

一类包含恐惧效应的比率依赖型捕食者-食饵模型的 Hopf 分支

王博

西北师范大学数学与统计学院, 甘肃 兰州

收稿日期: 2023年6月18日; 录用日期: 2023年7月24日; 发布日期: 2023年7月31日

摘要

在本文中, 研究一类带比率依赖型功能反应的捕食者-食饵模型, 模型中考虑了捕食者被线性捕获和食饵对捕食者的反捕食行为。主要讨论食饵恐惧对系统动力学的影响。首先分析平衡点的存在性和稳定性。其次以恐惧因子 k 为分支参数, 给出 Hopf 分支存在的条件, 并且利用中心流形定理分析 Hopf 分支的方向及分支周期解的稳定性。最后, 运用 MATLAB 软件进行数值模拟以支持所得结论。

关键词

恐惧因子, Michaelis-Menten 模型, 平衡点, 稳定性, Hopf 分支

Hopf Bifurcation of a Rate-Dependent Type Predator-Prey Model with Fear Effects

Bo Wang

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

Received: Jun. 18th, 2023; accepted: Jul. 24th, 2023; published: Jul. 31st, 2023

Abstract

In this paper, we investigate the dynamics of a ratio-dependent predator prey model, and considering the linear capture of the predator and the antipredation behavior of a prey toward a predator. Therefore, our aim focuses on the impact of prey fear on the predation system. Firstly, we discuss the local asymptotic stability and the existence of the equilibrium points. Secondly, taking the fear effect k as the bifurcation parameter to give the condition of the existence of Hopf bifurcation, and using the canonical theory and the central manifold theorem to analyze the direction of Hopf bifurcation and the stability of periodic solution of bifurcation. Finally, MATLAB software is used for numerical simulation to support our conclusions.

Keywords

Fear Effect, Michaelis-Menten Model, 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/>



Open Access

1. 引言

捕食者-食饵相互作用的普遍存在和重要性,使得关于它的研究成为生态学和数学生态学的重要主题之一 [1]. 下述著名的 Holling-II 型功能反应捕食者-食饵模型 [2-4] 是描述捕食者食饵相互作用的重要研究课题

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru(1 - \frac{u}{K}) - \frac{c_1 uv}{m + u}, \\ \frac{dv}{dt} = v(-d + \frac{c_2 u}{m + u}), \end{cases} \quad (1)$$

其中 u, v 分别代表食饵密度和捕食者密度. r, K, c_1, m, c_2, d 为正常数, 分别代表食饵内在生长率, 环境承载能力, 捕获率, 半捕获饱和常数, 转化率, 捕食者死亡率. 虽然许多从事数学生物学的数学家可能认为这些是数学对生态学的重要贡献, 但直到今天, 它们在生态学家中仍存在很大争议. 事实上,

上述预测根本不符合许多实地观测 [5, 6]. 越来越多的证据 [5, 7, 8] 表明比率依赖型功能反应更适合一般捕食者食饵理论. 现在, 我们把注意力集中在比例依赖捕食者-食饵模型上

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru(1 - \frac{u}{K}) - \frac{c_1 uv}{mv + u}, \\ \frac{dv}{dt} = v(-d + \frac{c_2 u}{mv + u}), \end{cases} \quad (2)$$

模型 (2) 的动力学已被广泛研究 [9-14]. 对比例依赖的捕食者食饵模型 (2) 的研究揭示了确定性灭绝, 存在多吸引子和存在稳定极限环等丰富的动力学特征.

近年来, 有一些研究者从数学的角度研究捕食者-食饵比例依赖模型的收获问题 [15, 16]. Fu 和 Gao [17] 研究了以下包含收获的比例依赖捕食者食饵模型 ($h > 0$)

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = ru(1 - \frac{u}{K}) - \frac{c_1 uv}{mv + u}, \\ \frac{dv}{dt} = v(-d + \frac{c_2 u}{mv + u}) - hv, \end{cases} \quad (3)$$

为简单起见, 使用 [17] 中的缩放: $u \rightarrow \frac{u}{K}$, $v \rightarrow \frac{mv}{K}$, $t \rightarrow rt$, 可将模型 (3) 转换为以下等效系统

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(1 - u) - \frac{\alpha uv}{v + u}, \\ \frac{dv}{dt} = v(-\gamma + \frac{\beta u}{v + u}) - \delta v, \end{cases} \quad (4)$$

这里, $\alpha = \frac{c_1}{rm}$, $\beta = \frac{c_2}{r}$, $\gamma = \frac{d}{r}$, $\delta = \frac{h}{r}$. 在 [17] 中, 作者考虑了 (4) 中 Hopf 分支的存在性和方向以及分支周期解的稳定性并且研究了空间域为有界区间时正平衡 E^* 的扩散诱导图灵不稳定性.

然而, [17] 的研究只考虑了在捕食者存在的情况下直接杀死食饵, 忽略了捕食者存在对食饵的间接影响. 一些实验研究表明, 对捕食者的恐惧可能会影响幼年食饵的生理状况(如减少食饵的繁殖), 并对成年食饵的生存有害 [18-21]. 因此, 根据 [20] 的工作, 我们在系统 (4) 中引入恐惧影响 $f(k, v) = \frac{1}{1 + kv}$, 得到如下模型

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{u}{1 + kv}(1 - u) - \frac{\alpha uv}{v + u}, \\ \frac{dv}{dt} = v(-\gamma + \frac{\beta u}{v + u}) - \delta v, \end{cases} \quad (5)$$

其中参数 $k > 0$ 为恐惧强度.

本文首先分析系统 (5) 平衡点的稳定性; 然后讨论 Hopf 分支的存在性, 并通过 Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理分析 Hopf 分支的方向及分支周期解的稳定性, 接下来利用数值模拟验证所得结论; 最后解释本文的主要结论.

2. 平衡点的存在性和稳定性

设

$$f_1(u, v) = \frac{u}{1 + kv}(1 - u) - \frac{\alpha uv}{u + v}, \quad f_2(u, v) = v(-\gamma + \frac{\beta u}{u + v}) - \delta v.$$

首先考虑系统 (5) 平衡点的存在性.

引理 1 (i) 平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 存在且是一个鞍点;

(ii) 半平凡平衡点 $E_1 = (1, 0)$;

(iii) 当 $\beta > \gamma + \delta$, $\alpha < 1$ 成立时正平衡点 $E^* = (u^*, v^*)$ 存在, 这里

$$u^* = \frac{(1 - \alpha)\beta(\gamma + \delta) + \alpha(\gamma + \delta)^2}{(\beta(\delta + \gamma) + \alpha(\beta - \gamma - \delta)^2k)}, \quad v^* = \frac{(\beta - \gamma - \delta)}{\gamma + \delta}$$

下面讨论系统 (5) 正平衡点 E^* 的稳定性.

定理 1 假设 $\beta > \gamma + \delta$, $\alpha < 1$ 成立, 则

(i) E^* 是渐近稳定的当且仅当 $\alpha < \beta$ 或 $\alpha > \beta$ 且 $0 < k < k^*$, 其中

$$k^* = \frac{(1 - \alpha)\beta^2 + \alpha\beta(\gamma + \delta) - (\gamma + \delta)(\alpha - \beta)(\beta - \gamma - \delta)}{(\alpha - \beta)(\beta - \gamma - \delta)^2};$$

(ii) E^* 是不稳定的当且仅当 $\alpha > \beta$ 且 $k > k^*$.

证明: 系统在 E^* 处的 Jacobian 矩阵为

$$J^* = J(E^*) = \begin{pmatrix} -a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \quad (6)$$

其中

$$\begin{aligned} a_{11} &= \frac{\alpha(\beta - \gamma - \delta)}{\beta} \left[-\frac{u^*}{1 - u^*} + \frac{(\gamma + \delta)}{\beta} \right], & a_{12} &= -\frac{ku^*}{1 - u^*} \frac{\alpha^2(\beta - \gamma - \delta)^2}{\beta^2} - \frac{\alpha(\gamma + \delta)^2}{\beta^2}, \\ a_{21} &= \frac{(\beta - \gamma - \delta)^2}{\beta}, & a_{22} &= -\frac{(\beta - \gamma - \delta)(\gamma + \delta)}{\beta^2}. \end{aligned} \quad (7)$$

这里

$$\frac{u^*}{1 - u^*} = \frac{(1 - \alpha)\beta(\gamma + \delta) + \alpha(\gamma + \delta)^2}{\alpha(\beta - \gamma - \delta)^2k + \alpha(\gamma + \delta)(\beta - \gamma - \delta)} > 0,$$

特征多项式为

$$Q(\lambda) = \lambda^2 - \Upsilon\lambda + \Theta = 0,$$

其中

$$\Theta = \det(J^*) = \frac{u^*}{1-u^*} \frac{\alpha(\gamma+\delta)(\beta-\gamma-\delta)^2}{\beta^2} + \frac{ku^*}{1-u^*} \frac{\alpha^2(\beta-\gamma-\delta)^4}{\beta^3} > 0,$$

$$\Upsilon = \text{tr}(J^*) = \frac{(\gamma+\delta)}{\beta^2(k(\beta-\gamma-\delta) + (\gamma+\delta))} \phi(k),$$

这里

$$\phi(k) = -(1-\alpha)\beta^2 - \alpha\beta(\gamma+\delta) + k(\alpha-\beta)(\beta-\gamma-\delta)^2 + (\alpha-\beta)(\gamma+\delta)(\beta-\gamma-\delta),$$

$$\phi(k) = 0 \Leftrightarrow k = \frac{(1-\alpha)\beta^2 + \alpha\beta(\gamma+\delta) - (\gamma+\delta)(\alpha-\beta)(\beta-\gamma-\delta)}{(\alpha-\beta)(\beta-\gamma-\delta)^2} \triangleq k^*.$$

(i) 若 $\alpha < \beta$, $\phi(k) < 0$ 是显然的, 即 $\Upsilon < 0$, 又 $\Theta > 0$, 故 E^* 是局部渐近稳定的; 若 $\alpha > \beta$ 且 $0 < k < k^*$, 则 $\phi(k) < 0$, E^* 是局部渐近稳定的.

(ii) 若 $\alpha > \beta$ 且 $k > k^*$, 此时 $\phi(k) > 0$, E^* 是不稳定的.

3. Hopf 分支的存在性

为分析系统 (5) 在正平衡点 E^* 发生的 Hopf 分支, 取 k 作为分支参数进行讨论.

由定理 1 可知, 若条件 $\beta > \gamma + \delta$, $\alpha < 1$ 成立且 $\alpha > \beta$, 则当 $k = k^*$ 时 $\Upsilon = \text{tr}(J^*) = 0$, 即模型 (5) 在 E^* 处的特征方程有一对纯虚根, 系统 (5) 周围表现出 Hopf 分支.

令 $\lambda(k) = \sigma(k) \pm i\omega(k)$ 是当 k 接近 k^* 时 $Q(\lambda) = 0$ 的一对复根, 这里

$$\sigma(k) = \frac{\Upsilon}{2}, \quad \omega(k) = \frac{1}{2}\sqrt{4\Theta - \Upsilon^2}$$

进一步, 可以验证

$$\sigma(k^*) = 0, \quad \sigma'(k^*) = \frac{(\gamma+\delta)}{\beta^2(k^*(\beta-\gamma-\delta) + (\gamma+\delta))} (\alpha-\beta)(\beta-\gamma-\delta) > 0$$

这意味着横截条件成立. 根据 Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理 [22], 我们知道当系统 (5) 从 k 穿过 k^* 时, 在 E^* 处经历 Hopf 分支.

接下来我们使用框架 [23] 来分析系统 (5) Hopf 分支的方向和稳定性.

取变换 $\tilde{u} = u - u^*$, $\tilde{v} = v - v^*$ 将正平衡点 E^* 平移到原点, 为方便起见, 仍用 u, v 代替 \tilde{u}, \tilde{v} , 则系统 (5) 改写为

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{u+u^*}{1+k(v+v^*)} (1-(u+u^*)) - \frac{\alpha(u+u^*)(v+v^*)}{(u+u^*)+(v+v^*)}, \\ \frac{dv}{dt} = (v+v^*) \left(-\gamma + \frac{\beta(u+u^*)}{(u+u^*)+(v+v^*)} \right) - \delta(v+v^*). \end{cases} \quad (8)$$

对系统 (8) 右端使用 Taylor 展式, 有

$$\begin{pmatrix} \frac{du}{dt} \\ \frac{dv}{dt} \end{pmatrix} = J(E^*) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f(u, v, k) \\ g(u, v, k) \end{pmatrix} \quad (9)$$

这里

$$\begin{aligned} f(u, v, k) &= a_1 p^2 + a_2 p z + a_3 z^2 + a_4 p^3 + a_5 p^2 z + a_6 p z^2 + a_7 z^3 + \dots, \\ g(u, v, k) &= b_1 p^2 + b_2 p z + b_3 z^2 + b_4 p^3 + b_5 p^2 z + b_6 p z^2 + b_7 z^3 + \dots. \end{aligned} \quad (10)$$

其中

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{-1}{1 + kv^*} + \frac{\alpha v^{*2}}{(u^* + v^*)^3}, & a_2 &= -\frac{-(1 - 2u^*)k}{(1 + kv^*)^2} - \frac{2\alpha u^* v^*}{(u^* + v^*)^3}, \\ a_3 &= \frac{k^2 u^*(1 - u^*)}{(1 + kv^*)^3} + \frac{\alpha u^{*2}}{(u^* + v^*)^3}, & a_4 &= \frac{-\alpha v^{*2}}{(u^* + v^*)^4}, & a_5 &= \frac{k}{(1 + kv^*)^2} + \frac{\alpha v^*(2u^* - v^*)}{(u^* + v^*)^4}, \\ a_6 &= \frac{k^2(1 - 2u^*)}{(1 + kv^*)^3} + \frac{\alpha u^*(2v^* - u^*)}{(u^* + v^*)^4}, & a_7 &= -\frac{k^3 u^*(1 - u^*)}{(1 + kv^*)^4} - \frac{\alpha u^{*2}}{(u^* + v^*)^4}, \\ b_1 &= \frac{-\beta v^{*2}}{(u^* + v^*)^3}, & b_2 &= \frac{2\beta u^* v^*}{(u^* + v^*)^3}, & b_3 &= \frac{-\beta u^{*2}}{(u^* + v^*)^3}, & b_4 &= \frac{\beta v^{*2}}{(u^* + v^*)^4}, \\ b_5 &= \frac{\beta v^*(v^* - 2u^*)}{(u^* + v^*)^4}, & b_6 &= \frac{\beta u^*(u^* - 2v^*)}{(u^* + v^*)^4}, & a_7 &= \frac{\beta u^{*2}}{(u^* + v^*)^4}. \end{aligned}$$

定义矩阵

$$P := \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ M & N \end{pmatrix},$$

这里 $M = \frac{a_{22} - a_{11}}{2a_{12}}$, $N = -\frac{\omega(\rho)}{a_{12}}$. 容易得到

$$P^{-1}J(E_1^*)P := \Phi(k) = \begin{pmatrix} \sigma(k) & -\omega(k) \\ \omega(k) & \sigma(k) \end{pmatrix}.$$

令 $M_0 = M|_{k=k^*}$, $N_0 = N|_{k=k^*}$, $\omega_0 = \omega(k^*)$.

通过变换 $(u, v)^T = P(x, y)^T$, 模型 (9) 可改写为

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{dt} \\ \frac{dy}{dt} \end{pmatrix} = \Phi(k) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f^1(x, y, k) \\ g^1(x, y, k) \end{pmatrix}, \quad (11)$$

其中

$$\begin{aligned}
 f^1(x, y, k) &= f(x, Mx + Ny, k) \\
 &= (a_1 + a_2M + a_3M^2)x^2 + (a_2 + 2a_3M)Nxy + a_3N^2y^2 \\
 &\quad + (a_4 + a_5M + a_6M^2 + a_7M^3)x^3 + (a_5 + 2a_6M + 3a_7M^2)Nx^2y \\
 &\quad + (a_6 + 3a_7M)N^2xy^2 + a_7N^3x^3 + \dots, \\
 g^1(x, y, k) &= -\frac{M}{N}f(x, Mx + Ny, k) + \frac{1}{N}g(x, Mx + Ny, k) \\
 &= -(-b_1 + (a_1 + a_2)M + (a_2 + a_3)M^2 + a_3M^3)\frac{1}{N}x^2 - (a_2 + 2a_3M)(1 + M)xy \\
 &\quad - a_3(1 + M)Ny^2 - (a_4 + a_5M + a_6M^2 + a_7M^3)\frac{1 + M}{N}x^3 \\
 &\quad - (a_5 + 2a_6M + 3a_7M^2)(1 + M)x^2y - (a_6 + 3a_7M)(1 + M)Nxy^2 \\
 &\quad - a_7(1 + M)N^2y^3 + \dots.
 \end{aligned}$$

(11) 的极坐标形式如下

$$\begin{cases} \dot{r} = \sigma(k)r + a(k)r^3 + \dots, \\ \dot{\theta} = \omega(k) + c(k)r^2 + \dots. \end{cases} \quad (12)$$

对系统 (12) 在 $k = k^*$ 处作 Taylor 展开

$$\begin{cases} \dot{r} = \sigma'(k^*)(k - k^*)r + a(k^*)r^3 + o((k - k^*)^2r, (k - k^*)r^3, r^5), \\ \dot{\theta} = \omega(k^*) + \omega'(k^*)(k - k^*) + c(k^*)r^2 + o((k - k^*)^2, (k - k^*)r^2, r^4). \end{cases} \quad (13)$$

为了确定 Hopf 分支周期解的稳定性, 我们需要计算系数 $a(k^*)$ 的符号:

$$\begin{aligned}
 a(k^*) &:= \frac{1}{16}(f_{xxx}^1 + f_{xyy}^1 + g_{xxy}^1 + g_{yyy}^1) \\
 &\quad + \frac{1}{16\omega_0}[f_{xy}^1(f_{xx}^1 + f_{yy}^1) - g_{xy}^1(g_{xx}^1 + g_{yy}^1) - f_{xx}^1g_{xx}^1 + f_{yy}^1g_{yy}^1],
 \end{aligned} \quad (14)$$

这里所有偏导数都在分支点 $(x, y, k) = (0, 0, k^*)$ 处求值, 其中

$$\begin{aligned}
 f_{xxx}^1(0, 0, k^*) &= 6(a_4 + a_5M_0 + a_6M_0^2 + a_7M_0^3), & f_{xyy}^1(0, 0, k^*) &= 2(a_6 + 3a_7M_0)N_0^2, \\
 g_{xxy}^1(0, 0, k^*) &= -2(a_5 + 2a_6M_0 + 3a_7M_0^2)(1 + M_0), & g_{yyy}^1(0, 0, k^*) &= -6a_7(1 + M_0)N_0^2, \\
 f_{xx}^1(0, 0, k^*) &= 2(a_1 + a_2M_0 + a_3M_0^2), & f_{xy}^1(0, 0, k^*) &= (a_2 + 2a_3M_0)N_0, \\
 g_{xx}^1(0, 0, k^*) &= -2(-b_1 + (a_1a_2)M_0 + (a_2 + a_3)M_0^2 + a_3M_0^3)\frac{1}{N_0}, \\
 f_{yy}^1(0, 0, k^*) &= 2a_3N_0^2, & g_{xy}^1(0, 0, k^*) &= -(a_2 + 2a_3M_0)(1 + M_0), \\
 g_{yy}^1(0, 0, k^*) &= -2a_3(1 + M_0)N_0.
 \end{aligned}$$

因此,我们可以确定 (15) 中 $a(k^*)$ 的值和符号.

定义第一 Liapunov 系数为 $\mu_2 = -\frac{a(k^*)}{k'(k^*)}$, 注意到 $\sigma'(k^*) > 0$. 根据 Poincaré-Andronov-Hopf 分支定理, 我们可以得到下面的结论.

定理 3.1 假设条件 $\beta > \gamma + \delta$, $\alpha < 1$ 成立且 $\alpha > \beta$, 当 $k = k^*$ 时, 模型 (5) 在 E^* 处发生 Hopf 分支, 此外

- (i) 如果 $a(k) > 0$, 那么 Hopf 分支的分支周期解是不稳定的且分支方向是亚临界的.
- (ii) 如果 $a(k) < 0$, 那么 Hopf 分支的分支周期解是轨道渐进稳定的且分支方向是超临界的.

4. 数值模拟

本节借助 Matlab 软件进行数值模拟, 以此来验证前面所得到的结论.

选择参数

$$\alpha = 0.5, \gamma = 0.1, \beta = 0.4, \delta = 0.1; (a) k = 10, (b) k = 33, (c) k = 29.5 \quad (15)$$

在参数组 (15) 下, 系统 (5) 有两个边界平衡点: 鞍点 $E_0 = (0, 0)$ 和 $E_1 = (1, 0)$, 一个共存平衡点 E^* . 此时, $\alpha > \beta$, 由 k^* 的计算公式得 $k^* = 29.5$.

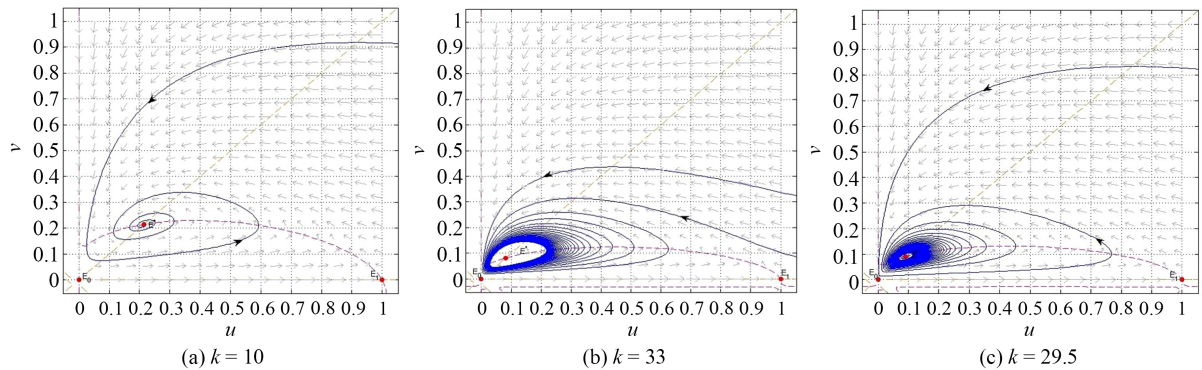


Figure 1. The phase portraits of system (5) with parameters in (15). (a) $k = 10$; (b) $k = 33$; (c) $k = 29.5$

图 1. 参数组(15)下, 系统(5)的相图. (a) $k = 10$; (b) $k = 33$; (c) $k = 29.5$

取 $k = 10 < k^*$, 正平衡点 $E^* = (0.21429, 0.21429)$ 是一个局部渐近稳定的螺旋汇(图 1(a));在图 1(b)中, $k = 33 > k^*$, $E^* = (0.081081, 0.081081)$ 为不稳定螺旋源, 模型表现为极限环. 当 k 从 k^* 的左侧穿过 k^* 时, E^* 将失去稳定性, 系统出现 Hopf 分岔. 在分支点 k^* 处, 从外面看, E^* 是局部渐近稳定的, 从里看, E^* 是不稳定的(见图 1(c)). 对比图 1(a)和图 1(b), 发现恐惧成本对系统有一个不稳定化影响.

选择参数

$$\alpha = 0.3, \gamma = 0.1, \beta = 0.4, \delta = 0.1; k = 33. \quad (16)$$

与图 1 相似, 系统 (5) 有两个边界平衡点: 鞍点 $E_0 = (0, 0)$ 和 $E_1 = (1, 0)$, 一个共存平衡点 $E^* = (0.14286, 0.14286)$. 此时有 $\alpha < \beta$, 因此正平衡点 $E^* = (0.14286, 0.14286)$ 是渐近稳定的.

观察图 1(b) 和图 2, 可以得知, 若系统 (5) 中 $\alpha < \beta$, 即当捕食者的捕获率小于食饵的转化率时, 食饵的恐惧对模型的影响是非常微弱的.

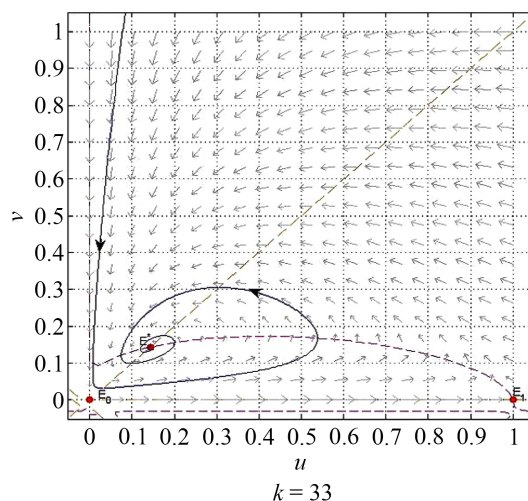


Figure 2. The phase portraits of system (5) with parameters in (16). $k = 33$

图 2. 参数组(16)下, 系统(5)的相图。 $k = 33$

5. 结论

本文研究了一类带有比率依赖型功能反应和恐惧效应的捕食者-食饵模型. 系统 (5) 总有平凡平衡点 $E_0 = (0, 0)$ 和半平凡平衡点 $E_1 = (1, 0)$. 由数值模拟结论, 当捕食者的捕获率小于食饵的转化率时, 食饵的恐惧对模型的影响是非常微弱的; 当捕食者的捕获率大于食饵的转化率时, 恐惧成本对系统有一个不稳定化影响. 选取恐惧因子 k 为参数, 存在临界值 $k^* = \frac{(1-\alpha)\beta^2 + \alpha\beta(\gamma+\delta) - (\gamma+\delta)(\alpha-\beta)(\beta-\gamma-\delta)}{(\alpha-\beta)(\beta-\gamma-\delta)^2}$, 当恐惧因子 k 增加到临界值 k^* 时, 系统 (5) 在正平衡点 E^* 附近产生 Hopf 分支. 表明当适当选取初始条件和参数值时, 系统 (5) 会产生极限环, 即模型有食饵, 狩猎捕食者数量的周期性震荡产生, 二者的数量呈现周期性振荡而共存.

参考文献

- [1] Volkeltigoe, M. (1992) The Origins and Evolution of Predator-Prey Theory. *Ecology*, **73**, 1530-1535. <https://doi.org/10.2307/1940005>
- [2] Freedman, H.I. (1980) Deterministic Mathematical Models in Population Ecology. *Biometrics*, **22**, 219-236.
- [3] May, R.M. (1974) Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ.

-
- [4] Wang, W.M., Liu, Q.X. and Jin, Z. (2007) Spatiotemporal Complexity of a Ratio-Dependent Predator-Prey System. *Physical Review E*, **75**, Article 051913. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.75.051913>
- [5] Arditi, R., Ginzburg, L.R. and Akcakaya, H.R. (1991) Variation in Plankton Densities among Lakes: A Case for Ratio Dependent Predation Models. *The American Naturalist*, **138**, 1287-1296. <https://doi.org/10.1086/285286>
- [6] Ginzburg, L.R. and Akakaya, H.R. (1992) Consequences of Ratio Dependent Predation for Steady State Properties of Ecosystems. *Ecology*, **73**, 1536-1543. <https://doi.org/10.2307/1940006>
- [7] Akcakaya, H.R., Arditi, R. and Ginzburg, L.R. (1995) Ratio Dependent Predation: An Abstraction That Works. *Ecology*, **76**, 995-1004. <https://doi.org/10.2307/1939362>
- [8] Cosner, C., Deangelis, D.L., Ault, J.S. and Olson, D.B. (1999) Effects of Spatial Grouping on the Functional Response of Predators. *Theoretical Population Biology*, **56**, 65-75. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1999.1414>
- [9] Kumar, D. and Chakrabarty, S.P. (2015) A Comparative Study of Bioeconomic Ratio-Dependent Predator-Prey Model with and without Additional Food to Predators. *Nonlinear Dynamics*, **80**, 23-38. <https://doi.org/10.1007/s11071-014-1848-5>
- [10] Berezovskaya, F., Karev, G. and Arditi, R. (2001) Parametric Analysis of the Ratio-Dependent Predator-Prey Model. *Journal of Mathematical Biology*, **43**, 221-246. <https://doi.org/10.1007/s002850000078>
- [11] Hsu, S.B., Hwang, T.W. and Kuang, Y. (2001) Global Analysis of the Michaelis-Menten-Type Ratio-Dependent Predator-Prey System. *Journal of Mathematical Biology*, **42**, 489-506. <https://doi.org/10.1007/s002850100079>
- [12] Jost, C., Arino, O. and Arditi, R. (1999) About Deterministic Extinction in Ratio-Dependent Predator-Prey Models. *Bulletin of Mathematical Biology*, **61**, 19-32. <https://doi.org/10.1006/bulm.1998.0072>
- [13] Kuang, Y. (1999) Rich Dynamics of Gause-Type Ratio-Dependent Predator-Prey System. *Fields Institute Communications*, **21**, 325-337. <https://doi.org/10.1090/fic/021/27>
- [14] Yang, K. and Beretta, E. (1998) Global Qualitative Analysis of a Ratio-Dependent Predator-Prey System. *Journal of Mathematical Biology*, **36**, 389-406. <https://doi.org/10.1007/s002850050105>
- [15] Xiao, D.M. and Jennings, L.S. (2005) Bifurcations of A Ratio-Dependent Predator-Prey System with Constant Rate Harvesting. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **65**, 737-753. <https://doi.org/10.1137/S0036139903428719>
- [16] Makinde, O.D. (2007) Solving Ratio-Dependent Predator-Prey System with Constant Effort Harvesting Using Adomian Decomposition Method. *Applied Mathematics and Computation*, **186**, 17-22. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2006.07.083>

-
- [17] Gao, X.Y., Ishag, S., Fu, S.M., Li, W.J. and Wang, W.M. (2020) Bifurcation and Turing Pattern Formation in a Diffusive Ratio-Dependent Predator-Prey Model with Predator Harvesting. *Nonlinear Analysis*, **51**, Article 102962. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2019.102962>
- [18] Creel, S. and Christianson, D. (2008) Relationships between Direct Predation and Risk Effects. *TREE*, **23**, 194-201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004>
- [19] Zanette, L.Y. 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>
- [20] Wang, X., Zanette, L. and Zou, X. (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>
- [21] Upadhyay, R. and Mishra, S. (2018) Population Dynamic Consequences of Fearful Prey in a Spatiotemporal Predator-Prey System. *Mathematical Biosciences and Engineering*, **16**, 338-372. <https://doi.org/10.3934/mbe.2019017>
- [22] Hale, J.K. and Kocak, H. (1991) Dynamics and Bifurcations. Springer-Verlag, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4426-4>
- [23] Hassard, B.D., Kazarinoff, N.D. and Wan, Y.H. (1981) Theory and Applications of Hopf Bifurcation. Cambridge University Press, Cambridge.