

文章编号: 1004-4353(2022)02-0112-06

具有恐惧效应和食饵避难所的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型的动力学分析

刘英姿¹, 李忠¹, 何梦昕²

(1. 福州大学 数学与统计学院, 福州 350108; 2. 闽江学院 数学与数据科学学院, 福州 350108)

摘要: 对一类具有恐惧效应和食饵避难所的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型的动力学行为进行了研究. 首先, 利用吹胀的方法研究了模型原点的稳定性, 并通过计算模型平衡点的雅可比矩阵研究了模型的边界和正平衡点的稳定性. 然后, 利用 Dulac 判别法证明了模型的唯一正平衡点是全局渐近稳定的, 并讨论了恐惧效应和食饵避难所对食饵和捕食者种群密度的影响. 最后, 利用数值模拟验证了所得结果的正确性.

关键词: 捕食者-食饵模型; 恐惧效应; 避难所; 种群密度; 稳定性

中图分类号: O29

文献标识码: A

Dynamics analysis of a Leslie-Gower type predator-prey model with fear effect and prey refuge

LIU Yingzi¹, LI Zhong¹, HE Mengxin²

(1. School of Mathematics and Statistics, Fuzhou University, Fuzhou 350108, China;

2. College of Mathematics and Data Science, Minjiang University, Fuzhou 350108, China)

Abstract: The dynamic behaviors of a Leslie-Gower type predator-prey model with fear effect and prey refuge were investigated. Firstly, using blow-up method, the stability of the origin of the model was studied, and the stability of the boundary and positive equilibria of the model were analyzed by calculating the Jacobian matrix of the equilibria of the model. Secondly, the Dulac criterion is used to prove that the unique positive equilibrium point of the model is globally asymptotically stable, and the influence of fear effect and prey refuge on prey and predator population density were discussed. Finally, numerical simulations verified the accuracy of the results.

Keywords: predator-prey model; fear effect; refuge; population density; stability

0 引言

捕食者-食饵模型是描述种群关系的一个重要模型. 研究发现, 捕食者的存在会改变食饵自身的生理机能, 例如食饵会因为担心被捕食者而降低自身的繁殖能力或改变栖息地, 学者们将这种现象称为恐惧效应^[1]. 2016 年, Wang 等^[2]首次将恐惧效应考虑到捕食者-食饵模型中, 研究显示较大的恐惧可以促进系统的稳定. 2017 年, Sasmal^[3]提出了一种具有恐惧效应和 Allee 效应的捕食者-食饵模型, 研究显示该模型会使系统产生双稳现象. 2019 年, Zhang 等^[4]提出了一种将恐惧效应和避难所相结合的捕

收稿日期: 2022-05-22

基金项目: 福建省自然科学基金(2021J01613; 2021J011032)

第一作者: 刘英姿(1997—), 女, 硕士研究生, 研究方向为微分方程及其应用.

通信作者: 李忠(1980—), 男, 博士, 副教授, 研究方向为微分方程及其应用.

食者-食饵模型,研究发现恐惧效应和避难所会改变食饵和捕食者的种群密度,同时恐惧效应也会促进系统的稳定.2020年,Wang等^[5]讨论了一种具有恐惧效应的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型,并分析了该系统的稳定性和 Hopf 分支.基于上述研究,本文研究如下具有恐惧效应和食饵避难所的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型的动力学行为:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{r_0 x}{1+k_0 y} \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) - q_0(1-h)xy, \\ \frac{dy}{dt} = s_0 y \left(1 - \frac{y}{n_0 x(1-h)}\right). \end{cases} \quad (1)$$

其中: x 和 y 分别表示在时间 t 时的食饵和捕食者的种群密度; r_0 和 k_1 分别表示食饵种群的内禀增长率和环境容纳量; q_0 表示捕食者种群的平均捕获率; $\frac{1}{1+k_0 y}$ 表示食饵受到的恐惧效应^[3], k_0 表示恐惧的程度; hx 表示被避难所保护的食饵数量, h 表示避难常数且 $h \in (0,1)$; s_0 和 $n_0 x$ 分别表示捕食者种群的出生率和环境容纳量.对系统(1)进行无量纲变化,即令 $u = \frac{x}{k_1}$ 、 $v = \frac{y}{n_0 k_1}$ 、 $\tau = r_0 t$ 、 $s = \frac{s_0}{r_0}$ 、 $k = k_0 n_0 k_1$ 、

$q = \frac{q_0 n_0 k_1}{r_0}$, 且将 u 、 v 、 τ 仍用 x 、 y 、 t 表示,由此可得如下系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{x}{1+ky} (1-x) - q(1-h)xy, \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{(1-h)x}\right), \end{cases} \quad (2)$$

其中 $(h, q, s, k) \in (0,1) \times \mathbf{R}_+^3$. 本文主要研究系统(2)的稳定性,并讨论恐惧效应和食饵避难所对系统的动力学影响.

1 预备定理

定义系统(2)的初值条件满足 $x > 0$, $y \geq 0$, 则由此易得正 y 轴是系统(2)的不变集,且系统(2)的解都是正的.

定理 1 系统(2)的解是有界的.

证明 由于系统(2)的解都是正的,因此当 $x(t) \geq 1$ 时由系统(2)的第1个式子可得 $\frac{dx}{dt} \leq \frac{x(1-x)}{1+ky} \leq 0$. 如果系统(2)的解 $x(t)$ 的初值满足 $x(0) \geq 1$, 则当 $x(t) \geq 1$ 时 $x(t)$ 是单调减少的,即 $x(t) \leq x(0)$. 如果初值 $x(0) < 1$ 时, 则有 $x(t) < 1$, 故 $x(t) \leq \max\{x(0), 1\} \triangleq M$. 由系统(2)中的第2个式子易知 $\frac{dy}{dt} \leq sy \left(1 - \frac{y}{(1-h)M}\right)$, 故 $\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \leq (1-h)M$. 由以上可知,系统(2)的解是有界的,证毕.

由于原点在系统(2)的右端没有意义,无法通过雅克比矩阵分析原点的稳定性,所以本文利用吹胀方法来讨论原点的稳定性.

定理 2 系统(2)的原点是一个不稳定的点.

证明 利用水平吹胀的方法令 $x = u$ 和 $y = uv$, 则系统(2)可变为如下系统:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u \left(\frac{1-u}{kuv+1} - q(1-h)uv \right), \\ \frac{dv}{dt} = v \left(\frac{u-1}{kuv+1} + q(1-h)uv + s \left(1 - \frac{v}{1-h}\right) \right). \end{cases} \quad (3)$$

令 $u=0$, 则由 $\frac{dv}{dt}=0$ 可得 $v=0$, $v=\frac{(s-1)(1-h)}{s}$, 由此可知由系统(2)的原点吹胀出来的初等奇点为 $(0,0)$ 和 $(0, \frac{(s-1)(1-h)}{s})$. 系统(3)在 $(0,0)$ 和 $(0, \frac{(s-1)(1-h)}{s})$ 处的雅可比矩阵为:

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & s-1 \end{bmatrix},$$

$$J\left(0, \frac{(s-1)(1-h)}{s}\right) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ \frac{(s-1)(1-h)}{s} \left(1 + \frac{k(s-1)(1-h) + q(1-h)^2(s-1)}{s}\right) & 1-s \end{bmatrix}.$$

由以上雅可比矩阵可知: 当 $s > 1$ 时, 由系统(2)的原点可吹胀出两个初等奇点, 其中点 $(0,0)$ 是排斥点, 点 $(0, \frac{(s-1)(1-h)}{s})$ 是鞍点. 当 $s < 1$ 时, 由系统(2)的原点可吹胀出点 $(0,0)$, 且该点为鞍点. 当 $s=1$ 时, 由系统(2)的原点可吹胀出点 $(0,0)$, 且该点处的雅可比矩阵有一个零特征根. 因此, 对系统(3)进行泰勒展开可得:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u - u^2 + P(u, v), \\ \frac{dv}{dt} = uv - \frac{v^2}{1-h} + Q(u, v), \end{cases}$$

其中 $P(u, v)$ 和 $Q(u, v)$ 是不低于 3 次的解析函数. 利用文献[6]中的定理 7.1 进行判定可知, 当 $s=1$ 时由系统(2)的原点吹胀出来的点 $(0,0)$ 是一个排斥的鞍结点. 再利用垂直吹胀的方法即令 $x=\eta w$, $y=\eta$ 和 $dt=(1-h)d\tau$ (仍然用 t 表示 τ), 则系统(2)可变为如下系统:

$$\begin{cases} \frac{dw}{dt} = sw - (s-1)(1-h)w^2 + M(w, \eta), \\ \frac{d\eta}{dt} = -s\eta + s(1-h)w\eta + N(w, \eta), \end{cases} \quad (4)$$

其中 $M(w, \eta)$ 和 $N(w, \eta)$ 是不低于 3 次的解析函数. 下面只需讨论系统(4)在 $(0,0)$ 点的稳定性即可得到系统(2)原点的稳定性. 由系统(4)右端的一次项易知系统(4)在 $(0,0)$ 处的雅可比矩阵为 $J(0,0) = \begin{bmatrix} s & 0 \\ 0 & -s \end{bmatrix}$, 即 $(0,0)$ 点是一个鞍点. 综上可知, 系统(2)的原点是一个不稳定的点, 证毕.

2 平衡点的稳定性

系统(2)始终存在一个边界平衡点 $E_0(1,0)$, 且其正平衡点满足 $\frac{x}{1+ky}(1-x) - q(1-h)xy=0$ 和 $sy\left(1 - \frac{y}{(1-h)x}\right)=0$. 由于正平衡点都大于零, 所以系统(2)的正平衡点满足如下方程:

$$\begin{cases} \frac{1-x}{1+ky} - q(1-h)y = 0, \\ 1 - \frac{y}{(1-h)x} = 0. \end{cases} \quad (5)$$

将 $y=(1-h)x$ 代入方程(5)的第 1 个方程可得 $kq(1-h)^3x^2 + (1+(1-h)^2q)x - 1=0$. 由此易知方程(5)有唯一正解: $x_1 = \frac{-1 - (1-h)^2q + \sqrt{(1+(1-h)^2q)^2 + 4kq(1-h)^3}}{2kq(1-h)^3}$, $y_1=(1-h)x_1$, 故系统(2)有唯一正平衡点 $E_1(x_1, y_1)$.

定理 3 系统(2)的边界平衡点 E_0 是一个鞍点.

证明 系统(2)在 E_0 点的雅可比矩阵为 $J_{E_0} = \begin{bmatrix} -1 & q(h-1) \\ 0 & s \end{bmatrix}$, J_{E_0} 的特征值为 $\lambda_1 = -1$, $\lambda_2 = s$, 因此 E_0 点是一个鞍点. 证毕.

定理 4 系统(2)的正平衡点 E_1 是局部渐近稳定的.

证明 系统(2)在 E_1 点的雅可比矩阵 J_{E_1} 及其行列式和迹分别为:

$$J_{E_1} = \begin{bmatrix} \frac{-x_1}{kx_1(1-h)+1} & \frac{x_1(x_1-1)k}{(kx_1(1-h)+1)^2} - q(1-h)x_1 \\ s(1-h) & -s \end{bmatrix},$$

$$\text{Det}(J_{E_1}) = \frac{x_1 s}{kx_1(1-h)+1} + s(1-h) \left(\frac{x_1(1-x_1)k}{(kx_1(1-h)+1)^2} + q(1-h)x_1 \right),$$

$$\text{Tr}(J_{E_1}) = \frac{-x_1}{kx_1(1-h)+1} - s.$$

由以上易知 $\text{Det}(J_{E_1}) > 0$, $\text{Tr}(J_{E_1}) < 0$, 所以正平衡点 E_1 是局部渐近稳定的, 证毕.

定理 5 系统(2)的唯一正平衡点 E_1 是全局渐近稳定的.

证明 由定理 2 和定理 3 可知, 系统(2)的原点和边界平衡点 E_0 是不稳定的. 由定理 4 可知系统(2)的唯一正平衡点 E_1 是局部渐近稳定的. 因此, 只需证明系统(2)在第一象限内没有闭轨即可证明正平衡点 E_1 是全局渐近稳定的. 取 Dulac 函数 $B(x, y) = \frac{1}{xy}$, 并对 $\frac{\partial(PB)}{\partial x} + \frac{\partial(QB)}{\partial y}$ 进行计算可得:

$$\frac{\partial(PB)}{\partial x} + \frac{\partial(QB)}{\partial y} = -\frac{(ky^2 + y)s + x^2(1-h)}{(ky+1)x^2y(1-h)} < 0,$$

其中 $P(x, y) = \frac{x}{1+ky}(1-x) - q(1-h)xy$, $Q(x, y) = sy\left(1 - \frac{y}{(1-h)x}\right)$. 由定理 1 可知系统(2)是有界的, 由 Bendixson-Dulac 判别法^[7]可知系统(2)在第一象限内没有闭轨, 又因为正平衡点 E_1 是局部渐近稳定的, 所以正平衡点 E_1 是全局渐近稳定的, 证毕.

3 恐惧效应和食饵避难所对种群密度的影响

正平衡点 $E_1(x_1, y_1)$ 满足如下方程:

$$\begin{cases} \frac{x_1}{1+ky_1}(1-x_1) - q(1-h)x_1y_1 = 0, \\ sy_1\left(1 - \frac{y_1}{(1-h)x_1}\right) = 0. \end{cases} \quad (6)$$

由方程(6)中的第1个方程可得 $1-x_1 = q(1-h)y_1(1+ky_1) > 0$, 即 $x_1 < 1$. 记 $F \triangleq \frac{x_1}{1+ky_1}(1-x_1) - q(1-h)x_1y_1$, $G \triangleq sy_1\left(1 - \frac{y_1}{(1-h)x_1}\right)$, 则方程(2)在 $E_1(x_1, y_1)$ 点的雅可比矩阵的行列式为:

$$J = \frac{D(F, G)}{D(x_1, y_1)} = \begin{vmatrix} F_{x_1} & F_{y_1} \\ G_{x_1} & G_{y_1} \end{vmatrix} = \frac{x_1 s}{1+kx_1(1-h)} + s(1-h) \left(\frac{x_1(1-x_1)k}{(1+kx_1(1-h))^2} + q(1-h)x_1 \right) > 0.$$

利用隐函数求导法则求 x_1 和 y_1 对 k 的导函数可得:

$$\frac{dx_1}{dk} = -\frac{1}{J} \frac{D(F, G)}{D(k, y_1)} = -\frac{1}{J} \begin{vmatrix} F_k & F_{y_1} \\ G_k & G_{y_1} \end{vmatrix} = -\frac{1}{J} \frac{x_1^2(1-x_1)(1-h)s}{(1+kx_1(1-h))^2} < 0,$$

$$\frac{dy_1}{dk} = -\frac{1}{J} \frac{D(F, G)}{D(x_1, k)} = -\frac{1}{J} \begin{vmatrix} F_{x_1} & F_k \\ G_{x_1} & G_k \end{vmatrix} = -\frac{1}{J} \frac{x_1^2(1-x_1)(1-h)^2s}{(1+kx_1(1-h))^2} < 0.$$

于是由 $\frac{dx_1}{dk} < 0$ 和 $\frac{dy_1}{dk} < 0$ 可知, 食饵和捕食者的种群密度是关于 k 的递减函数, 即恐惧效应不利于食饵和捕食者的种群密度.

下面讨论食饵避难所对食饵和捕食者种群密度的影响. 利用隐函数求导法则求 x_1 和 y_1 对 h 的导函数可得:

$$\frac{dx_1}{dh} = -\frac{1}{J} \frac{D(F, G)}{D(h, y_1)} = -\frac{1}{J} \begin{vmatrix} F_h & F_{y_1} \\ G_h & G_{y_1} \end{vmatrix} = \frac{1}{J} \left(2qx_1^2(1-h)s + \frac{sx_1^2(1-x_1)k}{(1+kx_1(1-h))^2} \right) > 0,$$

$$\frac{dy_1}{dh} = -\frac{1}{J} \frac{D(F, G)}{D(x_1, h)} = -\frac{1}{J} \begin{vmatrix} F_{x_1} & F_h \\ G_{x_1} & G_h \end{vmatrix} = \frac{1}{J} x_1^2 s \left((1-h)^2 q - \frac{1}{kx_1(1-h) + 1} \right).$$

由 $\frac{dx_1}{dh} > 0$ 可知, 食饵的种群密度是关于 h 的递增函数, 即食饵避难所有利于食饵种群密度的增加. 当

$\frac{1}{kx_1(1-h) + 1} < (1-h)^2 q$ 时, $\frac{dy_1}{dh} > 0$, 即此时食饵避难所有利于捕食者种群密度的增加. 当

$\frac{1}{kx_1(1-h) + 1} > (1-h)^2 q$ 时, $\frac{dy_1}{dh} < 0$, 即此时食饵避难所不利于捕食者种群密度的增加.

下面用两个例子来分别说明恐惧效应和食饵避难所对种群密度的影响.

例 1 对系统(2)取参数 $q=1, s=2, h=\frac{1}{2}$, 即考虑如下的系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{x}{1+ky}(1-x) - \frac{1}{2}xy, \\ \frac{dy}{dt} = 2y\left(1 - \frac{2y}{x}\right). \end{cases} \quad (7)$$

取 $k=1$, 则系统(7)的唯一正平衡点为 $E_1(0.745, 0.372)$; 若取 $k=5$, 则系统(7)的唯一正平衡点为 $E_1(0.612, 0.306)$. 图 1 为恐惧效应对种群密度的影响. 由图 1 可以看出, 随着 k 值的增大, 食饵和捕食者最终均达到稳定的种群密度(分别由 0.745 降到 0.612, 由 0.372 降到 0.306), 由此可知恐惧效应不利于食饵和捕食者种群密度的增加.

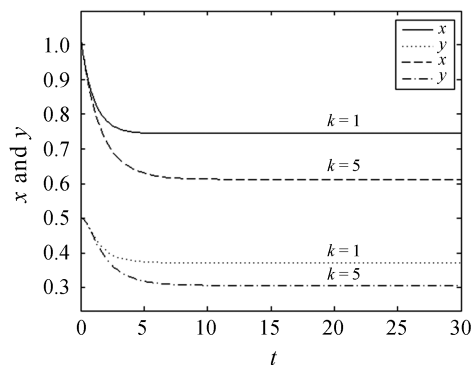


图 1 恐惧效应对种群密度的影响

例 2 对系统(2)取参数 $k=1, s=2, q=4$, 即考虑如下的系统:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{x}{1+2y}(1-x) - (1-h)xy, \\ \frac{dy}{dt} = 2y\left(1 - \frac{y}{(1-h)x}\right). \end{cases}$$

图 2 为食饵避难所对食饵种群密度的影响. 由图 2 可以看出, 食饵的种群密度随着避难所 h 的增大而增大, 说明增加食饵避难所有利于食饵种群密度的增加. 图 3 是食饵避难所对捕食者种群密度的影响. 从图 3 可以看出, 当 h 的取值为 $0 < h < 0.548$ 时, 捕食者的种群密度随着食饵避难所的增大而增大; 当 h 的取值为 $0.548 < h < 1$ 时, 捕食者的种群密度随着食饵避难所的增大而变小. 这表明: 当食饵避难所较

小时(即 $h < 0.548$), 只有少部分的食饵进入避难所, 但由于此时食饵种群的密度还在增大, 因此捕食者仍会有较多的食饵可以捕食者, 即较小的食饵避难所有利于捕食者种群密度的增加; 当食饵避难所较大时(即 $h > 0.548$), 较多的食饵会进入避难所, 因此此时捕食者能够捕获的食饵变少, 即较大的食饵避难所不利于捕食者种群密度的增加。

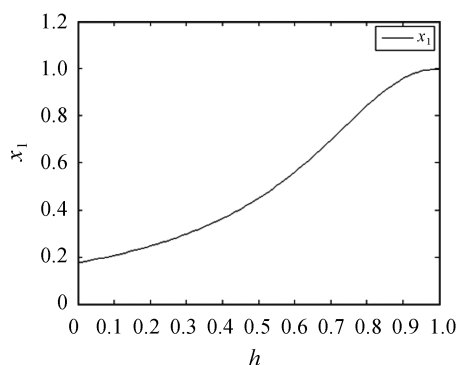


图2 食饵避难所对食饵种群密度的影响

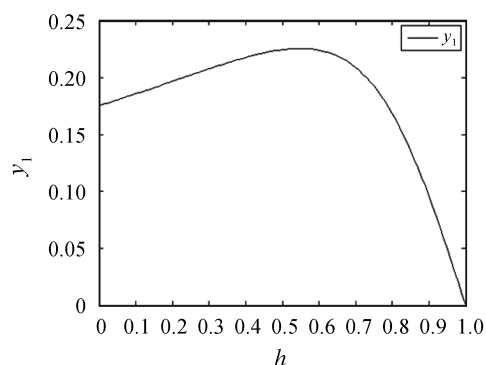


图3 食饵避难所对捕食者种群密度的影响

4 结论

本文考虑了一类具有恐惧效应和食饵避难所的 Leslie-Gower 捕食者-食饵系统, 证明了该系统具有唯一的正平衡点, 且该点是全局渐近稳定的. 研究还表明: 恐惧效应和食饵避难所对系统的稳定性没有影响, 但是恐惧效应和食饵避难所会改变食饵和捕食者的种群密度. 其中恐惧效应会降低食饵和捕食者的种群密度, 食饵避难所会增加食饵的种群密度, 较小的食饵避难所会增加捕食者的种群密度, 较大的食饵避难所会降低捕食者的种群密度. 该结果可为调整种群密度提供参考. 本文模型考虑的是相对简单的 Holling I 型功能性反应函数, 在今后的研究中我们将考虑一些更为复杂的功能性反应函数, 以此进一步研究具有恐惧效应和食饵避难所的捕食者-食饵模型的动力学行为。

参考文献:

- [1] ZANETTE L, WHITE A F, ALLEN M C. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year[J]. Science, 2011, 334: 1398-1401.
- [2] WANG X Y, ZANETTE L, ZOU X F. Modelling the fear effect in predator-prey interactions[J]. Journal of Mathematical Biology, 2016, 73(5): 1179-1204.
- [3] SASMAL S K. Population dynamics with multiple Allee effects induced by fear factors-A mathematical study on prey-predator interactions[J]. Applied Mathematical Modelling, 2018, 64: 1-14.
- [4] ZHANG H S, CAI Y L, FU S M, et al. Impact of the fear effect in a prey-predator model incorporating a prey refuge[J]. Applied Mathematics and Computation, 2019, 356: 328-337.
- [5] WANG X Q, TAN Y P, CAI Y L, et al. Impact of the fear effect on the stability and bifurcation of a Leslie-Gower predator-prey model[J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2020, 30(14): 2050210.
- [6] 张芷芬, 丁同仁, 黄文灶, 等. 微分方程定性理论[M]. 北京: 科学出版社, 1985: 131-132.
- [7] 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: 182-183.