

一类带恐惧效应的 Holling-Tanner 模型的 Hopf 分支

赵倩

西北师范大学, 数学与统计学院, 甘肃 兰州

收稿日期: 2023年4月18日; 录用日期: 2023年5月22日; 发布日期: 2023年5月29日

摘要

本文采用包含猎物避难所的 Holling-Tanner 捕食者-食饵模型研究了由于捕食者的恐惧而导致的反捕食者行为的影响。首先讨论平衡点的局部渐近稳定性, 然后以捕食者的恐惧水平 k 为分支参数, 给出 Hopf 分支存在的条件。最后, 利用规范型理论, Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理和中心流形定理分析 Hopf 分支的方向及分支周期解的稳定性。通过计算分析, 发现恐惧效应可以降低捕食者在正平衡状态下的种群密度。

关键词

Holling-Tanner 模型, 恐惧效应, 平衡点, 稳定性, Hopf 分支

Hopf Bifurcation of a Holling-Tanner Model with Fear Effect

Qian Zhao

College of Mathematics and Statistics, Northwest Normal University, Lanzhou Gansu

Received: Apr. 18th, 2023; accepted: May 22nd, 2023; published: May 29th, 2023

Abstract

In this paper, we investigate the influence of anti-predator behaviour due to the fear of predators with a Holling-Tanner predator-prey model incorporating a prey refuge. First, the local asymptotic stability of the equilibrium points is discussed, and then the condition of the existence of Hopf bifurcation is given by taking the fear level k of the predator as the bifurcation parameter. Finally, using the canonical theory and the central manifold theorem, the direction of Hopf bifurcation and the stability of periodic solution of bifurcation are analyzed. Through calculation and analysis, it is found that the fear effect can reduce the population density of predator at the positive equilibrium.

Keywords

Holling-Tanner Model, Fear Effect, Equilibrium Points, Stability, Hopf Bifurcation

Copyright © 2023 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/>



1. 引言

Holling-Tanner捕食者-食饵模型已经引起了许多学者的关注和研究, 尤其对于具有比例依赖的捕食系统的相关问题的研究, 许多学者已经对模型 (1.1) 的动力学进行了讨论. 在 [1] 中, 作者研究了正平衡解的全局性质和极限环的存在唯一性. 文 [2] 中分析了该模型存在一个超临界的 Hopf 分支, 文 [3] 对比率依赖的 Holling-Tanner 捕食模型的全局动态进行了完整的分类.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{K}) - \frac{\alpha xy}{Ay + x}, \\ \frac{dy}{dt} = sy(1 - \frac{by}{x}), \end{cases} \quad (1.1)$$

然而, 在现实的许多情况下, 食饵存在避难所, 大量的实验研究表明: 食饵避难所对捕食者模型有稳定化的作用. 关于避难所的研究, 文献 [4-8] 都在不同的模型中都相应地加入避难所这个因素进

行研究, 而侯强等 [9] 在模型 (1.1) 中引入了食饵避难所, 分析了系统平衡解的全局性质和极限环的存在唯一性结果, 说明避难所以对食饵和捕食者之间的相互作用有着稳定而有效的影响. 文 [10] 中, 作者研究了系统 (1.2) 所示, 一类具有避难所和常数收获的捕食系统的分支性质, 发现有避难所和常数收获, 系统的动力学更加丰富.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{K}) - \frac{\alpha y(x-m)}{Ay+x-m} - h, \\ \frac{dy}{dt} = sy(1 - \frac{by}{x-m}), \end{cases} \quad (1.2)$$

近些年, 许多学者研究了捕食者的行为对猎物的影响, 例如捕食者的恐惧因素. 2016 年, 王 [11] 等提出了恐惧因子 $f(k, y) = \frac{1}{1+ky}$, 其中, k 反应了由捕食者而产生的恐惧程度. 在文献 [12-14] 的研究中考虑了恐惧因素的引入对捕食者和猎物的影响, 张 [12] 等发现恐惧效应可以降低捕食者的种群密度. 文 [15] 中谢等发现恐惧水平的增加可以通过消除周期解来提高系统的稳定性, 使处于共存平衡状态的捕食者种群数量减少, 但不会导致捕食者的灭绝. 文 [16] 中, 王等发现由于捕食者的恐惧而降低猎物的生长速率. 鉴于此, 本文结合文献 [10] 考虑了包含猎物避难所的 Holling-Tanner 模型如 (1.3) 所示, 研究了由于捕食者的恐惧而导致的反捕食者行为的影响.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{rx}{1+ky} - \beta x^2 - \frac{ay(x-m)}{Ay+x-m}, \\ \frac{dy}{dt} = sy(1 - \frac{by}{x-m}), \end{cases} \quad (1.3)$$

其中, r, K, α, A, s, b 均为常数, x 和 y 分别表示在 t 时刻食饵和捕食者种群的密度, r, s 代表其各自的内禀增长率, K 为环境对食饵的最大容纳量, α 和 A 分别为捕食者捕获率和和半饱和常数, $\frac{x}{b}$ 是依赖于食饵的捕食者的承载能力. 其中, m 表示使用避难所食饵的恒定数量, $k(>0)$ 表示恐惧水平, $\beta = \frac{r}{K}$.

本文的结构安排如下: 第1节主要介绍了模型的背景及其研究的意义; 第2节对系统 (1.3) 的平衡点的稳定性进行分析; 第3节运用 Poincaré-Andronov-Hopf [17] 分支定理讨论 Hopf 分支的存在性; 第4节通过规范型理论, Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理以及文 [18] 的方法分析 Hopf 分支的方向及分支周期解的稳定性; 第5节讨论恐惧效应对食饵和捕食者的影响; 第6节解释本文的主要结论.

2. 平衡点的存在性和稳定性

2.1. 平衡点的存在性

由模型 (1.3) 得到的平衡点有平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$, 半平凡平衡点 $E_1 = (\frac{r}{\beta}, 0)$, 正平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$, $x^* = by^* + m$, y^* 满足一元三次方程

$$f(y) := A_1 y^3 + A_2 y^2 + A_3 y + A_4 = 0. \quad (2.1)$$

其中,

$$A_1 = \beta b^2 k A + \beta b^3 k > 0,$$

$$A_2 = \beta b^2 A + \beta b^3 + 2b\beta m k A + 2b\beta m k + a b k > 0,$$

$$A_3 = -r b A - r b^2 + \beta m^2 k A + \beta m^2 k b + 2b m \beta A + 2b^2 m \beta + a b,$$

$$A_4 = -r m A - r m b + \beta m^2 A + \beta m^2 b.$$

函数 $f(y)$ 关于 y 求导:

$$f'(y) = 3A_1 y^2 + 2A_2 y + A_3,$$

$$f''(y) = 6A_1 y + 2A_2.$$

显然可以得到, 对任意的 $y > 0$, $f''(y) > 0$, 意味着 $f'(y)$ 在 $(0, +\infty)$ 上严格递增. 为了确定 $f(y) = 0$ 的正根是否存在, 我们考虑以下三种情形:

(i) 当 $m < \frac{r}{\beta}$ 时, $f(0) < 0$, $f(y) = 0$ 至少有一个正根. 如果 $k \geq \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$, 那么在 $(0, +\infty)$ 上 $f'(y) > 0$, 因此, $f(y) = 0$ 有唯一的正根. 如果 $k < \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$, 那么在 $(0, \tilde{y})$ 上 $f'(y) < 0$, 在 $(\tilde{y}, +\infty)$ 上 $f'(y) > 0$, 它表明 $f(y) = 0$ 在 $(0, +\infty)$ 上最多有一个正根. 因此, $f(y) = 0$ 有一个唯一的正根. 其中

$$\tilde{y} = \frac{-(\beta b^2 A + \beta b^3 + 2b\beta m k A + 2b\beta m k + a b k) + \sqrt{\Delta}}{3(\beta b^2 k A + \beta b^3 k)}$$

$$\Delta = A_2^2 - 3A_1 A_3$$

(ii) 当 $m = \frac{r}{\beta}$ 时, $f(0) = 0$. 类似地, 如果 $k \geq \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$, 那么 $f(y) = 0$ 没有正根. 如果 $k < \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$, 那么 $f(y) = 0$ 有唯一的正根.

(iii) 当 $m > \frac{r}{\beta}$ 时, $f(0) > 0$. 很明显当 $k \geq \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$ 时, $f(y) = 0$ 没有正根. 当 $k < \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$ 时, 如果 $f(\tilde{y}) > 0$, $f(y) = 0$ 没有正根; 如果 $f(\tilde{y}) = 0$, $f(y) = 0$ 有一个正根; 如果 $f(\tilde{y}) < 0$, $f(y) = 0$ 有两个正根.

综上所述, 下述结论成立.

定理 1 (i) 如果 $(H_1) : m < \frac{r}{\beta}$, 那么系统 (1.3) 有一个唯一的正平衡点 $E_1^* = (x_1^*, y_1^*)$, 其中, $x_1^* = b y_1^* + m$.

(ii) 如果 $m = \frac{r}{\beta}$ 且 $k < \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$, 那么系统 (1.3) 有一个唯一的正平衡点, $E_2^* = (x_2^*, y_2^*)$, 其中, $x_2^* = b y_2^* + m$, $y_2^* = \frac{-A_2 + \sqrt{A_2^2 - 4A_1 A_3}}{2A_1}$.

(iii) 如果 $m > \frac{r}{\beta}$ 且 $k \geq \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$, 系统 (1.3) 没有正根.

(iv) 如果 $m > \frac{r}{\beta}$ 且 $k < \frac{b(rA+rb-2m\beta A-2bm\beta-a)}{\beta m^2(A+b)}$.

(a) 如果 $f(\tilde{y}) < 0$, 系统 (1.3) 有两个正平衡点 $E_3^* = (x_3^*, y_3^*)$ 和 $E_4^* = (x_4^*, y_4^*)$, 其中,

$$y_3^* < \tilde{y} < y_4^*, x_i^* = by_i^* + m (i = 3, 4).$$

(b) 如果 $f(\tilde{y}) = 0$, 那么 E_3^* 与 E_4^* 重合, 系统 (1.3) 有一个唯一的正平衡点 $E_5^* = (x_5^*, y_5^*)$, 其中, $x_5^* = b\tilde{y} + m, y_5^* = \tilde{y}$.

(c) 如果 $f(\tilde{y}) > 0$, 系统 (1.3) 没有正平衡点.

后续本文仅关注 (\mathbf{H}_1) : $m < \frac{r}{\beta}$ 成立的情形, 其他情形可类似讨论.

2.2. 平衡点的局部稳定性

系统 (1.3) 在 (x, y) 处的 Jacobi 矩阵如下

$$J = \begin{pmatrix} \frac{r}{1+ky} - 2\beta x - \frac{aAy^2}{(Ay+x-m)^2} & \frac{-rkx}{(1+ky)^2} - \frac{a(x-m)^2}{(Ay+x-m)^2} \\ \frac{sby^2}{(x-m)^2} & s - \frac{2sby}{x-m} \end{pmatrix}, \quad (2.2)$$

下面通过计算系统 (1.3) 在每个平衡点处的 Jacobi 矩阵的特征值, 来确定这些平衡点的稳定性.

定理 2 (i) 平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 是无条件不稳定的.

(ii) 半平凡平衡点 $E_1 = (\frac{r}{\beta}, 0)$ 是无条件不稳定的.

(iii) 假设 (\mathbf{H}_1) 成立, 若满足

$$(\mathbf{H}_2) 2\beta(by^* + m) > \frac{r}{1+ky^*} - \frac{aA}{(A+b)^2},$$

正平衡点 $E_1^* = (x_1^*, y_1^*)$ 是局部渐近稳定的, 反之是不稳定的.

证明 (i) 系统 (1.3) 在平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 处的 Jacobi 矩阵为

$$J_{(E_0)} = \begin{pmatrix} r & -a \\ 0 & s \end{pmatrix}. \quad (2.3)$$

矩阵 (2.3) 的特征值为 r 和 s , 因此, 平衡点 E_0 是不稳定的.

(ii) 系统 (1.3) 在平衡点 $E_1 = (\frac{r}{\beta}, 0)$ 处的 Jacobi 矩阵为

$$J_{(E_1)} = \begin{pmatrix} -r & -\frac{kr^2}{\beta} - a \\ 0 & s \end{pmatrix}. \quad (2.4)$$

矩阵 (2.4) 的特征值为 $-r$ 和 s , 因此, 平衡点 E_1 是不稳定的.

(iii) 系统 (1.3) 在平衡点 $E_1^* = (x_1^*, y_1^*)$ 处的 Jacobi 矩阵为

$$J_{(E_1^*)} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}. \quad (2.5)$$

其中,

$$a_{11} = \frac{r}{1 + ky_1^*} - 2\beta(by_1^* + m) - \frac{aA}{(A + b)^2}, \quad a_{12} = \frac{-rk(by_1^* + m)}{(1 + ky_1^*)^2} - \frac{ab^2}{(A + b)^2},$$

$$a_{21} = \frac{s}{b}, \quad a_{22} = -s.$$

矩阵 (2.5) 的特征方程为

$$\lambda^2 - T\lambda + D = 0. \quad (2.6)$$

其中,

$$D = \det[J(E_1^*)] = -s\left[\frac{r}{1 + ky_1^*} - 2\beta(by_1^* + m) - \frac{aA}{(A + b)^2}\right] + \frac{s}{b}\left[\frac{rk(by_1^* + m)}{(1 + ky_1^*)^2} + \frac{ab^2}{(A + b)^2}\right],$$

$$T = \text{tr}[J(E_1^*)] = \frac{r}{1 + ky_1^*} - 2\beta(by_1^* + m) - \frac{aA}{(A + b)^2} - s.$$

所以, 正平衡点的稳定性由 D 和 T 的符号决定. 因此, 当 $2\beta(by_1^* + m) > \frac{r}{1 + ky_1^*} - \frac{aA}{(A + b)^2}$ 时, 系统 (1.3) 的正平衡点 E_1^* 是局部渐近稳定的. 反之, 正平衡点 E_1^* 是不稳定的.

3. Hopf 分支的存在性

本节选取恐惧水平 k 作为分支参数来研究系统 (1.3) 在正平衡点 E_1^* 处的 Hopf 分支的存在性.

引理 3 若条件 (\mathbf{H}_1) 成立, 则存在 $k^* > 0$, 使得当 $k = k^*$ 时

$$\frac{r}{1 + k^*y_1^*} - 2\beta(by_1^* + m) - \frac{aA}{(A + b)^2} - s = 0. \quad (3.1)$$

证明 令 $\frac{r}{1 + ky_1^*} - 2\beta(by_1^* + m) - \frac{aA}{(A + b)^2} - s = 0$ 有

$$k = \frac{r(A + b)^2}{y_1^*[2\beta(by_1^* + m)(A + b)^2 + aA + s(A + b)^2]} - \frac{1}{y_1^*}.$$

令 $k^* = k$, 且 $(\mathbf{H}_3) : r > 2\beta(by_1^* + m) + s + \frac{aA}{(A + b)^2}$. 因此, 存在 $k^* > 0$, 使得 (3.1) 式成立, 且 $k^* > 0$ 是唯一的.

定理 4 若条件 (\mathbf{H}_1) , (\mathbf{H}_3) 成立, 则当 $k = k^*$ 时, 系统 (1.3) 在正平衡点 E_1^* 处产生 Hopf 分支.

证明 假设 $\lambda(k) = \alpha(k) \pm \omega(k)$ 是特征方程 (2.6) 的根, 其中

$$\begin{aligned}\alpha(k) &= \frac{1}{2}T = \frac{1}{2}\left[\frac{r}{1+ky_1^*} - 2\beta(by_1^* + m) - \frac{aA}{(A+b)^2} - s\right], \\ \omega(k) &= \frac{1}{2}\sqrt{4D - T^2},\end{aligned}\tag{3.2}$$

当 $k = k^*$ 时,

$$\alpha(k^*) = 0, \quad \alpha'(k^*) = -\frac{ry_1^*(k^*) + rky_1^{*'}(k^*)}{2(1+ky_1^*(k^*))^2} - \beta by_1^{*'}(k^*).$$

由于 y_1^* 满足 (2.1), 因此

$$y_1^{*'}(k^*) = \frac{(\beta b^2 A + \beta b^3)y_1^{*3} + (2b\beta mA + 2b\beta m + ab)y_1^{*2} + (\beta m^2 A + \beta m^2 b)y_1^*}{f'(y_1^*)},$$

由 2.1 节的讨论中知: 若平衡点 E_1^* 存在, 则 $f'(y_1^*) > 0$, 所以, $y_1^{*'}(k^*) > 0$, 进而 $\alpha'(k^*) < 0$.

综上, 若条件 (\mathbf{H}_1) , (\mathbf{H}_3) 成立, 当 $k = k^*$ 时,

(i) $[T(k)]_{k=k^*} = 0$;

(ii) $[D(k)]_{k=k^*} > 0$;

(iii) $\frac{d}{dk}[T(k)]_{k=k^*} \neq 0$. 因此, 由 Poincaé-Andronov-Hopf 分支定理可知, 系统 (1.3) 在正平衡点 E_1^* 产生 Hopf 分支.

4. Hopf 分支的方向和稳定性

本节主要研究当 $k = k^*$ 时, 系统 (1.3) 在正平衡点 E_1^* 附近产生的 Hopf 分支的方向及由分支产生的周期解的稳定性. 平移 (x_1^*, y_1^*) , 令

$$\tilde{x} = x - x_1^*, \quad \tilde{y} = y - y_1^*,$$

为了方便, 变换后仍用 x, y 代替 \tilde{x}, \tilde{y} 则系统 (1.3) 变为

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{r(x+x_1^*)}{1+k(y+y_1^*)} - \beta(x+x_1^*)^2 - \frac{a(y+y_1^*)(x+x_1^*-m)}{A(y+y_1^*)+(x+x_1^*)-m}, \\ \frac{dy}{dt} = s(y+y_1^*)\left(1 - \frac{b(y+y_1^*)}{(x+x_1^*)-m}\right), \end{cases}\tag{4.1}$$

将 (4.1) 式也可写成如下形式

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{dt} \\ \frac{dy}{dt} \end{pmatrix} = J(E_1^*) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(x, y, k) \\ g(x, y, k) \end{pmatrix}.\tag{4.2}$$

其中

$$f(x, y, k) = a_1x^2 + a_2xy + a_3y^2 + a_4x^3 + a_5x^2y + a_6xy^2 + a_7y^3 + \dots,$$

$$g(x, y, k) = b_1x^2 + b_2xy + b_3y^2 + b_4x^3 + b_5x^2y + b_6xy^2 + b_7y^3 + \dots.$$

以及

$$a_1 = -\beta + \frac{aAy_1^{*2}}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^3}, \quad a_2 = \frac{-rk}{(1 + ky_1^*)^2} - \frac{2aAy_1^*(x_1^* - m)}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^3},$$

$$a_3 = \frac{rk^2x_1^*}{(1 + ky_1^*)^3} + \frac{aA(x_1^* - m)^2}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^3}, \quad a_4 = -\frac{aAy_1^{*2}}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^4},$$

$$a_5 = \frac{2aAy_1^*(Ay_1^* + x_1^* - m) - 3aA^2y_1^*}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^4},$$

$$a_6 = \frac{rk^2}{(1 + ky_1^*)^3} - \frac{aA(x_1^* - m)(Ay_1^* + x_1^* - m) - 3aA^2y_1^*(x_1^* - m)}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^4},$$

$$a_7 = \frac{-rk^3x_1^*}{(1 + ky_1^*)^4} - \frac{aA^2(x_1^* - m)^2}{(Ay_1^* + x_1^* - m)^4}, \quad b_1 = -\frac{sby_1^{*2}}{(x_1^* - m)^3},$$

$$b_2 = \frac{2sby_1^*}{(x_1^* - m)^2}, \quad b_3 = -\frac{sb}{x_1^* - m},$$

$$b_4 = \frac{sby_1^{*2}}{(x_1^* - m)^4}, \quad b_5 = -\frac{2sby_1^*}{(x_1^* - m)^3},$$

$$b_6 = \frac{sb}{(x_1^* - m)^2}, \quad b_7 = 0.$$

定义矩阵

$$R = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ M & N \end{pmatrix}.$$

其中, $M = \frac{-a_{11}}{a_{12}}, N = -\frac{\omega(k)}{a_{12}}$, 则有

$$R^{-1}J_{(E_1^*)}R = \begin{pmatrix} \alpha(k) & -\omega(k) \\ \omega(k) & \alpha(k) \end{pmatrix}.$$

那么

$$R^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -\frac{M}{N} & \frac{1}{N} \end{pmatrix}.$$

当 $k = k^*$ 时

$$M^* := M|_{k=k^*}, N^* := N|_{k=k^*}, \omega^* := \omega|_{k=k^*}.$$

作变换 $(x, y)^T = R(u, v)^T$, 系统 (4.2) 可写为

$$\begin{pmatrix} \frac{du}{dt} \\ \frac{dv}{dt} \end{pmatrix} = R^{-1} J_{(E_1^*)} R \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + R^{-1} \begin{pmatrix} fR(u, v, k) \\ gR(u, v, k) \end{pmatrix},$$

即

$$\begin{pmatrix} \frac{du}{dt} \\ \frac{dv}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha(k) & -\omega(k) \\ \omega(k) & \alpha(k) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f^1(u, v, k) \\ g^1(u, v, k) \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

其中

$$\begin{aligned} f^1(u, v, k) &= f(u, Mu + Nv, k) \\ &= (a_1 + a_2M + a_3M^2)u^2 + (a_2 + 2a_3M)Nuv + a_3N^2v^2 \\ &\quad + (a_4 + a_5M + a_6M^2 + a_7M^3)u^3 + (a_5 + 2a_6M + 3a_7M^2)Nu^2v \\ &\quad + (a_6 + 3a_7M)N^2uv^2 + a_7N^3v^3 + \dots, \\ g^1(u, v, k) &= -\frac{M}{N}f(u, Mu + Nv, k) + \frac{1}{N}g(u, Mu + Nv, k) \\ &= \frac{1}{N}(-a_1M + b_1 - a_2M^2 + b_2M - a_3M^3 + b_3M^2)u^2 \\ &\quad + (-a_2M + b_2 - 2a_3M^2 + 2b_3M)uv + (-a_3M + b_3)Nv^2 \\ &\quad + \frac{1}{N}(-a_4M + b_4 - a_5M^2 + b_5M - a_6M^3 + b_6M^2 - a_7M^4)u^3 \\ &\quad + (-a_5M + b_5 - 2a_6M^2 + 2b_6M - 3a_7M^3)u^2v + (-a_6M + b_6 - 3a_7M^2)Nuv^2 \\ &\quad - a_7MN^2v^3 + \dots. \end{aligned}$$

下面进行极坐标变换, 系统 (4.3) 等价于

$$\begin{cases} \dot{\tau} = \alpha(k)\tau + p(k)\tau^3 + \dots, \\ \dot{\theta} = \omega(k) + q(k)\tau^2 + \dots, \end{cases} \quad (4.4)$$

在 $k = k^*$ 处进行 Taylor 展开

$$\begin{cases} \dot{\tau} = \alpha'(k^*)(k - k^*)\tau + p(k^*)\tau^3 + o((k - k^*)^2\tau, (k - k^*)\tau^3, \tau^5), \\ \dot{\theta} = \omega(k^*) + \omega'(k^*)(k - k^*) + q(k^*)\tau^2 + o((k - k^*)^2, (k - k^*)\tau^2, \tau^4). \end{cases} \quad (4.5)$$

为判断 Hopf 分支的方向以及由分支产生的周期解的稳定性, 需计算 $p(k^*)$ 的符号, 即

$$\begin{aligned} p(k^*) &:= \frac{1}{16}(f_{uuu}^1 + f_{uvv}^1 + g_{uu}^1 + g_{vv}^1) \\ &\quad + \frac{1}{16\omega(k^*)}[f_{uv}^1(f_{uu}^1 + f_{vv}^1) - g_{uv}^1(g_{uu}^1 + g_{vv}^1) - f_{uu}^1g_{uu}^1 + f_{vv}^1g_{vv}^1], \end{aligned}$$

其中所有的偏导数都取值于分支点 $(u, v, k) = (0, 0, k^*)$ 且

$$\begin{aligned} f_{uuu}^1(0, 0, k^*) &= 6(a_4 + a_5M_0 + a_6M_0^2 + a_7M_0^3), \quad f_{uvv}^1(0, 0, k^*) = 2(a_6 + 3a_7M_0)N_0^2, \\ g_{uu}^1(0, 0, k^*) &= 2(-a_5M_0 + b_5 - 2a_6M_0^2 + 2b_6M_0 - 3a_7M_0^3), \quad g_{vv}^1(0, 0, k^*) = -6a_7M_0N_0^2, \\ f_{uu}^1(0, 0, k^*) &= 2(a_1 + a_2M_0 + a_3M_0^2), \quad f_{uv}^1(0, 0, k^*) = (a_2 + 2a_3M_0)N_0, \\ f_{vv}^1(0, 0, k^*) &= 2a_3N_0^2, \quad g_{uu}^1(0, 0, k^*) = \frac{2}{N_0}(-a_1M_0 + b_1 - a_2M_0^2 + b_2M_0 - a_3M_0^3 + b_3M_0^2), \\ g_{uv}^1(0, 0, k^*) &= -a_2M_0 + b_2 - 2a_3M_0^2 + 2b_3M_0, \quad g_{vv}^1(0, 0, k^*) = 2(-a_3M_0 + b_3)N_0. \end{aligned}$$

定义一阶 Lyapunov 系数的计算公式如下

$$\mu_2 = -\frac{p(k^*)}{\alpha'(k^*)}.$$

因为 $\alpha'(k^*) < 0$, 由 Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理可得.

定理 5 假设 (\mathbf{H}_1) - (\mathbf{H}_3) 成立, 则当在 $k = k^*$ 时, 系统 (1.3) 在 E_1^* 处产生 Hopf 分支.

- (i) 当 $p(k^*) < 0$, Hopf 分支周期解是渐近稳定的且分支方向是亚临界的.
- (ii) 如果 $p(k^*) > 0$, Hopf 分支周期解是不稳定的且分支方向是超临界的.

5. Hopf 恐惧效应对食饵和捕食者的影响

由于猎物密度与恐惧水平 k 无关, 所以恐惧效应对猎物密度没有影响. 因此, 我们只讨论恐惧效应对捕食者密度的影响.

将 y^* 看作是关于 k 的连续函数, 关于 k 求导得:

$$\frac{dy^*}{dk} = -\frac{(\beta b^2 A + \beta b^3)y^{*3} + (2b\beta mA + 2b\beta m + ab)y^{*2} + (\beta m^2 A + \beta m^2 b)y^*}{f'(y^*)}$$

对于正平衡点 E_1^* 如果存在, 那么 $f'(y_1^*) > 0$, 所以上式右端小于0, 即 $\frac{dy_1^*}{dk} < 0$ 成立. 即捕食者种群的平衡密度 y^* 随 k 增大逐渐减小, 这是因为恐惧水平越大时, 可逃避被捕的食饵越来越多, 捕食者可获得的食饵越来越少, 则捕食者的平衡密度随之减小.

6. 结论

本文研究了一类带有恐惧效应的 Holling-Tanner 模型. 首先讨论了平衡点的局部渐近稳定性, 然后以捕食者的恐惧水平 k 为分支参数, 给出 Hopf 分支存在的条件. 最后, 利用规范型理论, Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理和中心流形定理分析 Hopf 分支的方向及分支周期解的稳定性. 经分析计算发现恐惧效应可以降低捕食者在正平衡状态下的种群密度.

参考文献

- [1] Liang, Z. and Pan, H. (2007) Qualitative Analysis of a Ratio-Dependent Holling-Tanner Model. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **334**, 954-964. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2006.12.079>
- [2] Wang, X.L. and Wang, W.D. (2011) Hopf Bifurcation Analysis of a Ratio-Dependent Holling-Tanner Predator-Prey Model. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, **33**, 1-4.
- [3] Rebaza, J. (2012) Dynamics of Prey Threshold Harvesting and Refuge. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, **236**, 1743-1752. <https://doi.org/10.1016/j.cam.2011.10.005>
- [4] Ma, Z., Li, W., Zhao, Y., Wang, W., Zhang, H. and Li, Z. (2009) Effects of Prey Refuges on a Predator-Prey Model with a Class of Functional Responses: The Role of Refuges. *Mathematical Biosciences*, **218**, 73-79. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2008.12.008>
- [5] Wang, L. and Chen, W. (2008) Qualitative Analysis of a Predator-Prey Model with Holling Type II Functional Response. *Journal of Southeast University (Natural Science Edition)*, **38**, No. 2.
- [6] Sih, A. (1987) Prey Refuges and Predator-Prey Stability. *Theoretical Population Biology*, **31**, 1-12. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(87\)90019-0](https://doi.org/10.1016/0040-5809(87)90019-0)
- [7] Huang, Y., Chen, F. and Zhong, L. (2006) Stability Analysis of a Prey-Predator Model with Holling Type III Response Function Incorporating a Prey Refuge. *Applied Mathematics and Computation*, **182**, 672-683. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2006.04.030>

-
- [8] Uttam, D., Kar, T.K. and Pahari, U.K. (2013) Global Dynamics of an Exploited Prey-Predator Model with Constant Prey Refuge. *ISRN Biomathematics*, **2013**, Article ID: 637640. <https://doi.org/10.1155/2013/637640>
- [9] 侯强, 靳祯. 基于比率且包含食饵避难的Holling-Tanner模型分析[J]. 山东大学学报: 理学版, 2009, 44(3): 56-60.
- [10] Xia, L. and Xing, Y. (2013) Bifurcations of a Ratio-Dependent Holling-Tanner System with Refuge and Constant Harvesting. *Abstract and Applied Analysis*, **2013**, Article ID: 478315. <https://doi.org/10.1155/2013/478315>
- [11] Wang, X.Y., Zanette, L. and Zou, X.F. (2016) Modelling the Fear Effect in Predator-Prey Interactions. *Journal of Mathematical Biology*, **73**, 1179-1204. <https://doi.org/10.1007/s00285-016-0989-1>
- [12] Zhang, H., Cai, Y., Fu, S. and Wang, W. (2019) Impact of the Fear Effect in a Prey-Predator Model Incorporating a Prey Refuge. *Applied Mathematics and Computation*, **356**, 328-337. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2019.03.034>
- [13] 吕文娟. 带恐惧因子的IVlev型捕食者-食饵交错扩散模型的时空斑图[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 西北师范大学, 2022.
- [14] Mondal, S. (2020) Dynamics of a Delayed Predator-Prey Interaction Incorporating Nonlinear Prey Refuge under the Influence of Fear Effect and Additional Food. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, **53**, Article 295601. <https://doi.org/10.1088/1751-8121/ab81d8>
- [15] Xie, B.F. and Zhang, N. (2022) Influence of Fear Effect on a Holling Type III Prey-Predator System with the Prey Refuge. *AIMS Mathematics*, **7**, 1811-1830. <https://doi.org/10.3934/math.2022104>
- [16] Wang, J., Cai, Y.L., Fu, S.M. and Wang, W.M. (2019) The Effect of the Fear Factor on the Dynamics of a Predator-Prey Model Incorporating the Prey Refuge. *Chaos (Woodbury, N.Y.)*, **29**, Article 083109.
- [17] Shi, H.B. and Ruan, S. (2015) Spatial, Temporal and Spatiotemporal Patterns of Diffusive Predator Prey Models with Mutual Interference. *IMA Journal of Applied Mathematics*, **80**, 1534-1568.
- [18] Kuznetsov, Y.A. (2013) Elements of Applied Bifurcation Theory. Springer Science & Business Media, Berlin.