

# 具有捕食合作的扩散共位群捕食模型

冯燕, 孟新友\*

兰州理工大学, 理学院, 应用数学系, 甘肃 兰州

收稿日期: 2022年6月6日; 录用日期: 2022年7月1日; 发布日期: 2022年7月8日

## 摘要

生物种群间的关系包括互惠共生、寄生、竞争和捕食四种基本关系, 其中捕食关系在生物界中是必不可缺的。捕食者与食饵之间展现出追捕与逃避的现象, 这样个体不会长期固定在某一区域, 而是朝着有利于自身成长的地方移动, 此时种群中存在扩散的现象。因此, 基于多种因素影响, 本文建立了一个具有捕食者狩猎合作的扩散共位群捕食模型。首先, 在模型不考虑扩散下, 讨论了所有平衡点的存在性和稳定性。其次, 通过理论得到了扩散会导致模型的不稳定。最后, 通过数值模拟验证了上述的分析结果。

## 关键词

扩散, 共位群, 狩猎合作

# Dynamic Behaviors of an Diffusion Intraguild Predation Model with Hunting Cooperation

Yan Feng, Xinyou Meng\*

Applied Mathematics Department, School of Science, Lanzhou University of Technology, Lanzhou Gansu

Received: Jun. 6<sup>th</sup>, 2022; accepted: Jul. 1<sup>st</sup>, 2022; published: Jul. 8<sup>th</sup>, 2022

\* 通讯作者。

## Abstract

The relationships among species include mutualism, parasitism, competition and predation, among which predation is indispensable in the biological world. In this way, individuals will not be fixed in a certain area for a long time, but move to a place conducive to their own growth. At this time, there is a phenomenon of diffusion in the population. Therefore, based on the influence of many factors, a diffusion intraguild predation model with hunting cooperation is established in this paper. Firstly, the existence and stability of all equilibrium points are discussed without considering diffusion. Secondly, we get the theory that diffusion will lead to the instability of the model. Finally, the results are verified by numerical simulation.

## Keywords

Diffusion, Intraguild, Hunting Cooperation

Copyright © 2022 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

生物的生存与繁衍与环境之间的关系密不可分. 一方面, 生物的生命活动通过所处的环境得到物质、能量、信息和栖息所, 从而赖以生存; 另一方面, 生物的生存状态又时时刻刻地影响着环境的存在状况与发展变化. 1920 年代, Lotka [1] 和 Volterra [2] 两位学者提出了经典的捕食者-食饵模型. 为此, 捕食者与食饵之间的相互作用成为了数学界和生物学领域的一个重要课题. 随着捕食者-食饵模型在种群生态学中的广泛应用, 许多学者在经典的捕食者-食饵模型的基础上做出了许多的研究成果 [3-6]. 捕食者-食饵模型的动力学行为在生物界中已经成为了一个很重要的研究方向.

在生态系统中, 两个种群之间的关系可能既是捕食关系又是竞争关系 [7, 8]. 为此, 生态学家 Polis, Myers 和 Holt [9] 首次提出了共位群捕食 (IGP) 模型的概念. 该模型描述了两个物种相互竞争一种资源同时又是捕食的关系, 最简单的形式是由三个物种组成: 共享资源、共位群内食饵和共位群内捕食者. 共位群内食饵只以共享资源为食, 而共位群内捕食者以共位群内食饵和共享资源为食. Holt 和 Polis [10] 首次在数学模型中描述共位群捕食模型的概念, 该模型形式如下:

$$\begin{cases} \frac{dR}{dt} = R(\varphi(R) - \rho_1(R, N, P)N - \rho_2(R, N, P)P), \\ \frac{dN}{dt} = N(e_1\rho_1(R, N, P)R - \rho_3(R, N, P)P - m_1), \\ \frac{dP}{dt} = P(e_2\rho_2(R, N, P)R + e_3\rho_3(R, N, P)N - m_2), \end{cases} \quad (1.1)$$

其中  $R(t)$ ,  $N(t)$  和  $P(t)$  分别表示共享资源、共位群内食饵和共位群内捕食者的密度.  $\rho_2(R, N, P)R$  和  $\rho_3(R, N, P)N$  分别是共位群捕食者对共享资源和共位群内食饵的功能反应函数,  $\rho_1(R, N, P)R$  是共位群内食饵对共享资源的功能反应函数,  $m_1$  和  $m_2$  是与密度无关的自然死亡率. 参数  $e_1$  和  $e_2$  分别表示共享资源对共位群内食饵和共位群内捕食者的贡献率,  $e_3$  表示共位群内食饵对共位群内捕食者的贡献率,  $R_\varphi(R)$  是共享资源的出生率. 共位群内捕食现象在自然界中处处存在, 且在生态群落中存在着大量的例子 [11–13]. 此外, 空间效应在共位群内捕食模型中也有许多的研究 [13–16].

食饵种群寻求庇护所, 使得捕食者很难找到食物, 便在进化过程中也产生了一系列的适应性特征, 如锐齿、利爪、毒牙等工具, 并运用诱饵进行追击、集体狩猎等方式来更好地捕捉食饵. 2017年, Hilker [17] 等人研究了一个捕食者-食饵模型, 并将捕食者狩猎合作因素以 Holling I 型功能反应函数引入:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \Phi(N, P)P, \\ \frac{dP}{dt} = e\Phi(N, P)P - mP, \end{cases}$$

其中  $N$  和  $P$  分别是食饵和捕食者种群的密度, 函数  $\Phi(N, P)$  是 Holling I 型功能反应函数, 即  $\Phi(N, P) = \lambda N$ ,  $\lambda > 0$  是单个捕食者对食饵的攻击率. 在捕食者狩猎合作的情况下, 功能反应函数同时取决于食饵和捕食者的密度. 他们假设, 合作的捕食者会从它们的行为中受益. 因此, 攻击食饵的成功率会随着捕食者密度的增加而增加. Hilker 等人便在模型中通过用一个密度相关项替换常数攻击率  $\lambda$  来表示这一假设:

$$\Phi(N, P) = (\lambda + aP)N, \quad (1.2)$$

其中  $a > 0$  用来描述捕食者在狩猎中合作的强度,  $aP$  是合作项. Major [18] 研究了 *Caranx ignobilis* 和 Hawaiian anchovy 之间的相互作用, 发现捕食者的群居行为可能作为一种适应行为而共同进化, 使捕食者有可能分解并孤立群居的食饵.

众所周知, 在现实生态中, 物种分布往往是不均匀的, 分布在空间中的种群与空间邻域的其他种群相互作用, 相互影响, 而扩散是导致这一现象的原因之一, 故带有扩散的种群模型的动态行为因其能产生复杂的空间格局而受到众多学者的关注 [19–22]. 因此, 对扩散效应的考虑是非常有必要的, 也更接近于现实. 所以扩散效应在捕食者-食饵模型中被广泛研究. 其模型的一般形式如下:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} - d_1 \Delta u = f(u)u - p(u, v)v, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial v}{\partial t} - d_2 \Delta v = \alpha p(u, v)v - \beta v, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial u(x, t)}{\partial \nu} = \frac{\partial v(x, t)}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ u(x, 0) = u_0(x) \geq 0, v(x, 0) = v_0(x) \geq 0, & x \in \Omega, \end{cases}$$

其中  $u(x, t)$ ,  $v(x, t)$  分别是食饵和捕食者种群的分布密度,  $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^3$  是在一个具有光滑边界  $\partial\Omega$  的三维有界域,  $\nu$  是边界  $\partial\Omega$  的单位外法向量.  $f(u)$  是食饵的出生率,  $p(u, v)$  是功能反应函数,  $\alpha$  表示捕食者吃掉食饵并消化的转化率,  $\beta$  是捕食者的死亡率,  $d_1$ ,  $d_2$  分别为两种群的自扩散系数. Guan 等 [21] 研究了一个具有食饵庇护的二维捕食者-食饵模型, 建立了李雅普诺夫函数, 证明了扩散模型的平衡点的全局稳定性, 并确定了空间域中的图灵空间, 利用数值模拟发现了复杂的图灵模式: 条纹、点-条纹共存、点模式. 丰富了避难效应对捕食者-食饵模型的动态影响.

文章剩余部分的内容如下. 在第二部分中将给出本文建立的模型. 在第三部分中将分析模型在没有扩散情况下, 各平衡点的存在性和稳定性. 第四部分将研究模型在引入扩散的情况下, 系统的稳定性. 第五部分进行了数值模拟, 对理论分析做了验证. 第六部分进行了结论总结和未来展望.

## 2. 模型的建立

Sapkota [23] 等研究了一个具有捕食者合作的捕食者-食饵模型, 该模型是由单食饵种群和双捕食者种群组成:

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = u_1 \left( a_1 - b_1 u_1 - \frac{\omega_0(1 + \alpha u_2)u_2}{(1 + \alpha u_2)u_1 + D_0} \right), \\ \frac{du_2}{dt} = u_2 \left( -a_2 + \frac{\omega_0(1 + \alpha u_2)u_1}{(1 + \alpha u_2)u_1 + D_1} - \frac{\omega_2 u_3}{u_2 + D_2} \right), \\ \frac{du_3}{dt} = u_3 \left( a_3 - \frac{\omega_3}{u_2 + D_3} \right), \end{cases}$$

其中  $u_1$ ,  $u_2$  和  $u_3$  分别表示食饵、中间和顶层捕食者在任意时刻  $t$  的密度, 顶层捕食者捕食中间捕食者, 中间的捕食者捕食食饵. 中间捕食者之间的狩猎合作对捕食者和食饵的数量都有着有趣的影响. 该模型的线性稳定性和狩猎合作的双参数数值分析在文献 [23] 中进行. 在此基础上, 本章还考虑了扩散效应, 建立了共位群捕食系统:

$$\begin{cases} \frac{\partial X(x, t)}{\partial t} = d_{11} \Delta X + rX - d_1 X - \alpha_1 XY - \alpha_2 XZ, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial Y(x, t)}{\partial t} = d_{22} \Delta Y + \beta_1 XY - (\alpha_3 + cZ)YZ - d_2 Y, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial Z(x, t)}{\partial t} = d_{33} \Delta Z + \beta_2 XZ + \beta_3 (\alpha_3 + cZ)YZ - d_3 Z, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial X(x, t)}{\partial \nu} = \frac{\partial Y(x, t)}{\partial \nu} = \frac{\partial Z(x, t)}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ X(x, 0) = X_0(x) \geq 0, Y(x, 0) = Y_0(x) \geq 0, Z(x, 0) = Z_0(x) \geq 0, & x \in \Omega, \end{cases} \quad (2.1)$$

其中  $X(x, t)$ ,  $Y(x, t)$  和  $Z(x, t)$  分别表示共享资源种群、共位群内食饵种群和共位群内捕食者种群在位置  $x$  和时间  $t$  处的密度,  $\Omega \subset \mathbb{R}^N$  ( $N \leq 3$ ) 是在一个具有光滑边界  $\partial\Omega$  的有界空间域,  $\nu$  是边界  $\partial\Omega$  的单位外法向量.  $d_{11}$ ,  $d_{22}$  和  $d_{33}$  分别是三种群的自然扩散系数,  $r$  表示共享资源种群的出生率.  $d_i$ 's 是三种群的自然死亡率;  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  和  $\alpha_3$  分别表示各自的捕食者单位时间内能够吃掉食饵的最大数量;  $\beta_i$ 's 是食饵被各自的捕食者捕获的转化率,  $i = 1, 2, 3$ . 参数  $c$  表示共位群内捕食者种群在狩猎过程中, 捕食者之间的捕食合作强度. 系统中的所有参数均为正常数.

定义  $\mathbf{U} = (X, Y, Z)^T$ ,  $\mathbf{D} = \text{diag}(d_{11}, d_{22}, d_{33})$  及

$$\mathbf{J}(\mathbf{U}) = \begin{pmatrix} J_1(\mathbf{U}) \\ J_2(\mathbf{U}) \\ J_3(\mathbf{U}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rX - d_1 X - \alpha_1 XY - \alpha_2 XZ \\ \beta_1 XY - (\alpha_3 + cZ)YZ - d_2 Y \\ \beta_2 XZ + \beta_3 (\alpha_3 + cZ)YZ - d_3 Z \end{pmatrix}.$$

(2.1) 可以改写成

$$\begin{cases} \mathbf{U}_t - \mathbf{D} \Delta \mathbf{U} = \mathbf{J}(\mathbf{U}), & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial \mathbf{U}}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ \mathbf{U}(x, 0) \geq 0, & x \in \Omega. \end{cases} \quad (2.2)$$

### 3. 模型的稳定性

这部分中, 主要考虑系统 (2.2) 对应的 ODE 系统的平衡点的存在性、稳定性、Hopf 分支的存在性和性质. ODE 模型如下:

$$\frac{d\mathbf{U}}{dt} = \mathbf{J}(\mathbf{U}). \quad (3.1)$$

系统 (3.1) 有以下非负常数解:

- (1) 平凡解  $E_0(0, 0, 0)$ ;
- (2) 共位群内捕食者种群不存在时, 如果条件  $(H_1): r - d_1 > 0$  成立, 有边界平衡点  $E_1(X_1, Y_1, 0)$ ,  $X_1 = \frac{d_2}{\beta_1}$ ,  $Y_1 = \frac{(r-d_1)}{\alpha_1}$ ;
- (3) 共位群内食饵种群不存在时, 如果条件  $(H_2): r - d_1 > 0$  成立, 有边界平衡点  $E_2(X_2, 0, Z_2)$ ,  $X_2 = \frac{d_3}{\beta_2}$ ,  $Z_2 = \frac{(r-d_1)}{\alpha_2}$ ;
- (4) 共存平衡点  $E^*(X^*, Y^*, Z^*)$ , 其中  $X^* = \frac{c(Z^*)^2 + \alpha_3 Z^* + d_2}{\beta_1}$ ,  $Y^* = \frac{d_3 - \beta_2 X^*}{\beta_3(\alpha_3 + cZ^*)}$ ,  $Z^*$  是下列一元二次方程的正根:

$$A_1 Z^2 + A_2 Z + A_3 = 0, \quad (3.2)$$

其中

$$\begin{aligned} A_1 &= c(\alpha_1 \beta_2 - \alpha_2 \beta_1 \beta_3), \\ A_2 &= c\beta_1 \beta_3 (r - d_1) + \alpha_3 (\alpha_1 \beta_2 - \alpha_2 \beta_1 \beta_3), \\ A_3 &= \alpha_3 \beta_1 \beta_3 (r - d_1) + \alpha_1 (d_2 \beta_2 - d_3 \beta_1). \end{aligned}$$

然后根据笛卡尔符号准则, 可以看出系统 (3.1) 中共存平衡点的存在性是非常复杂的. 因此, 本文只讨论其中一种情况, 即系统 (3.1) 只有一个共存平衡点的条件为

$$(H_3): d_3 - \beta_2 X^*, A_1 > 0, A_2 > 0, A_3 < 0.$$

接下来, 将利用标准线性化方法来研究每个平衡点的稳定性. 模型 (3.1) 的 Jacobian 矩阵为

$$\mathbf{J}_{\mathbf{U}} = \begin{pmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} \end{pmatrix}, \quad (3.3)$$

其中

$$\begin{aligned} J_{11} &= r - d_1 - \alpha_1 Y - \alpha_2 Z, & J_{12} &= -\alpha_1 X, \\ J_{13} &= -\alpha_2 X, & J_{21} &= \beta_1 Y, \\ J_{22} &= \beta_1 X - (\alpha_3 + cZ)Z - d_2, & J_{23} &= -\alpha_3 Y - 2cYZ, \\ J_{31} &= \beta_2 Z, & J_{32} &= \beta_3(\alpha_3 + cZ)Z, \\ J_{33} &= \beta_2 X + \beta_3(\alpha_3 Y + 2cYZ) - d_3. \end{aligned}$$

**引理3.1.** 系统 (3.1) 的平凡平衡点  $E_0(0, 0, 0)$  总是不稳定的.

**证明.** 系统 (3.1) 在平衡点  $E_0$  处的特征方程为

$$[\lambda - (r - d_1)](\lambda + d_2)(\lambda + d_3) = 0.$$

故可以得到对应的特征值为

$$\lambda_1 = r - d_1 > 0, \quad \lambda_2 = -d_2 < 0, \quad \lambda_3 = -d_3 < 0.$$

所以系统 (3.1) 在平衡点  $E_0$  处是不稳定的.

**引理3.2.** 在条件  $(H_1)$  成立时, 如果  $B_{33} < 0$ , 系统 (3.1) 在边界平衡点  $E_1(X_1, Y_1, 0)$  处是局部渐近稳定的.

**证明.** 根据矩阵 (3.3), 模型 (3.1) 在平衡点  $E_1$  处的特征方程为

$$(\lambda - B_{33}) [\lambda^2 - (B_{11} + B_{22})\lambda + B_{11}B_{22} - B_{12}B_{21}] = 0,$$

其中  $B_{11} = r - d_1 - \alpha_1 Y_1$ ,  $B_{12} = -\alpha_1 X_1$ ,  $B_{21} = \beta_1 Y_1$ ,  $B_{22} = \beta_1 X_1 - d_2$ ,  $B_{33} = \beta_2 X_1 + \alpha_3 \beta_3 Y_1 - d_3$ . 因此,  $\lambda_1 = B_{33}$ ,  $\lambda_2$  和  $\lambda_3$  是下列方程的根:

$$\lambda^2 + G_1 \lambda + G_2 = 0,$$

其中  $G_1 = -(B_{11} + B_{22}) > 0$ ,  $G_2 = B_{11}B_{22} - B_{12}B_{21} > 0$ .

从以上分析可以得出  $\lambda_2 < 0$  和  $\lambda_3 < 0$ , 故  $B_{33} < 0$  时, 系统 (3.1) 在边界平衡点  $E_1$  处是局部渐近稳定的.

**引理3.3.** 在条件  $(H_2)$  满足时, 当  $C_{22} < 0$ ,  $G_3 \geq 0$  时, 系统 (3.1) 在边界平衡点  $E_2(X_2, 0, Z_2)$  处是局部渐近稳定的.

**证明.** 模型 (3.1) 在平衡点  $E_2$  处的特征方程为

$$(\lambda - C_{22}) [\lambda^2 - (C_{11} + C_{33})\lambda + C_{11}C_{33} - C_{13}C_{31}] = 0,$$

其中  $C_{11} = r - d_1 - \alpha_2 Z_2$ ,  $C_{13} = -\alpha_2 X_2$ ,  $C_{22} = \beta_1 X_2 - (\alpha_3 + cZ_2)Z_2 - d_2$ ,  $C_{31} = \beta_2 Z_2$ ,  $C_{33} = \beta_2 X_2 - d_3$ . 因此  $\lambda_1 = C_{22}$ ,  $\lambda_2$  和  $\lambda_3$  是下列方程的根:

$$\lambda^2 + G_3 \lambda + G_4 = 0,$$

其中  $G_3 = -(C_{11} + C_{33})$ ,  $G_4 = C_{11}C_{33} - C_{13}C_{31} > 0$ .

从而得出  $\lambda_1 < 0$ ,  $\lambda_2 < 0$ ,  $\lambda_3 < 0$  当且仅当  $C_{22} < 0$ ,  $G_3 \geq 0$ , 因此系统 (3.1) 在边界平衡点  $E_2$  处是局部渐近稳定的.

接下来, 分析共存平衡点  $E^*(X^*, Y^*, Z^*)$  的稳定性. 由矩阵 (3.3) 可以得出模型 (3.1) 在平衡点  $E^*$  处的特征方程如下

$$\lambda^3 + G_5 \lambda^2 + G_6 \lambda + G_7 = 0, \quad (3.4)$$

其中

$$\begin{aligned} G_5 &= -(D_{11} + D_{33}), & G_6 &= D_{11}D_{33} - D_{13}D_{31} - D_{12}D_{21} - D_{23}D_{32}, \\ G_7 &= D_{11}D_{23}D_{32} + D_{12}D_{21}D_{33} - D_{21}D_{13}D_{32} - D_{12}D_{23}D_{31}, \\ D_{11} &= 0, & D_{12} &= -\alpha_1 X^*, & D_{13} &= -\alpha_2 X^*, \\ D_{21} &= \beta_1 Y^*, & D_{22} &= 0, & D_{23} &= -\alpha_3 Y^* - 2cY^*Z^*, \\ D_{31} &= \beta_2 Z^*, & D_{32} &= \beta_3(\alpha_3 + cZ^*)Z^*, & D_{33} &= c\beta_3 Y^*Z^*. \end{aligned}$$

可知  $G_5 < 0$ ,  $G_6 > 0$ . 基于 Routh-Hurwitz 稳定性判据可以得到以下定理.

**定理3.1.** 假设条件  $(H_3)$  满足, 有  $G_5 < 0$ , 系统 (3.1) 在共存平衡点  $E^*(X^*, Y^*, Z^*)$  处是不稳定的.

## 4. 反应扩散模型的动力学

令  $0 = \mu_1 < \mu_2 < \mu_3 < \dots$  是算子  $-\Delta$  在齐次 Neumann 边界条件下的特征值,  $E(\mu_i)$  是在  $H^1(\Omega)$  上  $\mu_i$  对应的特征空间. 令  $\{\phi_{ij} : j = 1, 2, \dots, \dim(E(\mu_i))\}$  是  $E(\mu_i)$  的标准正交基, 且  $\mathbf{X} = [H^1(\Omega)]^3$ ,  $\mathbf{X}_{ij} = \{\mathbf{c}\phi_{ij} : \mathbf{c} \in \mathbb{R}^3\}$ , 则

$$\mathbf{X} = \bigoplus_{i=1}^{+\infty} \mathbf{X}_i, \quad \mathbf{X}_i = \bigoplus_{j=1}^{\dim E(\mu_i)} \mathbf{X}_{ij}. \quad (4.1)$$

假设条件  $(H_3)$  成立, 令  $\mathcal{L} = \mathbf{D}\Delta + \mathbf{J}_{\mathbf{U}}(\mathbf{U}^*)$ , 系统 (2.2) 在  $\mathbf{U}^*$  处的线性化系统为  $\mathbf{U}_t = \mathcal{L}\mathbf{U}$ . 对每个  $i \geq 1$ ,  $\mathbf{X}_i$  在算子  $\mathcal{L}$  下是不变的, 且  $\lambda$  是  $\mathcal{L}$  的一个特征值当且仅当对  $i \geq 1$ , 如果  $\lambda$  是矩阵  $-\mu_i \mathbf{D} + \mathbf{J}_{\mathbf{U}}(\mathbf{U}^*)$  的一个特征值, 则在算子  $\mathbf{X}_i$  中存在一个特征向量.  $-\mu_i \mathbf{D} + \mathbf{J}_{\mathbf{U}}(\mathbf{U}^*)$  的特征多项式是

$$\varphi_i(\lambda) = \lambda^3 + H_{1i}\lambda^2 + H_{2i}\lambda + H_{3i},$$

其中

$$\begin{aligned} H_{1i} &= (d_{11} + d_{22} + d_{33})\mu_i + G_5, \\ H_{2i} &= (d_{11}d_{22} + d_{11}d_{33} + d_{22}d_{33})\mu_i^2 - [D_{33}d_{11} + (D_{11} + D_{33})d_{22} + D_{11}d_{33}]\mu_i + G_6, \\ H_{3i} &= d_{11}d_{22}d_{33}\mu_i^3 - (D_{33}d_{11} + D_{11}d_{33})d_{22}\mu_i^2 - [D_{23}D_{32}d_{11} + D_{12}D_{21}d_{33} \\ &\quad + (D_{13}D_{31} - D_{11}D_{33})d_{22}]\mu_i + G_7, \end{aligned}$$

$D_{ij}$  和  $G_i$  在式子 (3.4) 中给出. 如果  $d_{33} \geq d_{11}$ , 则有  $H_{1i}, H_{2i}, H_{3i} > 0$ . 通过计算可得

$$H_{1i}H_{2i} - H_{3i} = G_{11}\mu_i^3 + G_{12}\mu_i^2 + G_{13}\mu_i + G_5G_6 - G_7, \quad (4.2)$$

$$\begin{aligned} G_{11} &= (d_{11} + d_{22} + d_{33})(d_{11}d_{22} + d_{11}d_{33} + d_{22}d_{33}) - d_{11}d_{22}d_{33} > 0, \\ G_{12} &= (d_{11}d_{33} + d_{22}^2 + 2d_{11}d_{22} + 2d_{22}d_{33})G_5 - (d_{11} + d_{33})(D_{33}d_{11} + D_{11}d_{33}) > 0, \\ G_{13} &= (D_{11} + D_{33})[D_{33}d_{11} + D_{11}d_{33} + (D_{11} + D_{33})d_{22}] + G_6(d_{11} + d_{33}) + D_{23}D_{32}d_{11} \\ &\quad + D_{12}D_{21}d_{33} - (D_{12}D_{21} + D_{23}D_{32})d_{22}. \end{aligned}$$

如果  $d_{22} \geq d_{11}$ ,  $d_{33}$ , 则有  $G_{13} > 0$ .

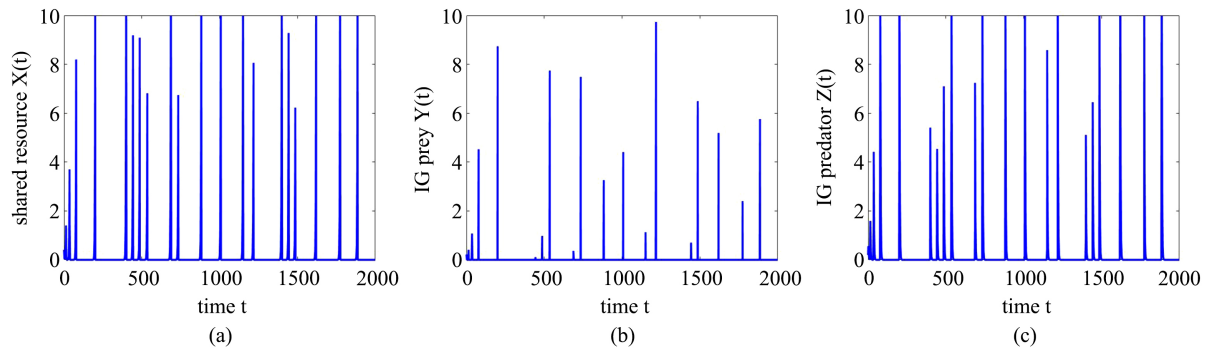
**定理4.1.** 假设条件  $(H_3)$ , 以及  $d_{22} \geq d_{33} \geq d_{11}$  满足, 由于  $G_5 < 0$ ,  $G_7 > 0$ ,  $G_5G_6 - G_7 < 0$ , 所以系统 (2.2) 的共存平衡点  $E^*(X^*, Y^*, Z^*)$  是不稳定的.

## 5. 数值模拟

在这一部分, 将通过数值模拟来证明前几节的分析结果. 系统 (2.1) 的初值假设为  $X(0) = 0.41$ ,  $Y(0) = 0.21$ ,  $Z(0) = 0.2$ . 其他参数值选择如下:  $r = 0.7$ ,  $d_1 = 0.12$ ,  $\alpha_1 = 1.9$ ,  $\alpha_2 = 2.5$ ,  $\beta_1 = 2.2$ ,  $\alpha_3 = 2.57$ ,  $c = 0.5$ ,  $d_2 = 0.2$ ,  $\beta_2 = 1.1$ ,  $\beta_3 = 2$ ,  $d_3 = 0.5$ .

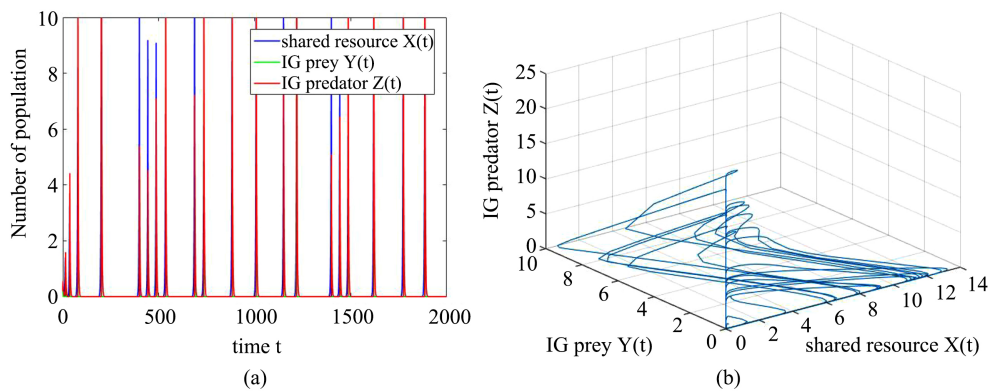
首先, 证明常微分模型 (3.1) 的稳定性. 根据定理 3.1, 得到模型 (3.1) 有正平衡点  $E^* = (0.3430, 0.0237, 0.2140)$  且是不稳定的 (见图 1 和图 2).

接下来, 固定参数  $r = 0.7$ ,  $d_1 = 0.12$ ,  $\alpha_1 = 1.9$ ,  $\alpha_2 = 2.5$ ,  $\beta_1 = 2.2$ ,  $\alpha_3 = 2.57$ ,  $d_2 = 0.2$ ,  $\beta_2 = 1.1$ ,  $\beta_3 = 2$ ,  $d_3 = 0.5$ , 系统 (3.1) 没有捕食者狩猎合作效应时, 在正平衡点  $E^*$  处的动力学行为见图 3.



**Figure 1.** The co-existence equilibrium  $E^*$  of model (3.1) is unstable. (a) Shared resource; (b) IG prey; (c) IG predator

**图 1.** 模型 (3.1) 的共存平衡点  $E^*$  是不稳定的。(a) 共享资源; (b) 共位群内食饵; (c) 共位群内捕食者



**Figure 2.** The dynamic behavior of the model (3.1). (a) Unstable behavior of population; (b) phase portrait

**图 2.** 模型 (3.1) 的动力学行为。(a) 种群的不稳定行为; (b) 相图

此外, 当引入捕食者狩猎合作效应时, 系统 (3.1) 在  $E^*$  处的动力学行为见图 4. 该图表明捕食者合作效应总是使得系统不稳定.

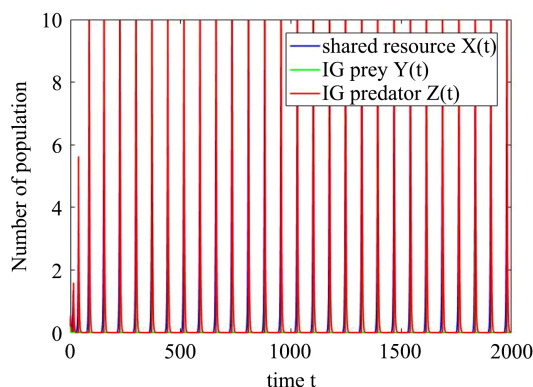
最后, 我们选择一系列参数来模拟系统 (2.1):  $\Omega = [0, 10\pi]$ ,  $r = 0.7$ ,  $d_1 = 0.12$ ,  $\alpha_1 = 1.9$ ,  $\alpha_2 = 2.5$ ,  $\beta_1 = 2.2$ ,  $\alpha_3 = 2.57$ ,  $c = 0.3$ ,  $d_2 = 0.2$ ,  $\beta_2 = 1.1$ ,  $\beta_3 = 2$ ,  $d_3 = 0.5$ . 根据定理 4.1, 当  $d_{11} = 10$ ,  $d_{22} = 20$ ,  $d_{33} = 15$  时, 系统 (2.1) 的共存平衡点  $E^*$  是不稳定的 (见图 5).

## 6. 总结与展望

本文研究了一个具有捕食者狩猎合作的扩散共位群捕食模型. 其中, 捕食者狩猎合作因素考虑到共位群内捕食者对共位群内食饵的 Holling I 型功能反应中. 首先, 在没有扩散的情况下, 讨论了模型平衡点的存在性和稳定性. 通过数值模拟, 发现当引入捕食者狩猎合作参数  $c$  时, 总会使系统 (3.1) 变得不稳定. 此外, 针对扩散系统 (2.1), 在一定条件下, 系统总是不稳定的.

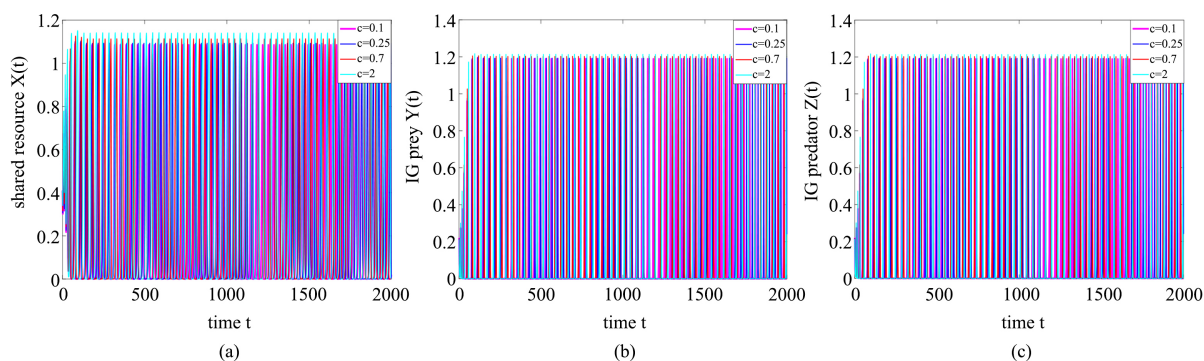
在本文研究成果的基础上, 经查阅其他相关文献发现还有许多其他工作有待研究. 第一, 还可以考虑其它分支, 如: Bogdanov-Taken 分支、同宿分支等; 其次, 没有考虑引入妊娠时滞使得模型更





**Figure 3.** The dynamic behavior of the system at the positive equilibrium  $E^*$  without the effect of hunting cooperation

**图 3.** 系统没有捕食者狩猎合作效应时, 在正平衡点  $E^*$  处的动力学行为



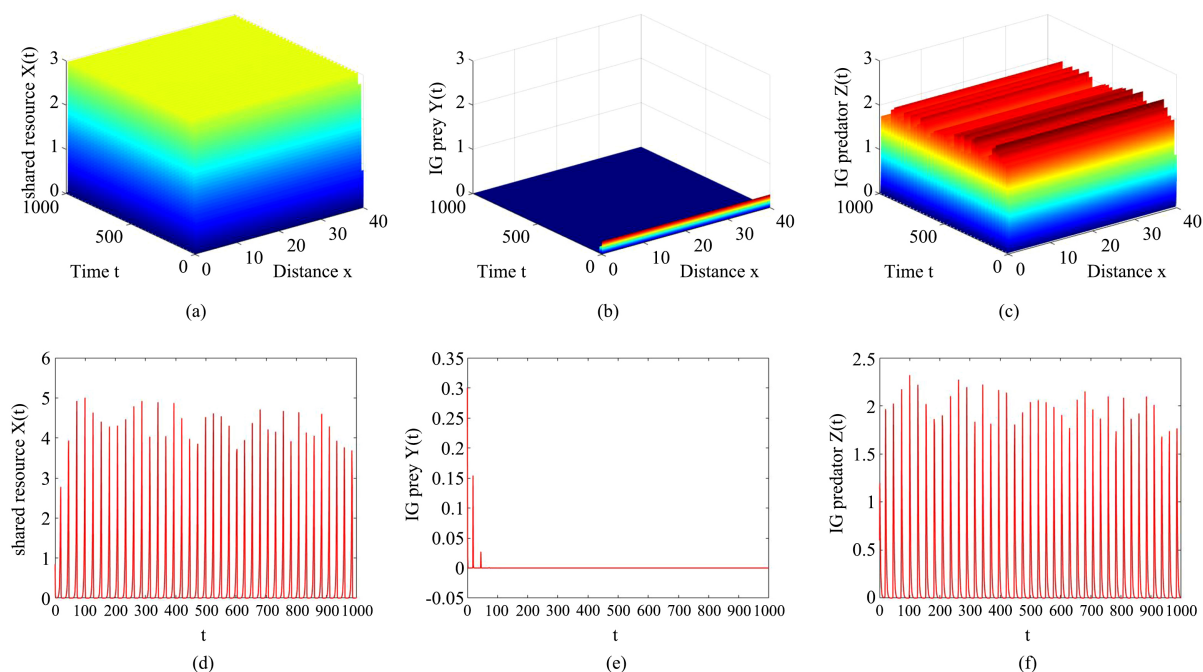
**Figure 4.** The dynamic behavior of the system at the positive equilibrium  $E^*$  with the effect of hunting cooperation. (a) Shared resource; (b) IG prey; (c) IG predator

**图 4.** 只有捕食者狩猎合作效应时, 系统在正平衡点  $E^*$  处的动力学行为。(a) 共享资源; (b) 共位群内食饵; (c) 共位群内捕食者

加真实. 因此, 在模型 (2.1) 基础上, 考虑共享资源种群的妊娠时滞, 则可研究以下模型:

$$\begin{cases} \frac{\partial X(x,t)}{\partial t} = d_{11}\Delta X + rX - d_1X - \alpha_1XY - \alpha_2XZ, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial Y(x,t)}{\partial t} = d_{22}\Delta Y + \beta_1X(t-\tau)Y - (\alpha_3 + cZ)YZ - d_2Y, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial Z(x,t)}{\partial t} = d_{33}\Delta Z + \beta_2X(t-\tau)Z + \beta_3(\alpha_3 + cZ)YZ - d_3Z, & x \in \Omega, t > 0, \\ \frac{\partial X(x,t)}{\partial \nu} = \frac{\partial Y(x,t)}{\partial \nu} = \frac{\partial Z(x,t)}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, t > 0, \\ X(x,0) = X_0(x) \geq 0, Y(x,0) = Y_0(x) \geq 0, Z(x,0) = Z_0(x) \geq 0, & x \in \Omega, \end{cases}$$

其中初始条件、边界条件与模型 (2.1) 一样,  $\tau$  表示共享资源种群的妊娠时滞.



**Figure 5.** Unstable behavior for system (2.1) with  $d_{11} = 1$ ,  $d_{22} = 0.05$ ,  $d_{33} = 0.01$ ,  $m_1 = 0.8$

图 5.  $d_{11} = 1$ ,  $d_{22} = 0.05$ ,  $d_{33} = 0.01$ ,  $m_1 = 0.8$ , 系统 (2.1) 的不稳定性行为

## 基金项目

国家自然科学基金项目(12161054及11661050); 甘肃省自然科学基金项目(20JR10RA156)。

## 参考文献

- [1] Lotka, A.J. (1926) Elements of Physical Biology. *American Journal of Public Health*, **82**, 341-343.
- [2] Volterra, V. (1928) Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species Living Together. *Journal of Marine Science*, **3**, 3-51. <https://doi.org/10.1093/icesjms/3.1.3>
- [3] Meng, X.Y., Huo, H.F. and Zhang, X.B. (2019) Stability and Global Hopf Bifurcation in a Leslie-Gower Predator-Prey Model with Stage Structure for Prey. *Journal of Applied Mathematics and Computing*, **60**, 1-25. <https://doi.org/10.1007/s12190-018-1201-0>
- [4] Meng, X.Y., Huo, H.F., Xiang, H. and Yin, Q.Y. (2014) Stability in a Predator-Prey Model with Crowley-Martin function and Stage Structure for Prey. *Applied Mathematics and Computation*, **232**, 810-819. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2014.01.139>
- [5] Meng, X.Y., Huo, H.F. and Zhang, X.B. (2011) Stability and Global Hopf Bifurcation in a Delayed Food Web Consisting of a Prey and Two Predators. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **16**, 4335-4348. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2011.03.009>

- [6] Meng, X.Y., Qin, N.N. and Huo, H.F. (2018) Dynamics Analysis of a Predator-Prey System with Harvesting Prey and Disease in Prey Species. *Journal of Biological Dynamics*, **12**, 342-374. <https://doi.org/10.1080/17513758.2018.1454515>
- [7] Wanjugi, P. and Harwood, V.J. (2013) The Influence of Predation and Competition on the Survival of Commensal and Pathogenic Fecal Bacteria in Aquatic Habitats. *Environmental Microbiology*, **15**, 517-526. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02877.x>
- [8] Catano, L.B., Shantz, A.A. and Burkepile, D.E. (2014) Predation Risk, Competition, and Territorial Damsel-Fishes as Drivers of Herbivore Foraging on Caribbean Coral Reefs. *Marine Ecology Progress Series*, **511**, 193-207. <https://doi.org/10.3354/meps10921>
- [9] Polis, G.A., Myers, C.A. and Holt, R.D. (1989) The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 297-330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>
- [10] Holt, R.D. and Polis, G.A. (1997) A Theoretical Framework for Intraguild Predation. *The American Naturalist*, **149**, 745-764. <https://doi.org/10.1086/286018>
- [11] Doncaster, C.P. (1992) Testing the Role of Intraguild Predation in Regulating Hedgehog Populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **249**, 113-117. <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0092>
- [12] Polis, G.A. and Holt, R.D. (1992) Intraguild Predation: The Dynamics of Complex Trophic Interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 151-154. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90208-S](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90208-S)
- [13] Bampfylyde, C. and Lewis, M. (2007) Biological Control through Intraguild Predation: Case Studies in Pest Control, Invasive Species and Range Expansion. *Bulletin of Mathematical Biology*, **69**, 1031-1066. <https://doi.org/10.1007/s11538-006-9158-9>
- [14] Amarasekare, P. (2006) Productivity, Dispersal and the Coexistence of Intraguild Predators and Prey. *Journal of Theoretical Biology*, **243**, 121-133. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.06.007>
- [15] Sieber, M. and Hilker, F.M. (2011) Prey, Predators, Parasites: Intraguild Predation or Simpler Community Modules in Disguise? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 414-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01788.x>
- [16] Ryan, D. and Cantrell, R.S. (2015) Avoidance Behavior in Intraguild Predation Communities: A Cross-Diffusion Model. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, **35**, 1641-1663. <https://doi.org/10.3934/dcds.2015.35.1641>
- [17] Alves, M.T. and Hilker, F.M. (2017) Hunting Cooperation and Allee Effects in Predators. *Journal of Theoretical Biology*, **419**, 13-22. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.02.002>
- [18] Major, P.F. (1978) Predator-Prey Interactions in Two Schooling Fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Animal Behaviour*, **26**, 760-777. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90142-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90142-2)
- [19] Yue, Z.M. and Wang, W.J. (2013) Qualitative Analysis of a Diffusive Ratio-Dependent Holling-Tanner Predator-Prey Model with Smith Growth. *Discrete Dynamics in Nature and Society*, **2013**, Article ID: 267173. <https://doi.org/10.1155/2013/267173>
- [20] Jiang, H.P., Fang, H.P. and Wu, Y.F. (2020) Hopf Bifurcation in a Diffusive Predator-Prey Model with Smith Growth Rate and Herd Behavior. *Advances in Difference Equations*, **2020**, Article No. 518. <https://doi.org/10.1186/s13662-020-02879-4>

- [21] Guan, X.N., Wang, W.M. and Cai, Y.L. (2011) Spatiotemporal Dynamics of a Leslie-Gower Predator-Prey Model Incorporating a Prey Refuge. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, **12**, 2385-2395. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2011.02.011>
- [22] Ou, Y.Q. (2010) *Nolinear Science and the Pattern Dynamics Introduction*. Peking University Press, Beijing.
- [23] Sapkota, N., Bhatta, R., Dabney, P. and Xie, Z. (2020) Hunting Co-Operation in the Middle Predator in Three Species Food Chain Model. arXiv preprint arXiv:2006.16525