

一类 *Wolbachia* 氏菌在蚊群 传播数学模型的全局动力学*

武丹, 郭志明

广州大学数学与信息科学学院, 广东 广州 510006

摘要: 蚊媒传染病指的是由蚊子来传播的传染病, 主要包括登革热、寨卡、疟疾等。一种新型的控制和预防蚊媒传染病的方式是利用内共生菌 *Wolbachia* (沃尔巴克氏) 来阻断病原体的传播。本文建立了一个新的常微分方程模型研究 *Wolbachia* 氏菌在蚊群中的传播。应用常微分方程定性理论, 证明了模型解的非负性和有界性, 给出了平衡点存在条件; 在各种不同的参数条件下, 得到了平衡点的全局稳定性态; 讨论了 *Wolbachia* 氏菌能够成功入侵野生蚊群的条件; 在特殊参数的情况下得到 *Wolbachia* 能够成功入侵的初值阈值, 为释放携带 *Wolbachia* 氏菌的蚊子提供新的策略。最后用数值模拟验证了相关结论。

关键词: 常微分方程; 种群动力学; *Wolbachia*; 登革热; 全局渐近稳定

中图分类号: O175.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-0137 (2022) 05-0133-11

Global dynamics of a mathematical model for the propagation of *Wolbachia* bacteria in mosquito populations

WU Dan, GUO Zhiming

School of Mathematics and Information Science, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China

Abstract: Mosquito-borne diseases are infectious diseases transmitted by mosquitoes, including dengue fever, Zika and malaria. A new way to control and prevent mosquito-borne infectious diseases is to use the endosymbiotic bacterium *Wolbachia* to interrupt the transmission of the pathogen. A new ordinary differential equation model is established to study the transmission of *Wolbachia* in mosquito population. By using the qualitative theory of ordinary differential equations, the nonnegativity and boundedness of solutions of the model are proved, and the existence condition of the equilibrium points is given. The globally asymptotic stability of the equilibrium is obtained in different situations. The conditions of *Wolbachia* successfully invading wild mosquito population are discussed. In special case for parameters, the threshold for initial values of *Wolbachia* invasion is given, which provides a new strategy for releasing mosquitoes carrying *Wolbachia*. Finally, main conclusions are verified by numerical simulation.

Key words: ordinary differential equation model; population dynamics; *Wolbachia*; dengue; globally asymptotic stability

* 收稿日期: 2020-11-17 录用日期: 2021-01-06 网络首发日期: 2022-01-07

基金项目: 国家自然科学基金(11771104)

作者简介: 武丹(1996年生), 女; 研究方向: 生物数学; E-mail: wudan18826070750@163.com

通信作者: 郭志明(1966年生), 男; 研究方向: 生物数学; E-mail: guozm@gzhu.edu.cn

蚊媒传染病是指由蚊子传播的传染病,也叫虫媒传染病。蚊媒传染病主要包括登革热、寨卡、疟疾等。近年来,蚊媒传染病在全球范围内时有爆发,全球病例数也呈现增长趋势。其中,登革热是全世界发展速度最快的蚊媒传染病,在过去的50年间,其发病数量增加了30倍。登革热是由登革病毒引起,伊蚊传播的一种急性传染病,主要流行于热带和亚热带的国家和地区,其中一些东南亚和南美洲的国家如泰国、越南、缅甸、印度等更为严重。

为了有效减少登革热的传播,目前应对的唯一途径是防蚊灭蚊,比如,通过大量喷洒杀虫剂减少蚊子的数量,可以切断蚊媒传染病的传播途径。但是这种方法会带来极大的生态问题。另外,也可能导致蚊子会对杀虫剂逐渐产生抗药性,使得灭蚊效果降低。考虑到这些情况,可见防蚊灭蚊的措施亟待改进。应该用更长远的、更环保的方法防止蚊媒传染病的传播。目前,有一类新兴的控制蚊媒传染病的方法,就是使自然界中的伊蚊种群感染内共生菌 *Wolbachia*(沃尔巴克氏)。一系列的实验证明这样可以阻断蚊子传播登革热等疾病^[1-3]。*Wolbachia*可以通过CI机制成功入侵自然界中的伊蚊种群,使得在伊蚊种群中,由于有CI机制的作用,野外雌蚊与感染了 *Wolbachia*的雄蚊交配时,产下的卵不能正常发育,但是对于感染了 *Wolbachia*的雌蚊没有影响,并且其后代大多数都会感染 *Wolbachia*,因此 *Wolbachia*在入侵自然界的蚊群时拥有传播的优势。基于 *Wolbachia*的蚊媒控制方法是安全的。风险分析表明,释放感染 *Wolbachia*的蚊子对人类、动物以及环境造成的风险可以忽略不计。因此,利用 *Wolbachia*来阻断登革热的传播具有重要的应用价值。早在2005年,生物学家奚志勇就在实验室成功地使得 *Wolbachia*在埃及伊蚊中稳定传播^[3]。随着 *Wolbachia*蚊媒控制技术的发展,建立数学模型研究 *Wolbachia*传播动力学具有了重要的意义。通过数学模型分析研究 *Wolbachia*传播动力学,可以为释放感染 *Wolbachia*的蚊子提供很好的策略和方案。

1990年以来, Hoffmann 和 Turelli 建立了世代不重叠的离散模型并做了解释与分析^[4-5]。2014年, Zheng等^[6]为研究 *Wolbachia*传播动力学建立了时滞微分方程

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = b_1[x(t-\tau) + 2R_F(t-\tau)] - \delta_1 x(t)[x(t) + y(t) + R_F(t) + R_M(t)], \\ \frac{dy(t)}{dt} = \frac{b_2 y^2(t-\tau)}{x(t-\tau) + y(t-\tau) + 2R_M(t-\tau)} - \delta_2 y(t)[x(t) + y(t) + R_F(t) + R_M(t)], \\ \frac{dR_F(t)}{dt} = -\delta_1 R_F(t)[x(t) + y(t) + R_F(t) + R_M(t)], \\ \frac{dR_M(t)}{dt} = -\delta_1 R_M(t)[x(t) + y(t) + R_F(t) + R_M(t)]. \end{cases} \quad (1)$$

显然,当 $t \rightarrow \infty$ 时, $R_F(t) \rightarrow 0$ 且 $R_M(t) \rightarrow 0$ 。令 $R_F = R_M = 0$, 忽略(1)中的时滞,得到常微分方程组

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x[b_1 - \delta_1(x+y)], \\ \frac{dy}{dt} = y\left[\frac{b_2 y}{x+y} - \delta_2(x+y)\right]. \end{cases} \quad (2)$$

注意到,模型(2)中出生函数为线性函数。一般说来,随着种群规模的增加,其成年个体的出生率和未成年个体的生存率将下降,这是由于种群内部的竞争引起的,而蚊群的内部竞争主要发生在未成年阶段,所以单位时间内成年个体不再是线性增长。另外,基于成年个体对资源的竞争假设,模型(2)的死亡函数为二次函数。但是大量的事实表明,成蚊之间的竞争几乎可以忽略。基于以上考虑,本文建立一个新的常微分方程模型,出生和生存函数为 Ricker 型函数,而死亡函数用线性函数。

具体来说,我们建立以下的模型

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = p_1 x e^{-q_1(x+y)} - \delta_1 x, \\ \frac{dy}{dt} = p_2 \frac{y^2}{x+y} e^{-q_2(x+y)} - \delta_2 y, \end{cases} \quad (3)$$

其中 $x(t)$ 表示感染 *Wolbachia* 的蚊群规模, $y(t)$ 表示野外蚊群规模, p_1, p_2 分别为感染蚊群和野外蚊群的出生率, δ_1, δ_2 分别为感染蚊群和野外蚊群的死亡率, $\frac{1}{q_1}, \frac{1}{q_2}$ 分别为感染蚊群和野外蚊群以最大繁殖率繁殖

的规模。

关于 *Wolbachia* 入侵动力学及其他传染病模型可参见文献[7-16]以及其中的参考文献。例如 Keeling 等^[8]建立的常微分方程模型, Huang 等^[9-10]建立了反应扩散方程及其衍生的常微分方程模型, Hu 等^[11]建立的随机微分方程模型, Li 等^[12]建立的离散竞争模型, Huang 等^[13]建立的时滞微分方程。

1 平衡点的存在性和稳定性分析

定理 1 模型(3)的满足初始条件 $x(0) \geq 0, y(0) \geq 0$ 的解是非负的, 并且最终有界。

证明 解的非负性显然, 下证解的有界性。令 $k(x) = xe^{-q_1x}$, 则 $\max\{k(x): x \geq 0\} = \frac{1}{q_1e}$ 。因此有

$$\frac{dx}{dt} \leq p_1xe^{-q_1x} - \delta_1x \leq -\delta_1x(t) + \frac{p_1}{q_1e}.$$

从而得到

$$x(t) \leq \left(x(0) - \frac{p_1}{\delta_1q_1e}\right)e^{-\delta_1t} + \frac{p_1}{q_1\delta_1e}.$$

即

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \frac{p_1}{q_1\delta_1e}.$$

同理可得

$$\frac{dy}{dt} \leq p_2ye^{-q_2y} - \delta_2y.$$

即

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \leq \frac{p_2}{q_2\delta_2e}.$$

由系统(3)的非负性与有界性, 其正不变集为

$$\Gamma = \left\{ (x, y) \in \mathbf{R}^2 \mid 0 \leq x \leq \frac{p_1}{q_1\delta_1e}, 0 \leq y \leq \frac{p_2}{q_2\delta_2e} \right\}.$$

下面求模型的平衡点。由

$$\begin{cases} x(p_1e^{-q_1(x+y)} - \delta_1) = 0, \\ y\left(p_2\frac{y}{x+y}e^{-q_2(x+y)} - \delta_2\right) = 0, \end{cases} \tag{4}$$

可知系统有 4 个平衡点 $E_0(0, 0)$ 、 $E_1(\bar{x}, 0)$ 、 $E_2(0, \bar{y})$ 以及 $E^*(x^*, y^*)$ 。易知, $\bar{x} = \frac{1}{q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1}$, $\bar{y} = \frac{1}{q_2} \ln \frac{p_2}{\delta_2}$, $x^* =$

$\frac{1}{q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1} - \frac{\delta_2}{p_2q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1} \cdot \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}}$, $y^* = \frac{\delta_2}{p_2q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1} \cdot \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}}$ 。显然, $x^* + y^* = \frac{1}{q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1}$ 。当 $p_1 > \delta_1$ 时 E_1 存在, 当

$p_2 > \delta_2$ 时 E_2 存在。关于正平衡点存在的条件, 注意到必有 $p_1 > \delta_1$, 且 $\frac{1}{q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1} - \frac{\delta_2}{p_2q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1} \cdot \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}} > 0$, 即

$\frac{p_2}{\delta_2} > \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}}$, 等价地有 $\bar{y} > \bar{x}$ 。因此当 $p_1 > \delta_1, \bar{y} > \bar{x}$ 时, 系统存在正平衡点。

下面分析各平衡点的稳定性。

定理 2 对于模型(3), 以下结论成立。

- (i) 当 $p_1 \leq \delta_1, p_2 \leq \delta_2$ 时, E_0 是全局渐近稳定的;
- (ii) 当 $p_1 \leq \delta_1, p_2 > \delta_2$ 时, E_0 不稳定, E_2 是全局渐近稳定的;
- (iii) 当 $p_1 > \delta_1, p_2 \leq \delta_2$ 时, E_0 不稳定, E_1 是全局渐近稳定的。

证明

(i) 当 $p_1 \leq \delta_1$, $p_2 \leq \delta_2$ 时, 只存在零平衡点 E_0 . 对模型(3)的第二个方程在 $(0, 0)$ 点补充适当的定义后, 考察函数

$$V = \frac{1}{2}x^2 + \frac{1}{2}y^2.$$

对 Lyapunov 函数沿系统(3)的轨线求导, 得

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= p_1 x^2 e^{-q_1(x+y)} - \delta_1 x^2 + p_2 \frac{y}{x+y} y^2 e^{-q_2(x+y)} - \delta_2 y^2 \\ &\leq p_1 x^2 - \delta_1 x^2 + \frac{y}{x+y} p_2 y^2 - \delta_2 y^2 \\ &= (p_1 - \delta_1)x^2 + (p_2 - \delta_2)y^2 \leq 0. \end{aligned}$$

且 $\frac{dV}{dt} = 0$ 当且仅当 $x = y = 0$. 因此, 零解 E_0 全局稳定。

(ii) 系统的 Jacobi 矩阵为

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} p_1 e^{-q_1(x+y)}(1 - q_1 x) - \delta_1 & -p_1 q_1 x e^{-q_1(x+y)} \\ -p_2 e^{-q_2(x+y)} \frac{y^2}{x+y} \left[\frac{1}{x+y} + q_2 \right] & p_2 e^{-q_2(x+y)} \frac{y}{x+y} \left[\frac{2x+y}{x+y} - q_2 y \right] - \delta_2 \end{pmatrix}. \quad (5)$$

在 E_1 处,

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -\delta_1 \ln \frac{p_1}{\delta_1} & -\delta_1 \ln \frac{p_1}{\delta_1} \\ 0 & -\delta_2 \end{pmatrix}. \quad (6)$$

那么, 只要平衡点 E_1 存在, 平衡点 E_1 就是局部渐近稳定的。同理在 E_2 处,

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} \delta_1 [e^{q_1(\bar{x}-\bar{y})} - 1] & 0 \\ -\delta_2 - \delta_2 \ln \frac{p_2}{\delta_2} & -\delta_2 \ln \frac{p_2}{\delta_2} \end{pmatrix}. \quad (7)$$

通过计算得到, 平衡点 E_2 在 $\bar{y} > \bar{x}$ 时局部渐近稳定, 在 $\bar{y} < \bar{x}$ 时是鞍点。

当 $p_1 \leq \delta_1$, $p_2 > \delta_2$ 时, 存在 E_0 , E_2 两个平衡点。当 $x = 0$ 时, 有 $\frac{dy}{dt} = p_2 y e^{-q_2 y} - \delta_2 y$, 当且仅当 $y < \frac{1}{q_2} \ln \frac{p_2}{\delta_2}$ 时, 有 $\frac{dy}{dt} > 0$, 从 Y 轴上 $0 < y < \frac{1}{q_2} \ln \frac{p_2}{\delta_2}$ 出发的解远离 E_0 , 所以 E_0 不稳定。由于 $p_1 \leq \delta_1$, 则必有 $\frac{dx}{dt} \leq 0$, x 是递减的, 所以系统没有非平凡的周期解。前面已证, $x(t)$ 与 $y(t)$ 在 $t > 0$ 时有界, 由常微分方程定性理论^[17], E_2 是全局渐近稳定的。

(iii) 当 $p_1 > \delta_1$, $p_2 \leq \delta_2$ 时, 存在 E_0 , E_1 两个平衡点, 同理可得 E_0 不稳定。由于 $p_2 \leq \delta_2$, 则必有 $\frac{dy}{dt} \leq 0$, y 是递减的, 系统没有非平凡的周期解。所以 E_1 全局渐近稳定。

由上述结论可知, 影响竞争结果的因素是种群的出生率和死亡率, 这在现实中是合理的。提高种群的出生率, 降低死亡率, 有利于种群的持久生存。

下面, 讨论当 $p_1 > \delta_1$, $p_2 > \delta_2$ 时的情况, 此时 E_0 不稳定。下面主要研究 E_1 , E_2 , E^* 的稳定性。考虑到垂直等倾线 $L_1: y = -x + \frac{1}{q_1} \ln \frac{p_1}{\delta_1}$ 与水平等倾线 $L_2: y e^{-q_2(x+y)} - \frac{\delta_2}{p_2} (x+y) = 0$. 如果两条曲线在第一象限有交点时, 交点坐标为 E^* . 根据 L_1 和 L_2 的相对位置, 分以下两种情况考虑, 如图 1 所示。

由图 1 可知, 在情形 A, 轨线都趋于 E_1 ; 而在情形 B, 取不同的初值, 轨线分别趋于 E_1 和 E_2 . 对于这两种情况, 合理的生物学解释是当 $\bar{y} \leq \bar{x}$ 时, 环境对于感染了 *Wolbachia* 的蚊子更有利, 此时 *Wolbachia* 具有适合度优势; 而当 $\bar{y} > \bar{x}$ 时, 环境对野外蚊子更加有利, 此时 *Wolbachia* 具有适合度劣势。下面具体分析这两种情况的平衡点稳定性。

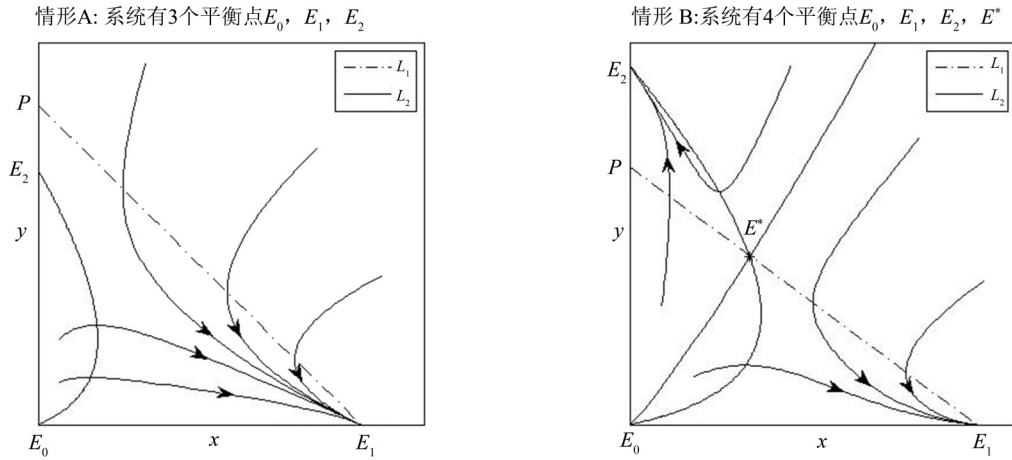


图 1 L_1 和 L_2 的两种情况

Fig. 1 The two possible cases of L_1 and L_2

定理 3 在 $p_1 > \delta_1, p_2 > \delta_2$ 的情况下, 有

- (i) 当 $\bar{y} \leq \bar{x}$ 时, E_2 不稳定, E_1 是全局渐近稳定的;
- (ii) 当 $\bar{y} > \bar{x}$ 时, E_1 和 E_2 都是局部渐近稳定的, E^* 是鞍点。

证明

(i) 根据前面的计算和分析可以得到, 此时平衡点 E_0, E_2 是不稳定的, E_1 是局部渐近稳定的。如果系统内部有周期轨线, 轨线内部必有平衡点, 这是不可能的。由于平衡点 E_0, E_2 不稳定, 其附近的轨线只能远离奇点, 而平衡点 E_1 是稳定的, 其附近的轨线只能靠近奇点, 因此也不可能出现连接奇点的奇异闭轨线。由于系统的正半轨 L_p^+ 有界, 根据文献[17]中的定理有, 轨线的 ω 极限集 Ω_p 只能是奇点构成的连通闭集。由于奇点是孤立的, 因此任何第一象限的轨线最终都趋于奇点。

由于从 E_0 出发的轨线必远离 E_0, E_0 不在 Ω_p 中; 又因 E_2 的稳定流形是 y 轴, 所以从第一象限 (除 y 轴外) 出发的轨线都远离 E_2 , 这说明 $E_2 \notin \Omega_p$ 。由于 E_1 局部渐近稳定, 因此 $\Omega_p = \{E_1\}$, E_1 全局渐近稳定。

(ii) 根据前面的计算, 可以得到此时平衡点 E_1 和 E_2 都是局部渐近稳定的。下面讨论 E^* 的稳定性。 E^* 处的 Jacobi 矩阵为

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} -q_1 \delta_1 x^* & -q_1 \delta_1 x^* \\ -\delta_2 \left(\frac{y^*}{x^* + y^*} + q_2 y^* \right) & \delta_2 \left(\frac{x^*}{x^* + y^*} - q_2 y^* \right) \end{pmatrix}. \quad (8)$$

其特征方程为

$$\lambda^2 + \left[q_1 \delta_1 x^* - \delta_2 \left(\frac{x^*}{x^* + y^*} - q_2 y^* \right) \right] \lambda - q_1 \delta_1 \delta_2 x^* \left(\frac{x^*}{x^* + y^*} - q_2 y^* \right) - q_1 \delta_1 \delta_2 x^* \left(\frac{y^*}{x^* + y^*} + q_2 y^* \right) = 0.$$

化简得

$$\lambda^2 + \left[q_1 \delta_1 x^* - \delta_2 \left(\frac{x^*}{x^* + y^*} - q_2 y^* \right) \right] \lambda - q_1 \delta_1 \delta_2 x^* = 0. \quad (9)$$

由于 $-q_1 \delta_1 \delta_2 x^* < 0$, 则平衡点 E^* 是鞍点, 其稳定流形将 E_1 和 E_2 的吸引域分开, 系统内部没有周期轨线。由于平衡点 E_0, E^* 不稳定, 其附近的轨线远离奇点, 而平衡点 E_1, E_2 稳定, 其附近的轨线靠近奇点, 不可能出现连接奇点的奇异闭轨线。因此任何第一象限的轨线最终趋于奇点, 不存在极限环。后面数值模拟的结果也说明极限环不存在。

定理 3 说明如果环境对于受到 *Wolbachia* 感染的蚊群更加有利, 那么给定任意初值, *Wolbachia* 都能够成功入侵。相反, 如果环境不利于受到 *Wolbachia* 感染的蚊群, 由于鞍点 E^* 的稳定流形将 E_1 和 E_2 的吸引域分开, 则对于不同的初值, *Wolbachia* 可能成功入侵, 也可能入侵失败。

下面具体分析在这种情况下下的 E^* 的稳定流形。此时, 垂直等倾线 L_1 和水平等倾线 L_2 在 E^* 处相交, 并且将第一象限分成了 4 个部分。记 $f(x, y) = p_1 x e^{-q_1(x+y)} - \delta_1 x, g(x, y) = p_2 \frac{y^2}{x+y} e^{-q_2(x+y)} - \delta_2 y$. 定义 D_1 是第一象限 $f > 0, g > 0$ 的内部区域, D_2 是第一象限 $f > 0, g < 0$ 的区域, 以及 $y < y^*$ 的两条等倾线部分, D_3 是 $f < 0, g < 0$ 的内部区域, D_4 是第一象限 $f < 0, g > 0$ 的区域, 以及 $y > y^*$ 的两条等倾线部分。这样, 除了点 E^* , 第一象限的其他点都属于其中一个区域(图 2)。

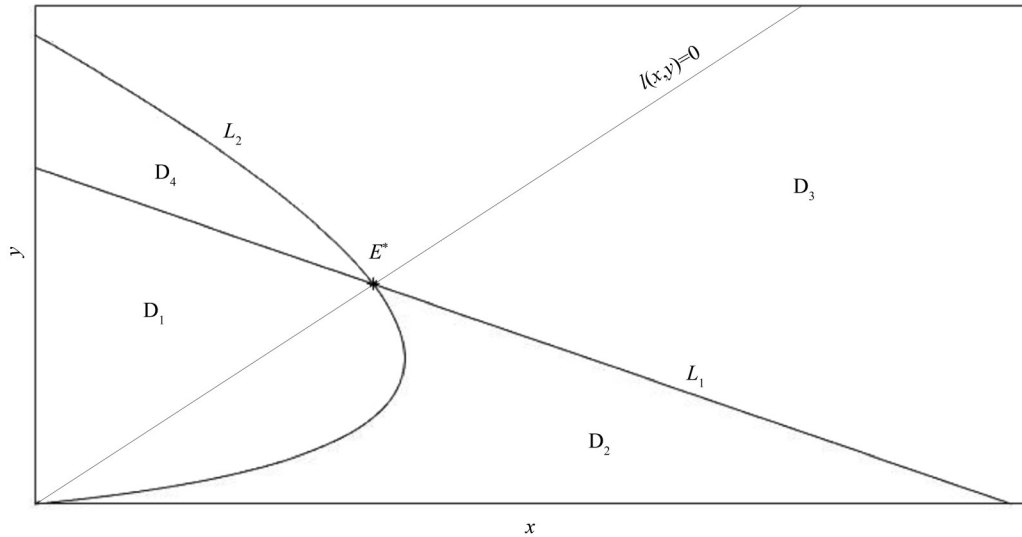


图 2 垂直等倾线 L_1 和水平等倾线 L_2 对第一象限的分解

Fig. 2 The decomposition of the first quadrant by vertical isocline L_1 and horizontal isocline L_2

通过分析第一象限各点 (f, g) 的方向, 可知 D_2 和 D_4 都是正不变的。假如有一个初值 $(x_0, y_0) \in D_2$, 那么对于任意的时间 t , 有 $f > 0, g < 0$, 当 $t \rightarrow \infty$ 时, 有 $(x(t), y(t)) \rightarrow E_1$, 因此, D_2 在 E_1 的吸引域中。同理, D_4 在 E_2 的吸引域中, 因此, E^* 的稳定流形位于 D_1 和 D_3 中。根据 D_1 和 D_3 的定义, 可知在 D_1 和 D_3 中的任何解 $(x(t), y(t))$, 都有

$$\frac{dy}{dx} = \frac{g(x, y)}{f(x, y)} > 0.$$

因此稳定曲线是一条光滑且严格增加的函数, 定义其为 $y = h(x)$. 在 D_1 中, 稳定曲线的 α 极限集一定是 E_0 , 因此曲线是连接 E_0 和 E^* 的异宿轨。在 D_3 中, $f < 0, g < 0$, 假设当 $t \rightarrow -\infty$ 时, x 和 y 的极限存在, 表示为

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} (x(t), y(t)) = (x_\infty, y_\infty).$$

因为 D_3 中没有平衡点, 因此 x_∞ 和 y_∞ 中至少有一个是无穷大。不妨设 $x_\infty < \infty, y_\infty = \infty$, 代入第一个方程有 $\lim_{t \rightarrow -\infty} x'(t) < 0$. 然而, 如果当 $t \rightarrow -\infty$ 时 x 有有限的极限, 必有 $\lim_{t \rightarrow -\infty} x'(t) = 0$, 与前面的结论相矛盾。同理, 假设 $x_\infty = \infty, y_\infty < \infty$ 时同样产生矛盾, 因此, $x_\infty = \infty, y_\infty = \infty$. 从而对于 $x > 0$, 稳定曲线 $h(x)$ 有 $h(x) > 0, h'(x) > 0$, 且 $\lim_{x \rightarrow \infty} h(x) = \infty$.

经过 E_0 和 E^* 的直线表示为

$$l(x, y) = \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}} x - \left[\frac{p_2}{\delta_2} - \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}}\right] y = 0.$$

则有

$$\begin{aligned} \frac{dl}{dt} &= \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}} x \left(p_1 e^{-q_1(x+y)} - \delta_1\right) - \left[\frac{p_2}{\delta_2} - \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}}\right] y \left(p_2 \frac{y}{x+y} e^{-q_2(x+y)} - \delta_2\right) \\ &= x \cdot \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}} \left[\delta_1 \cdot \frac{p_1}{\delta_1} e^{-q_1(x+y)} - \delta_2 \cdot \left(\frac{p_1}{\delta_1}\right)^{\frac{q_2}{q_1}} e^{-q_1(x+y)} + (\delta_2 - \delta_1) \right]. \end{aligned}$$

特别地, 当 $q_1 = q_2, \delta_1 = \delta_2$ 时, 有 $\frac{dl}{dt} = 0$. 此时 $h(x)$ 就是 $l(x, y)$. 当 $q_1 \neq q_2$ 或者 $\delta_1 \neq \delta_2$ 时, 我们无法得到稳定曲线具体的位置. 下面用数值模拟粗略模拟它的位置. 分别选取不同的初值, 观察其属于 E_1 还是 E_2 的吸引域, 近似观察稳定曲线的位置. $h(x)$ 的大致位置如图 3 所示.

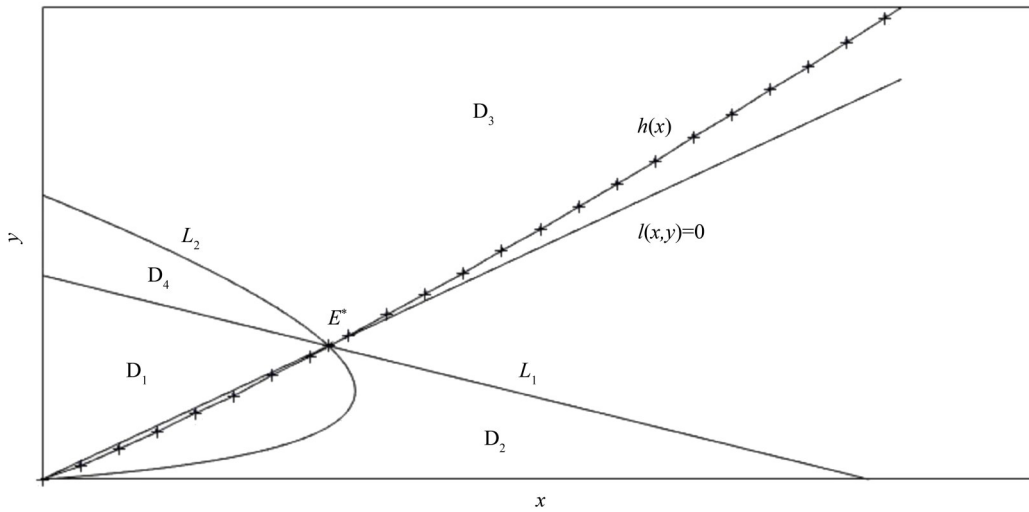


图 3 $h(x)$ 的大致位置

Fig. 3 The approximate position of $h(x)$

图 3 所选取的参数值为 $p_1 = 0.5, p_2 = 0.9, \delta_1 = 0.17, \delta_2 = 0.2, q_1 = 0.1, q_2 = 0.1$. 图 3 表明: E^* 的稳定流形的位置可以用光滑且严格增加的函数图像来表示, 这个图像从 E_0 出发, 正向严格递增至无穷.

2 数值模拟与小结

为了更好地展示模型(3)的动力学稳定性, 下面用 MATLAB 来进行数值模拟. 在情形 A(见图 4), 选

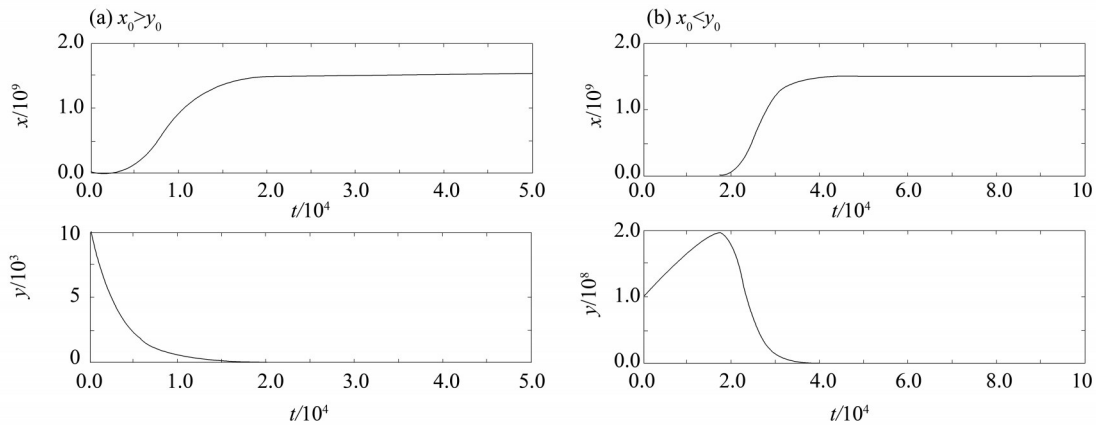


图 4 情形 A 的解曲线

Fig. 4 The solution curves of case A

取的参数是 $p_1 = 9 \times 10^{-4}$, $p_2 = 4 \times 10^{-4}$, $\delta_1 = 2 \times 10^{-4}$, $\delta_2 = 3 \times 10^{-4}$, $q_1 = 1 \times 10^{-9}$, $q_2 = 1 \times 10^{-9}$. 分别取初值 $x_0 = 5 \times 10^6$, $y_0 = 1 \times 10^4$ (图 4(a)); $x_0 = 1 \times 10^3$, $y_0 = 1 \times 10^8$ (图 4(b)), 得到图中的解曲线。图 4 表明: 在情形 A, 无论初值数量取多少, E_1 是全局渐近稳定的, 感染蚊群会持续存在, 未感染蚊群会灭绝, *Wolbachia* 能够成功入侵到整个蚊群当中。

在情形 B(见图 5), 选取参数值为 $p_1 = 4 \times 10^{-4}$, $p_2 = 9 \times 10^{-4}$, $\delta_1 = 2 \times 10^{-4}$, $\delta_2 = 3 \times 10^{-4}$, $q_1 = 1 \times$

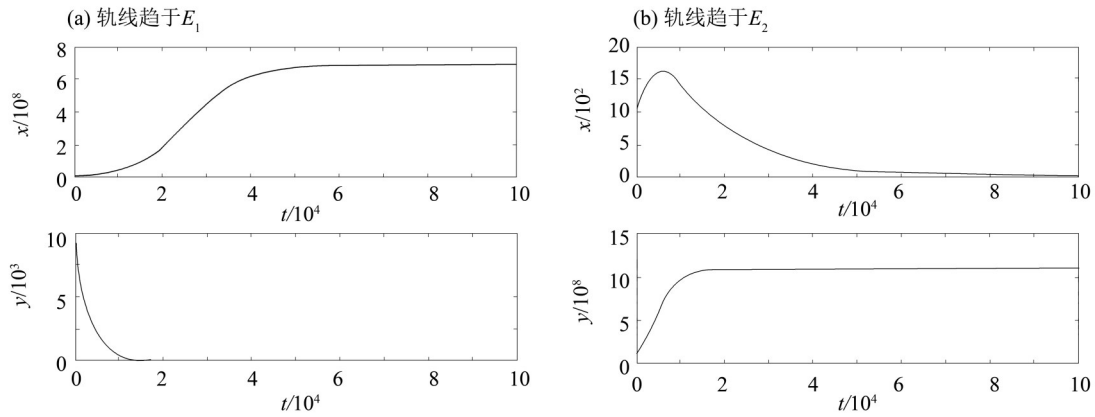


图 5 情形 B 的解曲线

Fig. 5 The solution curves of case B

10^{-9} , $q_2 = 1 \times 10^{-9}$. 分别取初值 $x_0 = 5 \times 10^6$, $y_0 = 1 \times 10^4$ (图 5(a)); $x_0 = 1 \times 10^3$, $y_0 = 1 \times 10^8$ (图 5(b)), 得到图中的解曲线。图 5 表明: 在情形 B, E_1 和 E_2 都是局部渐近稳定的, 两个平衡点有各自的吸引域, 不同的初值数量会使得解趋于其中一个平衡点。当解趋于 E_1 时, 感染蚊群会持续存在, 未感染蚊群会灭绝, *Wolbachia* 能够成功入侵到整个蚊群当中。而当解趋于 E_2 时, 未感染蚊群持续存在, 感染蚊群灭绝, *Wolbachia* 不能成功入侵。

下面分析一种特殊情况。假设 $q_1 = q_2 = q$, 则有 $\bar{x} = \frac{1}{q} \ln \frac{p_1}{\delta_1}$, $\bar{y} = \frac{1}{q} \ln \frac{p_2}{\delta_2}$. 令 $k_1 = \frac{p_1}{\delta_1}$, $k_2 = \frac{p_2}{\delta_2}$, 此时,

根据前面的分析可以得到以下结论:

- (i) 当 $k_1 \leq k_2$ 时, 不存在 E^* , E_2 不稳定, E_1 是全局渐近稳定的;
- (ii) 当 $k_1 > k_2$ 时, E_1 和 E_2 都是局部渐近稳定的, E^* 是一个鞍点。

该结论与文献[6]中相关结论是一致的。特别地, 如果忽略种群内部竞争, 则有 $q_1 = q_2 = 0$, 此时模型变为

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = p_1 x - \delta_1 x, \\ \frac{dy}{dt} = p_2 \frac{y^2}{x+y} - \delta_2 y. \end{cases} \quad (10)$$

此时我们分析感染 *Wolbachia* 的蚊群占整个蚊群的比例, 以此判断 *Wolbachia* 能否能够成功入侵。令 $z = \frac{y}{x}$, 显然当 $z \rightarrow 0$ 时, 有 $\frac{x}{x+y} \rightarrow 1$, 即 *Wolbachia* 能够成功入侵; 而当 $z \rightarrow \infty$ 时, 有 $\frac{x}{x+y} \rightarrow 0$, 即 *Wolbachia* 入侵失败。

通过简单计算, 有

$$\frac{dz}{dt} = z \left[(p_2 - \delta_2) - (p_1 - \delta_1) - \frac{p_2}{1+z} \right].$$

令 $r_1 = p_1 - \delta_1$, $r_2 = p_2 - \delta_2$. 则有

$$\frac{dz}{dt} = z \left[r_2 - r_1 - \frac{p_2}{1+z} \right]. \quad (11)$$

当 $r_2 - r_1 > 0$ 时, 如果 $z > \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$, 有 $\frac{dz}{dt} > 0$; 如果 $z < \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$, 有 $\frac{dz}{dt} < 0$. 当 $r_2 - r_1 < 0$ 时, 对任意的 $z > 0$ 时, 有 $\frac{dz}{dt} < 0$. 下面分两种情况考虑.

情况 I: $r_2 - r_1 > 0$.

(i) 当 $\frac{P_2}{r_2 - r_1} \leq 1$ 时, 对任意的初值 $z_0 > 0$, 必有 $z \rightarrow +\infty$.

(ii) 当 $\frac{P_2}{r_2 - r_1} > 1$ 时, 对任意的初值 $z_0 > \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$, 有 $z \rightarrow +\infty$; 而当初值满足 $0 < z_0 < \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$ 时, 有 $z \rightarrow 0$.

情况 II: $r_2 - r_1 < 0$.

此时必有 $\frac{P_2}{r_2 - r_1} < 1$, 对任意的初值 $z_0 > 0$, 必有 $z \rightarrow 0$.

为了更好地展示上面的结论, 应用 MATLAB 进行数值模拟, 通过选取不同的参数观察 x, y, z 的变化趋势.

图 6 所选取的参数值为 $p_1 = 5 \times 10^{-4}, p_2 = 7 \times 10^{-4}, \delta_1 = 4 \times 10^{-4}, \delta_2 = 4 \times 10^{-4}$. 分别取初值 $x_0 = 5 \times 10^6, y_0 = 1 \times 10^6$ (图 6(a)); $x_0 = 1 \times 10^6, y_0 = 5 \times 10^6$ (图 6(b)), 得到图中的解曲线. 图 6 表明: 当 $r_2 - r_1 > 0, \frac{P_2}{r_2 - r_1} > 1$ 时, 取不同的初值使 *Wolbachia* 入侵成功或入侵失败. 如果初值满足 $z_0 > \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$, *Wolbachia* 入侵失败; 如果初值满足 $0 < z_0 < \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$, *Wolbachia* 能成功入侵.

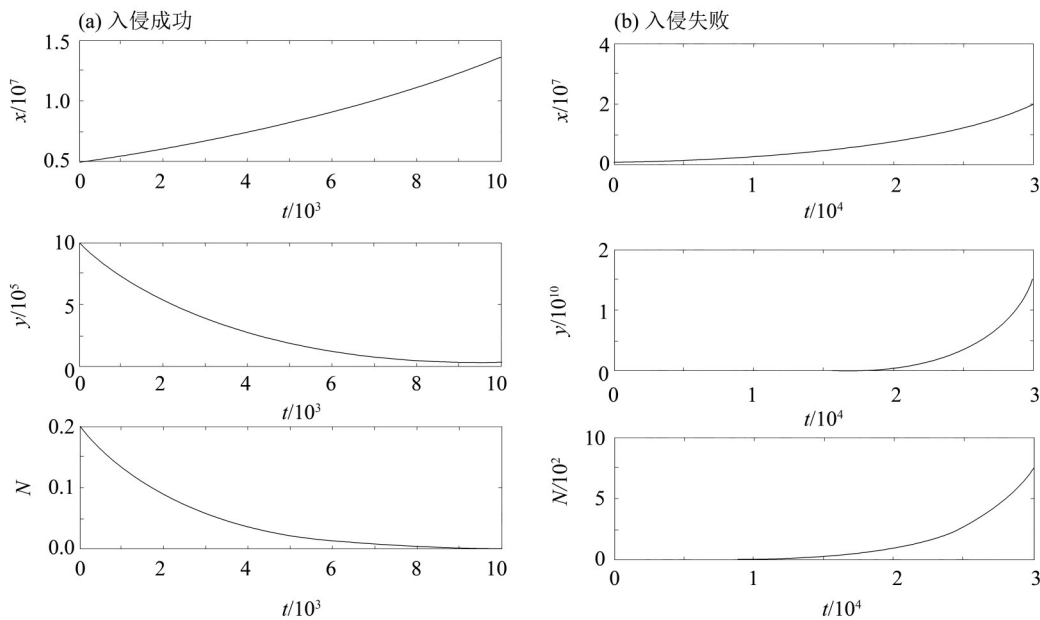


图 6 情况 I 时的解曲线

Fig. 6 The solution curves of case I

图 7 所选取的参数值为 $p_1 = 7 \times 10^{-4}, p_2 = 5 \times 10^{-4}, \delta_1 = 4 \times 10^{-4}, \delta_2 = 4 \times 10^{-4}$. 分别取初值 $x_0 = 1 \times 10^6, y_0 = 6 \times 10^6$ (图 7(a)); $x_0 = 6 \times 10^6, y_0 = 1 \times 10^6$ (图 7(b)), 得到图中的解曲线. 图 7 表明: 当 $r_2 - r_1 < 0$ 时, 无论取怎样的初值, 未感染蚊群灭绝, 感染蚊群持续存在, *Wolbachia* 都能够成功入侵.

通过分析和数值模拟发现, 当 $r_2 - r_1 > 0, \frac{P_2}{r_2 - r_1} > 1$ 时, 取初值 $\frac{y_0}{x_0} < \frac{P_2}{r_2 - r_1} - 1$, 即未感染

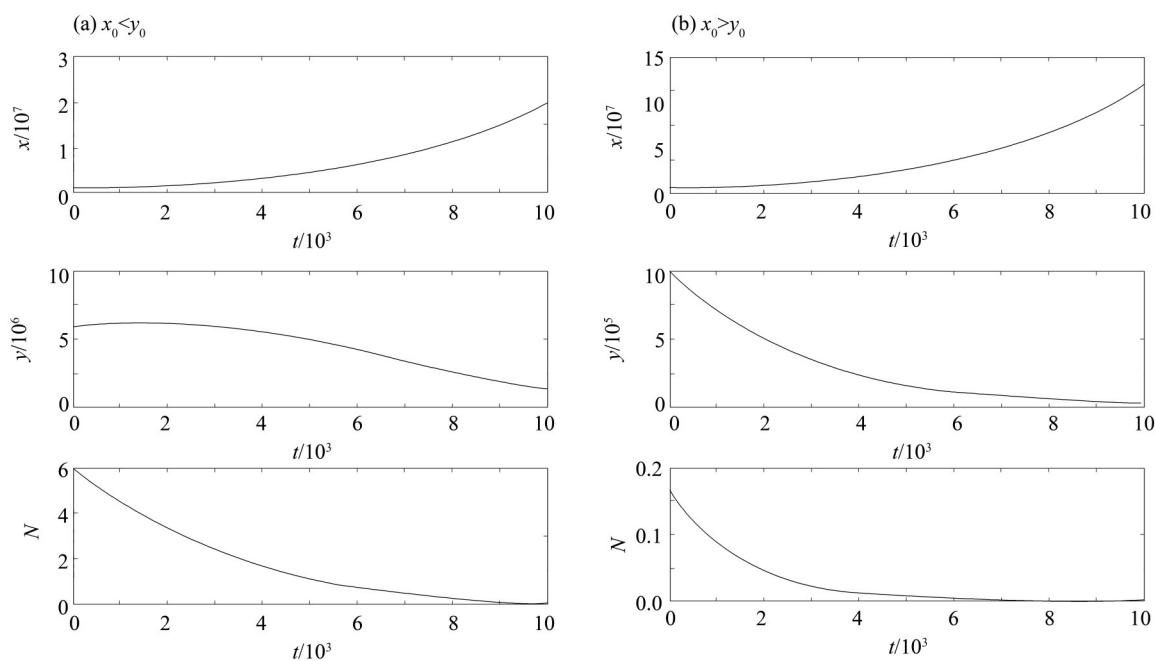


图7 情况II时的解曲线

Fig. 7 The solution curves of case II

Wolbachia 的蚊群数量与感染 *Wolbachia* 的数量的比值小于 $\frac{p_2}{r_2 - r_1} - 1$ 时, 或者, 当 $r_2 - r_1 < 0$ 时取任意初值, 能够使 *Wolbachia* 成功入侵到整个蚊群中。由实验数据可知, 一般情况下 $r_2 - r_1 > 0$ 。在释放携带 *Wolbachia* 氏菌的蚊子到野生蚊群时, 为保证一次性释放成功, 即携带 *Wolbachia* 氏菌的蚊子最终替代野生蚊群, 释放的蚊子数量与野外蚊子的数量之比要超过阈值 $\left(\frac{p_2}{r_2 - r_1} - 1\right)^{-1} = \frac{r_2 - r_1}{p_2 - r_2 + r_1}$ 。

参考文献:

- [1] BIAN G W, XU Y, LU P, et al. The endosymbiotic bacterium *Wolbachia* induces resistance to dengue virus in *Aedes aegypti* [J]. PLoS Pathogens, 2010, 6(4): e1000833.
- [2] 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.
- [3] XI Z Y, KHOO C C H, DOBSON S L. *Wolbachia* establishment and invasion in an *Aedes aegypti* laboratory population [J]. Science, 2005, 310(5746): 326-328.
- [4] HOFFMANN A A, TURELLI M, HARSHMAN L G. Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans* [J]. Genetics, 1990, 126(4): 933-948.
- [5] HOFFMANN A A, TURELLI M. Cytoplasmic incompatibility in insects [M]. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- [6] 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.
- [7] ZHENG B, GUO W L, HU L C, et al. Complex *Wolbachia* infection dynamics in mosquitoes with imperfect maternal transmission [J]. Mathematical Biosciences and Engineering, 2018, 15(2): 523-541.
- [8] KEELING M J, JIGGINS F M, READ J M. The invasion and coexistence of competing *Wolbachia* strains [J]. Heredity, 2003, 91(4): 382-388.
- [9] 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.
- [10] HUANG M G, YU J S, HU L C, et al. Qualitative analysis for a *Wolbachia* infection model with diffusion [J]. Science

- China Mathematics, 2016, 59(7): 1249–1266.
- [11] HU L C, HUANG M G, TANG M X, et al. *Wolbachia* spread dynamics in multi-regimes of environmental conditions[J]. Journal of Theoretical Biology, 2019, 462(7): 247–258.
- [12] LI Y J, GUO Z M, XING Y Y. Modeling *Wolbachia* diffusion in mosquito populations by discrete competition model [J]. Discrete Dynamics in Nature and Society, 2020: 1–11.
- [13] HUANG M G, LUO J W, HU L C, et al. Assessing the efficiency of *Wolbachia* driven *Aedes* mosquito suppression by delay differential equations [J]. Journal of Theoretical Biology, 2018: 1–11.
- [14] 杨俊仙, 吴元翠, 闫萍. 一类具时滞与饱和发生率的 HIV-1 传染病模型的全局稳定性[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2016, 55(4): 26–29.
- [15] 杨俊仙, 王雷宏. 具饱和发生率的被修正 HIV 传染病模型的全局稳定性[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2018, 57(3): 64–69.
- [16] 杨俊仙, 闫萍. 一类具饱和发生率的时滞 SEIR 传染病模型的分析[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2015, 54(3): 51–55.
- [17] 马知恩, 周义仓, 李承治. 常微分方程定性方法与稳定性方法[M]. 北京: 科学出版社, 2015.

(责任编辑 冯兆永)