DOI:10.13718/j.cnki.xsxb.2021.09.004

具有恐惧效应的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型的稳定性分析[①]

夏青艳，　张　睿

兰州交通大学 数理学院，兰州 730070

摘要：建立了一类具有恐惧效应的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型. 研究了被捕食者由于害怕捕食者而产生的反捕食行为的影响. 利用反证法，给出了模型正平衡点的存在条件；通过构造一个合适的李雅普诺夫函数，证明了模型唯一的正平衡点是全局稳定的，并讨论了模型其他平衡点的稳定性；利用解析的方法分析了恐惧效应对系统持久性和捕食者密度的影响.

关　键　词：Leslie-Gower 捕食者-食饵模型；恐惧效应；李雅普诺夫函数；全局稳定性

中图分类号：O175　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：1000－5471(2021)09－0027－06

Stability Analysis of Leslie-Gower Predator-Prey Model with Fear Effect

XIA Qingyan，　ZHANG Rui

School of Mathematics and Physics, Lanzhou Jiaotong University, Lanzhou 730070, China

Abstract: In this paper, a new predator-prey model of Leslie-Gower with fear-effect has been established. This effects of fear of predators on prey′s ant-predation behavior have been investigated. The existence condition of the model′s positive equilibrium point has beengiven by means of proof by contradiction. By constructing a proper Lyapunov function, it has beenproved that the unique positive equilibrium point of the model is globally stable, and the stability of other equilibrium points of the model is discussed. The influence of fear effect on system persistence and predator density is analyzed by analytical method.

Key words: Leslie-Gower predator-prey model; fear effect; Lyapunov function; global stable

捕食者-食饵动力学模型是数学生态学研究的主导课题之一，具有普遍存在性和重要性，它为理解种群随时间的变化提供了一种可管理的方法[1]. 因此，我们可以很好地利用模型来分析和解决一些问题，例如：如何控制人口，一种流行病大爆发的概率是多少，在有或没有干预的情况下疾病可能会持续多久等等.

① 收稿日期：2021－06－02
基金项目：国家自然科学基金项目(11761045).
作者简介：夏青艳，硕士研究生，主要从事生物数学研究.

捕食者与被捕食者的相互作用是更为复杂的食物链、食物链网络和生物化学网络结构的基本组成部分[2-4]. 文献[5-6]引入了以下捕食者-食饵模型，其中捕食者环境的“承载能力”与被捕食的数量成正比.

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}=(r-a_1y-b_1x)x\\[2mm]\dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}=\left(\mu-a_2\dfrac{y}{x}\right)y\end{cases}\tag{1}$$

其中：x 为 t 时刻被捕食者物种的密度；y 为 t 时刻捕食者物种的密度；r,a_1,b_1,μ,a_2 是正常数；r 为被捕食者的增长率；μ 为捕食者的增长率；b_1 为物种 x 个体之间的竞争强度；a_1 为捕食作用的强度；a_2 是 x 因 y 而减少的最大值的均值. 显然上述系统存在一个不动点：

$$x^*=\frac{ra_2}{a_1\mu+a_2b_1}\qquad y^*=\frac{r\mu}{a_1\mu+a_2b_1}$$

应用线性分析容易证明该不动点是稳定的. 文献[7]数值模拟表明该不动点是全局稳定的，文献[8]对这一结果给出了严格的证明. 该捕食者－食饵模型已经得到了广泛的研究.

然而，在文献[5-6]的研究中，只考虑捕食者对食饵的直接捕杀，并没有考虑捕食者自身的存在对食饵的影响. 有研究表明捕食者在食饵面前出现也能在一定程度上改变食饵的行为和生理特征，以至于影响食饵种群规模的大小，其影响程度甚至超过直接捕杀[9-12]. 猎物对捕食者的恐惧会大大减少猎物的繁殖[13]. 为了描述猎物由于恐惧产生的反捕食防御所减少的产量，文献[14]首次提出了恐惧因子函数$\dfrac{1}{1+ky}$，并被广泛应用[15-18]. 文献[14]中首先提出了一个捕食者-食饵模型关注猎物的反捕食行为，该模型将恐惧效应因素纳入到猎物的繁殖中，研究结果表明：高度的恐惧(或相当强烈的反捕食行为反应)可以通过排除周期解的存在来稳定系统，然而，低水平的恐惧效应可以通过 Hopf 分支引起极限环.

那么恐惧效应对于其他捕食者-食饵模型会有什么影响呢?

在上述讨论的基础上，本文将通过引入恐惧因子$\dfrac{1}{1+ky}$来扩充模型(1)，该项表示由于恐惧而产生的反捕食的代价. 本文将研究的模型如下：

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}=\dfrac{rx}{1+ky}-b_1x^2-a_1xy\\[2mm]\dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}=\left(\mu-a_2\dfrac{y}{x}\right)y\end{cases}\tag{2}$$

其中参数 k 表示恐惧效应水平.

1 平衡点的存在性

在本小节中，我们将重点讨论模型(2)平衡点的存在性. 在详细讨论之前，首先建立模型(2)解的一个先验界.

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}\leqslant\frac{rx}{1+ky}-b_1x^2\leqslant r(r_1-b_1x)$$

引理1 若 $r_1-\mu-b_1\mu>0$，对于模型(2)的任意非负解(x,y)，则

$$\limsup_{t\to\infty}x(t)\leqslant\frac{r_1}{b_1},\ \limsup_{t\to\infty}y(t)\leqslant\frac{r_1-\mu-b_1\mu}{b_1\mu}.$$

证

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}\leqslant\frac{r_1x}{1+ky}-b_1x^2\leqslant x(r_1-b_1x)$$

由标准比较定理得：

$$\limsup_{t\to\infty}x(t)\leqslant\frac{r_1}{b_1}$$

所以对于任意的 $\varepsilon > 0$，存在一个 $T > 0$，使得对于 $t > T$ 时，$x(t) \leqslant \frac{r_1}{b_1} + \varepsilon$ 成立.

因此

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} \leqslant y\left(\mu - \frac{a_2 y}{\frac{r_1}{b_1} + \varepsilon}\right),\ t > T$$

所以

$$\limsup_{t\to\infty} y(t) \leqslant \frac{r_1 - \mu - b_1\mu}{b_1\mu}$$

模型(2) 总是存在两个平衡点：

$$E_0(0,0) \qquad E_1\left(\frac{r}{b_1},0\right)$$

为了找到正平衡点，我们求解以下系统：

$$\begin{cases} \dfrac{r}{1+ky} - b_1 x - a_1 y = 0 \\ \mu - a_2\dfrac{y}{x} = 0 \end{cases} \tag{3}$$

由系统(3) 的第二个式子，我们得

$$y = \frac{\mu x}{a_2}$$

因此 $x = \frac{a_2 y}{\mu}$，代入系统(3) 的第一个式子得

$$\varphi(y) = \theta_2 y^2 + \theta_1 y + \theta_0$$
$$\theta_2 = -(a_2 b_1 k + k\mu a_1) < 0$$
$$\theta_1 = -(a_2 b_1 + \mu a_1) < 0$$
$$\theta_0 = r\mu > 0$$

如果 $\varphi(y) = 0$ 不止一个正根，假设它有 2 个正根，即 y_1, y_2，则

$$y_1 \cdot y_2 = \frac{\theta_0}{\theta_2} < 0,\ y_1 + y_2 = -\frac{\theta_1}{\theta_2} < 0$$

显然与假设矛盾，所以 $\varphi(y) = 0$ 只有一个正根，因此可以得出以下结论.

定理 1　若 $r_1 - \mu - b_1\mu > 0$，模型(2) 有唯一的正平衡点 $E^*(x_1^*, y_1^*)$，$x_1^* = \frac{a_2 y_1^*}{\mu}$，$\varphi(y_1^*) = 0$. 此时 y_1^* 满足

$$2\theta_2 y_1^* + \theta_1 < 0$$

结论 1　我们发现恐惧因子 k 对于正平衡点 E^* 的计算有很大的影响，然而 k 对于正平衡点 E^* 的存在没有影响.

引理 2　当 $k > 0$ 时，x_1^*, y_1^* 是递减的.

证

由 $x_1^* = \frac{a_2 y_1^*}{\mu}$ 得

$$\frac{\mathrm{d}x_1^*}{\mathrm{d}k} = \frac{a_2}{\mu} \cdot \frac{\mathrm{d}y_1^*}{\mathrm{d}k}$$

因为

$$\frac{\mathrm{d}\varphi}{\mathrm{d}k} = \frac{\mathrm{d}\varphi}{\mathrm{d}y_1^*} \cdot \frac{\mathrm{d}y_1^*}{\mathrm{d}k} = 2\theta_2 y_1^* + \theta_1$$

所以

$$\frac{\mathrm{d}y_1^*}{\mathrm{d}k}=\frac{\dfrac{\mathrm{d}\varphi}{\mathrm{d}k}}{\dfrac{\mathrm{d}\varphi}{\mathrm{d}y_1^*}}=\frac{\dfrac{\mathrm{d}\varphi}{\mathrm{d}k}}{2\theta_2 y_1^*+\theta_1}=-\frac{y_1^*\left(y_1^*\dfrac{\mathrm{d}\theta_2}{\mathrm{d}k}+\dfrac{\mathrm{d}\theta_1}{\mathrm{d}k}\right)}{2\theta_2 y_1^*+\theta_1}=$$

$$\frac{-y_1^{*2}(a_2b_1+\mu a_1)}{2\theta_2 y_1^*+\theta_1}<0$$

可得

$$\frac{\mathrm{d}x_1^*}{\mathrm{d}k}<0$$

因此引理2得证.

结论2 由引理2可得,当 $k=0$ 时,x_1^* 取得最大值 x_0^* 且 x_0^* 是正根.即

$$a_2r-a_2b_1x_0^*-\mu a_1x_0^*=0$$

所以

$$x_0^*=\frac{a_2r}{a_2b_1+\mu a_1}$$

2 平衡点的稳定性

本节将研究模型(2)平衡点的稳定性.

定理2 系统(2)的平凡平衡点 $E_0(0,0)$ 是不稳定的.

证 系统(2)在 $E_0(0,0)$ 点的Jacobian矩阵为 $\boldsymbol{J}_0=\boldsymbol{J}(0,0)=\begin{bmatrix} r & o \\ 0 & \mu \end{bmatrix}$,所以特征值为 r 和 μ,因此平衡点(0,0)是不稳定的.

定理3 系统(2)的边界平衡点 $E_1\left(\dfrac{r}{b_1},0\right)$ 是不稳定的.

证 当捕食者处于灭绝状态(或仅有被捕食者)时,对于系统(2)的边界平衡点 $E_1\left(\dfrac{r}{b_1},0\right)$,其Jacobian矩阵为 $\boldsymbol{J}_1=\boldsymbol{J}\left(\dfrac{r}{b_1},0\right)=\begin{bmatrix} -r & 0 \\ 0 & \mu \end{bmatrix}$,所以特征值为 $-r$ 和 μ,所以平衡点 $\left(\dfrac{r}{b_1},0\right)$ 是不稳定的.

定理4 系统(2)的正平衡点 $E^*(x_1^*,y_1^*)$ 是全局稳定的.

证 我们利用文献[8]的思想来证明定理4,将构造以下的Lyapunov函数:

$$V(x,y)=\ln\frac{x}{x_1^*}+\frac{x_1^*}{x}+\frac{a_1x_1^*(1+k)^2}{a_2}\left(\ln\frac{y}{y_1^*}+\frac{y_1^*}{y}\right)$$

显然 $V(x,y)$ 对所有 $x>0$,$y>0$ 都是连续的,通过计算可得

$$\frac{\partial V}{\partial x}=\frac{1}{x}\left(1-\frac{x_1^*}{x}\right)$$

$$\frac{\partial V}{\partial y}=\frac{a_1x_1^*(1+k)^2}{a_2y}\left(1-\frac{y_1^*}{y}\right)$$

所以,正平衡点 (x_1^*,y_1^*) 是正象限中 $V(x,y)$ 函数的唯一极值:

$$\lim_{x\to 0}V(x,y)=\lim_{y\to 0}V(x,y)=\lim_{x\to+\infty}V(x,y)=\lim_{y\to+\infty}V(x,y)=+\infty$$

对于所有 $x,y>0$

$$V(x,y)>V(x_1^*,y_1^*)=1+\frac{a_1x_1^*(1+k)^2}{a_2}>0$$

$$\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t}=\frac{1}{x}\left(1-\frac{x_1^*}{x}\right)\left(\frac{rx}{1+ky}-b_1x^2-a_1xy\right)+\frac{a_1x_1^*(1+ky)^2}{a_2y}\left(1-\frac{y_1^*}{y}\right)\left(\mu-a_2\frac{y}{x}\right)y=$$

$$\frac{x-x_1^*}{x}\left(\frac{r}{1+ky}-b_1x-a_1y\right)+\frac{a_1x_1^*\ (1+ky)^2}{a_2}\left(1-\frac{y_1^*}{y}\right)\left(\mu-a_2\ \frac{y}{x}\right)=$$

$$\frac{x-x_1^*}{x}\left(\frac{r}{1+ky}-b_1x+a_1y_1^*-a_1y\right)+\frac{a_1x_1^*\ (1+ky)^2}{a_2}\left(1-\frac{y_1^*}{y}\right)\left(a_2\ \frac{y_1^*}{x_1^*}-a_2\ \frac{y}{x}\right)=$$

$$-\frac{(x-x_1^*)^2b_1}{x}-\frac{a_1(x-x_1^*)(y-y_1^*)}{x}+a_1x_1^*\ (1+ky)^2\left(\frac{y-y_1^*}{y}\right)\left(\frac{xy_1^*-x_1^*y}{x_1^*x}\right)=$$

$$-\frac{(x-x_1^*)^2b_1}{x}+\frac{a_1(x-x_1^*)(y_1^*-y)}{x}+a_1x_1^*\ (1+ky)^2\left(\frac{y-y_1^*}{y}\right)\left(\frac{xy_1^*-xy+xy-x_1^*y}{x_1^*x}\right)=$$

$$-\frac{(x-x_1^*)b_1}{x}+\frac{a_1(x-x_1^*)(y_1^*-y)}{x}-\frac{a_1\ (1+ky)^2(x-x_1^*)(y_1^*-y)}{x}-\frac{a_1\ (1+ky)^2\ (y_1^*-y)^2}{y}$$

显然除了正平衡点(x_1^*，y_1^*)使得$\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t}=0$外对其他所有的($x$，$y$)有$\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t}<0$，所以$V(x,y)$满足 Lyapunov 的全局稳定性定理，系统(2)的平衡点(x_1^*，y_1^*)是全局稳定的，定理 4 得证.

3　恐惧效应对系统持久性的影响

3.1　恐惧效应对系统持久性的影响

定义 1　系统(2)的任意正解(x，y)，存在正常数 m_i，M_i，$i=1,2$.

使得

$$m_1\leqslant\lim_{t\to+\infty}\inf x(t)\leqslant\lim_{t\to+\infty}\sup x(t)\leqslant M_1$$

$$m_2\leqslant\lim_{t\to+\infty}\inf y(t)\leqslant\lim_{t\to+\infty}\sup y(t)\leqslant M_2$$

由定理 4 知

$$\lim_{t\to+\infty}x(t)=x^*>0\qquad\qquad\lim_{t\to+\infty}y(t)=y^*>0$$

x^*，y^* 只与系统(2)的参数有关，因此可以清楚地知道恐惧效应对系统的持久性没有影响.

3.2　恐惧效应对捕食者密度的影响

由第一节可知

$$\frac{\mathrm{d}y_1^*}{\mathrm{d}k}=-\frac{{y_1^*}^2(a_2b_1+\mu a_1)}{2\theta_2y_1^*+\theta_1}<0$$

可得 y 是 k 的严格递减函数，即增加恐惧效果 k 可以降低捕食者密度.

4　结　　论

本文改进了 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型，在原有的模型基础上考虑了恐惧效应，研究结果表明，该模型的正平衡点是全局稳定的，还发现恐惧效应对系统的持久性没有影响，但可以降低捕食者的密度，并且捕食者和被捕食者的密度是由捕食者之间的相互干扰和恐惧因素的成本共同诱导的.

参考文献：

[1]　马知恩. 种群生态学的数学建模与研究［M］. 合肥：安徽教育出版社，1996.

[2]　CAI Y L，KANG Y，BANERJEE M，et al. Complex Dynamics of a Host-Parasite Model with both Horizontal and Vertical Transmissions in a Spatial Heterogeneous Environment［J］. Nonlinear Analysis：Real World Applications，2018，40：444-465.

[3]　CAI Y L，LIAN X Z，PENG Z H，et al. Spatiotemporal Transmission Dynamics for Influenza Disease in a Heterogenous Environment［J］. Nonlinear Analysis：Real World Applications，2019，46：178-194.

[4]　伏升茂，孙姣姣. 带强 Allee 效应的 Rosenzweig-MacArthur 捕食者-食饵模型的 Hopf 分支［J］. 西北师范大学学报(自然科学版)，2019，55(1)：1-7.

[5] LESLIE P H. Some Further Notes on the Use of Matrices in Population Mathematics [J]. Biometrika, 1948, 35(3-4): 213-245.

[6] LESLIE P H. A Stochastic Model for Studying the Properties of Certain Biological Systems by Numerical Methods [J]. Biometrika, 1958, 45(1-2): 16-31.

[7] PIELOU E C. Mathematical Ecology [M]. New York: John Wiley&Sons, 1977.

[8] KOROBEINIKOV A. A Lyapunov Function for Leslie-Gower Predator-Prey Models [J]. Applied Mathematics Letters, 2001, 14(6): 697-699.

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

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

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

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

[13] ZANETTE L Y, WHITE A F, ALLEN M C, et al. Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce Per Year [J]. Science, 2011, 334(6061): 1398-1401.

[14] 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.

[15] WANG X Y, ZOU X F. Modeling the Fear Effect in Predator-Prey Interactions with Adaptive Avoidance of Predators [J]. Bulletin of Mathematical Biology, 2017, 79(6): 1325-1359.

[16] WANG J, CAI Y L, FU S M, et al. The Effect of the Fear Factor on the Dynamics of a Predator-Prey Model Incorporating the Prey Refuge [J]. Chaos, 2019, 29(8): 083109.

[17] 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.

[18] QIAO T, CAI Y L, FU S M, et al. Stability and Hopf Bifurcation in a Predator-Prey Model with the Cost of Anti-Predator Behaviors [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2019, 29(13): 1950185.

责任编辑 张 枸