DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2018.06.017

具有 Beddington-DeAngelis 功能反应及恐惧效应的捕食系统[①]

闫建博， 刘贤宁

西南大学 数学与统计学院，重庆 400715

摘要：针对具有恐惧效应的捕食系统，考虑 Beddington-DeAngelis(B-D)功能反应，构建并分析了模型的动力学性质.给出了平衡点的存在条件，并通过 Hurwitz 判据、Lyapunov 函数和 Dulc 函数对平衡点的局部及全局稳定性进行了分析.

关 键 词：捕食系统；恐惧效应；B-D 功能反应；稳定性

中图分类号：O194 **文献标志码**：A **文章编号**：1673－9868(2018)06－0109－06

1 模型建立

研究捕食食饵模型的驱动机制在生态学和生物进化科学中有重要的意义.大量的数学模型只考虑了捕食者对食饵的捕杀作用，且用食饵数量的减少来描述捕食事件[1-3].而研究表明，仅捕食者在食饵面前出现就能影响食饵种群规模大小，其影响甚至超过直接捕食的效果[1-4].尽管有些生物学家已经意识到食饵与捕食者之间的关系不能简单地描述为直接捕杀，应该把食饵的恐惧情绪所造成的自身减员也考虑进去[5-7]，但是并没有建立相应的数学模型来解释这一现象.最近，文献[8]建立了恐惧减小食饵出生率的模型，并分析了线性功能反应和 Holling-II 功能反应下系统的动力学现象.

另外，恐惧在影响食饵出生率的同时也可能影响食饵的种内竞争强度和反捕食能力.我们使用 Beddington-DeAngelis(B-D) 功能反应[9-11] 描述食饵的反捕食能力，建立如下模型：

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t}=\dfrac{ru}{1+kv}-\mathrm{d}u-au^{2}-\dfrac{puv}{1+q_{1}u+q_{2}v}\\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t}=\dfrac{cpuv}{1+q_{1}u+q_{2}v}-mv\end{cases}\tag{1}$$

其中 u 和 v 分别是食饵和捕食者，r 代表未受捕食者影响的食饵出生率，k 代表食饵对捕食者的恐惧因子，d 和 m 分别代表食饵和捕食者的自然死亡率，a 是食饵的种内竞争因子，p 是食饵和捕食者的有效接触率，q_1 代表捕食对食饵的饱和作用，q_2 代表捕食者之间的相互作用或者食饵因恐惧影响产生的反捕食作用，c 代表捕食者的捕食转化率.

关于具有线性功能反应和 Holling-II 功能反应的模型，文献[8]已作了详细的讨论，本文将研究引入参数 q_2 后，系统动力学性态的变化.

---

① 收稿日期：2017－10－01
基金项目：国家自然科学基金项目(11671327).
作者简介：闫建博(1992－)，男，硕士研究生，主要从事动力系统的研究.
通信作者：刘贤宁，教授，博士研究生导师.

2　模型分析

引理1　在初始条件 $u \geqslant 0$，$v \geqslant 0$ 下，系统(1)的解是非负的，且一致最终有界的[12].

2.1　平衡点的存在性

定理1　系统(1)始终存在灭绝平衡点 $E_0=(0,0)$. 当 $r>d$ 时，系统(1)存在只有食饵存活的平衡点 $E_1=\left(\dfrac{r-d}{a},0\right)$；当 $r>d$ 及 $(r-d)(cp-mq_1)>am$ 时，系统(1)存在共存平衡点 $E_2=(u^*,v^*)$.

证　系统(1)的所有平衡点都满足

$$\begin{cases} u\left(\dfrac{r}{1+kv}-d-au-\dfrac{pv}{1+q_1u+q_2v}\right)=0 \\ v\left(-m+\dfrac{cpu}{1+q_1u+q_2v}\right)=0 \end{cases} \tag{2}$$

显然 E_0 一直存在. 当 $r>d$ 时 E_1 存在. 下面考虑共存平衡点 E_2 的存在性. 由(2)式得

$$u=\frac{mq_2v+m}{cp-mq_1} \tag{3}$$

易得：如果正平衡点存在，必有 $cp-mq_1>0$. 将(3)式代入到(2)式，得

$$a_3v^3+a_2v^2+a_1v+a_0=0 \tag{4}$$

其中：

$$a_0=\frac{cm[(r-d)(cp-mq_1)-am]}{(cp-mq_1)^2}$$

$$a_1=(k+q_2)a_0-\frac{acm^2q_2}{(cp-mq_1)^2}-\frac{rcmk}{(cp-mq_1)}-m$$

$$a_2=-\frac{cdkmq_2}{cp-mq_1}-\frac{acm^2q_2^2}{(cp-mq_1)^2}-mk-\frac{2ackm^2q_2}{(cp-mq_1)^2}$$

$$a_3=-\frac{ackm^2q_2^2}{(cp-mq_1)^2}$$

记 $f(v)=a_3v^3+a_2v^2+a_1v+a_0$，则 $f'(v)=3a_3v^2+2a_2v+a_1$. 令 $f'(v)=0$，由韦达定理得：

$$\lambda_1\lambda_2=-\frac{a_1}{3a_3}\qquad \lambda_1+\lambda_2=-\frac{2a_2}{3a_3}<0$$

其中 λ_1 和 λ_2 是 $f'(v)=0$ 的根. 考虑 a_0 和 a_1，有以下几种情况：

(ⅰ) 当 $a_0 \leqslant 0$ 时，$a_1<0$，$\lambda_1\lambda_2>0$，$f(v)$ 在 $(0,+\infty)$ 上单调递减且 $f(0)\leqslant 0$，三次函数 $f(v)$ 无正零点；

(ⅱ) 当 $a_0>0$，$a_1 \leqslant 0$ 时，$\lambda_1\lambda_2 \geqslant 0$，$f(v)$ 在 $(0,+\infty)$ 上单调递减且 $f(0)>0$，$f(v)$ 有唯一正零点；

(ⅲ) 当 $a_0>0$，$a_1>0$ 时，$\lambda_1\lambda_2<0$，原点位于两极值点之间且 $f(0)>0$，$f(v)$ 有唯一正零点.

由 a_0 和 $(r-d)(cp-mq_1)-am$ 同号，结合上面3种情况，当 $(r-d)(cp-mq_1)<am$ 时，系统(1)无正平衡点，当 $(r-d)(cp-mq_1)>am$ 时，系统(1)有唯一正平衡点.

2.2　稳定性分析

定理2　当 $r \leqslant d$ 时，平衡点 $E_0=(0,0)$ 全局渐进稳定；当 $r>d$ 时，平衡点 E_0 不稳定.

证　构造 Lyapunov 函数

$$V(t)=cu(t)+v(t)$$

则 $V(t)$ 沿着系统(1)轨线的导数为

$$V'(t)=\frac{cu(r-d)}{1+kv}-\frac{cdkuv}{1+kv}-\frac{cau^2}{1+kv}-mv$$

当 $r \leqslant d$ 时，对任意 $u \geqslant 0$ 和 $v \geqslant 0$，有 $V'(t) \leqslant 0$，设

$$D_1=\{(u,v)\mid V'(t)=0\}=\{(0,0)\}$$

由 Lyapunov-LaSalle 不变集原理得，当 $r<d$ 时，平衡点 E_0 全局渐进稳定. 另外，在 $E_0=(0,0)$ 处系统(1)的 Jacobian 矩阵为

$$\boldsymbol{J}_{E_0}=\begin{pmatrix} r-d & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix} \tag{5}$$

$\boldsymbol{J}_{E_0}$ 的特征值为 $\lambda_1=r-d$ 和 $\lambda_2=-m$. 显然当 $r>d$ 时，$\lambda_1>0$，平衡点 E_0 不稳定.

定理 3　若 $r>d$，当 $(cp-mq_1)(r-d)<am$ 时，平衡点 E_1 局部渐进稳定；当 $(cp-mq_1)(r-d)>am$ 时，平衡点 E_1 不稳定.

证　在 $E_1=\left(\dfrac{r-d}{a},0\right)$ 处，系统(1) 的 Jacobian 矩阵为

$$\boldsymbol{J}_{E_1}=\begin{pmatrix} d-r & -rku-\dfrac{pu}{1+q_1u} \\ 0 & \dfrac{(cp-mq_1)(r-d)-ma}{a+q_1(r-d)} \end{pmatrix}$$

显然，当 $(cp-mq_1)(r-d)<ma$ 时，$\boldsymbol{J}_{E_1}$ 的 2 个特征值均具有负实部，E_0 局部渐进稳定；当 $(cp-mq_1)(r-d)>ma$ 时，$\boldsymbol{J}_{E_1}$ 存在 1 个正的特征值，此时 E_0 不稳定.

下面考虑共存平衡点 E_2 的局部稳定性. 为表示方便，将 u^* 和 v^* 代换成 u 和 v，易得系统(1) 在 $E_2=(u^*,v^*)$ 处的 Jacobian 矩阵为

$$\boldsymbol{J}_{E_2}=\begin{pmatrix} -au+\dfrac{pq_1uv}{(1+q_1u+q_2v)^2} & -\dfrac{rku}{(1+kv)^2}-\dfrac{pu}{1+q_1u+q_2v}+\dfrac{pq_2uv}{(1+q_1u+q_2v)^2} \\ \dfrac{cpv}{1+q_1u+q_2v}-\dfrac{cpq_1uv}{(1+q_1u+q_2v)^2} & -\dfrac{cpq_2uv}{(1+q_1u+q_2v)^2} \end{pmatrix}$$

则：

$$\mathrm{Det}(\boldsymbol{J}_{E_2})=\frac{acpq_2u^2v}{(1+q_1u+q_2v)^2}+\frac{ckprv(q_2uv+u)}{(kv+1)^2(1+q_1u+q_2v)^2}+\frac{cp^2uv}{(1+q_1u+q_2v)^3} \tag{6}$$

$$\mathrm{Tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})=\frac{u[-a(1+q_1u+q_2v)^2+(q_1-cq_2)v]}{(1+q_1u+q_2v)^2} \tag{7}$$

由(3) 式和(7) 式得

$$\mathrm{sgn}[\mathrm{Tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})]=\mathrm{sgn}[-ac^2p^2+((q_1-cq_2)(cp-mq_1)^2-2ac^2p^2q_2)v-ac^2p^2q_2^2v^2]$$

记：

$$g(v)=-ac^2p^2+[(q_1-cq_2)(cp-mq_1)^2-2ac^2p^2q_2]v-ac^2p^2q_2^2v^2 \tag{8}$$

$$\Delta=(q_1-cq_2)(cp-mq_1)^2[(q_1-cq_2)(cp-mq_1)^2-4ac^2p^2q_2]$$

当 $\Delta>0$ 时，$g(v)=0$ 的 2 个实根分别为：

$$v_1=\frac{(q_1-cq_2)(cp-mq_1)^2-2ac^2p^2q_2-\sqrt{\Delta}}{2ac^2p^2q_2^2}$$

$$v_2=\frac{(q_1-cq_2)(cp-mq_1)^2-2ac^2p^2q_2+\sqrt{\Delta}}{2ac^2p^2q_2^2}$$

定理 4　当 $r>d$ 及 $(r-d)(cp-mq_1)>am$ 时，对于以下条件：

(ⅰ) $q_2>\dfrac{q_1(cp-mq_1)^2}{c(cp-mq_1)^2+4ac^2p^2}$；

(ⅱ) $q_2<\dfrac{q_1(cp-mq_1)^2}{c(cp-mq_1)^2+4ac^2p^2}$ 且 $0<v^*<v_1$；

(ⅲ) $q_2 < \dfrac{q_1(cp-mq_1)^2}{c(cp-mq_1)^2+4ac^2p^2}$ 且 $v^* > v_2$；

(ⅳ) $q_2 < \dfrac{q_1(cp-mq_1)^2}{c(cp-mq_1)^2+4ac^2p^2}$ 且 $v_1 < v^* < v_2$.

当条件 (ⅰ),(ⅱ) 和 (ⅲ) 中有 1 个成立时，正平衡点 E_2 局部渐进稳定；当条件 (ⅳ) 成立时，E_2 不稳定.

证 由条件 (ⅱ) 易知 $\mathrm{Det}(\boldsymbol{J}_{E_2}) > 0$. 由条件 (ⅰ) 易知 $g(v)$ 是开口向下的二次函数. 首先给出 E_2 不稳定的证明. 当条件 (ⅳ) 成立时，$\Delta > 0$，$g(v^*) > 0$，即 $\mathrm{Tr}(\boldsymbol{J}_{E_2}) > 0$，由 Hurwitz 判据知 E_2 不稳定. 当条件 (ⅱ) 或 (ⅲ) 成立时，$\Delta > 0$，$g(v^*) < 0$. 条件 (ⅰ) 成立时，分 2 种情况. 当

$$\frac{q_1(cp-mq_1)^2}{c(cp-mq_1)^2+4ac^2p^2} < q_2 < \frac{q_1}{c}$$

时，$\Delta < 0$，$g(v^*) < 0$；当 $q_2 \geqslant \dfrac{q_1}{c}$ 时，$\Delta \geqslant 0$，由韦达定理得：

$$v_1 v_2 = \frac{1}{q_2^2} > 0 \qquad v_1 + v_2 = \frac{(q_1 - cq_2)(cp-mq_1)^2 - 2ac^2p^2q_2}{ac^2p^2q_2^2} < 0 \tag{9}$$

则 v_1, v_2 均小于 0，可知 $g(v^*) < 0$. 又因 $g(v^*) < 0$ 等价于 $\mathrm{Tr}(\boldsymbol{J}_{E_2}) < 0$，根据 Hurwitz 判据，此时 E_2 局部渐进稳定.

注 $0 < v^* < v_1$ 等价于 $f(v_1) < 0$；$v^* > v_2$ 等价于 $f(v_2) > 0$；$v_1 < v^* < v_2$ 等价于 $f(v_1) > 0$，且 $f(v_2) < 0$.

定理 5 当 $r > d$ 且$(cp-mq_1)(r-d) < am$ 时，边界平衡点 E_1 全局渐进稳定.

证 由引理 1 知系统最终有界. 当 $r > d$ 且$(cp-mq_1)(r-d) < am$ 时，由定理 1 知，系统(1) 除了灭绝平衡点 E_0 和边界平衡点 E_1 外没有其它平衡点. 非负 u 轴是正向不变集，非负 v 轴排斥正解，因此没有包围 E_0 或 E_1 的闭轨线. 又因 E_0 不稳定，E_1 局部稳定，则所有的解最终都将趋近于 E_1[13].

接下来考虑平衡点 E_2 的全局稳定性. 为简化计算，作变换：

$$t = \frac{(1+kv)(1+q_1u+q_2v)}{m}\tilde{t} \qquad \tilde{u} = \frac{cp-mq_1}{m}u \qquad \tilde{v} = kv$$

则系统(1) 化为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}\tilde{u}}{\mathrm{d}\tilde{t}} = \tilde{u}(\alpha_1 + \alpha_2\tilde{u} - \alpha_3\tilde{u}^2 + \alpha_4\tilde{v} - \alpha_5\tilde{u}\tilde{v} - \alpha_3\tilde{u}^2\tilde{v} - \alpha_6\tilde{v}^2 - \alpha_7\tilde{u}\tilde{v}^2) = P(u, v) \\ \dfrac{\mathrm{d}\tilde{v}}{\mathrm{d}\tilde{t}} = (1+\tilde{v})\ \dfrac{\tilde{v}}{k}\left(\tilde{u} - 1 - \dfrac{q_2}{k}\tilde{v}\right) = \boldsymbol{Q}(u, v) \end{cases}$$

其中：

$$\alpha_1 = \frac{r-d}{cp-mq_1} \qquad \alpha_2 = \frac{m(rq_1 - dq_1 - a)}{(cp-mq_1)^2}$$

$$\alpha_3 = \frac{am^2q_1}{(cp-mq_1)^3} \qquad \alpha_4 = \frac{q_2(r-d) - p - dk}{k(cp-mq_1)}$$

$$\alpha_5 = \frac{m(aq_2 + ak + dkq_1)}{k(cp-mq_1)^2} \qquad \alpha_6 = \frac{p + dq_2}{k(cp-mq_1)}$$

$$\alpha_7 = \frac{amq_2}{k(cp-mq_1)^2}$$

显然 $\alpha_i > 0(i=1,3,5,6,7,8)$，$\alpha_2, \alpha_4$ 的符号不确定.

定理 6 当$(cp-mq_1)(r-d) > am$ 且 $\alpha_2 \leqslant 2\alpha_3$，$\dfrac{1}{k} \leqslant \alpha_2 + \alpha_5$ 成立时，正平衡点 E_2 全局渐进稳定.

证 设 Dulac 函数为 $B(u, v) = u^{-1}v^{\beta}$，其中参数 β 待定，则

$$D = \frac{\partial(P(u, v)B(u, v))}{\partial u} + \frac{\partial(Q(u, v)B(u, v))}{\partial v} =$$
$$u^{-1}v^{\beta}(h_1(u)v^2 + h_2(u)v + h_3(u))$$

其中：

$$h_1(u, \beta) = -\alpha_7 u - \frac{k(3+\beta)}{q_2^2}$$

$$h_2(u, \beta) = -2\alpha_3 u^2 + u\left(\frac{2+\beta}{k} - \alpha_5\right) - \frac{2+\beta}{k} - \frac{q_2(2+\beta)}{k^2}$$

$$h_3(u, \beta) = -2\alpha_3 u^2 + u\left(\frac{1+\beta}{k} + \alpha_2\right) - \frac{1+\beta}{k}$$

若 $\beta > -2$，$\frac{1}{k} \leqslant \alpha_2 + \alpha_5$，则 $h_1(u, \beta) < 0$，且对任意 $u \in [0, \infty)$，有

$$h_2(u, \beta) = h_3(u, \beta) + \left[u\left(\frac{1}{k} - \alpha_5 - \alpha_2\right) - \frac{1}{k} - \frac{q_2(2+\beta)}{k^2}\right] \leqslant h_3(u, \beta)$$

易知，当 $h_3(u, \beta) \leqslant 0$ 时，$h_2(u, \beta) < 0$，$D(v)$ 在$[0, \infty)$ 上单调递减，最大值 $D(0) = h_3(u, \beta)$. 因此要使 $D \leqslant 0$ 对任意$(u, v) \in \mathbb{R}_+^2$ 成立，只需

$$h_3(u, \beta) \leqslant 0 \qquad \forall u \in [0, \infty) \tag{10}$$

由于 $\alpha_3 > 0$，要使(10) 式成立只需

$$\Delta(\beta) = \left(\frac{1+\beta}{k} + \alpha_2\right)^2 - \frac{8\alpha_3(1+\beta)}{k} \leqslant 0 \tag{11}$$

令 $\bar{\beta} = \frac{1+\beta}{k}$，则(11) 式化为

$$\bar{\Delta}(\bar{\beta}) = \bar{\beta}^2 + 2(\alpha_2 - 4\alpha_3)\bar{\beta} + \alpha_2^2 \leqslant 0 \tag{12}$$

当 $2\alpha_3 - \alpha_2 \geqslant 0$ 时，因为 $\bar{\Delta}(4\alpha_3 - \alpha_2) \leqslant 0$，所以存在 $\bar{\beta}$ 使得(12) 式成立. 事实上，可取 $\bar{\beta} = 4\alpha_3 - \alpha_2$，易得 $\beta > -2$. 因此，在定理 6 给定条件下，对任意$(u, v) \in \mathbb{R}_+^2$，存在 β 使得 $D \leqslant 0$，由 Dulac-Bendixson 定理，平衡点 E_2 全局渐进稳定.

3　结论与讨论

本文基于文献[8] 研究了 B-D 功能反应对具有恐惧效应的捕食系统的影响. 根据计算结果，我们发现，反映反捕食能力的参数 q_2 的大小对捕食系统(1) 的捕食者和食饵是否灭绝没有影响. 与文献[8] 不同的是，在 k 固定的情况下，可以通过调整 q_2 使得系统(1) 达到稳定. 从定理 4 看出，当 q_2 增大时，有利于捕食者和食饵共存，并达到一个各物种数目相对稳定的状态，而随着 q_2 的减小，这种稳定状态将被打破. 由定理 6 还发现，当 q_2 足够大时，对任意两物种的正初始状态，捕食者和食饵稳定共存. 另外，因计算复杂，E_2 的局部稳定性判别条件 (ii),(iii),(iv) 并没有给出相应的参数形式，有待继续研究.

参考文献：

[1] CREEL S，CHRISTIANSON D. Relationships Between Direct Predation and Risk Effects [J]. Trends in Ecology & Evolution，2008，23(4)：194－201.

[2] LIMA S L. Predators and the Breeding Bird：Behavioral and Reproductive Flexibility under the Risk of Predation [J]. Biological Reviews Cambridge Philosophical Society，2009，84(3)：485－513.

[3] LIMA S L. Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions [J]. Bioscience，1998，48(1)：25－34.

[4] CRESSWELL W. Predation in Bird Populations [J]. Journal of Ornithology，2011，152(1)：251－263.

[5] PEACOR S D，PECKARSKY B L，TRUSSELL G C，et al. Costs of Predator-Induced Phenotypic Plasticity：a Graphical Model for Predicting the Contribution of Nonconsumptive and Consumptive Effects of Predators on Prey [J]. Oecologia，2013，171(1)：1－10.

[6] PETTORELLI N, COULSON T, DURANT S M, et al. Predation, Individual Variability and Vertebrate Population Dynamics [J]. Oecologia, 2011, 167(2): 305-314.
[7] PREISSER E L, BOLNICK D I. The Many Faces of Fear: Comparing the Pathways and Impacts of Nonconsumptive Predator Effects on Prey Populations [J]. Plos One, 2008, 3(6): 1-8.
[8] WANG X Y, ZANETTE L, ZOU X F. Modelling the Fear Effect in Predator-Prey Interactions [J]. Journal of Mathematical Biology, 2016, 73(5): 1-26.
[9] CANTRELL R S, CONSNER C. On the Dynamics of Predator-Prey Models with the Beddington-DeAngelis Functional Response [J]. Journal of Mathematical Analysis & Applications, 2001, 257(1): 206-222.
[10] BEDDINGTON J R. Mutual Interference between Parasites or Predators and Its Effect on Searching Efficiency [J]. Journal of Animal Ecology, 1975, 44(1): 331-340.
[11] DEANGELIS D, GOLDSTEIN R A, O'NEIL R V. A Model for Trophic Interaction [J]. Ecology, 1975, 577(3): 73-82.
[12] 闫 超，王稳地，曾 豪，等. 具有脉冲加药的双菌株模型的动力学分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版)，2016，38(5)：86-93.
[13] WANG W D. Backward Bifurcation of an Epidemic Model with Treatment [J]. Mathematical Biosciences, 2006, 201(1-2): 58-71.

A Predator-Prey System with Beddington-DeAngelis Functional Response and Fear Effect

YAN Jian-bo, LIU Xian-ning
School of Mathematics and Statistics, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In this paper, the Beddington-DeAngelis (B-D) functional response is considered in combination with the predator-prey system with prey fear effect, and a new model is established and its dynamical properties are analyzed. The existence conditions of the equilibrium are given. And by using the Hurwitz criterion and constructing Lyapunov function or Dulc function, the local stability and global stability of the equilibria are analyzed.

Key words: predator-prey system; fear effect; B-D functional response; stability

责任编辑 廖 坤
崔玉洁