

具有恐惧效应和食饵避难所的 捕食者-食饵系统的动力学分析*

赵甜甜, 韩晓玲

西北师范大学数学与统计学院, 甘肃 兰州 730070

摘要: 提出并研究了一类具有恐惧效应和食饵避难所的捕食者-食饵系统. 首先, 证明了系统解的有界性, 其次得到了平衡点的存在性和稳定性条件; 然后对系统在边界平衡点和内部平衡点处分别发生跨临界分岔和 Hopf 分岔的条件进行了分析; 最后通过数值模拟验证了之前的理论结果.

关键词: 捕食者-食饵模型; 恐惧效应; 避难所效应; 跨临界分岔; Hopf 分岔

中图分类号: O175 文献标志码: A 文章编号: 2097-0137(2026)01-0124-11

Dynamic analysis of a predator-prey system with fear effect and prey refuge

ZHAO Tiantian, HAN Xiaoling

College of Mathematics and Statistics, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract: A predator-prey system with fear effect and prey refuge is proposed and studied. First, we prove the boundedness of the solution by comparison principle. Then, we obtain the existence and stability conditions of the equilibrium points. Then, the conditions for the system to undergo transcritical bifurcation and Hopf bifurcation at the boundary equilibrium point and internal equilibrium point are analyzed, respectively. Finally, the previous theoretical results are verified by numerical simulation.

Key words: predator-prey system; fear effect; prey refuge; transcritical bifurcation; Hopf bifurcation

近年来, 食饵和捕食者之间的动态效应得到了广泛的研究, 许多学者已经建立了各种捕食者-食饵模型来研究捕食者与食饵相互作用的丰富动力学行为 (Levin, 1974; Berryman, 1992; Kuang, 1999; Cantrell et al., 2001; Fan et al., 2003; Lei et al., 2022). 在传统的捕食者-食饵模型中, 学者们只考虑了捕食者直接杀死食饵的动态效应. 然而, Preisser et al. (2008) 描述了一个有趣的现象: 在食饵与捕食者的相互作用中, 捕食者可能不会直接杀死食饵, 因为食饵可能会因为对捕食者的恐惧产生保护自己的行为. 如觅食时间减少, 栖息地改变等, 这些行为被称为反捕食行为. 例如: 乌梢蛇的捕食风险降低了蝶螈的觅食活动频率 (Maerz et al., 2001). 用刺水蚤和三种不同的浮游动物进行实验表明, 恐惧造成的食饵死亡数量是直接捕食的 7 倍, 当螺鹿可能会遇到美洲狮时, 它们会限制觅食时间, 以免被美洲狮抓住 (Altendorf et al., 2001). 这些例子表明, 对捕食者的恐惧会对食饵本身造成更多伤害, 从而降低食饵密度. 因此生态学家和进化生物学家认为, 食饵和捕食者的相互作用不应该仅仅局限于直接捕食, 恐惧的代价也应该考虑进去. Wang et al. (2016) 将恐惧效应引

* 收稿日期: 2024-06-18

录用日期: 2025-09-02

网络首发日期: 2026-01-04

基金项目: 国家自然科学基金 (12161079)

作者简介: 赵甜甜 (2001 年生), 女; 研究方向: 常微分方程及动力系统; E-mail: zhaotiantian0530@126.com

通信作者: 韩晓玲 (1978 年生), 女; 研究方向: 常微分方程及动力系统; E-mail: hanxiaoling9@163.com

全文阅读



ZR20240202

入到捕食者-食饵模型:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{au}{1+kv} - d_1u - bu^2 - \frac{euw}{1+mu}, \\ \frac{dv}{dt} = \frac{ceuw}{1+mu} - d_2v, \end{cases} \quad (1)$$

其中 u 和 v 分别表示 t 时刻食饵和捕食者的数量, a 为食饵自然出生率, d_1 为食饵自然死亡率, b 为食饵种内竞争导致的死亡率, k 为恐惧效应参数, $eu/(1+mu)$ 为 Holling II 型反应函数, c 为捕食者将猎物转化为新捕食者的效率, d_2 为捕食者的自然死亡率. 他们通过数学分析表明, 高强度恐惧不会产生极限环, 低强度恐惧会产生双稳现象. 此外, 他们认为恐惧效应会影响食饵的出生率, 高度恐惧可能导致食饵灭绝.

在生态学中, 并不是所有的食饵都被捕食者捕获, 由于避难所的存在, 食饵可以通过隐藏在捕食者无法进入的区域来保护种群免受捕食. 因此, 食饵避难所的研究对捕食者食饵动力学有重要作用, 许多学者在考虑食饵避难所的影响时, 利用了捕食者食饵相互作用和线性食饵避难所 (Zhang et al., 2022). 以往对具有不同功能反应的捕食者-食饵模型的研究大多只考虑了恐惧对食饵繁殖的影响, 然而, 恐惧效应的存在不仅影响食饵出生率, 还影响食饵的死亡率 (Vesely et al., 2017). 所以, 受上述文献研究的启发, 在系统 (1) 的基础上, 我们提出了一类包含恐惧效应和食饵避难所的捕食者-食饵系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{rx}{1+ky} - (1+by)\alpha x - ax^2 - \frac{p(1-q)xy}{1+m(1-q)x+ny}, \\ \frac{dy}{dt} = \frac{cp(1-q)xy}{1+m(1-q)x+ny} - dy, \end{cases} \quad (2)$$

其中 x 和 y 分别表示 t 时刻食饵和捕食者的数量, r 为食饵自然出生率, b 为影响食饵死亡率的恐惧程度, α 为食饵自然死亡率, a 为食饵种内竞争导致的死亡率, k 为影响食饵繁殖的恐惧效应参数, $px/(1+mx)$ 为 Holling II 型反应函数, $p(1-q)x/[1+m(1-q)x+ny]$ 为 Beddington-DeAngelis 型反应函数, c 为捕食者将猎物转化为新捕食者的效率, $(1-q)x$ ($q \in [0, 1)$) 为捕食者可以捕获食饵的数量, d 为捕食者的自然死亡率. 假定所有参数均为正, 且初始条件为 $x(0) > 0, y(0) > 0$.

1 解的定性性质

定理 1 对任意 $t > 0$, 在初始条件 $x(0) > 0, y(0) > 0$ 下, 系统 (2) 的解都为正.

证明 显然系统在区域 $x > 0, y > 0$ 上连续, 且满足 Lipschitz 条件. 由解的存在唯一性定理, 可得系统 (2) 的解 (x, y) 在 $(0, \eta)$ 上存在唯一, 其中 $0 < \eta < +\infty$. 显然系统满足:

$$\begin{aligned} x(t) &= x(0) \exp \left[\int_0^t \left[\frac{r}{1+ky(s)} - (1+by(s))\alpha - ax(s) - \frac{p(1-q)y(s)}{1+m(1-q)x(s)+ny(s)} \right] ds \right], \\ y(t) &= y(0) \exp \left[\int_0^t \left[\frac{cp(1-q)x(s)}{1+m(1-q)x(s)+ny(s)} - d \right] ds \right]. \end{aligned}$$

由于 $x(0) > 0, y(0) > 0$, 则对任意 $t > 0$, 有 $x(t) > 0, y(t) > 0$.

定理 2 在初始条件 $x(0) > 0, y(0) > 0$ 下, 当 $\lambda < d$ 且 $Q = \frac{1}{4a}(r+\lambda)^2$ 时, 系统 (2) 的解一致有界.

证明 令 $S = x + \frac{y}{c}$, 对任意 $\lambda > 0$ 有

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} + \lambda S &\leq x \left(\frac{r}{1+ky} + \lambda - ax \right) + \frac{\lambda-d}{c} y - (1+by)\alpha x \leq x(r+\lambda-ax) + \frac{\lambda-d}{c} y \\ &= -a \left[\left(x - \frac{r+\lambda}{2a} \right)^2 - \left(\frac{r+\lambda}{2a} \right)^2 \right] + \frac{\lambda-d}{c} y. \end{aligned}$$

此时,取 $\lambda < d$, 可得 $\frac{\lambda - d}{c}y < 0$. 由二次函数的性质, 当 $x = \frac{r + \lambda}{2a}$ 时, $-a\left[\left(x - \frac{r + \lambda}{2a}\right)^2 - \left(\frac{r + \lambda}{2a}\right)^2\right]$ 的值最大

为 $Q = \frac{1}{4a}(r + \lambda)^2$. 故可得

$$\frac{dS}{dt} + \lambda S \leq Q.$$

从而由计算可得

$$0 < S(t) \leq \frac{Q(1 - \exp(-\lambda t))}{\lambda} + S(0)\exp(-\lambda t).$$

令 $t \rightarrow +\infty$, 则有

$$0 < S(t) \leq Q/\lambda.$$

定理得证.

2 平衡点的存在性与稳定性分析

系统平衡点的存在性等价与下列方程组有解:

$$\begin{cases} \frac{r}{1 + ky} - (1 + by)\alpha - ax - \frac{p(1 - q)y}{1 + m(1 - q)x + ny} = 0, \\ \frac{cp(1 - q)x}{1 + m(1 - q)x + ny} - d = 0. \end{cases} \quad (3)$$

通过求解方程组(3), 可得如下定理成立.

定理 3 (i) 灭绝平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 始终存在.

(ii) 当 $r > \alpha$ 时, 边界平衡点 $E_1 = \left(\frac{r - \alpha}{a}, 0\right)$ 存在.

(iii) 令 $r^* = \frac{ad}{(cp - dm)(1 - q)} + \alpha$. 若 $cp - dm > 0$ 且 $r > r^*$ 成立, 内部平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$ 存在.

证明 系统的内部平衡点即为方程组(3)的正根, 设该系统的内部平衡点为 $E^* = (x^*, y^*)$, 则有

$$x^* = \frac{d(1 + ny^*)}{(cp - dm)(1 - q)},$$

其中 y^* 为方程

$$A_1 y^3 + A_2 y^2 + A_3 y + A_4 = 0$$

的正实根, 这里

$$A_1 = -\frac{cadkn^2}{(cp - dm)(1 - q)} - \alpha cbkn < 0, \quad A_2 = -\frac{cad(2kn + n^2)}{(cp - dm)(1 - q)} - (cp - dm)(1 - q)k - \alpha c(bk + bn + kn) < 0,$$

$$A_3 = (k + 2n)A_4 - c(rk + \alpha b) - (r - \alpha)cn - (cp - dm)(1 - q), \quad A_4 = -\frac{cad}{(cp - dm)(1 - q)} + (r - \alpha)c.$$

为了研究方程组(3)的正解, 令

$$f(y) = A_1 y^3 + A_2 y^2 + A_3 y + A_4.$$

则有

$$f'(y) = 3A_1 y^2 + 2A_2 y + A_3, \quad f''(y) = 6A_1 y + 2A_2.$$

由于 $A_1 < 0, A_2 < 0$, 故 $f''(y) < 0$, 所以函数 $f'(y)$ 为单调递减函数. 下面分 2 种情况讨论:

(I) 若 $A_4 \leq 0$, 对任意 $y > 0$, 则有 $f(0) = A_4 \leq 0$. 又 $f'(y) < f'(0) = A_3 < 0$, 可得 $f(y)$ 为单调递减函数, 因

此, $f(y)$ 的图像与 y 的正半轴没有交点, 即方程没有正根;

(II) 若 $A_4 > 0$, 对任意 $y > 0$, 可得 $f(0) > 0$ 即 $r > ad / [(cp - dm)(1 - q)] + \alpha$.

1) 如果 $f'(y) < f'(0) = A_3 \leq 0$, 则 $f(y)$ 为单调递减函数, 因此 $f(y)$ 的图像与 y 的正半轴只有一个交点, 即方程只有一个正根.

2) 如果 $f'(0) = A_3 > 0$, 由 $A_1 < 0$ 且 $f'(y)$ 为单调递减函数, 可得 $f(y)$ 在 $y \in (0, +\infty)$ 上的图像先增后减, 所以 $f(y)$ 的图像与 y 的正半轴只有一个交点, 即方程只有一个正根.

综上所述, 令 $r^* = \frac{ad}{(cp - dm)(1 - q)} + \alpha$, 若 $cp - dm > 0$ 且 $r > r^*$ 成立, 内部平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$ 存在.

接下来对平衡点的稳定性进行分析, 首先计算系统(2)的雅可比矩阵

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{pmatrix},$$

其中

$$\begin{aligned} J_{11} &= \frac{r}{1 + ky} - (1 + by)\alpha - 2ax - \frac{p(1 - q)(1 + ny)y}{(1 + m(1 - q)x + ny)^2}, \\ J_{12} &= -\frac{rkx}{(1 + ky)^2} - \frac{p(1 - q)(1 + m(1 - q)x)x}{(1 + m(1 - q)x + ny)^2} - \alpha bx, \\ J_{21} &= \frac{cp(1 - q)(1 + ny)y}{(1 + m(1 - q)x + ny)^2}, & J_{22} &= -d + \frac{cp(1 - q)(1 + m(1 - q)x)x}{(1 + m(1 - q)x + ny)^2}. \end{aligned}$$

定理4 若 $r > \alpha$, 则灭绝平衡点 E_0 不稳定; 若 $r < \alpha$, 则灭绝平衡点 E_0 局部渐近稳定.

证明 系统(2)在 E_0 处的雅可比矩阵为

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} r - \alpha & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}.$$

可得 $J(E_0)$ 的特征根为

$$\lambda_1 = r - \alpha, \quad \lambda_2 = -d.$$

若 $r < \alpha$, 即 $\lambda_1 = r - \alpha < 0$, 又 $\lambda_2 = -d < 0$, 故 $J(E_0)$ 的特征根都具有负实部, 从而 E_0 局部渐近稳定; 反之, 若 $r > \alpha$, 则 E_0 不稳定.

定理5 令 $a^* = \frac{cp(1 - q)(r - \alpha)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)}$. 若 $d > a^*$, 则边界平衡点 E_1 局部渐近稳定; 若 $d < a^*$, 则边界平衡点

E_1 不稳定.

证明 系统(2)在 E_1 处的雅可比矩阵为

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -(r - \alpha) & -\frac{r - \alpha}{a} \left(rk + b\alpha + \frac{ap(1 - q)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)} \right) \\ 0 & -d + \frac{cp(1 - q)(r - \alpha)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)} \end{pmatrix}.$$

可得 $J(E_1)$ 的特征根为

$$\lambda_1 = -(r - \alpha), \quad \lambda_2 = -d + \frac{cp(1 - q)(r - \alpha)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)}.$$

由 E_1 的存在性知 $r > \alpha$, 从而 $\lambda_1 < 0$.

当

$$d > \frac{cp(1-q)(r-\alpha)}{a+m(1-q)(r-\alpha)} = a^*$$

成立时,可得 $\lambda_2 < 0$,从而 $J(E_1)$ 的特征根都具有负实部,故 E_1 是局部渐近稳定的.

反之,当 $d < a^*$ 时, E_1 不稳定.

定理 6 假设 $cp - dm > 0$ 且 $r > r^*$ 成立,取

$$s = \frac{p(1-q)(m(1-q) - cn)y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}.$$

当 $a > s$ 时,内部平衡点 E^* 局部渐近稳定.

证明 系统(2)在 E^* 处的雅可比矩阵为

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} J_{11}(E^*) & J_{12}(E^*) \\ J_{21}(E^*) & J_{22}(E^*) \end{pmatrix},$$

其中

$$J_{11}(E^*) = -ax^* + \frac{pm(1-q)^2 x^* y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}, \quad J_{12}(E^*) = -\frac{rkx^*}{(1+ky^*)^2} - \frac{p(1-q)(1+m(1-q)x^*)x^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2} - \alpha bx^*,$$

$$J_{21}(E^*) = \frac{cp(1-q)(1+ny^*)y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}, \quad J_{22}(E^*) = -\frac{cpn(1-q)x^* y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}.$$

$J(E^*)$ 的迹 T 与行列式 D 可分别表示出来:

$$T = \text{tr}(J(E^*)) = -ax^* + \frac{p(1-q)(m(1-q) - cn)x^* y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2},$$

$$D = \det(J(E^*)) = \frac{cp(1-q)x^* y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2} \left(nax^* + \frac{rk(1+ny^*)}{(1+ky^*)^2} + \alpha b(1+ny^*) + \frac{p(1-q)(1+m(1-q)x^* + ny^*)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2} \right) > 0.$$

从而 $J(E^*)$ 所对应的特征方程为 $\lambda^2 - \text{tr}(J(E^*))\lambda + \det(J(E^*)) = 0$.

令

$$s = \frac{p(1-q)(m(1-q) - cn)y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}.$$

则当 $a > s$ 时,可得 $\text{tr}(J(E^*)) < 0$. 又 $\det(J(E^*)) > 0$, 根据 Routh-Hurwitz 判据可知 $J(E^*)$ 所对应的特征方程的特征根都具有负实部,故 E^* 局部渐近稳定.

定理 7 内部平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$ 全局渐近稳定当且仅当以下条件满足:

$$\eta_1 = r - \alpha + ax^* - \frac{p(1-q)y^*}{1+m(1-q)\eta + n\eta} < 0, \quad \eta_2 = p(1-q)x^* + b\alpha x^* - \frac{d}{c} < 0,$$

$$\eta_3 = -\frac{rx^*}{1+k\eta} + \alpha x^* + \frac{d}{c} y^* < 0, \quad \max\{x, y\} \leq \eta.$$

证明 构造关于 $E^* = (x^*, y^*)$ 的正定函数 $V(t) = \left(x - x^* - x^* \ln \frac{x}{x^*}\right) + \frac{1}{c} \left(y - y^* - y^* \ln \frac{y}{y^*}\right)$, 则有

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{dV}{dx} \cdot \frac{dx}{dt} + \frac{dV}{dy} \cdot \frac{dy}{dt} \\ &= (x - x^*) \left(\frac{r}{1 + ky} - (1 + by)\alpha - ax - \frac{p(1 - q)y}{1 + m(1 - q)x + ny} \right) + (y - y^*) \left(\frac{p(1 - q)x}{1 + m(1 - q)x + ny} - \frac{d}{c} \right) \\ &= x \left(\frac{r}{1 + ky} - (1 + by)\alpha - ax + ax^* - \frac{p(1 - q)y^*}{1 + m(1 - q)x + ny} \right) \\ &\quad + y \left(\frac{p(1 - q)x^*}{1 + m(1 - q)x + ny} + b\alpha x^* - \frac{d}{c} \right) + \left(-\frac{rx^*}{1 + ky} + \alpha x^* + \frac{d}{c} y^* \right) \\ &\leq x \left(r - \alpha + ax^* - \frac{p(1 - q)y^*}{1 + m(1 - q)\eta + n\eta} \right) + y \left(p(1 - q)x^* + b\alpha x^* - \frac{d}{c} \right) + \left(-\frac{rx^*}{1 + k\eta} + \alpha x^* + \frac{d}{c} y^* \right) \\ &= x\eta_1 + y\eta_2 + \eta_3, \end{aligned}$$

其中 $\max\{x, y\} \leq \eta$. 由 $\eta_1 < 0, \eta_2 < 0, \eta_3 < 0$ 可得 $\frac{dV}{dt} < 0$, 所以 $V(t)$ 为 Lyapunov 函数. 因此内部平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$ 全局渐近稳定.

3 模型分岔分析

3.1 跨临界分岔

定理 8 若 $d = a^*$, 则系统(2)在 E_1 处产生跨临界分岔.

证明 由于系统(2)在 E_1 处的雅可比矩阵

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -(r - \alpha) & -\frac{r - \alpha}{a} \left(rk + b\alpha + \frac{ap(1 - q)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)} \right) \\ 0 & -d + \frac{cp(1 - q)(r - \alpha)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)} \end{pmatrix}.$$

$J(E_1)$ 所对应的特征根为

$$\lambda_1 = -(r - \alpha), \quad \lambda_2 = -d + \frac{cp(1 - q)(r - \alpha)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)}.$$

若

$$d = \frac{cp(1 - q)(r - \alpha)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)} \doteq a^*,$$

则 $\lambda_2 = 0$. 设

$$\mathbf{v} = (v_1, v_2)^T, \quad \boldsymbol{\omega} = (\omega_1, \omega_2)^T$$

分别为矩阵 $J(E_1)$ 和矩阵 $J(E_1)^T$ 的零特征值所对应的特征向量. 由 $J(E_1)v = 0$, 可得

$$av_1 + v_2 \left(rk + b\alpha + \frac{ap(1 - q)}{a + m(1 - q)(r - \alpha)} \right) = 0.$$

由 $J(E_1)^T \boldsymbol{\omega} = 0$, 可得 $-(r - \alpha)\omega_1 = 0$. 则 $\omega_1 = 0$. 取 $\omega_2 = 1$, 可得 $\boldsymbol{\omega} = (0, 1)^T$.

令 $\dot{X} = F(X)$, $X = (x, y)^T$, 其中

$$F = \begin{pmatrix} \frac{rx}{1+ky} - (1+by)\alpha x - ax^2 - \frac{p(1-q)xy}{1+m(1-q)x+ny} \\ \frac{cp(1-q)xy}{1+m(1-q)x+ny} - dy \end{pmatrix},$$

则

$$\omega^T [F_d(E_1, a^*)] = (0, 1) \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} = 0, \quad \omega^T [DF_d(E_1, a^*)v] = (0, 1) \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = (0, 1) \begin{pmatrix} 0 \\ -v_2 \end{pmatrix} = -v_2 \neq 0,$$

$$\omega^T [D^2F(E_1, a^*)(v, v)] = -\frac{2acp(1-q)v_2^2}{(a+m(1-q)(r-\alpha))^2} \left(rk + b\alpha + \frac{ap(1-q)}{a+m(1-q)(r-\alpha)} + n(r-\alpha) \right) \neq 0.$$

根据 Sotomayor 理论, 系统在 E_1 处产生跨临界分岔.

3.2 Hopf 分岔

对于内部平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$, 若存在一对实部为零的复共轭特征值, 且满足横截性条件, 则产生 Hopf 分岔. 由特征方程

$$\lambda^2 - \text{tr}(\mathbf{J}(E^*))\lambda + \det(\mathbf{J}(E^*)) = 0.$$

可得

$$\lambda_i = \frac{1}{2} \left(A_1 \pm \sqrt{A_1^2 - 4A_2} \right), \quad i = 1, 2,$$

其中

$$A_1 = \text{tr}(\mathbf{J}(E^*)), \quad A_2 = \det(\mathbf{J}(E^*)).$$

若 $A_1 = 0$ 且 $A_2 > 0$, 则特征根为一对纯虚根. 因此考虑 q 作为分岔参数. 令 $q = q^*$, q^* 为产生 Hopf 分岔的临界值, 其中

$$\Delta = (2ax^*m(1+ny^*) + cnp y^*)^2 - 4a(am^2(x^*)^2 - mpy^*)(1+2ny^* + n^2(y^*)^2) \geq 0,$$

$$q^* = 1 + \frac{2ax^*m(1+ny^*) + cnp y^* \mp \sqrt{\Delta}}{2(am^2(x^*)^2 - mpy^*)}, \quad \text{且 } 0 \leq q^* < 1.$$

定理 9 若满足以下条件:

$$B_1(q^*) = 0, \quad B_2(q^*) \neq 0, \quad A_1 \frac{dA_2(q)}{dq} + B_2^2 \frac{dA_1(q)}{dq} \neq 0,$$

则系统(2)在 $E^* = (x^*, y^*)$ 处产生 Hopf 分岔.

证明 设

$$\lambda(q^*) = B_1(q) + iB_2(q)$$

为特征方程的复特征根, 代入特征方程并分开实部与虚部可得

$$B_1^2 - B_2^2 - A_1B_1 + A_2 = 0, \quad 2B_1B_2 - A_1B_2 = 0.$$

取 $q = q^*$ 使得 $B_1(q^*) = 0$, 代入上式可得

$$-B_2^2 + A_2 = 0, \quad A_1B_2 = 0 (B_2 \neq 0).$$

解得

$$A_1(q^*) = 0, \quad B_2(q^*) = \pm \sqrt{A_2(q^*)}.$$

从而有

$$\lambda(q^*) = \pm i \sqrt{A_2(q^*)} \neq 0.$$

将式(3)对参数 q 求导, 并将 $B_1(q^*) = 0$ 代入可得

$$-A_1 \frac{dB_1(q)}{dq} - 2B_2 \frac{dB_2(q)}{dq} = -\frac{dA_2(q)}{dq}, \quad 2B_2 \frac{dB_1(q)}{dq} - A_1 \frac{dB_2(q)}{dq} = B_2 \frac{dA_1(q)}{dq}.$$

解上述方程得

$$\left[\frac{dB_1(q)}{dq} \right]_{q=q^*} = \left[\frac{1}{A_1^2 + 4B_2^2} \left(A_1 \frac{dA_2(q)}{dq} + B_2 \frac{dA_1(q)}{dq} \right) \right]_{q=q^*}.$$

若

$$A_1 \frac{dA_2(q)}{dq} + B_2 \frac{dA_1(q)}{dq} \neq 0,$$

则

$$\left[\frac{dB_1(q)}{dq} \right]_{q=q^*} \neq 0,$$

得证.

下面对极限环的稳定性进行分析.

令 $x = u - x^*$, $y = v - y^*$, 由泰勒展开得:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = a_{10}u + a_{01}v + a_{11}uv + a_{20}u^2 + a_{02}v^2 + a_{30}u^3 + a_{21}u^2v + a_{12}uv^2 + a_{03}v^3 + O(|u| + |v|)^4, \\ \frac{dv}{dt} = b_{10}u + b_{01}v + b_{11}uv + b_{20}u^2 + b_{02}v^2 + b_{30}u^3 + b_{21}u^2v + b_{12}uv^2 + b_{03}v^3 + O(|u| + |v|)^4, \end{cases}$$

其中

$$\begin{aligned} a_{10} &= -ax^* + \frac{pm(1-q)^2 x^* y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}, & a_{01} &= -\frac{rkx^*}{(1+ky^*)^2} - \frac{p(1-q)(1+m(1-q)x^*)x^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2} - \alpha bx^*, \\ a_{11} &= -\frac{rk}{(1+ky^*)^2} - b\alpha - \frac{p(1-q)(1+m(1-q)x^* + ny^* + 2mnx^*y^*(1-q))}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^3}, \\ a_{20} &= -a + \frac{pm(1-q)^2 y^*(1+y^*)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^3}, & a_{02} &= \frac{rk^2 x^*}{(1+ky^*)^3} + \frac{np(1-q)(1+m(1-q)x^*)x^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^3}, \\ a_{30} &= -\frac{pm^2(1-q)^3 y^*(1+ny^*)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4}, & a_{21} &= \frac{mp(1-q)^2(1+m(1-q)x^* + 2mn(1-q)x^*y^* - n^2(y^*)^2)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4}, \\ a_{12} &= \frac{rk^2}{(1+ky^*)^3} - \frac{cp(1-q)((n+2mn(1-q)x^*)(1+m(1-q)x^* + ny^*))}{2(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4} \\ &\quad - \frac{3n(1+ny^* + m(1-q)x^*(1+2ny^*))}{2(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4}, \\ a_{03} &= -\frac{rk^3 x^*}{(1+ky^*)^4} - \frac{n^2 p(1-q)(1+m(1-q)x^*)x^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4}, & b_{10} &= \frac{cp(1-q)(1+ny^*)y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}, \\ b_{01} &= -\frac{cpn(1-q)x^*y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}, & b_{11} &= \frac{cp(1-q)(1+m(1-q)x^*(1+2ny^*) + ny^*)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^2}, \\ b_{20} &= -\frac{mcp(1-q)^2(1+ny^*)y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^3}, & b_{02} &= -\frac{cpn(1-q)x^*(1+m(1-q)x^*)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^3}, \\ b_{30} &= \frac{m^2 cp(1-q)^3(1+ny^*)y^*}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4}, & b_{21} &= \frac{mp(1-q)^2(1+(1+2ny^*)m(1-q)x^* - n^2(y^*)^2)}{(1+m(1-q)x^* + ny^*)^4}, \end{aligned}$$

$$b_{12} = \frac{cp(1-q)(-2n-3n^2y^*+2nm^2(1-q)^2(x^*)^2-4mn^2(1-q)x^*y^*)}{2(1+m(1-q)x^*+ny^*)^4}, \quad b_{03} = \frac{cpn^2(1-q)x^*(1+m(1-q)x^*)}{(1+m(1-q)x^*+ny^*)^4}.$$

因此,第一 Lyapunov 指数为

$$\begin{aligned} \sigma = & -\frac{3\pi}{2a_{01}\Delta^{\frac{3}{2}}}\left\{[a_{10}b_{10}(a_{11}^2+a_{11}b_{02}+a_{02}b_{11})+a_{10}a_{01}(b_{11}^2+a_{20}b_{11}+a_{11}b_{02})+b_{10}^2(a_{11}a_{02}+2a_{02}b_{02})\right. \\ & -2a_{10}b_{10}(b_{02}^2-a_{20}a_{02})-2a_{10}a_{01}(a_{20}^2-b_{20}b_{02})-a_{01}^2(2a_{20}b_{20}+b_{11}b_{20})+(a_{01}b_{10}-2a_{10}^2)(b_{11}b_{02}-a_{11}a_{20})] \\ & \left.-(a_{10}^2+a_{01}b_{10})[3(b_{10}b_{03}-a_{01}a_{30})+2a_{10}(a_{21}+b_{12})+(b_{10}a_{12}-a_{01}b_{21})]\right\}, \end{aligned}$$

其中

$$\Delta = a_{10}b_{01} - a_{01}b_{10}.$$

若 $\sigma > 0$, 则为亚临界 Hopf 分岔; 若 $\sigma < 0$, 则为超临界 Hopf 分岔.

4 数值模拟

结合前文得到的理论与生态环境的实际情况,对系统(2)中的部分参数进行合理的赋值,即

$$a = 0.4, \quad m = 10, \quad b = 0.5, \quad \alpha = 0.5, \quad c = 0.9, \quad d = 0.5, \quad r = 1.2, \quad n = 0.5, \quad p = 30.$$

观察图 1a 可以发现当 $k = 5, q = 0.8$ 时,系统出现极限环,这证明了此时内部平衡点处会发生 Hopf 分岔.随着时间的变化,食饵与捕食者的变化如图 1b 所示.

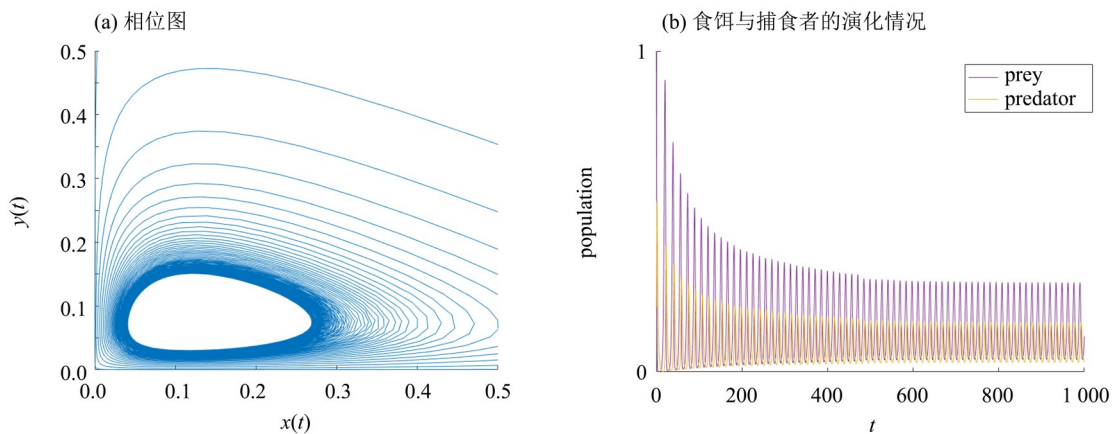


图 1 系统(2)的相位图和演化图($k = 5, q = 0.8$)

Fig. 1 The phase diagram and the evolution diagram of the system (2) ($k = 5, q = 0.8$)

观察图 2a 可以发现当 $k = 5, q = 0.806$ 时,系统极限环变小.此时食饵与捕食者的时序变化如图 2b 所示.

现在我们选择 $k = 5, q = 0.86$,可以观察到系统的极限环消失,捕食者与食饵在内部平衡点达到生态稳定(见图 3a),捕食者与食饵的变化如图 3b 所示.通过数值模拟可以发现:在一定范围内,食饵避难所会影响捕食者与食饵两种群的稳定性.我们可以从生态学的角度来解释上述现象:(i) 较高的食饵避难所明显有利于食饵种群获取生物量;(ii) 虽然食饵避难所的适度增加使得捕食者种群无法从食饵种群中获取大量食物,但它有助于食饵种群的生长,从而确保捕食者种群可以长期获得充足的食物供应.

我们再次改变参数 k 来研究恐惧因素对食饵与捕食者种群密度的影响,分别选择 $k = 0.1$ 与 0.3 ,令 $q = 0.8$,其它参数保持不变.在这种恐惧对食饵繁殖的影响低而对食饵死亡率的影响高的情况下,观察图像可以发现,系统(2)出现极限环(见图 4a~b),可知在内部平衡点处发生 Hopf 分岔,并且随着 k 的增大,极限环变小,此时内部平衡点不稳定.食饵与捕食者的时序变化如图 5a~b 所示.为了使结果更具有生物意义,我们在选取参数时需要保证食饵与捕食者能共存,即系统的轨线能在内部平衡点达到稳定.通过观察图像可以

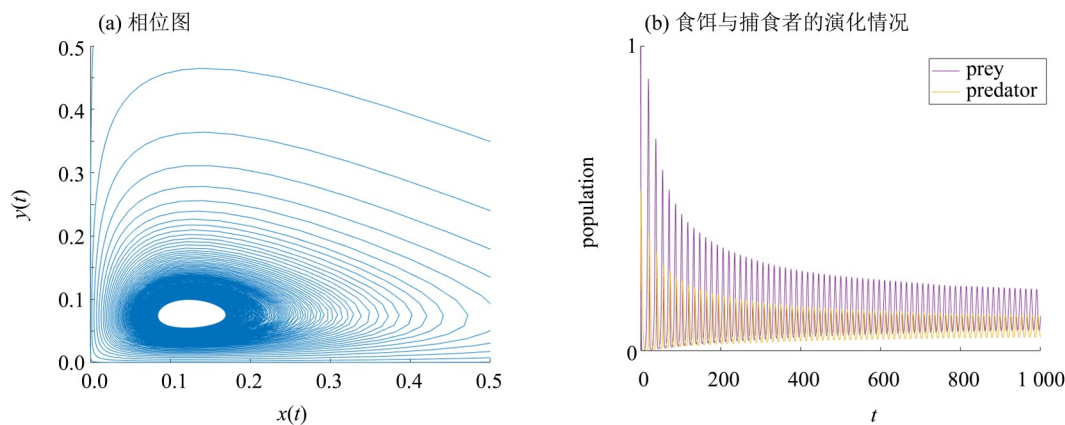


图 2 系统(2)的相位图和演化图($k = 5, q = 0.806$)

Fig. 2 The phase diagram and the evolution diagram of the system (2) ($k = 5, q = 0.806$)

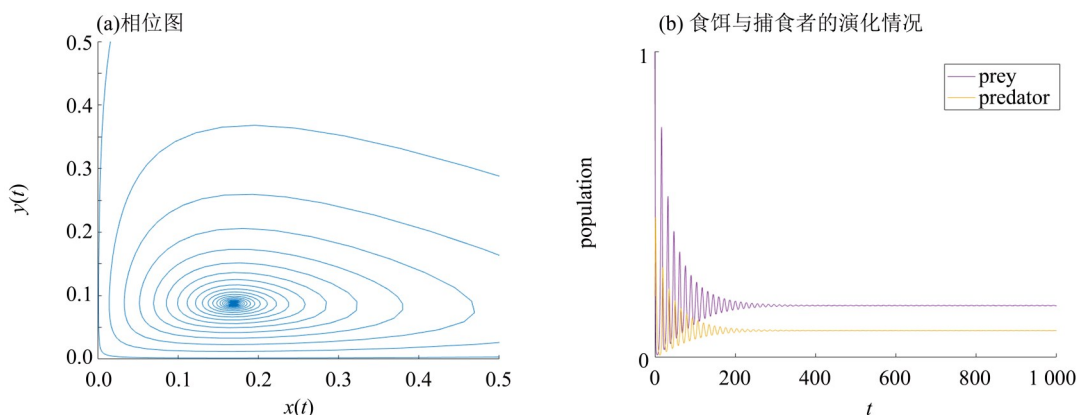


图 3 系统(2)的相位图和演化图($k = 5, q = 0.86$)

Fig. 3 The phase diagram and the evolution diagram of the system (2) ($k = 5, q = 0.86$)

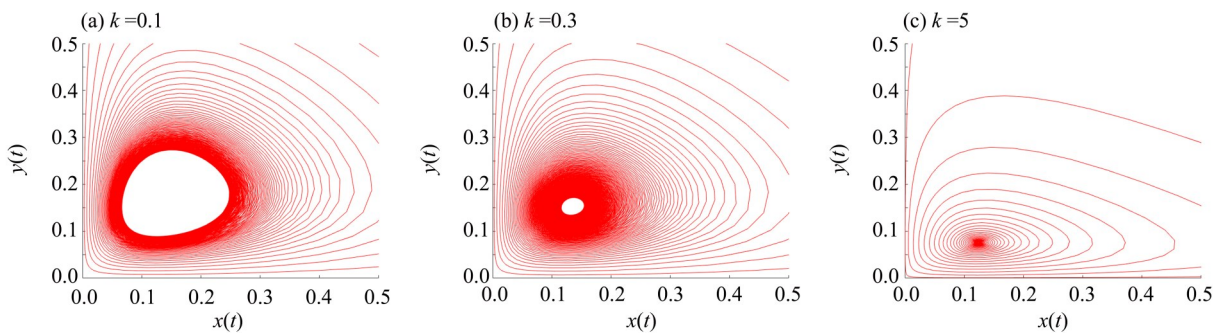
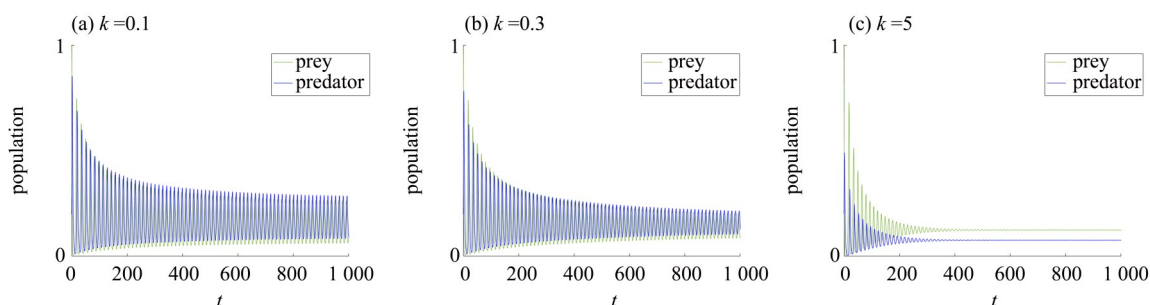


图 4 系统(2)的相位图($q = 0.8, n = 1.2$)

Fig. 4 The phase diagram of the system (2) ($q = 0.8, n = 1.2$)

发现,当我们把 k 的值从 0.3 增加到 5 时,系统极限环消失,捕食者与食饵在内部平衡点达到生态稳定(见图 4b~c),捕食者与食饵的时序变化如图 5b~c 所示.结合前文的理论分析,随着恐惧因子的增大,食饵采取诸如减少觅食时间,缩小觅食范围等反捕食行为,一定程度上影响了捕食者的捕食效率,从而导致捕食者种群密度减小.在生态学中,当恐惧水平较低时,捕食者入侵导致两个物种种群密度振荡;当恐惧水平很高时,两个物种以稳定状态共存.

图 5 系统(2)的演化图($q = 0.8, n = 1.2$)Fig. 5 The evolution diagram of the system (2) ($q = 0.8, n = 1.2$)

5 结 语

在本文中,分析了一类具有食饵避难所和恐惧效应的捕食者-食饵系统,该模型表现出了丰富的动力学行为,研究了不同平衡点的局部稳定性,导出了内部平衡点的局部稳定性和全局稳定性条件;该模型还发生了局部分岔,如跨临界分岔和Hopf分岔,发生跨临界分岔时,边界平衡点 E_1 从不稳定变为稳定;我们也确定了在内部平衡点 E^* 处会引起Hopf分岔的参数,并计算了系统的第一Lyapunov系数来判断Hopf分岔的方向;利用Matlab进行数值模拟,验证了在不同参数取值情况下满足模型(2)的两物种的演化规律,我们发现较高的食饵避难所率 q 有助于食饵获得生物量,从而确保捕食者种群能够长期获得充足的食物供应,因此它们也有助于捕食者种群的增长,从而提高整个系统的稳定性和持久性.然而,当食饵避难率很高的时候,捕食者种群几乎无法捕获食饵种群,以至于捕食者种群被迫灭绝.此外,还分析了恐惧效应对种群密度的影响:恐惧效应的存在不仅影响食饵出生率,还影响食饵的死亡率.随着恐惧效应的增强,捕食者的种群密度会随之下降,这更符合现实实际,对现实生活中的生物防治具有一定意义.

参考文献:

- ALTENDORF K B, LAUNDRÉ J W, LÓPEZ GONZÁLEZ C A, et al, 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer[J]. *J Mammal*, 82(2): 430-439.
- BERRYMAN A A, 1992. The origins and evolution of predator-prey theory[J]. *Ecology*, 73(5): 1530-1535.
- CANTRELL R S, COSNER C, 2001. On the dynamics of predator-prey models with the Beddington-DeAngelis functional response [J]. *J Math Anal Appl*, 257(1): 206-222.
- FAN M, WANG Q, ZOU X F, 2003. Dynamics of a non-autonomous ratio-dependent predator-prey system[J]. *Proc Roy Soc Edinb Sect A Math*, 133(1): 97-118.
- KUANG Y, 1999. Rich dynamics of Gause-type ratio-dependent predator-prey system[J]. *Fields Inst Commun*, 21: 325-337.
- LEI C Y, HAN X L, WANG W M, 2022. Bifurcation analysis and chaos control of a discrete-time prey-predator model with fear factor[J]. *Math Biosci Eng*, 19(7): 6659-6679.
- LEVIN S A, 1974. Dispersion and population interactions[J]. *Am Nat*, 108(960): 207-228.
- MAERZ J C, PANEBIANCO N L, MADISON D M, 2001. Effects of predator chemical cues and behavioral biorhythms on foraging activity of terrestrial salamanders[J]. *J Chem Ecol*, 27(7): 1333-1344.
- PREISSER E L, BOLNICK D I, 2008. The many faces of fear: Comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations[J]. *PLoS One*, 3(6): e2465.
- VESELÝ L, BOUKAL D S, BUŘIČ M, et al, 2017. Effects of prey density, temperature and predator diversity on nonconsumptive predator-driven mortality in a freshwater food web[J]. *Sci Rep*, 7: 18075.
- WANG X Y, ZANETTE L, ZOU X F, 2016. Modelling the fear effect in predator-prey interactions[J]. *J Math Biol*, 73(5): 1179-1204.
- ZHANG N, KAO Y G, XIE B F, 2022. Impact of fear effect and prey refuge on a fractional order prey-predator system with Beddington-DeAngelis functional response[J]. *Chaos*, 32(4): 043125.

(责任编辑 冯兆永)