_1, P_2, P_3, P_4 处的图:

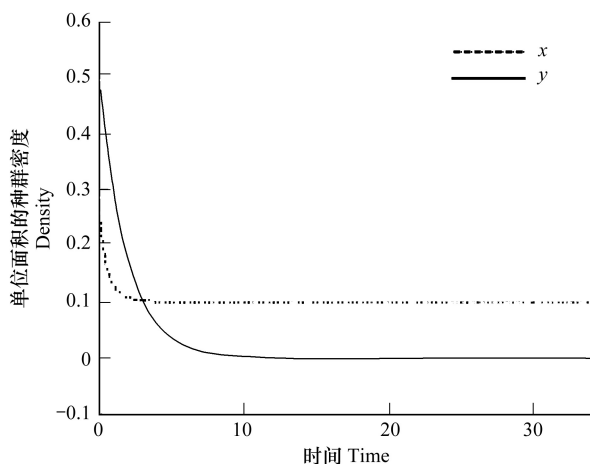


图 1 当 $h(x) = cx$ 时,平衡点 P_1 处,捕食者灭亡,系统最终达到稳定状态

Fig.1 When $h(x) = cx$, at Equilibrium point P_1 , the predator go extinct, the system is become stabilized

时间 Time 为单位时间

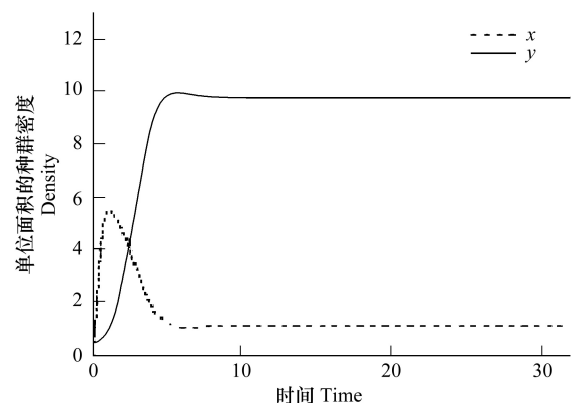


图 2 当 $h(x) = cx$ 时平衡点 P_2 处,食饵和捕食者两种群共存,并且最终达到稳定状态

Fig.2 When $h(x) = cx$, at Equilibrium point P_2 the predator and the prey coexist with each other, the system is become stabili

2.2 利用 Matlab 软件对系统未受 Allee 效应影响与受 Allee 效应影响的系统稳定性的相图进行模拟比对

图 5 为 $h(x) = cx$ 时时,即 $x \leq \beta$ 时,系统(5)的图,受 Allee 影响的系统的稳定性的相图。

图 6 为 $h(x) = cx$ 时时,即 $x \leq \beta$ 时,系统(5)的图,未受 Allee 影响的系统的稳定性的相图。

图 7 为 $h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$ 即 $x > \beta$ 时,系统(6)的图,即未受 Allee 影响的系统的稳定性。

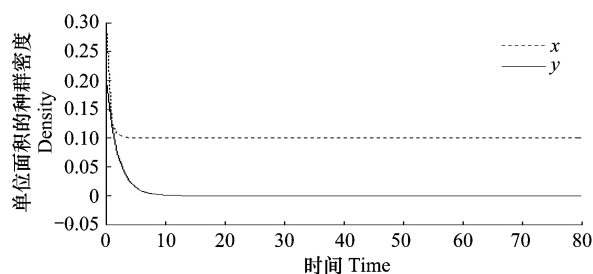


图3 当 $h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$ 时平衡点 P_3 处,捕食者灭亡,系统最终达到稳定状态

Fig.3 When $h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$, at equilibrium point P_3 , the predator go extinct, the system is become stabilize

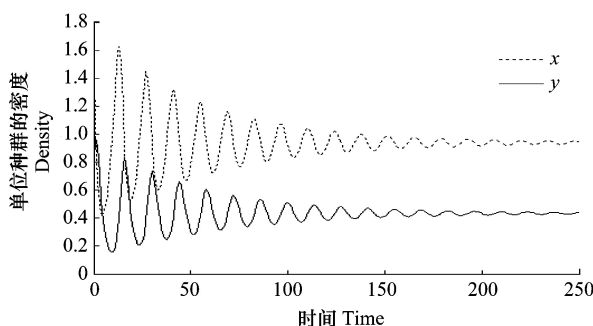


图4 当 $h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$ 时平衡点处 P_4 ,食饵和捕食者两种群共存,并且最终达到稳定状态

Fig.4 When $h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$, at equilibrium point the predator P_4 and the prey coexist with each other, the system is become stabilize

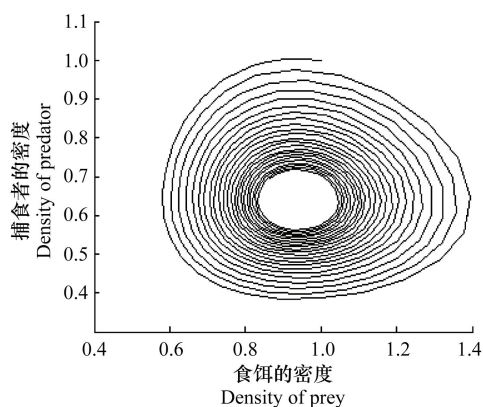


图5 系统(5)受 Allee 效应的影响,食饵与捕食者的演化相图

Fig.5 With Allee effect, the evolution phase of prey and predator

图8 为 $h(x) = \frac{c\beta^2}{x}$ 即 $x > \beta$ 时,系统(6)的图,即

受 Allee 影响的系统的稳定性。

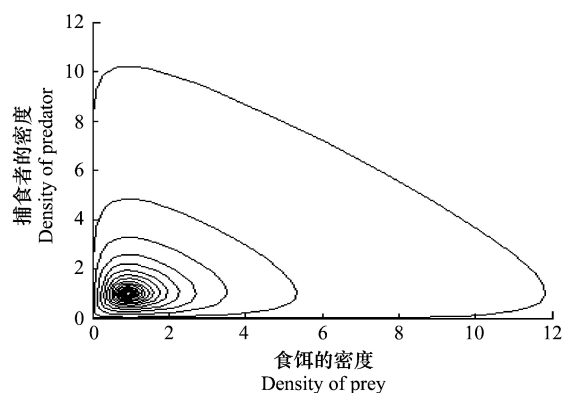


图6 系统(5)未受 Allee 效应的影响,食饵与捕食者的演化相图

Fig.6 Without Allee effect, the evolution phase of prey and predator

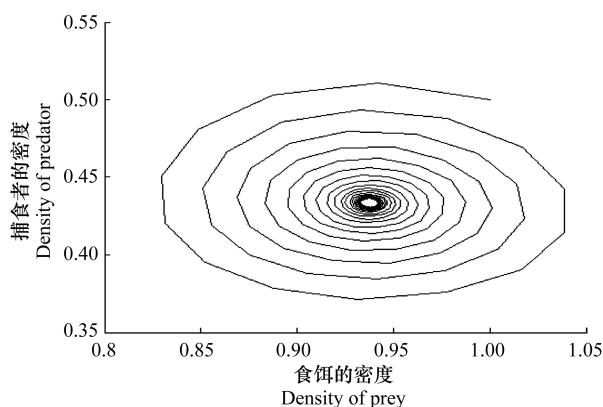


图7 系统(6)未受 Allee 效应的影响,食饵与捕食者的演化相图

Fig.7 Without Allee effect, the evolution phase of prey and predator

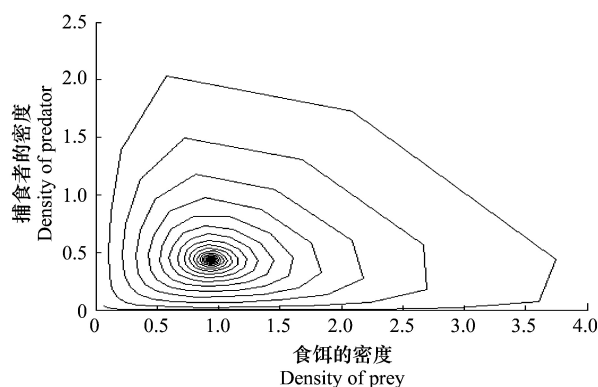


图8 系统(6)受 Allee 效应影响下,食饵与捕食者的演化相图

Fig.8 With Allee effect, the evolution phase of prey and predator

2.3 讨论

图1,图2 描述了当 $h(x) = cx$ 即 $x \leq \beta$ (食饵种群

密度小于等于厌食性指标)时,捕食者与食饵随时间的演化过程。由图 1 可见,在 $t=3$ 的单位时间内,随食饵种群数量减少,捕食者数量减少,到 $t=6$ 的单位时间时,捕食者的种群数量趋于灭绝,系统最终达到稳定状态。由图 2 可知,在 $0 < t < 2$ 的单位时间里,随食饵种群数量的增加捕食者的数量增加,而后 $3 < t < 8$ 的单位时间里,随食饵种群数量的减少捕食者种群数量增加,在 $t=8$ 的单位时间里,两种群最终到达一个平衡状态,即两种群共存。

图 3,图 4 描述了当 $x > \beta$ 即 $h(x) = \frac{\alpha\beta^2}{x}$ 时,捕食者与食饵随时间的演化过程。由图 3 可见,在 $t=3$ 的单位时间内,随着食饵种群的数量减少,捕食者种群数量减少,当到达 $t=8$ 的单位时间里时,捕食者数量逐渐减少,最终趋于灭绝,系统达到一个稳定状态。由图 4 可见,在最初的 $0 < t < 50$ 的单位时间内,捕食者与食饵的密度起伏很大,系统处于动荡状态;当 $50 < t < 150$ 的单位时间里,捕食者与食饵的密度起伏逐渐减弱;在 $150 < t < 200$ 的单位时间里,捕食者与食饵的密度起伏变化趋于一致;在 $0 < t < 250$ 的单位时间,捕食系统逐渐接近平衡位置;在 $t > 250$ 的单位时间之后,捕食者与食饵的密度逐渐趋于稳定,最终系统到达平衡状态。

由此得到,食饵种群由于各种原因在低密度的情况下存在 Allee 效应,它影响着食饵种群的单位增长曲线,由于 Allee 效应影响,系统需要花费多于未受 Allee 效应影响的系统到达平衡状态的一段时间才能由不稳定状态达到稳定状态。

图 5,图 6 分别给出了当 $h(x) = cx$ 即 $x \leq \beta$ 时,捕食者与食饵在演化过程中的相图。

图 7,图 8 分别给出了当 $h(x) = \frac{\alpha\beta^2}{x}$ 即 $x > \beta$ 时,捕食者与食饵在演化过程中的相图。

由图 5 图 6 可知,未受 Allee 效应影响捕食系统中食饵与捕食者的演化相图趋于一个圆形,且等切线分布均匀,波动不大,而受 Allee 效应影响捕食系统中食饵与捕食者的演化相图类似于一个不规则的扇贝形,等切线分布不均匀,波动较大,则捕食者与食饵种群密度的变化起伏很大,那么这时,系统达到平衡状态的时间要多于未受 Allee 效应影响的系统到达平衡状态所用的时间。

由图 7 图 8 可知,未受 Allee 效应影响捕食系统

中食饵与捕食者的演化相图趋于一个均匀分布的椭圆,且等切线分布均匀,波动不大,而受 Allee 效应影响捕食系统中食饵与捕食者的演化相图类似于一个不规则的扇贝形,等切线分布不均匀,波动较大,则捕食者与食饵种群密度的变化起伏很大,那么这时,系统达到平衡状态的时间要多于未受 Allee 效应影响的系统到达平衡状态所用的时间。

系统未受 Allee 效应的影响时,相比系统受 Allee 相应的一项,未受 Allee 效应影响(即不受任何外界影响)的系统的演化是比较理想的,在实际生活应用中,不具有现实意义。在开始阶段,捕食者与食饵种群的密度起伏都较小。随着 Allee 效应的影响,过了一段时间后,系统的达到一个新的平衡,破坏了原先的物种的平衡状态。受 Allee 效应影响的系统延迟了系统未受 Allee 效应影响的达到平衡状态所需的时间。

3 结论

本文研究了 I 型功能性反应函数的系统模型,通过 Matlab 软件对系统进行模拟研究,给出了受 Allee 效应影响与未受 Allee 效应影响的捕食者与食饵的演化相图。结果表明,未受 Allee 效应的影响,系统的演化属于一种理想化的情形,不利于生物的进化,而在 Allee 效应的影响下,系统的演化将比未受 Allee 效应影响的系统到达平衡状态所需要的时间长,所以考虑了 Allee 效应的系统模型更为合理。如果一个种群收到 Allee 效应的影响,即种群的数量低于一定值时,由于寻找配偶的困难,社会性功能异常(例如保护幼体,觅食,警戒分工等),近交衰退等原因导致种群增长率减少甚至出现负增长^[12-14],Allee 效应为濒临灭绝物种的管理提供了重要的理论依据,对管理部门的决策有参考指导作用。

References:

- [1] Allee W C, Emerson A E, Park O. Principles of Animal Ecology. Philadelphia PA: W B Saunders, 1949.
- [2] Dubois D M. Primary and secondate production in the southern, Bight; A Mathematical Theory // Proceeding of the 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Univera Press ED by Presoome and Jaspers. 1975, 2: 211-229.
- [3] Liu N G. The limit-cycle of predator-prey system with Holling I functional response. Chinese Annals of Mathematics, Series A, 1988, 9(4): 421-427.

- [4] Chen J P, Ma H D. The qualitative analysis of two species predator-prey model with holling's type III functional response. *Applied Mathematics and Mechanics*, 1986 7(1): 73-80.
- [5] Wang L L, Fan Y H, Quan H S. I Functional response prey-predator system while the prey population has group defense ability. *Journal of Lanzhou University: Natural Sciences*, 2000, 36(5): 24-29.
- [6] González-Olivares E, Rojas-Palma A, Rojas-Palma A, Flores J D. Dynamical complexities in the Leslie-Gower predator-prey model as consequences of the Allee effect on prey. *Applied Mathematical Modelling*, 2011, 35(1): 366-381.
- [7] Wang W D. Persistence in a discrete model with delays. *Journal of Southwest China Normal University: Natural Science Edition*, 1992, 17(1): 13-18.
- [8] Dieckmann U, Marrow P, Law R. Evolutionary cycling in predator-prey interactions, population dynamics and the red queen. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 176(1): 91-102.
- [9] Liu Z G, Zhao X, Zhao F P, Chen A M. Allee effects of local populations and the synchrony of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(1): 1-6.
- [10] Ma Z N, Zhou Y C. The stability theory of ordinary differential equations. Beijing: science press, 2001.
- [11] Fu X Y, Zhang Y J, Liu C, Li Y K. The stability of predator-prey systems subject to the Allee effects. *Journal of Biomathematics*, 2012, 27(4): 639-644.
- [12] Chenille C, Huang Z K. Persistence and periodic solution in prey-predator system with feedback controls, anorexia and infection response. *Journal of Shangqiu Teachers College*, 2006, 22(1): 57-60.

参考文献:

- [3] 刘南根. 具 Holling'I 型功能反应的食饵-捕食系统的极限环. *数学年刊(A)辑*, 1988, 9(4): 421-427.
- [4] 陈均平, 马洪德. 具功能性反应的食饵-捕食者两种群模型的定性分析. *应用数学与力学*, 1986, 7(1): 73-80.
- [5] 王琳琳, 樊永红, 权宏顺. 食饵种群具有群体防御能力的 I 类功能性反应的捕食系统. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2000, 36(5): 24-29.
- [7] 王稳地. 一个带时滞的离散模型的一致持续生存. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 1992, 17(1): 13-18.
- [9] 刘志广, 赵雪, 张丰盘, 陈爱敏. 局域种群的 Allee 效应和集合种群的同步性. *生态学报*, 2012, 32(1): 1-6.
- [10] 马知恩, 周义仓. 常微分方程定性稳定性方法. 北京: 科学出版社, 2001. (未链接到本条文献英文信息)
- [11] 付晓阅, 张玉娟, 刘超, 李元可. 具有 Allee 效应的食饵—捕食者模型的稳定性分析. *生物数学学报*, 2012, 27(4): 639-644.
- [12] 陈超, 黄振坤. 既具有反馈控制又具有厌食反应和疾病传染的捕食系统的持续生存性与周期解. *商丘师范学院学报*, 2006, 22(1): 57-60.