

一类具有恐怖因子和羊群效应的捕食者 - 食饵模型的动力学行为

吴耀冲, 温洁嫦

广东工业大学应用数学学院, 广东 广州
Email: wyc1996edu@163.com, wjcpig@126.com

收稿日期: 2020年11月2日; 录用日期: 2020年11月19日; 发布日期: 2020年11月26日

摘要

在生物种群中, 由于食饵会对天敌的捕食产生恐惧, 所以他们会降低自身出生率来抵抗捕食者的捕抓, 针对这一情况研究了一类具有恐怖因子和羊群效应的捕食者 - 食饵模型, 首先证明了解的一致有界性; 然后由Routh-Hurwitz准则讨论了系统平衡点的存在性和存在时平衡点的类型, 以及稳定性; 并且根据Poincare'-Andronov-Hopf分支定理得到了系统产生Hopf分支的条件。最后, 通过Matlab软件仿生所得到的定理, 并得出了只要选取恰当的参数便可使系统中的两类种群一直稳定存在下去的结论。

关键词

捕食者 - 食饵模型, 恐怖因子, Hopf分支, 平衡点

Dynamic Behavior of a Predator-Prey Model with Fear Factor and Herding Effect

Yaochong Wu, Jiechang Wen

School of Applied Mathematics, Guangdong University of Technology, Guangzhou Guangdong
Email: wyc1996edu@163.com, wjcpig@126.com

Received: Nov. 2nd, 2020; accepted: Nov. 19th, 2020; published: Nov. 26th, 2020

Abstract

In the biological population, the prey will be afraid of the predator, so they will reduce their own natality to prevent being caught. Considering this situation, a predator-prey model with fear factor and herd effect is studied. Firstly, we discuss uniform boundedness of this model. Then

Routh-Hurwitz criterion is used to discuss the existence of the equilibrium point of the system, the type of the equilibrium point and its stability. Moreover, according to the Poincare'-Andronov-Hopf branch theorem, conditions for the generation of Hopf branch were obtained. Finally, the theoretical results are verified by numerical simulation, and a conclusion is drawn that the predator and the prey in the system can be kept stable as long as appropriate parameters are chosen.

Keywords

Predator-Prey Model, Fear Factor, Hopf Bifurcation, Equilibrium Point

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

食饵 - 捕食者模型在动力学系统中的研究越来越受关注, 并得到了很多相关的结论。比如文献[1]在确定性和随机环境下, 对一种具有牧群效应的捕食者食饵模型进行了分析, 得出在随机环境下, 捕食者的死亡率和食饵的出生率均会受高斯白噪音的干扰的结论; 文献[2]研究了具有时滞的捕食者 - 食饵模型, 分析了系统平衡点稳定性, 且讨论了单时滞和双时滞下系统产生 Hopf 分支的条件; 文献[3] [4]讨论了各种捕食者 - 食饵模型的 Hopf 分支情况; 后来很多学者考虑到人类在生态系统中的影响, 文献[5]研究了食饵具有常数收获率的捕食者 - 食饵模型, 而文献[6]则考虑了捕食者和食饵皆具有线性收获率的生态模型。在 2011 年, Zanette *et al.*通过实验发现, 由于对天敌的恐惧, 哥雀减少了约 40%的出生率[7], 之后各界学者开始越来越关注恐惧因子对生态系统的影响。文献[8]研究了带恐惧因子 $F(f, v) = \frac{1}{1+fv}$ 的单物种模型、捕

食者 - 食饵模型和生态流行病学模型的动力学性质和生物学意义。生物学上的研究表明, 捕食者的存在会减少猎物的能量储备, 因为猎物会对捕食者的捕食行为产生应激激素的分泌[9] [10]。这种应激反应可能因此“吓死猎物”, 进一步增加猎物的死亡率[11] [12] [13] [14] [15]更多关于由于对捕食者的恐惧而导致的食饵死亡增加的讨论可以在[14] [15] [16]中找到。

受文献[8]的启发, 对具有羊群效应的捕食者 - 食饵模型[17], 我们引入了恐惧因子 $F(f, v) = \frac{1}{1+fv}$ 对食饵出生率的影响, 新的模型如下:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{r}{1+fv} \left(1 - \frac{x}{k}\right) x - a\sqrt{xy}, \\ \frac{dy}{dt} = a\alpha\sqrt{xy} - my. \end{cases} \quad (1)$$

其中 x 为食饵, y 为捕食者, r 为食饵的最大出生率, k 为环境容纳量, f 为恐惧水平, a 为捕食者对食饵的捕捉能力, α 为捕食者将食饵转化的能力, m 为捕食者的自然死亡率。

为了研究方便, 对系统(1)进行了如下无量纲变换

$$u = \frac{\sqrt{x}}{\sqrt{k}}, v = \frac{fa}{r\sqrt{k}} y, T = \frac{r}{2} t,$$

此时系统(1)可化为

$$\begin{cases} \frac{du}{dT} = \frac{1}{1+Rv}(1-u^2)u - fv, \\ \frac{dv}{dT} = ev(u-\rho). \end{cases} \quad (2)$$

其中 $e = \frac{2a\alpha\sqrt{k}}{r}$, $M = \frac{2m}{r}$, $\rho = \frac{m}{a\alpha\sqrt{k}} = \frac{M}{e}$, $R = \frac{r\sqrt{k}}{a}$, $f = \frac{1}{f}$ 。

考虑到生物学的意义, 系统(2)只考虑 $u > 0, v > 0$ 的情况。

2. 解的有界性

定理 1 在系统(1)中, 所有从 R_+^2 出发的解都是一致有界的。

证明

$$\frac{dx}{dt} = r\left(1 - \frac{x}{k}\right)x - a\sqrt{xy} \leq r\left(1 - \frac{x}{k}\right)k = rk - rx. \quad (3)$$

由积分不等式理论得

$$\frac{dx}{dt} \leq k + e^{-rk}(x(0) - k), \quad (4)$$

故 $x(t)$ 有界。

定义函数 $\Gamma = \alpha x(t) + y(t)$, 那么

$$\begin{aligned} \frac{d\Gamma}{dt} &= \alpha \frac{dx}{dt} + \frac{dy}{dt} \\ &= \alpha r\left(1 - \frac{x}{k}\right)x - \alpha a\sqrt{xy} + \alpha a\sqrt{xy} - my \\ &= \alpha r\left(1 - \frac{x}{k}\right)x - my. \end{aligned} \quad (5)$$

因此,

$$\begin{aligned} \frac{d\Gamma}{dt} + m\Gamma &= \alpha r\left(1 - \frac{x}{k}\right)x - my + m\alpha x + my \\ &= \alpha r\left(1 - \frac{x}{k}\right)x + m\alpha x \leq \frac{\alpha k(r+m)^2}{4r}. \end{aligned} \quad (6)$$

由微分不等式得

$$\Gamma = \alpha x(t) + y(t) \leq \frac{\alpha k(r+m)^2}{4rm} + \left(\alpha x(0) + y(0) - \frac{\alpha k(r+m)^2}{4rm}\right)e^{-mt}. \quad (7)$$

所以, 系统(1)中, 所有从 R_+^2 出发的解都是一致有界的。

3. 模型的平衡点分析

下面由常微分方程定性理论[18]讨论系统(2)的平衡点存在条件和稳定性。

系统(2)具有三个平衡点, 分别是平凡平衡点 $E_0 = (0,0)$, 边界平衡点 $E_1 = (1,0)$ 和非负平衡点 $E_2 = (u^*, v^*)$ 当且仅当 $0 \leq \rho \leq 1$ 。其中

$$u^* = \rho, \tag{8}$$

$$v^* = \frac{-f + \sqrt{\Delta}}{2fR}, \Delta = f^2 + 4fR\rho(1 - \rho^2). \tag{9}$$

定理 2 平衡点 E_0 为鞍点, 平衡点不稳定。

证明: 系统(2)在 E_0 点的雅可比矩阵是:

$$J_0 = \begin{pmatrix} 1 & -f \\ 0 & -e\rho \end{pmatrix}. \tag{10}$$

那么矩阵 J_0 的特征方程为

$$\lambda^2 - T_0\lambda + D_0 = 0. \tag{11}$$

因为 $D_0 < 0$, 此时 E_0 为不稳定的鞍点。

定理 3 当 $\rho > 1$ 时, 平衡点 E_1 为稳定的结点。当 $\rho < 1$ 时, 平衡点 E_1 为鞍点。

证明: 系统(2)在 E_1 点的雅可比矩阵是:

$$J_1 = \begin{pmatrix} -2 & -f \\ 0 & e(1 - \rho) \end{pmatrix}. \tag{12}$$

J_0 的特征方程为

$$\lambda^2 - T_1\lambda + D_1 = 0. \tag{13}$$

所以当

$$D_1 > 0. \tag{14}$$

$$\begin{aligned} (-T)^2 - 4D_1 &= [2 - e(1 - \rho)]^2 + 4 \times 2e(1 - \rho) \\ &= 4 + e^2(1 - \rho)^2 + 4e(1 - \rho) \\ &= [e(1 - \rho) + 2]^2. \end{aligned} \tag{15}$$

显然 $(-T)^2 - 4D_1 > 0$, 所以当 $\rho > 1$ 时, 平衡点 E_1 为结点。

进一步地, 此时 $(-T) > 0$, 此时平衡点为稳定结点。而当 $\rho < 1$, 此时 $D_1 < 0$, 故平衡点为鞍点。

定理 4 当 $0 < \rho < \frac{\sqrt{3}}{3}$ 且 $T_1^2 - 4D_1 < 0$, 此时平衡点 E_2 是不稳定的焦点; 当 $\frac{\sqrt{3}}{3} < \rho < 1$ 且 $T_1^2 - 4D_1 < 0$,

此时平衡点 E_2 是稳定的焦点。当 $0 < \rho < \frac{\sqrt{3}}{3}$ 且 $T_1^2 - 4D_1 > 0$, 此时平衡点 E_2 是不稳定的结点; 当 $\frac{\sqrt{3}}{3} < \rho < 1$

且 $T_1^2 - 4D_1 > 0$, 此时平衡点 E_2 是稳定的结点。

证明: 系统(2)在 E_2 点处的雅可比矩阵为

$$J_2 = \begin{pmatrix} \frac{-3\rho^2 + 1}{1 + Rv^*} & \frac{-R(1 - \rho^2)\rho}{(1 + Rv^*)^2} - f \\ ev^* & 0 \end{pmatrix}. \tag{16}$$

其特征方程为 $\lambda^2 - T_1\lambda + D_1 = 0$, 其中 $T_1 = \frac{-3\rho^2 + 1}{1 + Rv^*}$, $D_1 = ev^* \left(\frac{R(1 - \rho^2)\rho}{(1 + Rv^*)^2} + f \right)$, 所以当 $0 < \rho < 1$ 时,

有以下结论:

H1: 当 $0 < \rho < \frac{\sqrt{3}}{3}$ 且 $T_1^2 - 4D_1 < 0$, 此时平衡点 E_2 是不稳定的焦点; 当 $\frac{\sqrt{3}}{3} < \rho < 1$ 且 $T_1^2 - 4D_1 < 0$, 此时平衡点 E_2 是稳定的焦点。

H2: 当 $0 < \rho < \frac{\sqrt{3}}{3}$ 且 $T_1^2 - 4D_1 > 0$, 此时平衡点 E_2 是不稳定的结点; 当 $\frac{\sqrt{3}}{3} < \rho < 1$ 且 $T_1^2 - 4D_1 > 0$, 此时平衡点 E_2 是稳定的结点。

4. Hopf 分支分析

定理 5 当 $\rho^2 = \frac{1}{3}$ 时, 系统(2)在 E_2 附近产生超临界的 Hopf 分支。

证明: 系统(2)在 $E_2 = (u^*, v^*)$ 处的特征矩阵为

$$\begin{pmatrix} \lambda - \frac{1-3\rho^2}{1+Rv^*} & \frac{R(1-\rho^2)\rho}{(1+Rv^*)^2} + f \\ -ev^* & \lambda \end{pmatrix}. \tag{17}$$

特征方程为 $\lambda^2 - \frac{1-3\rho^2}{1+Rv^*}\lambda + ev^* \left[\frac{R(1-\rho^2)\rho}{(1+Rv^*)^2} + f \right] = 0$, 当 $\frac{1-3\rho^2}{1+Rv^*} = 0$ 时, 特征方程存在一对纯虚数特

征值 $\lambda = \pm\omega_0$, 此时 $\rho = \frac{\sqrt{3}}{3} = \rho_0$. 取 ρ_0 作为分支参数。

令 $u(\rho) = \frac{1-3\rho}{1+Rv^*}$, $w(\rho, e) = \text{Im} \lambda = \sqrt{ev^* \left[\frac{R\rho(1-\rho^2)}{(1+Rv^*)^2} + f \right]}$, 则 $u'(\rho) = \frac{-6\rho}{1+Rv^*}$, 当 $\rho_0 = \rho^2 = \frac{1}{3}$ 时,

有 $u(\rho_0) = 0$, $\omega_0 = \sqrt{ev^* \left(\frac{2\sqrt{3}R}{9(1+Rv^*)^2} + f \right)}$, 易证 $u'(\rho) = \frac{-2\sqrt{3}}{1+Rv^*} < 0$ 知系统(2)产生 Hopf 分支的横截条件

[19]满足, 所以当 $\rho^2 = \frac{1}{3}$ 时, 系统(2)在 E_2 附近产生 Hopf 分支。下面计算 Hopf 分支的方向。

令 $w_1 = u - \rho_0$, $w_2 = v - v^*$, 则系统变为

$$\begin{cases} \frac{dw}{dT} = \begin{bmatrix} \frac{-2\sqrt{3}R}{9(Rv^*+1)^2} - f \\ \frac{2\sqrt{3}R}{Rv^*+1} w_1^2 w_2 - \frac{4\sqrt{3}}{3(Rv^*+1)^4} w_2^3 + \dots \end{bmatrix} w_2 - \frac{2\sqrt{3}}{Rv^*+1} w_1^2 + \frac{4\sqrt{3}}{9(Rv^*+1)^3} w_2^2 - \frac{6}{Rv^*+1} w_1^3 \\ \frac{dw_2}{dT} = ev^* w_1 + ew_1 w_2. \end{cases} \tag{18}$$

再做变换

$$\xi = -ev^* w_1, \eta = -\omega_0 w_2. \tag{19}$$

系统(3)再次变为

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dT} = -\omega_0\eta + \frac{2\sqrt{3}}{ev^*(Rv^*+1)}\xi^2 - \frac{4\sqrt{3}ev^*}{9(Rv^*+1)^3\omega_0^2}\eta^2 - \frac{6\xi^3}{(ev^*)^2(Rv^*+1)} \\ \quad + \frac{2\sqrt{3}}{\omega_0ev^*(Rv^*+1)}\xi^2\eta - \frac{4\sqrt{3}ev^*}{3(Rv^*+1)^4\omega_0^3}\eta^3 + \dots \\ \frac{d\eta}{dT} = \omega_0\xi - \frac{1}{v^*}\xi\eta. \end{cases} \quad (20)$$

引入复变量: $z = \xi + i\eta$, 则

$$\frac{dz}{dT} = i\omega_0z + \sum_{2 \leq k+l \leq 3} g_{kl}z^k\bar{z}^l. \quad (21)$$

其中:

$$\begin{aligned} g_{20} &= \frac{1}{(Rv^*+1)^3} \left(\frac{R^3v^{*2} + 3R^2v^* + 3R}{4} + \frac{\sqrt{3}R(Rv^*+2)}{2e} + \frac{\sqrt{3}ev^*}{9\omega_0^2} + \frac{\sqrt{3}}{2ev^*} + \frac{1}{4v^*} \right); \\ g_{11} &= \frac{\sqrt{3}(9R^2v^2\omega_0^2 + 18Rv\omega_0^2 - 2e^2v^2 + 9\omega_0^2)}{9ev^*(Rv^*+1)^3\omega_0^2}; \\ g_{21} &= \frac{1}{4(Rv^*+1)^4e^2} \left(-9R^3v^* - 27R - \frac{27R}{v^*} - \frac{9}{v^{*2}} \right) \\ &\quad + i \left[\frac{\sqrt{3}}{4(Rv^*+1)^4\omega_0e} \left(R^3v^{*2} + 3R^2v^* + 3R + \frac{1}{v^*} \right) - \frac{2\sqrt{3}ev^*}{4(Rv^*+1)^4\omega_0^3} \right]. \end{aligned} \quad (22)$$

将以上结果通过一阶 Lyapunov 系数计算公式[19]

$$l_1(0) = \frac{1}{2\omega_0^2} \operatorname{Re}(ig_{20}g_{11} + \omega_0g_{21}). \quad (23)$$

可得

$$l_1(0) = \frac{-9}{8\omega_0v^2e^2(Rv^*+1)}. \quad (24)$$

所以 $l_1(0) < 0$, 故系统(2)在 E_2 附近产生超临界的 Hopf 分支。

5. 数值模拟

我们选取合适的参数值之后, 对定理 2 进行了数值模拟。取 $R = 0.1, e = \sqrt{3}, f = 0.1, \rho = 1$, 此时平衡点 E_0 是鞍点, 如图 1 所示。在生物学意义上, 若 $\rho = 1$, 那么随着时间的推移, 无论捕食者或食饵种群取何种初始条件, 随着时间的流逝, 捕食者和食饵最终都不能共存, 最终捕食者种群灭绝而食饵种群生存下去。

对定理 3 进行了数值模拟。取 $R = 0.2, e = \sqrt{3}, f = 0.1, \rho = 1.5$ 得到平衡点 E_1 为稳定结点的轨线走向(图 2), 取 $\rho = 0.5$ 时, 得到平衡点 E_1 为鞍点的轨线走向(图 3)。在生物背景下, 当 $\rho > 1$ 时, 任意取初始值, 捕食者种群最终走向灭绝。

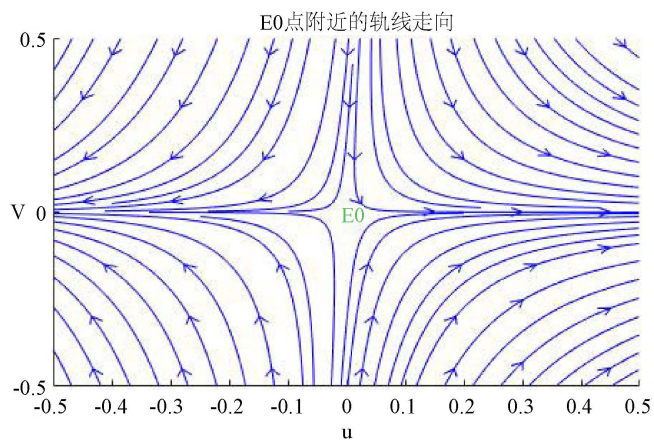


Figure 1. A phase diagram near a saddle point E_0

图 1. E_0 鞍点附近的轨线图

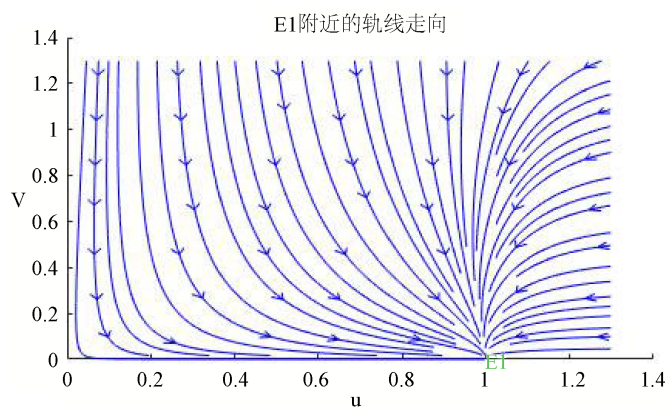


Figure 2. A phase diagram near a stable crunode E_1

图 2. E_1 稳定结点附近的轨线图

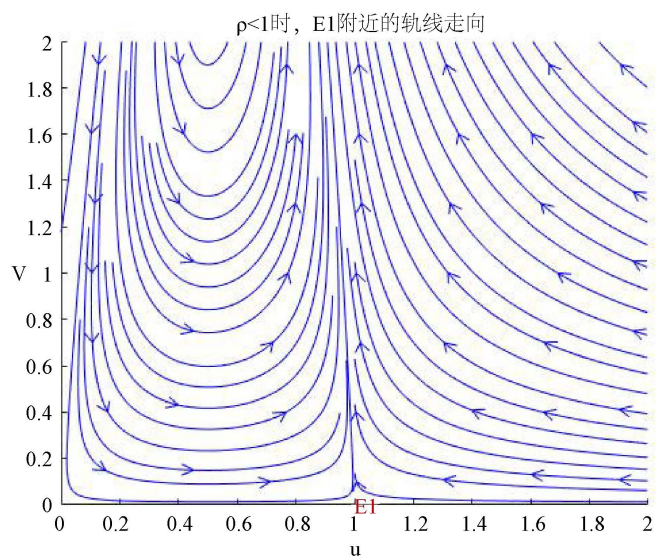


Figure 3. A phase diagram near a saddle point E_1

图 3. E_1 鞍点附近的轨线图

选取合适的参数值之后, 对定理 4 进行了数值模拟。取 $R = 0.1, e = \sqrt{3}, f = 0.1, \rho = 0.3$ 得到不稳定的焦点(图 4), 当 $\rho = 0.8$ 时, 得到稳定的焦点(图 5)。此时捕食者和食饵最终共存。取 $R = 0.1, e = 0.4, f = 0.1, \rho = 0.3$ 得到不稳定的结点(图 6), 当 $\rho = 0.8$ 时, 得到稳定的结点(图 7)。

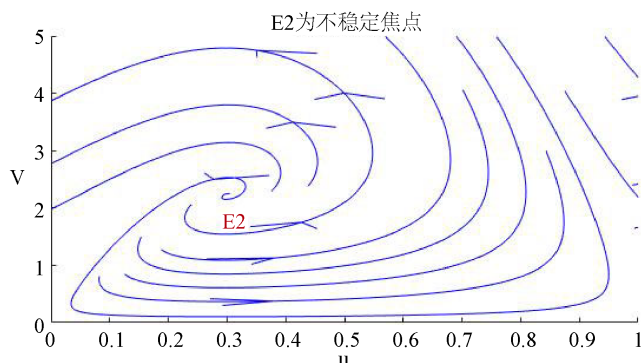


Figure 4. A phase diagram near an unstable focus E_2
图 4. E_2 是不稳定焦点的轨线图

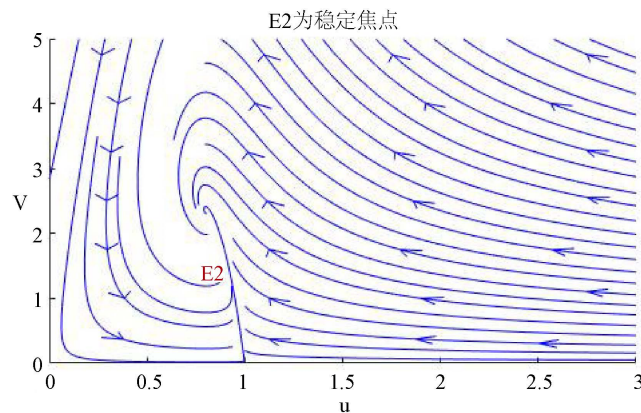


Figure 5. A phase diagram near a stable focus E_2
图 5. E_2 是稳定焦点的轨线图

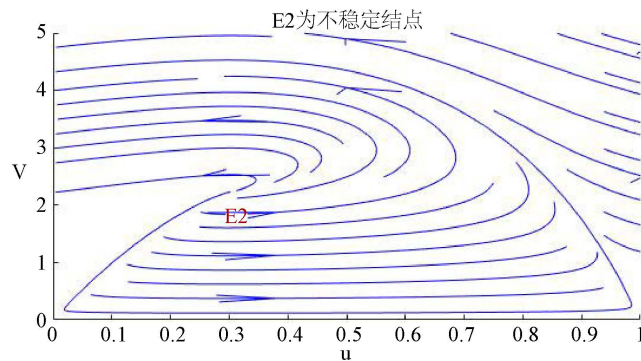


Figure 6. A phase diagram near an unstable crunode E_2
图 6. E_2 是不稳定结点的轨线图

Hopf 分支数值模拟: 取 $e = \sqrt{3}, R = 0.1, f = 0.1, \rho = \frac{1}{\sqrt{3}}$, 得到极限环, 如图 8 所示。此时两物种呈周

期性变化而共存。

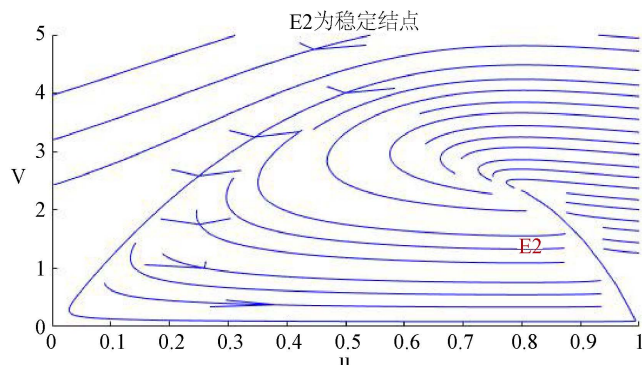


Figure 7. A phase diagram near a stable crunode E_2
图 7. E_2 是稳定结点的轨线图

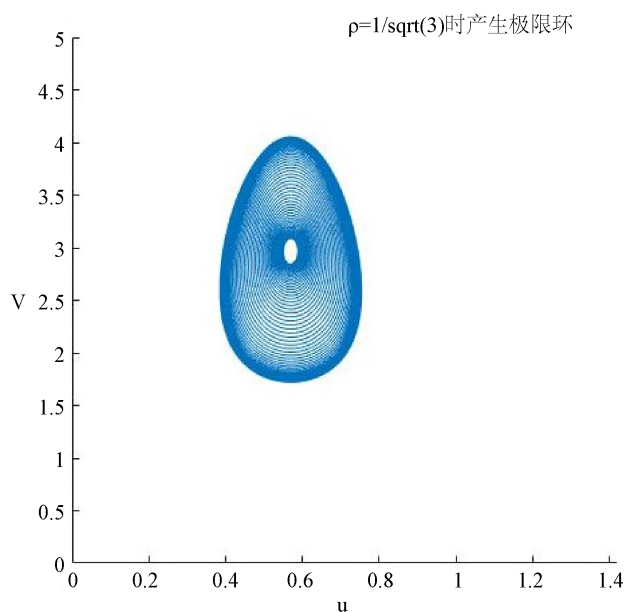


Figure 8. $\rho = \rho_0^2$ gets the limit cycle
图 8. $\rho = \rho_0^2$ 时得到极限环

6. 结论

文献[9]提出了具有羊群效应的捕食者 - 食饵模型, 在此基础上, 本文考虑到食饵具有反捕食的行为从而引入恐惧因子。文中的定理 1 证明了模型的一致有界性, 定理 2~4 分别研究了系统平衡点的存在性和稳定性, 并进行了数值模拟证明; 定理 5 得出了当 $\rho^2 = \frac{1}{3}$ 时, 系统产生 Hopf 分支, 为超临界 Hopf 分支的结论, 并且发现通过 Hopf 分支可产生稳定的极限环, 表明恰当选取参数, 便可使系统中的被捕食者和捕食者最终共同存在且呈周期性变化而稳定下来。

在生物意义下, 对于模型(2), 当 $\frac{\sqrt{3}}{3} < \rho < 1$ 或 $\rho > 1$ 时, 随着时间的推移, 捕食者和食饵两个种群都

能存活下去; 当 $\rho = \frac{\sqrt{3}}{3}$ 时, 两物种呈周期性变化而稳定下去。因此, 在实际应用中, 利用以上结论对生态系统加以控制, 便可使系统中的食饵和捕食者最终共同存在且可使两物种呈周期性变化而稳定下来。

参考文献

- [1] Bera, S.P., Maiti, A. and Samanta, G. (2016) Stochastic Analysis of a Prey-Predator Model with Herd Behaviour of Prey. *Nonlinear Analysis: Modelling and Control*, **21**, 345-361. <https://doi.org/10.15388/NA.2016.3.4>
- [2] 李玉叶, 石惠文, 李旭超. 具有时滞的食饵 - 捕食者模型 Hopf 分岔分析[J]. 赤峰学院学报(自然版), 2018, 34(3): 1-4.
- [3] 邓田. 一类生物动力系统的稳定性与 Hopf 分岔研究[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 兰州交通大学, 2016.
- [4] 王新秀, 窦雯虹, 彭煜. 一类具有时滞的捕食 - 食饵系统发生 Hopf 分支的条件[J]. 西北大学学报(自然科学版), 2010, 40(6): 957-960.
- [5] 邹桂华, 刘宣亮. 一类具有常数收获率的捕食者 - 食饵模型的分支分析[J]. 动力系统与控制, 2019, 8(3): 181-190.
- [6] 吴凡, 焦玉娟. 一类带有线性收获率的捕食者 - 食饵模型的稳定性分析[J]. 湖北民族学院学报(自然科学版), 2019, 37(3): 282-286.
- [7] Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C. and Clinchy, M. (2011) Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year. *Science*, **334**, 1398-1401. <https://doi.org/10.1126/science.1210908>
- [8] Sasmal, S.K. (2018) Population Dynamics with Multiple Allee Effects Induced by Fear Factors—A Mathematical Study on Prey-Predator Interactions. *Applied Mathematical Modelling*, **64**, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.apm.2018.07.021>
- [9] Stoks, R., Govaert, L., Pauwels, K., et al. (2016) Resurrecting Complexity: The Interplay of Plasticity and Rapid Evolution in the Multiple Trait Response to Strong Changes in Predation Pressure in the Water Flea *Daphnia Magna*. *Ecology Letters*, **19**, 180-190. <https://doi.org/10.1111/ele.12551>
- [10] Trussell, G.C., Ewanchuk, P.J. and Matassa, C.M. (2006) The Fear of Being Eaten Reduces Energy Transfer in a Simple Food Chain. *Ecology*, **87**, 2979-2984. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2979:TFOBER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2979:TFOBER]2.0.CO;2)
- [11] Fraker, M.E. (2009) Predation Risk Assessment by Green Frog (*Rana clamitans*) Tadpoles through Chemical Cues Produced by Multiple Prey. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **63**, 1397-1402. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0822-6>
- [12] McCauley, S.J., Rowe, L. and Fortin, M.-J. (2011) The Deadly Effects of “Nonlethal” Predators. *Ecology*, **92**, No. 11. <https://doi.org/10.1890/11-0455.1>
- [13] Preisser, E.L. (2010) The Physiology of Predator Stress in Free-Ranging Prey. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1103-1105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01602.x>
- [14] Zhu, Z., Wu, R., Lai, L., et al. (2020) The Influence of Fear Effect to the Lotka-Volterra Predator-Prey System with Predator Has Other Food Resource. *Advances in Difference Equations*, **2020**, Article No. 237. <https://doi.org/10.1186/s13662-020-02612-1>
- [15] Vesely, 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. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 18075. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17998-4>
- [16] Mukherjee, D. (2020) Role of Fear in Predator-Prey System with Intraspecific Competition. *Mathematics and Computers in Simulation*, **177**, 263-275. <https://doi.org/10.1016/j.matcom.2020.04.025>
- [17] Ajrald, V., Pittavino, M. and Venturino, E. (2011) Modeling Herd Behavior in Population Systems. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, **12**, 2319-2338. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2011.02.002>
- [18] 马知恩, 周义仓. 常微分方程定性方法与稳定性方法[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [19] Kuznetsov, Y.A. (2004) Elements of Applied Bifurcation Theory. *Applied Mathematical Sciences*, **288**, 715-730. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3978-7>