

基于成熟阶段密度制约的同类相食模型的动力学分析

贾西北, 蔺小林, 李建全, 曹美琪

Dynamics Analysis of Cannibalistic Model With Density Dependence in Mature Stage

JIA Xibei, LIN Xiaolin, LI Jianquan, and CAO Meiqi

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.21656/1000-0887.430120>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

Navier–Stokes方程的脉动速度方程的最优动力系统建模和动力学分析

Modelling and Dynamics Analysis of Optimal Dynamical Systems of Fluctuation Velocity Equations for Incompressible Navier–Stokes Equations

应用数学和力学. 2020, 41(3): 235–249 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.400277>

概率密度演化理论的若干研究进展

Some New Advances in the Probability Density Evolution Method

应用数学和力学. 2017, 38(1): 32–43 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.370336>

捕食者和食饵均带有扩散的随机捕食–食饵模型动力学分析

Dynamics of Dual–Dispersal Predator–Prey Systems Under Stochastic Perturbations

应用数学和力学. 2017, 38(3): 355–368 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.370051>

三稳态能量收集系统的同宿分岔及混沌动力学分析

Homoclinic Bifurcations and Chaos Thresholds of Tristable Piezoelectric Vibration Energy Harvesting Systems

应用数学和力学. 2020, 41(12): 1311–1322 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.410164>

镁合金变化阻尼特性及其动力学分析方法

Variable Damping Characteristics and a Dynamic Analysis Method for Magnesium Alloy

应用数学和力学. 2020, 41(12): 1297–1310 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.410144>

海洋立管双模态动力学分岔分析

Bifurcation Analysis of Dual–Mode Dynamics for Marine Risers

应用数学和力学. 2020, 41(5): 480–490 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.400257>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

基于成熟阶段密度制约的同类相食模型的 动力学分析*

贾西北, 蔺小林, 李建全, 曹美琪

(陕西科技大学 数学与数据科学学院, 西安 710021)

摘要: 在考虑成熟阶段具有密度制约的基础上, 建立了一类具有卵-成熟阶段的同类相食模型. 该文从两个方面讨论了模型的动力学性态: 当种群不存在同类相食时, 构造 Lyapunov 函数证明平衡点的全局渐近稳定性; 当种群存在同类相食时, 利用中心流形定理证明同类相食使模型产生鞍结点分支, 通过构造 Dulac 函数说明在二维自治系统中不存在极限环, 得到了平衡点的全局稳定性. 最后, 利用数值模拟验证了所得相应结果的正确性.

关键词: 同类相食; 鞍结点分支; 密度制约; Dulac 函数

中图分类号: O175.13 **文献标志码:** A **DOI:** 10.21656/1000-0887.430120

Dynamics Analysis of Cannibalistic Model With Density Dependence in Mature Stage

JIA Xibei, LIN Xiaolin, LI Jianquan, CAO Meiqi

(School of Mathematics & Data Science, Shaanxi University of Science & Technology, Xi'an 710021, P.R.China)

Abstract: In view of the density dependence of mature individuals, a two-stage cannibalistic model with the egg-to-maturity stage was established. The dynamic behaviors of the model were discussed from two aspects. In the case without cannibalism, the global asymptotic stability of the equilibrium points was proved through construction of the Lyapunov function, while in the case with cannibalism, the existence of saddle-node bifurcation due to cannibalism was proved with the center manifold theorem. Through construction of the Dulac function, nonexistence of the limit cycle in the two-dimensional autonomous system was elucidated, and therefore, the global stability of the equilibrium points was obtained. Finally, the theoretical results were verified through numerical simulation.

Key words: cannibalism; saddle-node bifurcation; density dependence; Dulac function

0 引 言

捕食-食饵系统的动力学性态一直是种群生态学研究的重点, 他们之间存在着特殊的动态关系^[1-3]. 很多种群由于生存环境的恶劣或者食物资源的短缺, 就会出现同类相食的行为. 例如, 鲈鱼在营养不良的湖泊中比在

* 收稿日期: 2022-04-05; 修订日期: 2022-06-06

基金项目: 国家自然科学基金(11971281)

作者简介: 贾西北(1997—), 女, 硕士生(E-mail: 1457043054@qq.com);

蔺小林(1961—), 男, 教授, 硕士生导师(通讯作者. E-mail: linxl@sust.edu.cn).

引用格式: 贾西北, 蔺小林, 李建全, 曹美琪. 基于成熟阶段密度制约的同类相食模型的动力学分析[J]. 应用数学和力学, 2023, 44(3): 355-366.

富营养的情况下存在更多的同类相食现象;澳大利亚的蚱蜢发生群体迁移时在生理压力下以尸体和其他迁徙的蚱蜢为食^[4].在文献[5-6]中生物数学家 Cushing 等验证了同类相食可以是一种进化稳定的策略,在种群没有灭绝的情况下,产生一个有生存能力的种群,这种调节形式可以通过提高种群密度、改变生存环境因素、增强种群竞争等来改善群体适应性^[7],从而说明同类相食是一种促进稳定平衡的自我调节形式^[8-10].

关于同类相食的研究已经有一些理论成果^[11-17].2004年,Wikan等^[11]研究了一类具有非线性同类相食项的二维阶段结构种群模型,证明了模型的非平凡平衡点是唯一的稳定吸引子,同时利用 ICES 生物量估算将模型应用于北大西洋鳕鱼种群,最终得到的结论是同类相食可能不是造成鳕鱼种群波动的原因.2013年,Chakraborty等^[12]提出了一类捕食者具有同类相食的捕食-食饵系统,得到了系统在正平衡点处全局稳定的充分条件,检验了 Hopf 分支现象的存在性.2015年,Biswas等^[13]建立并讨论了具有易感捕食者种群的同类相食模型,确定了同类相食会控制疾病在易感捕食者种群中的传播.2019年,Zhang等^[14]建立了具有幼年-成熟阶段的捕食者-食饵系统,验证了正平衡点可以随着同类相食率的变化而发生稳定性转换.2020年,Chen等^[15]研究了一类具有同类相食的交叉扩散捕食模型,对于其相应的 ODE 模型、半线性反应扩散模型,得到了非负平衡点具有相同的稳定性;对于具有 SKT 型交叉扩散模型,证明了在空间维数为 1 时解的一致有界性和全局存在性.2021年,朱雪等^[16]研究了幼年-成年阶段的同类相食模型的动力学性态.2022年,马杏园等^[17]研究了一类具有同类相食现象的昆虫传染病模型,其结果均表明同类相食对种群的发展起着关键性的作用.

Kang等^[18]通过了解同类相食对生态动力学和进化结果的影响,建立了一个两阶段结构的同类相食模型,并且讨论发现此模型会出现跨临界分支.本文在文献[18-19]提出的模型基础上,考虑成熟阶段具有密度制约的情况.密度制约是与种群密度有密切关系的因素,它会自动限制生物种群的进一步增长,对应于本文所要研究的种群个体之间,成熟阶段的个体由于存在种内竞争、自我稳态调节和种内调节等生物因素而存在密度制约^[7],加快成熟个体的死亡率,使其死亡率呈 logistic 模型增长.于是,本文提出建立一类具有成熟阶段密度制约的同类相食模型,分别对不具有同类相食和具有同类相食的模型进行动力学分析,讨论同类相食对种群存活平衡点的影响.

1 模型的建立及其正不变集

文献[16]考虑同类相食发生于种群成长阶段的幼虫和成虫之间,同时考虑了幼虫的死亡来源于自然死亡率和成虫的捕杀.文献[17]将成虫划分成易感染成虫和染病成虫,并且假设同类相食行为只对易感染成虫的死亡率有影响.文献[16-17]作为本文的理论基础,说明同类相食在恶劣环境下的种群都有生存的能力,使研究内容更加具有生物意义.本文将种群的个体分为卵和成熟个体(包括幼虫、蛹和成虫)两个阶段^[20],基于文献[16-18]的假设,假定卵只因同类相食而死亡,成熟阶段的个体因同类相食行为降低自身的死亡率,同时假设成熟个体除了受到卵数量的制约,还考虑其因存在种内竞争等生物因素而具有密度制约,因此建立如下数学模型:

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = \frac{rA}{1+aE} - \alpha AE - bE \stackrel{\Delta}{=} P, \\ \frac{dA}{dt} = bE - \frac{dA}{1+\beta E} - cA^2 \stackrel{\Delta}{=} Q, \end{cases} \quad (1)$$

其中 $E(t)$ 表示 t 时刻卵的数量, $A(t)$ 表示 t 时刻成熟个体的数量, r 为每个成熟个体的卵子繁殖率, α 为每个成熟个体对卵的捕获率, b 为卵向成熟个体转化的转化率, d 为每个成熟个体在不捕杀卵的情形下的死亡率, a 为卵对其生育率的制约系数, β 为同类相食行为对成熟个体死亡率的影响系数, c 表示密度制约下成熟个体死亡率的系数, cA^2 表示密度制约下成熟个体的死亡率.当 $\alpha > 0, \beta > 0$ 时,表示存在同类相食行为,卵会被成熟个体吞噬;当 $\alpha = 0, \beta = 0$ 时,表示不存在同类相食的行为.除 α, β 外,其他所有参数均为正数.

为了得到模型(1)的全局动力学性态,首先讨论解的有界性.

定理 1 模型(1)的解均保持非负性,区域 $D = \{(E, A) : 0 \leq E \leq M_1, 0 \leq A \leq A_1\}$ 是模型(1)的一个正不变集,其中

$$M_1 = \frac{1}{2a} \left(\sqrt{1 + 4a \frac{r}{\alpha}} - 1 \right), \quad A_1 = \frac{bM_1(1 + \beta M_1)}{d}.$$

证明 当 $E > 0, A > 0$ 时, 有 $\frac{dA}{dt} \Big|_{A=0} = bE > 0, \frac{dE}{dt} \Big|_{E=0} = rA > 0$, 因此模型(1)的解均具有非负性.

由模型(1)的第一个方程, 得

$$\frac{dE}{dt} \leq \frac{rA}{1+aE} - \alpha AE = A \left(\frac{r}{1+aE} - \alpha E \right) = A \frac{\alpha a(E + M_1')(M_1 - E)}{1+aE},$$

其中

$$M_1 = \frac{1}{2a} \left(\sqrt{1 + 4a \frac{r}{\alpha}} - 1 \right), \quad M_1' = \frac{1}{2a} \left(\sqrt{1 + 4a \frac{r}{\alpha}} + 1 \right).$$

因此 $\lim_{t \rightarrow \infty} \sup E(t) \leq M_1 = \frac{1}{2a} \left(\sqrt{1 + 4a \frac{r}{\alpha}} - 1 \right)$, 这就意味着对于任意小的 $\varepsilon > 0, \exists T > 0$, 当 $t > T$ 时, 有 $E - M_1 < \varepsilon$. 于是, 当 $t > T$ 时, 由模型(1)的第二个方程, 得

$$\frac{dA}{dt} \leq b(M_1 + \varepsilon) - \frac{dA}{1 + \beta(M_1 + \varepsilon)} = \frac{d(A_\varepsilon - A)}{1 + \beta(M_1 + \varepsilon)},$$

其中

$$A_\varepsilon = \frac{b(M_1 + \varepsilon)[1 + \beta(M_1 + \varepsilon)]}{d}.$$

进一步得知, $\lim_{t \rightarrow \infty} \sup A(t) \leq A_\varepsilon$, 由于 ε 是任意小的正数, 所以有

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sup A(t) \leq A_1 = \frac{bM_1(1 + \beta M_1)}{d}.$$

因此, 区域 $D = \{(E, A) : 0 \leq E \leq M_1, 0 \leq A \leq A_1\}$ 是模型(1)的一个正不变集, 即模型(1)也是一个有界系统, 其中

$$M_1 = \frac{1}{2a} \left(\sqrt{1 + 4a \frac{r}{\alpha}} - 1 \right), \quad A_1 = \frac{bM_1(1 + \beta M_1)}{d}.$$

2 模型的动力学分析

2.1 不存在同类相食模型的动力学分析

当种群不存在同类相食, 即 $\alpha = 0, \beta = 0$ 时, 模型(1)变为

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = \frac{rA}{1+aE} - bE, \\ \frac{dA}{dt} = bE - dA - cA^2. \end{cases} \quad (2)$$

已知模型(2)存在种群灭绝平衡点 $O_1(0, 0)$, 让模型(2)右端等于零, 就有

$$\begin{cases} \frac{rA}{1+aE} - bE = 0, \\ bE - dA - cA^2 = 0. \end{cases} \quad (3)$$

由方程组(3)的第一个方程得到

$$A = \frac{bE(1+aE)}{r}.$$

再将 A 代入方程组(3)的第二个方程, 有

$$\frac{r}{1+aE} = d + \frac{cbE(1+aE)}{r}.$$

令 $G(E) = \frac{r^2}{1+aE} - dr - cbE(1+aE)$, 对函数 $G(E)$ 进行讨论, 有

$$G'(E) = -\frac{ar^2}{(1+aE)^2} - cb(1+2aE),$$

$$G(0) = r^2 - dr = r(r-d).$$

显然 $G'(E) < 0$, 又当 E 充分大时, 有 $G(E) < 0$, 因此 $G(E)$ 是单调递减函数. 当且仅当 $G(0) > 0$ 即 $r > d$ 时, 方程 $G(E) = 0$ 存在唯一正零点, 故函数 $G(E) = 0$ 得到的正根对应于模型(2)的种群存活平衡点.

关于模型(2)的平衡点存在性有如下定理.

定理 2 模型(2)总存在种群灭绝平衡点 $O_1(0,0)$. 当 $r > d$ 时, 模型(2)存在种群存活平衡点 (E_0, A_0) . 其中, $A_0 = \frac{bE_0(1+aE_0)}{r}$, E_0 由 $G(E) = 0$ 得到.

关于模型(2)平衡点的局部渐近稳定性有如下定理.

定理 3 对于模型(2), 当 $d \geq r$ 时, 种群灭绝平衡点 $O_1(0,0)$ 在区域 D 上是局部渐近稳定的; 只要种群存活平衡点 (E_0, A_0) 存在, 其在区域 D 内是局部渐近稳定的.

证明 模型(2)在平衡点 $O_1(0,0)$ 的 Jacobi 矩阵为

$$J(O_1) = \begin{pmatrix} -b & r \\ b & -d \end{pmatrix},$$

于是

$$\text{tr}(J(O_1)) = -(b+d) < 0, \quad \det(J(O_1)) = b(d-r).$$

因此, 当 $d > r$ 时, 平衡点 $O_1(0,0)$ 是局部渐近稳定的; 当 $d < r$ 时, 平衡点 $O_1(0,0)$ 是不稳定的; 当 $d = r$ 时, 平衡点 $O_1(0,0)$ 是一个高阶奇点.

为了判断当 $d = r$ 时, 高阶奇点 $O_1(0,0)$ 在区域 D 的稳定性, 首先对模型(2)做变换:

$$\begin{cases} E = dx + dy, \\ A = bx - dy. \end{cases} \quad (4)$$

则模型(2)可变为

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\frac{1}{d+b} [b(ad^2 + bc)x^2 + d(abd - ad^2 - 2bc)xy + d^2(c-ad)y^2 + o(|x, y|^3)], \\ \frac{dy}{dt} = -(b+d)y - \frac{1}{d^2 + bd} [b(ad^2 + 2bc + cd)x^2 + bd(abd - ad^2 - 4bc - 2dc)xy + d^2(2bc - abd + dc)y^2 + o(|x, y|^3)]. \end{cases} \quad (5)$$

其次, 系统(5)满足局部中心流形存在的条件, 假设系统(5)的中心流形为 $y = f(x) = mx^2 + o(x^3)$, 所假设的中心流形沿给定系统的解对 t 求导, 有下式成立:

$$\begin{aligned} -(b+d)y - \frac{1}{d^2 + bd} [b(ad^2 + 2bc + cd)x^2 + bd(abd - ad^2 - 4bc - 2dc)xy + \\ d^2(2bc - abd + dc)y^2 + o(|x, y|^3)] = -\frac{1}{d+b} [2mx + o(x^2)] [b(ad^2 + bc)x^2 + \\ d(abd - ad^2 - 2bc)xy + d^2(c-ad)y^2 + o(|x, y|^3)]. \end{aligned}$$

再比较两端 x 的同次幂系数, 可得

$$m = -\frac{b^2(ad^2 + 2bc + cd)}{d(b+d)^2}.$$

即系统(5)的局部中心流形为

$$y = -\frac{b^2(ad^2 + 2bc + cd)}{d(b+d)^2} x^2 + o(x^3).$$

最后, 我们将中心流形代入系统(5)的第一个方程中, 得到中心流形上的解满足

$$x' = -\frac{1}{d+b} [b(ad^2 + bc)x^2 + o(|x|^3)].$$

由于上式的第一项幂次为偶数, 可知平衡点 $O_1(0,0)$ 是系统(5)的鞍结点. 经过变换(4)得知: 当 $d = r$ 时, 种群灭绝平衡点 $O_1(0,0)$ 在区域 D 上是局部渐近稳定的.

综上所述, 当 $d \geq r$ 时, 平衡点 $O_1(0,0)$ 在区域 D 上是局部渐近稳定的.

模型(2)在 (E_0, A_0) 处的 Jacobi 矩阵为

$$J_0 = \begin{pmatrix} -\frac{arA_0}{(1+aE_0)^2} - b & \frac{r}{1+aE_0} \\ b & -d - 2cA_0 \end{pmatrix}.$$

由于平衡点 (E_0, A_0) 满足方程组(3), 即

$$-\frac{arA_0}{(1+aE_0)^2} - b = -\frac{rA_0(1+2aE_0)}{E_0(1+aE_0)^2}, \quad \frac{r}{1+aE_0} = d + cA_0.$$

于是

$$\text{tr}(J_0) = -\left[\frac{rA_0(1+2aE_0)}{E_0(1+aE_0)^2} + d + 2cA_0 \right] < 0,$$

$$\begin{aligned} \det(J_0) &= \frac{rA_0(1+2aE_0)}{E_0(1+aE_0)^2} (d + 2cA_0) - \frac{br}{1+aE_0} = \frac{rA_0(1+2aE_0)(d+2cA_0)}{E_0(1+aE_0)^2} - b(d+cA_0) = \\ &= \frac{b(1+2aE_0)(d+2cA_0)}{1+aE_0} - b(d+cA_0) = b(d+cA_0) \left[\frac{1+2aE_0}{1+aE_0} - 1 \right] + \frac{b(1+2aE_0)cA_0}{1+aE_0} = \\ &= \frac{b}{1+aE_0} [aE_0(d+cA_0) + cA_0(1+2aE_0)] > 0. \end{aligned}$$

综上所述, 只要平衡点 (E_0, A_0) 在区域 D 上存在, 则 (E_0, A_0) 是局部渐近稳定的.

定理 4 对于模型(2), 当 $d \geq r$ 时, 种群灭绝平衡点 $O_1(0, 0)$ 在区域 D 上是全局渐近稳定的; 种群存活平衡点 (E_0, A_0) 存在时, 其在区域 D 内也是全局渐近稳定的.

证明 首先证明种群灭绝平衡点 $O_1(0, 0)$ 在区域 D 内的全局渐近稳定性. 定义 Lyapunov 函数为 $V_1 = E + A$, 则 V_1 沿模型(2)解的全导数为

$$V_1' |_{(2)} = \left(\frac{rA}{1+aE} - bE \right) + (bE - dA - cA^2) = \left(\frac{r}{1+aE} - d - cA \right) A \leq (r - d)A.$$

当 $r \leq d$ 时, 有 $V_1' |_{(2)} \leq 0$. 所以由 Lyapunov 定理可知, 平衡点 $O_1(0, 0)$ 在区域 D 上是全局渐近稳定的.

其次证明平衡点 (E_0, A_0) 的全局渐近稳定性, 将模型(2)变为

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = \frac{1}{1+aE} \{r(A - A_0) - b(E - E_0)[1 + a(E + E_0)]\}, \\ \frac{dA}{dt} = b(E - E_0) - (A - A_0)[d + c(A + A_0)]. \end{cases} \quad (6)$$

构造 Lyapunov 函数:

$$V_2 = b \int_{E_0}^E (1+a\theta)(\theta - E_0) d\theta + \frac{mr(A - A_0)^2}{2},$$

则 V_2 沿模型(6)的全导数为

$$\begin{aligned} V_2' |_{(6)} &= b(E - E_0) \{r(A - A_0) - b(E - E_0)[1 + a(E + E_0)]\} + \\ &= mr(A - A_0) \{b(E - E_0) - (A - A_0)[d + c(A + A_0)]\} \leq \\ &= br(1+m)(E - E_0)(A - A_0) - b^2(1+aE_0)(E - E_0)^2 - mr(d+cA_0)(A - A_0)^2. \end{aligned}$$

令 $h = -[b^2(1+aE_0)(E - E_0)^2 + mr(d+cA_0)(A - A_0)^2 - br(1+m)(E - E_0)(A - A_0)]$, 给出二次型矩阵:

$$\begin{pmatrix} b^2(1+aE_0) & -\frac{br(1+m)}{2} \\ -\frac{br(1+m)}{2} & mr(d+cA_0) \end{pmatrix},$$

显然 $b^2(1+aE_0) > 0$, 要让二次型矩阵正定, 则二阶顺序主子式要大于 0, 即 $mrb^2(1+aE_0)(d+cA_0) > \frac{b^2r^2(1+m)^2}{4}$,

化简得 $r(1+m)^2 < 4m(1+aE_0)(d+cA_0)$, 得到 $h < 0$.

当 m 满足 $r(1+m)^2 < 4m(1+aE_0)(d+cA_0)$ 时, 有 $V_2' |_{(6)} \leq 0$. 因此, 由 Lyapunov 定理可知, 在区域 D 中模型(2)

的平衡点 (E_0, A_0) 是全局渐近稳定的.

2.2 同类相食模型的动力学分析

当种群存在同类相食行为时,模型(1)总存在种群灭绝平衡点 $O_2(0,0)$,为了判断模型(1)在区域 D 中是否存在其他正平衡点,首先让模型(1)的右端等于零,有

$$\begin{cases} \frac{rA}{1+aE} - \alpha AE - bE = 0, \\ bE - \frac{dA}{1+\beta E} - cA^2 = 0. \end{cases} \quad (7)$$

即方程组(7)的正解对应于模型(1)的种群存活正平衡点.

由方程组(7)的第一个方程,得

$$A = \frac{bE(1+aE)}{r - \alpha E(1+aE)}.$$

再将 A 代入方程组(7)的第二个方程中,得

$$r - \alpha E(1+aE) = \frac{d(1+aE)}{1+\beta E} + \frac{cbE(1+aE)^2}{r - \alpha E(1+aE)}.$$

令

$$F(E) = \frac{d(1+aE)}{1+\beta E} + \frac{cbE(1+aE)^2}{r - \alpha E(1+aE)} - [r - \alpha E(1+aE)].$$

已知区域 $D = \{(E, A) | 0 \leq E \leq M_1, 0 \leq A \leq A_1\}$ 是模型(1)的一个正不变集,则函数 $F(E) = 0$ 在区域 D 上的零点就对应模型(1)的正平衡点,所以通过判断方程 $F(E) = 0$ 在 $(0, M_1)$ 上正根的存在性得到模型(1)正平衡点的存在性.

对 $F(E)$ 进行讨论,即

$$\begin{aligned} F'(E) &= \frac{(a-\beta)d}{(1+\beta E)^2} + \alpha(1+2aE) + \frac{cb(1+aE)(1+3aE)}{r - \alpha E(1+aE)} + \frac{\alpha cbE(1+aE)^2(1+2aE)}{[r - \alpha E(1+aE)]^2}, \\ F''(E) &= \frac{2\beta d(\beta-a)}{(1+\beta E)^3} + 2a\alpha + \frac{acb(1+3c+6acE)}{r - \alpha E(1+aE)} + \frac{\alpha cb(1+aE)(1+3acE)(1+2aE)}{[r - \alpha E(1+aE)]^2} + \\ &\quad \frac{\alpha cb(1+aE)(8a^2E^2 + 7aE + 1)}{[r - \alpha E(1+aE)]^2} + \frac{2\alpha^2 cbE(1+aE)^2(1+2aE)^2}{[r - \alpha E(1+aE)]^3}, \\ F(0) &= d - r, F'(0) = (a-\beta)d + \alpha + \frac{cb}{r}. \end{aligned}$$

对于函数 $F(E)$,满足 $\lim_{E \rightarrow M_1} F(E) = +\infty$,于是关于 $F(E) = 0$ 正根的存在性有如下讨论.

当 $a \geq \beta$ 时, $F'(E) > 0$,当且仅当 $F(0) < 0$,即 $d < r$ 时,函数 $F(E)$ 在 $(0, M_1)$ 上有唯一正零点.

当 $a < \beta$ 时, $F''(E) > 0$,此时函数 $F(E)$ 的图像在区域 D 上是向上凹的.若 $F(0) < 0$ 或 $F(0) = 0$ 且 $F'(0) < 0$,函数 $F(E)$ 在 $(0, M_1)$ 上都有唯一正零点.因此下面的两个条件之一成立,都说明方程 $F(E) = 0$ 在 $(0, M_1)$ 上有唯一正零点:

- ① $a < \beta, d < r$;
- ② $a < \beta, d = r$ 且 $(a-\beta)d + \alpha + \frac{cb}{r} < 0$.

当 $a < \beta$ 且 $F(0) > 0$,即 $a < \beta$ 且 $d > r$ 时,若 $F'(0) \geq 0$,由 $F''(E) > 0$ 知,对于 $E > 0$ 得到 $F(E) > 0$;若 $F'(0) < 0$ 且 $F'(M_1) > 0$ 时,函数 $F(E)$ 在 $(0, M_1)$ 上有唯一极小值点 E_* ,即是方程 $F'(E) = 0$ 在区间 $(0, M_1)$ 上的根.此时方程 $F(E) = 0$ 在 $(0, M_1)$ 上至多会有两个正根存在,若 $F(E_*) = 0$,则 $F(E)$ 在 $(0, M_1)$ 上有一个重根 E_* ;若 $F(E_*) < 0$,则 $F(E)$ 在 $(0, M_1)$ 上有两个不同的正根,分别是 E_* 和 $E^*(E_* < E^* < E^*)$.

注1 ① 对于 $F(E) = 0$ 存在唯一正零点的情形,将该根记为 E^* ,且满足 $F'(E^*) > 0$;

② 对于 $F(E) = 0$ 存在重根的情形,将重根记为 E_* ,且满足 $F'(E_*) = 0$;

③ 对于 $F(E) = 0$ 存在两个不同的正根的情形, 将其两个根分别记为 E_* 和 E^* , 且满足 $F'(E_*) < 0 < F'(E^*)$;

④ 由于 $F'(0) < 0$ 说明 $a < \beta$, 所以在定理 5(ii)、模型(1)存在唯一正平衡点 (E_*, A_*) 以及存在两个正平衡点的条件下均未明确说明 $a < \beta$.

综上所述, 模型(1)关于正平衡点的存在性有如下定理.

定理 5 当满足下列条件之一时, 模型(1)在区域 D 内有唯一正平衡点 (E^*, A^*) :

(i) $d < r$;

(ii) $d = r$ 且 $(a - \beta)d + \alpha + \frac{cb}{r} < 0$.

当 $d > r$, $(a - \beta)d + \alpha + \frac{cb}{r} < 0$ 且 $F(E_*) = 0$ 时, 模型(1)在区域 D 内有唯一正平衡点 (E_*, A_*) ; 当 $d > r$, $(a - \beta)d + \alpha + \frac{cb}{r} < 0$ 且 $F(E_*) < 0$ 时, 模型(1)在区域 D 内有两个正平衡点 (E_*, A_*) 和 (E^*, A^*) . 其中, E_*, E_*, E^* 均各自满足以上条件, 这里的 A_*, A_*, A^* 均由 $A = \frac{bE(1+aE)}{r - \alpha E(1+aE)}$ 得出.

接下来讨论关于模型(1)平衡点的局部渐近稳定性.

定理 6 对于模型(1), 当 $d > r$ 或者 $d = r$ 且 $bd[d(\beta - a) - \alpha] \leq b^2c$ 时, 种群灭绝平衡点 $O_2(0, 0)$ 在区域 D 上是局部渐近稳定的; 对于种群存活平衡点, (E^*, A^*) 是局部渐近稳定的; (E_*, A_*) 是不稳定的; (E_*, A_*) 是鞍结点.

证明 模型(1)在 $O_2(0, 0)$ 处的 Jacobi 矩阵为

$$J(O_2) = \begin{pmatrix} -b & r \\ b & -d \end{pmatrix},$$

其中

$$\text{tr}(J(O_2)) = -(b+d) < 0, \quad \det(J(O_2)) = b(d-r).$$

因此, 当 $d > r$ 时, 平衡点 $O_2(0, 0)$ 是局部渐近稳定的; 当 $d < r$ 时, 平衡点 $O_2(0, 0)$ 是不稳定的; 当 $d = r$ 时, 平衡点 $O_2(0, 0)$ 是一个高阶奇点.

判断当 $d = r$ 时高阶奇点 $O_2(0, 0)$ 的稳定性, 通过做变换:

$$\begin{pmatrix} E \\ A \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} d & d \\ b & -d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

则模型(1)变为

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{d+b} \{ [bd(d(\beta-a) - \alpha) - b^2c]x^2 + Bxy - d^2[d(\beta-a) - \alpha + c]y^2 + o(|x, y|^3) \}, \\ \frac{dy}{dt} = -(d+b)y - \frac{1}{d+b} \{ b[b(\alpha + ad - c) + \beta d^2]x^2 + Dxy - dFy^2 + o(|x, y|^3) \}, \end{cases} \quad (8)$$

其中

$$B = d[(b-d)(d(\beta-a) - \alpha) + 2bc],$$

$$D = (b-d)[d^2(\beta-a) + b\alpha] + 2bd[c - a(d+b)],$$

$$F = b(\alpha - ad - ba) + d(\beta d - ad + c).$$

假设系统(8)在原点的中心流行为 $y = f(x) = nx^2 + o(x^3)$, 所假设的中心流形沿给定系统的解对 t 求导, 有下式成立:

$$\begin{aligned} -(d+b)y - \frac{1}{d+b} \{ b[b(\alpha + ad - c) + \beta d^2]x^2 + Bxy - dFy^2 + o(|x, y|^3) \} = \\ \frac{1}{d+b} [2nx + o(x^2)] \{ [bd(d(\beta-a) - \alpha) - b^2c]x^2 + Axy - d^2[d(\beta-a) - \alpha + c]y^2 + o(|x, y|^3) \}. \end{aligned}$$

再将 $y = nx^2 + o(x^3)$ 代入上式中, 比较 x 的同次幂系数, 有

$$n = -\frac{b}{(d+b)^2} [b(\alpha + ad - c) + \beta d^2].$$

所以系统(8)的中心流形为

$$y = -\frac{b}{(d+b)^2} [b(\alpha + ad - c) + \beta d^2]x^2 + o(x^3).$$

进一步将中心流形代入系统(8)的第一个方程中, 得到中心流形上的解满足

$$x' = \frac{bd[d(\beta-a)-\alpha]-b^2c}{d+b}x^2 - \frac{Bb}{(d+b)^3}[b(\alpha+ad-c)+\beta d^2]x^3 - \frac{d^2b^2}{(d+b)^5}[b(\alpha+ad-c)+\beta d^2]^2[d(\beta-a)-\alpha+c]x^4 + o(x^5).$$

当 $bd[d(\beta-a)-\alpha]=b^2c$ 时,系统(8)具有稳定的原点;当 $bd[d(\beta-a)-\alpha]<b^2c$ 时,系统(8)在 $x>0$ 一侧的原点渐近稳定;当 $bd[d(\beta-a)-\alpha]>b^2c$ 时,系统(8)在 $x>0$ 一侧的原点为鞍点.

综上所述,当 $d>r$ 或者 $d=r$ 且 $bd[d(\beta-a)-\alpha]\leq b^2c$ 时,种群灭绝平衡点 $O_2(0,0)$ 在区域 D 上是局部渐近稳定的.

下面讨论模型(1)的种群存活平衡点的稳定性.

模型(1)在任一正平衡点 (\bar{E}, \bar{A}) 处的 Jacobi 矩阵为

$$\bar{J} = \begin{pmatrix} -\frac{ar\bar{A}}{(1+a\bar{E})^2} - \alpha\bar{A} - b & \frac{r}{1+a\bar{E}} - \alpha\bar{E} \\ b + \frac{\beta d\bar{A}}{(1+\beta\bar{E})^2} & -\frac{d}{1+\beta\bar{E}} - 2c\bar{A} \end{pmatrix}.$$

由于任一正平衡点 (\bar{E}, \bar{A}) 满足方程组(7),即

$$-\frac{ar\bar{A}}{(1+a\bar{E})^2} - \alpha\bar{A} - b = -\frac{r\bar{A}(1+2a\bar{E})}{\bar{E}(1+a\bar{E})^2}, \quad \frac{r}{1+a\bar{E}} - \alpha\bar{E} = \frac{d}{1+\beta\bar{E}} + c\bar{A} = \frac{b\bar{E}}{\bar{A}}.$$

于是就有

$$\begin{aligned} \text{tr}(\bar{J}) &= -\frac{r\bar{A}(1+2a\bar{E})}{\bar{E}(1+a\bar{E})^2} - \left(\frac{d}{1+\beta\bar{E}} + 2c\bar{A}\right) < 0, \\ \det(\bar{J}) &= \frac{r\bar{A}(1+2a\bar{E})}{\bar{E}(1+a\bar{E})^2} \left(\frac{d}{1+\beta\bar{E}} + 2c\bar{A}\right) - \frac{b\bar{E}}{\bar{A}} \left[b + \frac{\beta d\bar{A}}{(1+\beta\bar{E})^2}\right] = \\ &= \frac{r\bar{A}(1+2a\bar{E})}{\bar{E}(1+a\bar{E})^2} \left(\frac{d}{1+\beta\bar{E}} + c\bar{A}\right) + \frac{cr\bar{A}^2(1+2a\bar{E})}{\bar{E}(1+a\bar{E})^2} - b\left(\frac{d}{1+\beta\bar{E}} + c\bar{A}\right) - \frac{\beta bd\bar{E}}{(1+\beta\bar{E})^2} = \\ &= \frac{ab\bar{E}(1+2a\bar{E})}{1+a\bar{E}} + \frac{bd\bar{E}(a-\beta)}{(1+a\bar{E})(1+\beta\bar{E})^2} + \frac{bc(1+3a\bar{E})\bar{A}}{1+a\bar{E}} + \frac{\alpha c(1+2a\bar{E})\bar{A}^2}{1+a\bar{E}}. \end{aligned}$$

再将 $\bar{A} = \frac{b\bar{E}(1+a\bar{E})}{r-\alpha\bar{E}(1+a\bar{E})}$ 代入上式中,就有

$$\begin{aligned} \det(\bar{J}) &= \frac{ab\bar{E}(1+2a\bar{E})}{1+a\bar{E}} + \frac{bd\bar{E}(a-\beta)}{(1+a\bar{E})(1+\beta\bar{E})^2} + \frac{cb^2\bar{E}(1+3a\bar{E})}{r-\alpha\bar{E}(1+a\bar{E})} + \frac{cab^2\bar{E}^2(1+2a\bar{E})(1+a\bar{E})}{[r-\alpha\bar{E}(1+a\bar{E})]^2} = \\ &= \frac{b\bar{E}}{1+a\bar{E}} \left\{ \frac{d(a-\beta)}{(1+\beta\bar{E})^2} + \alpha(1+2a\bar{E}) + \frac{cb(1+a\bar{E})(1+3a\bar{E})}{r-\alpha\bar{E}(1+a\bar{E})} + \frac{cab\bar{E}(1+2a\bar{E})(1+a\bar{E})}{[r-\alpha\bar{E}(1+a\bar{E})]^2} \right\} = \\ &= \frac{b\bar{E}}{1+a\bar{E}} F'(\bar{E}). \end{aligned}$$

根据函数 $F(E)=0$ 在 $(0, M_1)$ 上零点的存在性,对于平衡点 (E^*, A^*) , $F'(E^*)>0$ 即 $\det(\bar{J}^*)>0$,平衡点 (E^*, A^*) 是局部渐近稳定的;对于平衡点 (E_*, A_*) , $F'(E_*)<0$ 即 $\det(\bar{J}_*)<0$,平衡点 (E_*, A_*) 是不稳定的;对于平衡点 (E_*^*, A_*^*) , $F'(E_*^*)=0$ 即 $\det(\bar{J}_*^*)=0$,从而得到平衡点 (E_*^*, A_*^*) 是一个高阶奇点.

判断高阶奇点 (E_*^*, A_*^*) 的稳定性.首先令 $u = E - E_*^*$, $v = A - A_*^*$,代入模型(1)中,有

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{r(v+A_*^*)}{1+a(u+E_*^*)} - \alpha(u+E_*^*)(v+A_*^*) - b(u+E_*^*), \\ \frac{dv}{dt} = b(u+E_*^*) - \frac{d(v+A_*^*)}{1+\beta(u+E_*^*)} - c(v+A_*^*)^2. \end{cases} \quad (9)$$

化简后, 得

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -\frac{rA_*^*(1+2aE_*^*)}{E_*^*(1+aE_*^*)^2}u + \frac{bE_*^*}{A_*^*}v - \left[\frac{ar}{(1+aE_*^*)^2} + \alpha \right]uv + o(|u, v|^3), \\ \frac{dv}{dt} = \left[b + \frac{\beta dA_*^*}{(1+\beta E_*^*)^2} \right]u - \left(\frac{d}{1+\beta E_*^*} + 2cA_*^* \right)v - \frac{\beta d}{(1+\beta E_*^*)^2}uv - cv^2 + o(|u, v|^3). \end{cases} \quad (10)$$

由于 $\det(J_*^*) = 0$, 即

$$\frac{rA_*^*(1+2aE_*^*)}{E_*^*(1+aE_*^*)^2} \left(\frac{d}{1+\beta E_*^*} + 2cA_*^* \right) = \frac{bE_*^*}{A_*^*} \left[b + \frac{\beta dA_*^*}{(1+\beta E_*^*)^2} \right].$$

通过对系统(10)做变换:

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{bE_*^*}{A_*^*} & -\frac{bE_*^*}{A_*^*} \\ \frac{rA_*^*(1+2aE_*^*)}{E_*^*(1+aE_*^*)^2} & \frac{d}{1+\beta E_*^*} + 2cA_*^* \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad (11)$$

则模型(1)变为

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\frac{1}{B} \{ D(G+cD)x^2 + [(B-D)(G+cD) - DG]xy - \\ (B-D)[G-c(B-D)]y^2 + o(|x, y|^3) \}, \\ \frac{dy}{dt} = -By - \frac{1}{B-D} \{ D(H+cD)x^2 - [(B-D)(H+2cD) - DH]xy + \\ (B-D)[H-c(B-D)]y^2 + o(|x, y|^3) \}, \end{cases} \quad (12)$$

其中

$$B = \frac{d}{1+\beta E_*^*} + 2cA_*^* + \frac{rA_*^*(1+2aE_*^*)}{E_*^*(1+aE_*^*)^2}, \quad D = \frac{rA_*^*(1+2aE_*^*)}{E_*^*(1+aE_*^*)^2}, \quad F = \frac{d}{1+\beta E_*^*},$$

$$G = \left[\frac{ar}{(1+aE_*^*)^2} + \alpha \right] \left(\frac{d}{1+\beta E_*^*} + 2cA_*^* \right) + \frac{bE_*^*}{A_*^*} \frac{\beta d}{(1+\beta E_*^*)^2}, \quad H = \frac{bE_*^*}{A_*^*} \frac{\beta d}{(1+\beta E_*^*)^2}.$$

与上述讨论种群灭绝平衡点的方法一致, 最终得到中心流形上的解满足

$$x' = -\frac{D}{B}(G+cD)x^2 + o(x^3).$$

综上所述, 系统(12)的原点是鞍结点, 根据变换(11)可知平衡点 (E_*^*, A_*^*) 是模型(1)的鞍结点.

对于模型(1), 运用文献 [21] 的证明方法, 取 Dulac 函数为 $B(E, A) = 1/(AE)$, 则在区域 D 上有

$$\frac{\partial(BP)}{\partial E} + \frac{\partial(BQ)}{\partial A} = -\frac{r(1+2aE)}{E^2(1+aE)^2} - \frac{b}{A^2} - \frac{c}{E} < 0.$$

所以, 模型(1)不存在完全包含在区域 D 中的闭轨线. 根据前面所得的正平衡点的局部稳定性, 模型(1)的正平衡点的全局稳定性有如下定理.

定理 7 对于模型(1), 种群灭绝平衡点 $O_2(0,0)$ 在区域 D 上是全局渐近稳定的(图 1); 对于种群存活平衡点, 当 (E^*, A^*) 是唯一正平衡点时, 其在区域 D 内是全局渐近稳定的(图 2); 当存在正平衡点 (E_*, A_*) 和 (E^*, A^*) 时, 稳定流形将第一象限(区域 D)分成了两部分 D_1 和 D_2 , 使得模型(1)初始点在 D_1 的轨线最终趋向于 $O_2(0,0)$, 初始点在 D_2 的轨线趋向于 (E^*, A^*) (图 3); 当存在唯一的鞍结点 (E_*^*, A_*^*) 时, 模型(1)初始点在 D_1 的轨线趋向于种群灭绝平衡点 $O_2(0,0)$, 初始点在 D_2 的轨线趋向于 (E_*^*, A_*^*) (图 4).

3 数值模拟

本文为了验证上述结论, 利用 MATLAB 软件对所得结果进行数值模拟.

① 模型(1)总存在种群灭绝平衡点 $O_2(0,0)$, 取参数 $r = 0.35, a = 0.015, \alpha = 0.25, \beta = 0.03, b = 0.3, d = 0.55$,

$c = 0.25$, 当 $d > r$ 时, 种群灭绝平衡点 $O_2(0, 0)$ 在区域 D 上是全局渐近稳定的, 如图 1 所示.

② 当 $d < r$ 时, 模型 (1) 在区域 D 中有唯一正平衡点 (E^*, A^*) , 取参数 $r = 0.9, a = 0.02, \alpha = 0.1, \beta = 1.2, b = 0.3, d = 0.45, c = 0.25$, 此时唯一正平衡点取值为 $(3.13, 1.76)$, 该平衡点在区域 D 内是全局稳定的, 如图 2 所示.

③ 当 $d > r, (a - \beta)d + \alpha + cb/r < 0$ 且 $F(E_*^*) < 0$ 时, 模型 (1) 在区域 D 内存在两个种群存活平衡点 (E_*, A_*) 和 (E^*, A^*) , 取参数 $r = 0.401, a = 0.01, \alpha = 0.05, \beta = 0.52, b = 0.3, d = 0.55, c = 0.001$, 两个种群存活平衡点的取值分别为 $(E_*, A_*) = (1.268, 1.144)$ 和 $(E^*, A^*) = (4.020, 6.536)$, 此时平衡点 (E^*, A^*) 是全局渐近稳定的, (E_*, A_*) 是不稳定的, 其平衡点为鞍点, 如图 3 所示.

④ 当 $d > r, (a - \beta)d + \alpha + cb/r < 0$ 且 $F(E_*^*) = 0$ 时, 模型 (1) 在区域 D 内有唯一正平衡点 (E_*^*, A_*^*) , 取参数 $r = 0.386, a = 0.01, \alpha = 0.05, \beta = 0.502, b = 0.3, d = 0.55, c = 0.001$, 此时平衡点 (E_*^*, A_*^*) 为鞍结点, 取值为 $(2.454, 1, 2.828, 6)$, 如图 4 所示.

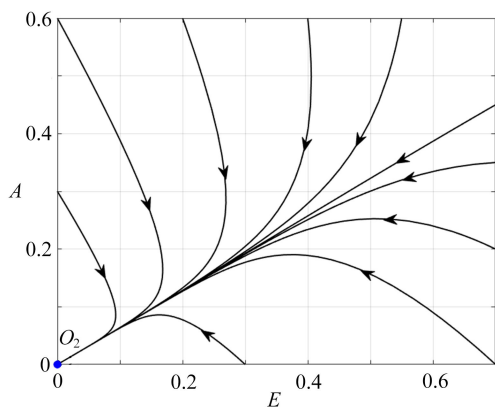


图 1 模型 (1) 存在种群灭绝平衡点时的动力学性态
Fig. 1 The model (1) dynamics with a population extinction equilibrium point

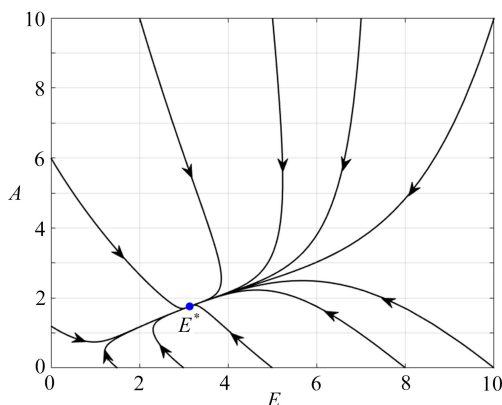


图 2 模型 (1) 在 $d < r$ 时存在唯一种群存活平衡点的动力学性态
Fig. 2 The model (1) dynamics with a unique population survival equilibrium point for $d < r$

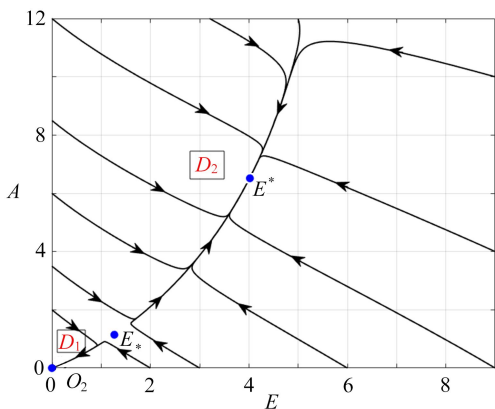


图 3 模型 (1) 存在两个种群存活平衡点的动力学性态
Fig. 3 The model (1) dynamics with 2 population survival equilibrium points

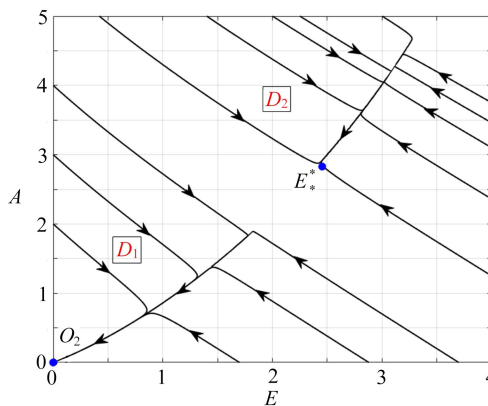


图 4 模型 (1) 存在鞍结点的动力学性态
Fig. 4 The model (1) dynamics with saddle nodes

4 结 论

本文主要研究了一类具有成熟阶段密度制约的同类相食模型, 通过种群不存在同类相食和存在同类相食两个方面验证了平衡点的动力学性态. 通过对比, 发现卵-成熟阶段的同类相食使得模型产生鞍结点分支, 并且参数的取值会在一定程度上影响种群的最终形态. 本文中所建立的模型虽然不能描述特定的生态系统, 但表明成熟阶段对卵的同类相食有利于种群的生存, 例如蓝鳍海鸥食用一个卵就可以为成年海鸥提供几乎一半的

能量需求,这也说明我们的模型是具有生物意义的.

通过第2节对模型(1)的动力学分析,现定义基本繁殖数为 $R_0 = r/d$,即卵的繁殖与成熟阶段的死亡率之比,选取合适的参数决定种群的发展:当 $R_0 > 1$ 时,种群有足够的食物资源生存;当 $R_0 < 1$ 时,表示种群的生存环境比较恶劣,没有足够的食物资源.现考虑同类相食对种群的影响,与同类相食有关的系数 α, β 对种群存活平衡点有直接的关系,通过对所得结果数值模拟,验证了当 $\alpha < \beta$ 时,在种群存活平衡点存在的条件下,其平衡点的全局渐近稳定性均满足定理7的结论;仅当 $\alpha \geq \beta$,且保持其他参数不发生改变时,模型(1)只存在唯一的种群存活平衡点 (E^*, A^*) ,其他正平衡点均不存在,说明参数 α, β 的取值会影响种群的最终形态.该模型证明,在种群存在同类相食的情况下,其可以在资源可用性较低的情况下生存,而在没有同类相食的情况下,可能会导致种群灭绝.

本文的研究结果说明了同类相食是生物种群之间的一种内部调节机制,为了更接近实际自然系统,我们将考虑时滞对同类相食行为的影响,即当前的状态也会依赖过去某个时间的状态.因此在后续的工作中,我们将对具有成熟阶段密度制约的同类相食模型展开有关时滞的研究^[22].

参考文献(References):

- [1] 祖力, 黄冬冬, 柳扬. 捕食者和食饵均带有扩散的随机捕食-食饵模型动力学分析[J]. 应用数学和力学, 2017, **38**(3): 355-368. (ZU Li, HUANG Dongdong, LIU Yang. Dynamics of dual-dispersal predator-prey systems under stochastic perturbations[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2017, **38**(3): 355-368.(in Chinese))
- [2] 王小娥, 蔺小林, 李建全. 具有Holling IV型功能反应捕食系统的状态反馈控制[J]. 应用数学和力学, 2020, **41**(12): 1369-1380. (WANG Xiaoe, LIN Xiaolin, LI Jianquan. State feedback control of predator-prey systems with Holling IV functional responses[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2020, **41**(12): 1369-1380.(in Chinese))
- [3] 陈乾君, 蒋媛, 刘子建, 等. 具有Gilpin-Ayala增长的随机捕食-食饵模型的动力学行为[J]. 应用数学和力学, 2022, **43**(4): 453-468. (CHEN Qianjun, JIANG Yuan, LIU Zijian, et al. Dynamic behavior of a stochastic predator prey model with the Gilpin-Ayala growth[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2022, **43**(4): 453-468.(in Chinese))
- [4] 黄大明, 张天曦, 李淑芬, 等. 自然种群中的同类相食[J]. 中国科技纵横, 2019(7): 252-256. (HUANG Daming, ZHANG Tianxi, LI Shufen, et al. Cannibalism in natural populations[J]. *China Science & Technology Overview*, 2019(7): 252-256.(in Chinese))
- [5] CUSHING J M, HENSON S M, HAYWARD J L. An evolutionary game-theoretic model of cannibalism[J]. *Natural Resource Modeling*, 2015, **28**(4): 497-521.
- [6] CUSHING J M. A simple model of cannibalism[J]. *Mathematical Biosciences*, 1991, **107**(1): 47-71.
- [7] RICHARDSON M L, MITCHELL R F, REAGEL P F, et al. Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects[J]. *Annual Review of Entomology*, 2015, **55**(1): 39-53.
- [8] GABRIEL W. Overcoming food limitation by cannibalism: a model study on cyclopoids[C]//*Ergebnisse der Limnologie Advances in Limnology*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), 1985: 373-381.
- [9] VAN DEN BOSCH F, DE ROOS A M, GABRIEL W. Cannibalism as a life boat mechanism[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 1988, **26**(6): 619-633.
- [10] VAN DEN BOSCH F, GABRIEL W. Cannibalism in an age-structured predator-prey system[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1997, **59**(3): 551-567.
- [11] WIKAN A, EIDE A. An analysis of a nonlinear stage-structured cannibalism model with application to the northeast arctic cod stock[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2004, **66**(6): 1685-1704.
- [12] CHAKRABORTY K, DAS K, KAR T K. Combined harvesting of a stage structured prey-predator model incorporating cannibalism in competitive environment[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2013, **336**(1): 34-45.
- [13] BISWAS S, CHATTERJEE S, CHDATTOPADHYAY J. Cannibalism may control disease in predator population: result drawn from a model based study[J]. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 2015, **38**(11): 2272-2290.
- [14] ZHANG F Q, CHEN Y M, LI J Q. Dynamical analysis of a stage-structured predator-prey model with cannibal-

- ism[J]. *Mathematical Biosciences*, 2019, **307**: 33-41.
- [15] CHEN M J, FU S M, YANG X L. Global behavior of solutions in a predator-prey cross-diffusion model with cannibalism[J]. *Complexity*, 2020, **2020**: 1265798.
- [16] 朱雪, 蔺小林, 李健全. 一类具有两阶段结构同类相食模型的动力学分析[J]. *工程数学学报*, 2021, **38**(2): 214-228. (ZHU Xue, LIN Xiaolin, LI Jianquan. A dynamics analysis of cannibalism model with two-stage structure[J]. *Chinese Journal of Engineering Mathematics*, 2021, **38**(2): 214-228.(in Chinese))
- [17] 马杏园, 邱志鹏. 一类具有同类相食的昆虫传染病模型分析[J]. *山西大学学报(自然科学版)*, 2022, **45**(2): 348-355. (MA Xingyuan, QIU Zhipeng. Analysis of an insect epidemic model with cannibalism[J]. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 2022, **45**(2): 348-355.(in Chinese))
- [18] KANG Y, RODRIGUEZ-RODRIGUEZ M, EVILSIZOR S. Ecological and evolutionary dynamics of two-stage models of social insects with egg cannibalism[J]. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2015, **430**(1): 324-353.
- [19] NAKAMURA K, HASAN N, ABBAS I, et al. Generation cycles in Indonesian lady beetle populations may occur as a result of cannibalism[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, **271**: S501-S504.
- [20] 陈兰荪, 王东达, 杨启昌. 阶段结构种群动力学模型[J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 2000, **1**(3): 185-191. (CHEN Lansun, WANG Dongda, YANG Qichang. The models of stage-structured population dynamics[J]. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 2000, **1**(3): 185-191.(in Chinese))
- [21] 赵甜, 张凤琴, 李健全. 同类相食对两阶段结构种群模型的动力学影响[J]. *数学的实践与认识*, 2017, **47**(20): 147-154. (ZHAO Tian, ZHANG Fengqin, LI Jianquan. Effect of cannibalism on dynamics of a population model with two-stage structure[J]. *Mathematics in Practice and Theory*, 2017, **47**(20): 147-154.(in Chinese))
- [22] 李静, 孙桂全, 靳祯. 种内竞争时滞对植被周期振荡模式的影响研究[J]. *应用数学和力学*, 2022, **43**(6): 669-681. (LI Jing, SUN Guiquan, JIN Zhen. Effect of intraspecific competition delay on vegetation periodic oscillation pattern[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2022, **43**(6): 669-681.(in Chinese))