

考虑多个避难所中的捕食-食饵快慢动力学分析

田守静, 尹斌芳, 齐龙兴

(安徽大学数学科学学院, 安徽 合肥 230601)

[摘要] 基于实际生态现象, 考虑被捕食者会有多个避难所的情形, 建立了一个多个避难所的捕食-食饵模型. 基于不同的时间尺度, 运用奇异摄动理论分析慢系统的动力学行为. 稳定性分析得出当阈值条件大于 1 时, 会有 Hopf 分支现象出现. 结果表明, 避难所的添加可能会导致系统失去稳定性. 另外, 对被捕食者有一个避难所和多个避难所这两种情况进行了比较, 发现被捕食者在公开区域和避难所之间的移动, 以及避难所的大小也会影响捕食-食饵动力学性态.

[关键词] 捕食-食饵模型, 多个避难所, 快慢系统, 迁移, Hopf 分支

[中图分类号] O175 [文献标志码] A [文章编号] 1001-4616(2017)03-0029-09

Fast and Slow Predator-Prey Dynamics with Multiple Refuges

Tian Shoujing, Yin Binfang, Qi Longxing

(School of Mathematical Sciences, Anhui University, Hefei 230601, China)

Abstract: In this paper we established a predator-prey model with multiple refuges for prey. Based on two different time scales, applying the singular perturbation techniques we analyse the dynamics on the slow system. The stability analyses are performed and Hopf bifurcation occurs when the threshold condition is greater than one value. It is shown that adding refuges for prey may lead to stability lost. Furthermore, the case of one refuge and multiple refuges are compared. It is found that the migration of prey among patches affects the dynamics of predator-prey system. The effect of the migration between open habitat and refuges is stronger than that of the migration among refuges for prey. The refuge size also infects the dynamics of predator-prey system.

Key words: predator-prey model, multiple refuges, fast-slow system, migration, Hopf bifurcation

自然界中大多数动物都面临变成食饵的危险. 为了躲避掠食者, 一个有效的策略是避免栖息地被掠食者占领和寻求庇护, 这样它们就不容易被捕捉到^[1]. 以蜥蜴为例, 他们通过逃到最近的避难所来躲避掠食者, 如岩石裂缝^[2-3]. 许多的食饵, 如招潮蟹, 通过多级反捕食行为逃避捕食者^[4]. 根据最佳逃生理理论, 利用多个避难所是一个避免掠食者的最佳逃生策略. 2008 年, Reeb 为了研究鱼类是如何试图躲避捕食者的, 在一个池塘里做了实验^[5]. 这个池塘分为两个部分, 一部分只有食饵, 另一部分不仅有食饵还引入了捕食者. 研究发现, 鱼类可以转换自己的栖息地去躲避危险. 另一个例子是关于捕食者豹猫和食饵刺豚鼠, 2010 年 Emsens 以及其他人在研究中发现, 食饵的避难所吸引了捕食者, 而且食饵避难所可以提高捕食者在食饵避难所附近活动的频率^[6]. 这个结论表明食饵应该使用多个避难所, 从而有选择性地逃避捕食者. 这就自然引发了一个疑问: 多个避难所是否影响了捕食-食饵系统?

在自然界中, 食饵可能有多个避难所^[4-6]. 食饵对于潜在的威胁将本能地撤退到更多的场合. 食饵也可能迁移这些避难所寻求食物或躲避天敌^[7]. 因此, 有必要研究在多个避难所的迁移对捕食-食饵系统的影响. 在 [8-10] 中, 作者考虑捕食者-食饵系统中食饵在两个斑块的迁移. 这两个斑块对于食饵和捕食者是开放的栖息地. 他们的研究表明, 食饵在两个斑块之间的迁移能影响捕食-食饵动力系统. [9] 研究密度依赖的传播的影响, 从公共斑块扩散到避难所, 并与竞争的结果呈负相关. 这项研究表明, 如果食饵是侵

收稿日期: 2017-02-19.

基金项目: 国家自然科学基金(11401002)、安徽省自然科学基金(1208085QA15).

通讯联系人: 齐龙兴, 副教授, 研究方向: 生物数学. E-mail: qilx@ahu.edu.cn

略性的,食饵可以生存,甚至挑起捕食者的灭绝.在[10]中,作者建立了一个 Holling II 型功能性反应的捕食-食饵模型,考虑到食饵的避难所和食饵在避难所间的迁移.除了研究了平衡点的存在性和稳定性,他们还研究了在一定条件下 Hopf 分支绝对会出现.在[11]中,作者在捕食-食饵系统中还考虑到 Allee 效应.然而,这些文章都只考虑食饵有一个避难所.在本文中,我们将考虑食饵有多个避难所和食饵在避难所间的迁移,并研究其在捕食-食饵动力系统行为中的影响.

本文内容概况如下:第一部分,考虑食饵有多个避难所的情况,建立了一个多个避难所的捕食-食饵模型,类似文献[11],利用奇异摄动理论讨论了系统平衡点的稳定性;第二部分分析 Hopf 分支的出现;第三部分将食饵有一个避难所和多个避难所这两种情况进行了比较.在文章的最后进行简短的讨论.

1 模型

我们假设有 n 个斑块的捕食者和食饵.斑块 1 是一个开放的栖息地,斑块 1 中包含捕食者和食饵,其中捕食者能捕捉食饵.而其他斑块中只有食饵.食饵在这些斑块间的迁移如图 1.

考虑多个食饵避难所,修订文献[11]中的模型,如下:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \sum_{j=2}^n C_{j1}x_j - \sum_{j=2}^n C_{1j}x_1 + r_1x_1\left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \frac{bx_1y}{a+x_1}, \\ \frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ji}x_j - \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ij}x_i + r_ix_i\left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right), (i=2,3,\cdots,n) \\ \frac{dy}{dt} = \frac{cbx_1y}{a+x_1} - dy. \end{cases} \quad (1)$$

其中 x_1 是在开放的栖息地中食饵的数量(即斑块 $i=1$), x_i 代表避难所中食饵的数量(即斑块 $i=2, \cdots, n$), y 代表在开放的栖息地中捕食者的数量(即斑块 $i=1$).所有的参数都列在表 1 中.如果 $bc \leq d$,捕食者数量将永远不会增长,所以我们假设 $bc > d$.我们将研究捕食-食饵系统动力学中多个避难所以及食饵在各个斑块之间的迁移的影响.

根据生态学,这些参数是两个不同的时间尺度.由于 $r_i, b, d (i=1, 2, \cdots, n)$ 这些参数大约是以每年为单位,而参数 C_{ij} 是以每天为单位,前者发生在更快的时间尺度中.令 $r_i = \varepsilon \tilde{r}_i, b = \varepsilon \tilde{b}, d = \varepsilon \tilde{d}$, 这里 ε 是很小的正参数,且 $\varepsilon = o(10^{-3})$, 这是由捕食与食饵的生物学意义决定的.利用新的参数,模型(1)变成:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \sum_{j=2}^n C_{j1}x_j - \sum_{j=2}^n C_{1j}x_1 + \varepsilon \left[\tilde{r}_1x_1\left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \frac{\tilde{b}x_1y}{a+x_1} \right], \\ \frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ji}x_j - \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ij}x_i + \varepsilon \left[\tilde{r}_ix_i\left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) \right], (i=2,3,\cdots,n) \\ \frac{dy}{dt} = \varepsilon \left[\frac{\tilde{c}bx_1y}{a+x_1} - \tilde{d}y \right]. \end{cases} \quad (2)$$

令 $x = x_1 + x_2 + \cdots + x_n$ 为食饵的总数, $u_i = \frac{x_i}{x} (i=1, 2, \cdots, n)$ 为食饵在斑块 i 中所占的比例.我们可以将(2)重新写为:

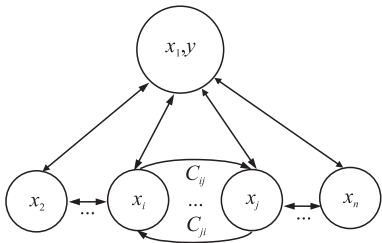


图 1 各斑块图
Fig. 1 The diagram of prey and predator

表 1 参数
Table 1 Parameters

参数	描述
C_{ij}	斑块 i 对斑块 j 的迁移率
r_i	食饵在斑块 i 中的内禀增长率
K_i	食饵在斑块 i 中的环境容纳量
a	半饱和常数
b	在斑块中捕食者对食饵的攻击率
c	转换率
d	斑块中捕食者的死亡率
ε	表示时间尺度的小的正参数

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = \sum_{j=2}^n C_{j1}u_j - \sum_{j=2}^n C_{1j}u_1 + \varepsilon \left[\tilde{r}_1 u_1 (1-u_1) \left(1 - \frac{u_1 x}{K_1} \right) - (1-u_1) \frac{\tilde{b}u_1 y}{a+u_1 x} - u_1 \sum_{j=2}^n \tilde{r}_j u_j \left(1 - \frac{u_j x}{K_j} \right) \right], \\ \frac{du_i}{dt} = \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ji}u_j - \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ij}u_i + \varepsilon \left[\tilde{r}_i u_i \left(1 - \frac{u_i x}{K_i} \right) \right], (i=2, 3, \dots, n) \\ \frac{dx}{dt} = \varepsilon x \left[\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i \left(1 - \frac{u_i x}{K_i} \right) - \frac{\tilde{b}u_1 y}{a+u_1 x} \right], \\ \frac{dy}{dt} = \varepsilon y \left[\frac{\tilde{c}b u_1 x}{a+u_1 x} - \tilde{d} \right]. \end{cases} \quad (3)$$

令(3)中的 $\varepsilon=0$, 得快系统如下:

$$\frac{du_i}{dt} = \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ji}u_j - \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ij}u_i, (i=2, 3, \dots, n-1) \quad (4)$$

可以证明平衡点 $(u_1^*, u_2^*, \dots, u_n^*)$ 满足下面方程组

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^n C_{ji}u_j - \sum_{j=1}^n C_{ij}u_i = 0, (i=2, 3, \dots, n-1, i \neq j) \\ u_1 + u_2 + \dots + u_n = 1. \end{cases}$$

进而得到一个慢流形, 定义如下

$$M = \{ (u_1, u_2, \dots, u_{n-1}, x, y) : u_i = u_i^* (i=1, 2, \dots, n-1) \}.$$

现在如果我们重新调整时间尺度, 令(3)中的 $\tau = \varepsilon t$, 我们得到一个慢系统:

$$\begin{cases} \varepsilon \frac{du_1}{d\tau} = \sum_{j=2}^n C_{j1}u_j - \sum_{j=2}^n C_{1j}u_1 + \varepsilon \left[\tilde{r}_1 u_1 (1-u_1) \left(1 - \frac{u_1 x}{K_1} \right) - (1-u_1) \frac{\tilde{b}u_1 y}{a+u_1 x} - u_1 \sum_{j=2}^n \tilde{r}_j u_j \left(1 - \frac{u_j x}{K_j} \right) \right], \\ \varepsilon \frac{du_i}{d\tau} = \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ji}u_j - \sum_{j=1, i \neq j}^n C_{ij}u_i + \varepsilon \left[\tilde{r}_i u_i \left(1 - \frac{u_i x}{K_i} \right) \right], (i=2, 3, \dots, n-1) \\ \frac{dx}{d\tau} = x \left[\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i \left(1 - \frac{u_i x}{K_i} \right) - \frac{\tilde{b}u_1 y}{a+u_1 x} \right], \\ \frac{dy}{d\tau} = y \left[\frac{\tilde{c}b u_1 x}{a+u_1 x} - \tilde{d} \right]. \end{cases} \quad (5)$$

在(5)中, 令 $\varepsilon=0$, 用 u^* 代替 u , M 上的慢动力学可以由下面方程组来描述

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = \sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^* x - \sum_{i=1}^n \frac{\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{K_i} x^2 - \frac{\tilde{b}u_1^* x y}{a+u_1^* x}, \\ \frac{dy}{d\tau} = -\tilde{d}y + \frac{\tilde{c}b u_1^* x y}{a+u_1^* x}. \end{cases} \quad (6)$$

令方程(6)的右边等于零, 得到

$$\begin{cases} x = 0, y = \frac{a+u_1^* x}{\tilde{b}u_1^*} \left[\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^* - \sum_{i=1}^n \frac{\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{K_i} x \right], \\ y = 0, x = \frac{a\tilde{d}}{(\tilde{c}\tilde{b} - \tilde{d})u_1^*}. \end{cases}$$

令

$$R_n = \frac{\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*}{\sum_{i=1}^n \frac{a\tilde{d}\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{(\tilde{c}\tilde{b} - \tilde{d})u_1^* K_i}},$$

其中分子表示在所有路径食饵的增长比例的总和, 分母表示由于在平衡状态的所有斑块的内部竞争导致

的食饵的减少比例. 很容易看出, 阈值条件是一个关于 K_i 的递增函数, 也是一个关于 u^* 的递减函数. 因此

它与食饵的迁移有关. 令 $P = \sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*$, $Q = \sum_{i=1}^n \frac{\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{K_i}$, 我们能得到

$$R_n = \frac{(c\tilde{b} - \tilde{d})u_1^*}{a\tilde{d}} \frac{P}{Q}.$$

则系统至多有 3 个平衡点

$$E_0 = (0, 0),$$

$$E_1 = \left(\frac{\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*}{\sum_{i=1}^n \frac{\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{K_i}}, 0 \right),$$

$$E_2 = \left(\frac{a\tilde{d}}{(c\tilde{b} - \tilde{d})u_1^*}, \frac{ac \sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*}{(c\tilde{b} - \tilde{d})u_1^*} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^n \frac{a\tilde{d}\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{(c\tilde{b} - \tilde{d})u_1^* K_i}}{\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*} \right) \right).$$

如果 $R_n > 1$, $E_2 = \left(\frac{a\tilde{d}}{(c\tilde{b} - \tilde{d})u_1^*}, \frac{acP}{(c\tilde{b} - \tilde{d})u_1^*} \left(1 - \frac{1}{R_n} \right) \right)$. 如果 $R_n < 1$, E_2 不存在.

下面我们研究系统(6)在慢系统中的动力学性态.

首先计算系统(6)的雅可比行列式

$$J = \begin{vmatrix} P - 2xQ - \frac{a\tilde{b}u_1^* y}{(a + u_1^* x)^2} & -\frac{\tilde{b}u_1^* x}{a + u_1^* x} \\ \frac{a\tilde{b}cu_1^* y}{(a + u_1^* x)^2} & \frac{\tilde{b}cu_1^* x}{a + u_1^* x} - \tilde{d} \end{vmatrix}.$$

对于 E_0 , 有两个特征值 P 和 $-\tilde{d}$. 因此 E_0 是不稳定的鞍点.

对于 E_1 ,

$$J_{E_1} = \begin{vmatrix} -P & -\frac{\tilde{b}u_1^* P}{aQ + u_1^* P} \\ 0 & \frac{\tilde{b}cu_1^* P}{aQ + u_1^* P} - \tilde{d} \end{vmatrix},$$

那么 E_1 当且仅当 $R_n < 1$ 时 E_1 局部渐近稳定, 当 $R_n > 1$ 时 E_1 是不稳定的鞍点.

对于 E_2 ,

$$J_{E_2} = \begin{vmatrix} a_{11} & -\frac{\tilde{d}}{c} \\ a_{21} & 0 \end{vmatrix}.$$

如果 $R_n > 1$,

$$a_{21} = \frac{(\tilde{b}c - \tilde{d})P}{\tilde{b}} (1 - 1/R_n) > 0,$$

$$a_{11} = \frac{a\tilde{d}^2}{\tilde{b}c(\tilde{b}c - \tilde{d})u_1^*} Q \left(R_n - \frac{\tilde{b}c + \tilde{d}}{\tilde{d}} \right).$$

如果 $1 < R_n < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$, $a_{11} < 0$, 那么 E_2 局部渐近稳定.

如果 $R_n > 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$, $a_{11} > 0$, 那么 E_2 不稳定.

总之,我们可以得到系统(6)平衡点的稳定性如下:

命题 1 (1) E_0 是不稳定鞍点;

(2) 当且仅当 $R_n < 1$ 时 E_1 局部渐近稳定, 当 $R_n > 1$ 时 E_1 是不稳定的鞍点;

(3) 当 $1 < R_n < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$, E_2 局部渐近稳定; 当 $R_n > 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$, E_2 不稳定.

2 Hopf 分支

在本节我们研究 E_2 在 $R_n = 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$ 时的动力学性态.

J_{E_2} 的特征方程为

$$\lambda^2 - a_{11}\lambda + \frac{\tilde{d}}{c}a_{21} = 0.$$

它的根为

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}a_{11} \pm \frac{1}{2}\sqrt{a_{11}^2 - \frac{4\tilde{d}}{c}a_{21}} = \mu(R_n) \pm i\omega(R_n).$$

当 $R_n = 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$, $a_{11} = 0$ 时, 其特征根为 $\lambda_{1,2} = i\omega$, 此时会有 Hopf 分支出现.

在这种情形下,

$$\omega^2 = \frac{d}{c}a_{21} = \frac{\tilde{d}(\tilde{b}c - \tilde{d})}{\tilde{b}c + \tilde{d}}P > 0.$$

满足横截条件:

$$\mu'(R_n) = \frac{a\tilde{d}^2}{2\tilde{b}c(\tilde{b}c - \tilde{d})u_1^*}Q > 0.$$

现在我们计算李亚普诺夫第一系数. 当 $R_n = 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$ 时改写 E_2 的坐标:

$$(x^0, y^0) = \left(\frac{a\tilde{d}}{(\tilde{b}c - \tilde{d})u_1^*}, \frac{a\tilde{b}c^2P}{(\tilde{b}c + \tilde{d})(\tilde{b}c - \tilde{d})u_1^*} \right).$$

注意到慢系统(6)为

$$\begin{cases} \dot{x} = Px(a + u_1^*x) - Qx^2(a + u_1^*x) - bu_1^*xy, \\ \dot{y} = -\tilde{d}(a + u_1^*x)y + \tilde{b}cu_1^*xy. \end{cases} \quad (7)$$

利用变量变换把平衡点移至原点坐标, 即为

$$\begin{cases} x = x^0 + \xi_1, \\ y = y^0 + \xi_2, \end{cases}$$

则我们可以得到一个新系统

$$\begin{cases} \dot{\xi}_1 = (2Px^0u_1^* + aP - 2ax^0Q - \tilde{b}u_1^*y^0)\xi_1 - \tilde{b}x^0u_1^*\xi_2 + (Pu_1^* - 3x^0u_1^*Q - aQ)\xi_1^2 - \tilde{b}u_1^*\xi_1\xi_2 - Qu_1^*\xi_1^3, \\ \dot{\xi}_2 = (\tilde{b}cu_1^*y^0 - \tilde{d}u_1^*y^0)\xi_1 + (\tilde{b}cu_1^*x^0 - a\tilde{d} - \tilde{d}u_1^*x^0)\xi_2 + (\tilde{b}cu_1^* - \tilde{d}u_1^*)\xi_1\xi_2. \end{cases} \quad (8)$$

由于

$$R_n = \frac{\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*}{\sum_{i=1}^n \frac{a\tilde{d}\tilde{r}_i (u_i^*)^2}{(\tilde{b}c - \tilde{d})u_1^* K_i}} = \frac{P(\tilde{b}c - \tilde{d})u_1^*}{Qa\tilde{d}} = 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}},$$

可得

$$Q = \frac{(\bar{b}c - \bar{d})u_1^*}{a(\bar{b}c + \bar{d})}P.$$

系统(8)写为

$$\begin{cases} \dot{\xi}_1 = -\bar{b}x^0 u_1^* \xi_2 - \frac{u_1^* \bar{d}}{\bar{b}c + \bar{d}} P \xi_1^2 - \bar{b}u_1^* \xi_1 \xi_2 - Qu_1^* \xi_1^3, \\ \dot{\xi}_2 = \frac{a\bar{b}c^2}{\bar{b}c + \bar{d}} P \xi_1 + (\bar{b}cu_1^* - \bar{d}u_1^*) \xi_1 \xi_2. \end{cases} \quad (9)$$

这个系统可表示如下

$$\dot{\xi} = A\xi + \frac{1}{2}B(\xi, \xi) + \frac{1}{6}C(\xi, \xi, \xi),$$

这里 $A = A(R_n)$, 以及多功能函数 B, C 是关于 $\xi = (\xi_1, \xi_2)$, $\eta = (\eta_1, \eta_2)$ 和 $\zeta = (\zeta_1, \zeta_2)$ 的矢量:

$$B(\xi, \eta) = \begin{pmatrix} -\frac{2u_1^* \bar{d}}{\bar{b}c + \bar{d}} P \xi_1 \eta_1 - \bar{b}u_1^* (\xi_1 \eta_2 + \xi_2 \eta_1) \\ (\bar{b}c - \bar{d})u_1^* (\xi_1 \eta_2 + \xi_2 \eta_1) \end{pmatrix},$$

$$C(\xi, \eta, \zeta) = \begin{pmatrix} -6Qu_1^* \xi_1 \eta_1 \zeta_1 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

矩阵 $A(R_n)$ 写成 $A = \begin{pmatrix} 0 & -\bar{b}x^0 u_1^* \\ \frac{a\bar{b}c^2}{\bar{b}c + \bar{d}} P & 0 \end{pmatrix}$. 由于 $P = \frac{\bar{b}c + \bar{d}}{\bar{d}(\bar{b}c - \bar{d})} \omega^2$, A 的特征值为 $\lambda_1 = \frac{a\bar{b}c}{\bar{b}c - \bar{d}} \omega i$, $\lambda_2 = -\frac{a\bar{b}c}{\bar{b}c - \bar{d}} \omega i$. 由

$Aq = \lambda_2 q, A^T p = \lambda_1 p$, 可得特征向量为 $q = \begin{pmatrix} \bar{d} \\ i\omega c \end{pmatrix}, p = \begin{pmatrix} \omega c \\ i\bar{d} \end{pmatrix}$. 归一化 $[p, q] = 1$, 我们可以选取

$$q = \begin{pmatrix} \bar{d} \\ i\omega c \end{pmatrix}, p = \frac{1}{2\omega c \bar{d}} \begin{pmatrix} \omega c \\ i\bar{d} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{2\bar{d}} \\ \frac{i}{2\omega c} \end{pmatrix}.$$

计算可得

$$B(q, q) = \begin{pmatrix} -\frac{2u_1^* \bar{d}}{\bar{b}c + \bar{d}} P \bar{d}^2 - \bar{b}u_1^* (2\omega c \bar{d} i) \\ (\bar{b}c - \bar{d})u_1^* (2\omega c \bar{d} i) \end{pmatrix}, B(q, \bar{q}) = \begin{pmatrix} -\frac{2u_1^* \bar{d}}{\bar{b}c + \bar{d}} P \bar{d}^2 \\ 0 \end{pmatrix},$$

$$C(q, q, \bar{q}) = \begin{pmatrix} -6Qu_1^* \bar{d}^3 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

可以得到

$$g_{20} = \langle p, B(q, q) \rangle = -\frac{u_1^* \bar{d}^2}{\bar{b}c + \bar{d}} P + (\bar{b}c - \bar{d})u_1^* \bar{d} - \bar{b}cu_1^* \omega i,$$

$$g_{11} = \langle p, B(q, \bar{q}) \rangle = -\frac{u_1^* \bar{d}^2}{\bar{b}c + \bar{d}} P,$$

$$g_{21} = \langle p, C(q, q, \bar{q}) \rangle = -3Qu_1^* \bar{d}^2.$$

因此, 李亚普诺夫系数为

$$l(R_n) = \frac{1}{2\omega^2} \text{Re}(ig_{20}g_{11} + \omega g_{21}) = \frac{1}{2\omega^2} \left[-\bar{b}c\omega \frac{(u_1^*)^2 \bar{d}^2}{\bar{b}c + \bar{d}} - 3Qu_1^* \bar{d}^2 \right] < 0.$$

因此, 当 $R_n = 1 + \frac{\bar{b}c}{\bar{d}}$ 时, 会有唯一的一个稳定的极限环在平衡点 E_2 处以 Hopf 分支出现.

命题 2 如果 $R_n = 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$, 会有唯一的一个稳定的极限环在平衡点 E_2 处以 Hopf 分支出现.

3 比较食饵的一个和多个避难所情形

由前面的分析可知捕食-食饵系统阈值条件为

$$R_n = \frac{\sum_{i=1}^n \tilde{r}_i u_i^*}{\sum_{i=1}^n \frac{a \tilde{d} r_i (u_i^*)^2}{(\tilde{b}c - \tilde{d}) u_1^* K_i}}.$$

为了研究在多个避难所的动力学差异,我们选择 $n=2,3,4$ 三个例子. 此外,由于系统的复杂性,假设食饵在各个避难所之间没有迁移. 即 $C_{23}=C_{32}=C_{24}=C_{42}=C_{34}=C_{43}=0$. 则阈值条件分别为:

$$\begin{aligned} R_2 &= \frac{\frac{\tilde{r}_1 C_{21}^2 + \tilde{r}_2 C_{12} C_{21}}{\frac{\tilde{r}_1 C_{21}^2}{K_1} + \frac{\tilde{r}_2 C_{12}^2}{K_2}}}{\frac{\tilde{b}c - \tilde{d}}{a \tilde{d}}}, \\ R_3 &= \frac{\frac{\tilde{r}_1 C_{21}^2 C_{31}^2 + \tilde{r}_2 C_{12} C_{21} C_{31}^2 + \tilde{r}_3 C_{13} C_{31} C_{21}^2}{\frac{\tilde{r}_1 C_{21}^2 C_{31}^2}{K_1} + \frac{\tilde{r}_2 C_{12}^2 C_{31}^2}{K_2} + \frac{\tilde{r}_3 C_{13}^2 C_{21}^2}{K_3}}}{\frac{\tilde{b}c - \tilde{d}}{a \tilde{d}}}, \\ R_4 &= \frac{\frac{\tilde{r}_1 C_{21}^2 C_{31}^2 C_{41}^2 + \tilde{r}_2 C_{12} C_{21} C_{31}^2 C_{41}^2 + \tilde{r}_3 C_{13} C_{31} C_{21}^2 C_{41}^2 + \tilde{r}_4 C_{14} C_{41} C_{21}^2 C_{31}^2}{\frac{\tilde{r}_1 C_{21}^2 C_{31}^2 C_{41}^2}{K_1} + \frac{\tilde{r}_2 C_{12}^2 C_{31}^2 C_{41}^2}{K_2} + \frac{\tilde{r}_3 C_{13}^2 C_{21}^2 C_{41}^2}{K_3} + \frac{\tilde{r}_4 C_{14}^2 C_{21}^2 C_{31}^2}{K_4}}}{\frac{\tilde{b}c - \tilde{d}}{a \tilde{d}}}. \end{aligned}$$

利用分子差分法可以得到

如果 $\frac{K_3 C_{31}}{C_{13}} > (=, <) \frac{a \tilde{d}}{\tilde{b}c - \tilde{d}} R_2$, 则 $R_3 > (<, =) R_2$;

如果 $\frac{K_4 C_{41}}{C_{14}} > (=, <) \frac{a \tilde{d}}{\tilde{b}c - \tilde{d}} R_3$, 则 $R_4 > (<, =) R_3$.

事实上, $\frac{a \tilde{d}}{\tilde{b}c - \tilde{d}}$ 是指处于平衡状态下开放的栖息地的捕食数量. 令 $x_1^* = \frac{a \tilde{d}}{\tilde{b}c - \tilde{d}}$.

对于 $n \geq 2$, 利用数学归纳法得

命题 3 这些阈值的关系是:

- (1) 若 $\frac{K_n C_{n1}}{C_{1n} x_1^*} > R_{n-1}$, 则 $R_n > R_{n-1}$;
- (2) 若 $\frac{K_n C_{n1}}{C_{1n} x_1^*} = R_{n-1}$, 则 $R_n = R_{n-1}$;
- (3) 若 $\frac{K_n C_{n1}}{C_{1n} x_1^*} < R_{n-1}$, 则 $R_n < R_{n-1}$.

从这里我们可以看到,在开放的栖息地中的捕食者数量以及开放的栖息地和避难所之间的食饵的迁移能够影响捕食-食饵系统. 当我们添加一个避难所,在某些条件下,系统的稳定性可能会丧失. 此外,避难所的大小也会对此有所影响. 换句话说,如果 R_{n-1} 比 1 或者 $1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$ 大, R_n 可能不大于 1 或者 $1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$. 这就意味着增加一个避难所,食饵可能不会与捕食者共存. 有时捕食者和食饵的动态是周期性的,但是添加一个避难所这个动态可能会趋于稳定共存. 关于阈值和 $1, 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$ 之间的大小关系,我们不能进行证明,只能通过数值比较. 根据一些文献的参数值如表 2 所示.

现在我们比较一个与两个避难所这两种情况(表 3,4). 从表 3 我们可以看到 C_{12} 与 C_{13} 可以改变动力学性态. 但是,从表 4 我们发现当两个避难所之间有食饵的迁移时动力学性态没有太大的变化.

我们得出的结论是,当食饵在开放的栖息地和避难所之间有迁移时,对捕食-食饵系统的动力学产生影响. 但是,当食饵在各个避难所之间迁移的时候,对捕食-食饵系统的动力学影响不是太大.

表 3 当 $\tilde{r}_1=0.1, \tilde{r}_2=0.2, K_1=5, K_2=5, K_3=5, a=10, \tilde{b}=0.5, c=0.5, \tilde{d}=0.07, \varepsilon=0.5, C_{21}=4, C_{31}=2, C_{23}=0.1, C_{32}=0.1$ 时,改变 C_{12} 和 C_{13} 的值所产生的结果

Table 3 The result of changing values of C_{12} and C_{13} with $\tilde{r}_1=0.1, \tilde{r}_2=0.2, K_1=5, K_2=5, K_3=5, a=10, \tilde{b}=0.5, \tilde{d}=0.07, \varepsilon=0.5, C_{21}=4, C_{31}=2, C_{23}=0.1, C_{32}=0.1$

C_{12} 与 C_{13}	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*}$ 与 R_2	$R_2, R_3, 1$ 与 $1+\frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$
$C_{12}=0.1, C_{13}=4$	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*} < R_2$	$R_3 = 0.76 < 1 < R_2 = 1.34 < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}} = 4.57$
$C_{12}=0.1, C_{13}=0.1$	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*} > R_2$	$1 < R_2 = 1.34 < R_3 = 1.468 < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}} = 4.57$
$C_{12}=6, C_{13}=0.1$	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*} < R_2$	$R_2 = 0.935 < 1 < R_3 = 1.005 < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}} = 4.57$

表 4 当 $\tilde{r}_1=0.1, \tilde{r}_2=0.2, K_1=10, K_2=10, K_3=10, a=6.5, \tilde{b}=0.5, c=0.5, \tilde{d}=0.07, \varepsilon=0.5, C_{12}=0.1, C_{13}=0.1, C_{21}=2, C_{31}=2$ 时,改变 C_{23} 和 C_{32} 的值所产生的结果

Table 4 The result of changing values of C_{23} and C_{32} with $\tilde{r}_1=0.1, \tilde{r}_2=0.2, K_1=10, K_2=10, K_3=10, a=6.5, \tilde{b}=0.5, c=0.5, \tilde{d}=0.07, \varepsilon=0.5, C_{12}=0.1, C_{13}=0.1, C_{21}=2, C_{31}=2$

C_{23} 与 C_{32}	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*}$ 与 R_2	$R_2, R_3, 1$ 与 $1+\frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$
$C_{23}=0.1, C_{32}=0.1$	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*} > R_2$	$1 < R_2 = 4.32 < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}} = 4.57 < R_3 = 4.7$
$C_{23}=0, C_{32}=0$	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*} > R_2$	$1 < R_2 = 4.33 < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}} = 4.57 < R_3 = 4.7$
$C_{23}=4, C_{32}=14$	$\frac{K_3 C_{31}}{C_{13} x_1^*} > R_2$	$1 < R_2 = 4.33 < 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}} = 4.57 < R_3 = 4.68$

4 讨论

根据生物学中食饵与捕食者的快慢尺度,本文进行了一项有多个避难所和斑块间迁移的食饵的捕食模型的分析. 运用奇异摄动理论,我们将这个模型动力学划分为两个时间尺度. 继而又分析了系统在慢时间尺度上的稳定性. 结果显示:当阈值条件 $R_n > 1 + \frac{\tilde{b}c}{\tilde{d}}$ 时发生 Hopf 分支. 在慢系统中我们也能够发现对食饵增加一个避难所有可能改变捕食-食饵系统. 此外,食饵在开放的迁移地和避难所之间迁移相较于在避难所之间迁移,可以对捕食-食饵系统产生更加强有力的影响. 除此之外,我们发现避难所的大小也有可能影响系统的稳定性. 从阈值条件 R_n 的公式中我们可以看到,捕食-食饵的动力学性态当它避难所承载能力过高时,那些低的承载能力的避难所就会失去平衡. 这与文献[12]的结论保持一致.

[参考文献]

- [1] ROSIER R L, LANGKILDE T. Behavior under risk; how animals avoid becoming dinner[J]. Nature education knowledge, 2012, 2: 1-8.
- [2] GREENE H W. Antipredator mechanisms in reptiles[M]. New York: John Wiley and Sons, 1988: 1-152.
- [3] MARTIN J, LOPEZ P. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard[J]. Behavioral ecology, 1999, 10: 487-492.
- [4] HEMMI J M, PFEIL A. A multi-stage anti-predator response increases information on predation risk[J]. Journal of experimental biology, 2010, 213: 1 484-1 489.
- [5] REEBS S G. How fishes try to avoid predators[J/OL]. 2008: 1-12. www.howfishbehave.ca.
- [6] ESENS W J, HIRSCH B T, KAYS R. Prey refuges as predator hotspots: ocelot (*Leopardus pardalis*) attraction to agouti (*Dasyprocta punctata*) dens[J]. Acta theriologica, 2014, 59(2): 257-262.
- [7] FENG Z L, YI Y F, ZHU H P. Fast and slow dynamics of malaria and the s-gene frequency[J]. Journal of dynamics and differential equations, 2004, 16: 869-895.
- [8] AUGER P, PARRA R B, POGGIALE J C, et al. Aggregation of variable and application to population dynamics[M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2008: 209-263.
- [9] DOANH N, TRI N, PIERRE A. Effects of refuges and density dependent dispersal on interspecific competition dynamics[J]. International journal of bifurcation and chaos, 2012, 22(2): 221-234.
- [10] JANA S, CHAKRABORTY M, CHAKRABORTY K, et al. Global stability and bifurcation of time delayed prey-predator system incorporating prey refuge[J]. Mathematics and computers in simulation, 2012, 85(3): 57-77.
- [11] QI L X, GAN L J, XUE M, et al. Predator-prey dynamics with Allee effect in prey refuge[J]. Advances in difference equations, 2015, 340: 1-12.
- [12] BIRKELAND C, DAYTON P K, ENGSTROM N A. A stable system of predation on a holothurians by four asteroids and their top predator[J]. Australian museum memoir, 1982, 16: 175-189.

[责任编辑: 陆炳新]