

# A Predator-Prey Model Under the Influence of Toxin and Optimal Foraging Strategy

Shuyu Liu, Ya Li

School of Mathematics and Systems Science, Beihang University, Beijing, China

**Email address:**

liushuyu@buaa.edu.cn (Shuyu Liu), yli@buaa.edu.cn (Ya Li)

**To cite this article:**

Shuyu Liu, Ya Li. A Predator-Prey Model Under the Influence of Toxin and Optimal Foraging Strategy. *Science Discovery*.

Vol. 6, No. 5, 2018, pp. 312-319. doi: 10.11648/j.sd.20180605.11

**Received:** June 5, 2018; **Accepted:** August 27, 2018; **Published:** September 18, 2018

**Abstract:** The traditional functional responses in predator-prey models do not explicitly include the effects of prey toxin. And optimal foraging theory mainly considers maximizing energy intake from prey, while prey toxicity is omitted from the strategy. However, a lot of evidence indicates that prey toxins set an upper limit on the predator's predation, therefore it should also be an important factor deciding predator's foraging preference. Our paper mainly studies a predator-prey model under the interaction of toxicity and optimal foraging strategy. The system contains one predator population and two prey species, while assuming that one prey species contains toxin. It is also assumed that there exists interspecies competition between two preys. Theoretical and numerical analysis both show that toxin-induced functional response and optimal foraging strategy have complex interactions on the dynamics of the system.

**Keywords:** Predator-Prey Model, Toxin, Optimal Foraging Strategy, Hopf Bifurcation

---

## 毒素与最佳捕食策略作用下的捕食-食饵模型研究

刘淑玉, 李娅

数学与系统科学学院, 北京航空航天大学, 北京, 中国

**邮箱**

liushuyu@buaa.edu.cn (刘淑玉), yli@buaa.edu.cn (李娅)

**摘要:** 传统的捕食-食饵模型中, 功能性反应没有明确地考虑食饵毒素的影响, 捕食者的最优觅食理论也侧重于摄食能量的最大化, 而忽略了食饵毒素对捕食策略的影响。然而, 大量的证据表明食饵毒素对捕食者的捕食量设定了阈值, 从而也是影响捕食者的捕食选择的重要因素。本文主要研究毒素及最佳捕食策略作用下的捕食-食饵模型, 该模型由一种捕食者和两种食饵种群组成, 假设其中一种食饵具有毒性, 且两种食饵之间存在相互竞争关系。理论和数值分析都表明毒素诱导下的功能反应和最佳捕食策略对系统的动力学有复杂的交互作用。

**关键词:** 捕食-食饵模型, 毒素, 最佳捕食策略, Hopf分岔

---

### 1. 引言

捕食-食饵模型一直是生物学家及数学家在生态学领域的重点研究对象[1]。食饵间的相互竞争以及食饵与捕食

者之间的交互作用都是影响系统动力学的重要因素[2]。研究结果表明, 食饵毒素对捕食者捕食量设定了阈值[3], 同时捕食者在捕食时具有一定的选择性, 即存在最佳捕食策略[4, 5]。

传统的捕食-食饵模型中, 捕食者的功能性反应是影响系统的关键因素之一, 不少研究者给出了相应的功能反应函数。其中, 科学家Holling和Watt提出的三种非简单线性关系的功能性反应函数较为经典, 其Holling II型功能性反应函数[6]如下:

$$f(N) = \frac{eN}{1 + h e N}$$

在此基础上, 许多研究者们考虑食饵毒素对捕食的影响建立起相应的毒素功能性反应[7-9]。文献[7]中将食饵毒素的影响通过食饵处理时间的增量来衡量, 且给出了一个包含毒素影响的功能性反应函数, 即先将毒素调节下的食饵处理时间 $\tilde{h}(N)$ 定义为:

$$\tilde{h}(N) = \begin{cases} \frac{h}{1 - aN}, & aN < 1; \\ \infty, & aN \geq 1, \end{cases}$$

其中 $a = \frac{ae}{G}$ , 这里 $\alpha = (1 - \sqrt{hG})^2$ 为缩放参数, 取 $\alpha = 1/4$ ;  $N$ 表食饵的数量;  $e$ 表单位食饵的遭遇率;  $h$ 表示不含毒素时单位食饵所需的处理时间;  $G$ 表示毒素调节下捕食者单位时间内的捕食量, 且 $G \leq \frac{1}{h}$ 。则毒素调节下的功能反应为:

$$g(N) = \frac{eN}{1 + \tilde{h}(N)eN}$$

除此之外, 有大量研究表明捕食者在捕食时具有选择性[10][11], 因此不少研究者致力于研究其选择的最优化, 试图给出相应的模型。较早提出最佳捕食策略的有Stephens和Krebs, 假设 $B_1/h_1 > B_2/h_2$ , 即 $N_1$ 为所含能量较大者, 他们认为捕食者的最佳捕食策略是 $N_1$ 被攻击的概率为1, 而 $N_2$ 被攻击的概率为取值0或1的阶梯函数[12]。文献[13]中J.M.Fryxell研究了一种捕食者、两种相互之间无竞争的食饵系统中的最佳捕食策略对系统的影响, 这里。在传统最佳捕食策略函数的基础上, 考虑到预期的阶梯函数周围通常存在相当大的行为变化, 提出了另外一个能快速收敛于常规饮食选择理论的阶梯函数的连续函数。则传统最佳捕食策略饮食选择的阶梯函数可描述为:

$$\beta(N_1) = \frac{N_1^*}{(N_1^*)^z + N_1^*}, z > 1 \quad (1)$$

其中,

$$N_1^* = \frac{B_2}{e_1(B_1 h_2 - B_2 h_1)}$$

若 $N_1 > N_1^*$ , 则 $\beta = 0$ ; 否则 $\beta = 1$ 。

这里 $\beta$ 表示食饵二( $N_2$ )被攻击的概率, 在适应性最佳捕食策略下,  $\beta$ 的大小取决于食饵一( $N_1$ )。z为一个参数, 用于表示与阶梯函数的接近程度, 当 $z \rightarrow \infty$ 时, 函数(1)即为原始的阶梯函数。这样通过用连续函数去逼近阶梯函数, 在不失真的前提下使问题进一步的简化了。

在考虑完捕食者与食饵的相互关系之后, 对于不同食饵之间的竞争也是不能忽视的问题。遗憾的是目前并

没有研究者将三种因素综合考虑, 明确用于捕食-食饵模型中, 并探究这三种相互关系对系统稳定性的影响。本文将从现有研究者对于毒素及最佳捕食策略的研究成果出发, 建立新的数学模型, 探究在这几种因素影响下捕食-食饵模型的动力学特征, 并用于解释现实生态系统中的现象。

## 2. 模型建立

令 $P = P(t)$ 表示 $t$ 时刻捕食者的密度,  $N_1(t)$ 、 $N_2(t)$ 分别表示 $t$ 时刻食饵一和食饵二的密度。其中食饵一含毒素, 食饵二不含毒素, 考虑食饵之间存在相互竞争。则模型建立如下:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{\delta_{12} N_2}{K_1}\right) - P g_1(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{\delta_{21} N_1}{K_2}\right) - \beta(N_1) P g_2(N_1, N_2) \\ \frac{dP}{dt} = P(B_1 g_1(N_1, N_2) + \beta(N_1) B_2 g_2(N_1, N_2) - D \end{cases} \quad (2)$$

其中 $r_i$ 表示食饵种群 $i$ 的单位增长率;  $K_i$ 表示环境承载力;  $\delta_{ij}$ 表示食饵间的竞争参数;  $B_i$ 是消耗的食饵物种 $i$ 与捕食者生物量的转换系数;  $D$ 表示捕食者的单位死亡率;  $\beta(N_1)$ 定义为(1)式中的表达式, 表示食饵二被攻击的概率, 它关于 $N_1$ 的连续S形函数。 $g_i(N_1, N_2)$ 为功能性反应, 其定义为:

$$g_i(N_1, N_2) = \begin{cases} \frac{e_i N_i}{1 + \tilde{h}_i(N_1) e_i N_1 + \beta(N_1) h_2 e_2 N_2}, & aN_1 < 1; \\ 0, & \text{其他,} \end{cases}$$

其中

$$\tilde{h}_1(N_1) = \begin{cases} \frac{h_1}{1 - aN_1}, & aN_1 < 1; \\ \infty, & aN_1 \geq 1, \end{cases}$$

其中 $a = (1 - \sqrt{h_1 G_1})^2 e_1 / G_1$ , 食饵 $i$ 的参数 $h_i, e_i, G_i$ 与上节中的 $h, e, G$ 的定义一致。本文中总假设 $aK_1 < 1$ 且 $N_1 \leq K_1$ , 则 $g_i(N_1, N_2)$ 总非负。

## 3. 边界平衡点

本节中主要研究系统(2)的边界平衡点的存在性及其稳定性。

### 3.1. 边界平衡点的存在性

令

$$\begin{aligned} r_1 N_1 \left(1 - \frac{\delta_{12} N_2}{K_1}\right) - P g_1(N_1, N_2) &= 0 \\ r_2 N_2 \left(1 - \frac{\delta_{21} N_1}{K_2}\right) - \beta(N_1) P g_2(N_1, N_2) &= 0 \\ P(B_1 g_1(N_1, N_2) + \beta(N_1) B_2 g_2(N_1, N_2) - D) &= 0. \end{aligned}$$

由此共可得七个边界平衡点。

(1)当 $P = 0$ 时, 可以得出如下四个平衡点:

$$E_0 = (0,0,0), \quad E_1 = (K_1, 0,0),$$

$$E_2 = (0, K_2, 0), \quad \bar{E} = (\bar{K}_1, \bar{K}_2, 0).$$

其中,

$$\bar{K}_1 = \frac{\delta_{12}K_2 - K_1}{\delta_{12}\delta_{21} - 1}, \bar{K}_2 = \frac{\delta_{21}K_1 - K_2}{\delta_{12}\delta_{21} - 1}$$

(2)当 $P > 0$ 时, 可得如下三个平衡点:

$$\bar{E}^\pm = (\bar{N}_1^\pm, 0, \bar{P}^\pm), \hat{E} = (0, \bar{N}_2, \hat{P}),$$

其中

$$\bar{N}_1^\pm = \frac{B_1 e_1 + D(a - h_1 e_1) \pm \sqrt{\Delta}}{2B_1 e_1 a},$$

$$\bar{P}^\pm = r_1 \bar{N}_1^\pm \left(1 - \frac{\bar{N}_1^\pm}{K_1}\right) \frac{B_1}{D},$$

$$\bar{N}_2 = \frac{D}{(B_2 - h_2 D)e_2},$$

$$\hat{P} = \frac{r_2 B_2 [e_2 K_2 (B_2 - h_2 D) - D]}{K_2 e_2^2 (B_2 - h_2 D)^2}.$$

这里 $\Delta = B_1 e_1 + D(a - h_1 e_1)]^2 - 4B_1 e_1 aD$   
再令

$$\begin{aligned} w_1 &= B_1 G_1 - D \\ w_{K1} &= B_1 g_1(K_1, 0) - D, \\ w_{K2} &= B_2 g_2(0, K_2) - D, \\ \bar{w} &= B_1 g_1(\bar{K}_1, \bar{K}_2) + \beta(\bar{K}_1) B_2 g_2(\bar{K}_1, \bar{K}_2) - D \end{aligned} \quad (3)$$

以上量均具有生物意义, 其中 $w_i$ 表示食饵 $i$ 存在时捕食者的最大适应度,  $w_{K1}$ 表示当 $(N_1, N_2) = (K_1, 0)$ 时捕食者的适应度,  $w_{K2}$ 表示当 $(N_1, N_2) = (0, K_2)$ 时捕食者的适应度,  $\bar{w}$ 表示当 $(N_1, N_2) = (K_1, K_2)$ 时的捕食者适应度。

$g_1(N_1, 0)$ 是一个关于 $N_1$ 函数, 且在区间 $(0, N_m]$ 内单调递增, 在区间 $[N_{1m}, N_1)$ 内单调递减, 在 $N = N_{1m}$ 处取的最大值 $G_1$ , 其中 $N_{1m} = 1/(a + \sqrt{h_1 e_1 a})$ . 而 $g_2(0, N_2) < \frac{1}{h_2}$ 为关于 $N_2$ 单调递增函数。在本文之后的章节中, 假设 $N_{1m} < K_1$ , 则由上述结论知 $w_{K1} < w_1$ 。

下面的存在结果表明, 为了使捕食者能够在系统中生存, 其最大适应度必须是正的。

定理 1.  $w_i$ 和 $w_{Ki}$ 定义如(3)。

(1)若 $w_1 < 0$ , 则 $\bar{E}^\pm$ 均不存在; 若 $w_{K1} > 0$ , 则 $\bar{E}^-$ 存在, 但 $\bar{E}^+$ 不存在; 若 $w_{K1} \leq 0 \leq w_1$ , 则 $\bar{E}^+$ 和 $\bar{E}^-$ 均存在, 且若当 $w_{K1} = 0$ 时, 有 $\bar{E}^+ = \bar{E}^-$ ;

(2) $\hat{E}$ 存在当且仅当 $w_{K2} > 0$

证明: (1)要证 $\bar{E}^\pm$ 存在, 即考察以下方程组是否有解

$$\begin{cases} r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - P g_1(N_1, 0) = 0 \\ B_1 g_1(N_1, 0) - D = 0 \end{cases} \quad (4)$$

则由(4)中第二个方程可得出 $\bar{N}_1^\pm$ 的值, 即只需考察曲线 $y_1 = B_1 g_1(N_1, 0)$ 与直线 $y_2 = D$ 的交点情况。由此, 将 $\bar{N}_1^\pm$ 的值代入第一个方程即可得到 $\bar{P}^\pm$ 的值。由文献[7]中 Theorem 3.1(i)(ii)部分的证明可以证明其有解。

(2)同理, 要证 $\hat{E}$ 存在, 即考察以下方程组是否有解

$$r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - P g_2(0, N_2) = 0$$

$$B_2 g_2(0, N_2) - D = 0$$

则由(4)中第一式知:

$$P = \frac{r_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right)}{1 + h_2 e_2 N_2}$$

当 $0 < N_2 < K_2$ 且 $N_2$ 存在时 $P$ 必存在, 故只需证明在 $0 < N_2 < K_2$ 中第二式有解。又易知 $g_2(0, N_2)$ 在此区间内是关于 $N_2$ 的单调增函数, 且 $B_2 g_2(0, 0) = 0 < D$ ,  $B_2 g_2(0, K_2) = w_{K2} + D > 0$ , 所以在区间 $0 < N_2 < K_2$ 内必存在解。

证毕。

### 3.2. 边界平衡点的稳定性

系统平衡点的稳定性问题, 可以先计算各平衡点处的 Jacobian 矩阵, 通过研究 Jacobian 矩阵的特征值的情况来判断其是否稳定。对于

定理 2. 令 $\bar{w}$ 定义如(3)。则:

- (1)  $E_0$  不稳定;
- (2)  $E_1$  当且仅当 $\frac{\delta_{21}K_1}{K_2} > 1$ , 且 $w_{K1} < 0$ 时局部渐近稳定;
- (3)  $E_2$  当且仅当 $\frac{\delta_{12}K_2}{K_1} > 1$ , 且 $w_{K2} < 0$ 时局部渐近稳定;
- (4)  $\bar{E}$  当且仅当 $\frac{\delta_{21}K_1}{K_2} < 1, \frac{\delta_{12}K_2}{K_1} < 1$ 且 $\bar{w} < 0$ 时局部渐近稳定;

证明: 该定理的证明较易, 可以先求出相应的 Jacobian 矩阵, 再根据其特征值的符号进行判断, 这里不再证明。

定理 3.若

$$w_1 > 0, G_1 < \frac{1}{4h_1}, \frac{\delta_{21}K_1}{K_2} > 1.$$

- (1)  $\bar{E}^+$  总是不稳定;
  - (2) 存在常量 $D_1^* > 0$ , 若 $\frac{r_1}{r_2} > \sigma_{1c}$ 且 $\bar{N}_1^- < N_1 < K_1$ , 则 $\bar{E}^-$ 局部渐近稳定, 若 $\frac{r_1}{r_2} < \sigma_{1c}$ 或 $D > D_1^*$ , 则 $\bar{E}^-$ 不稳定;
  - (3) 若 $\frac{r_1}{r_2} > \sigma_{1c}$ , 则在 $D = D_1^*$ 处发生 Hopf 分岔。
- 其中

$$\sigma_{1c} = \frac{e_1 \left(1 - \frac{\delta_{21}}{K_2} \bar{N}_1^-\right)}{e_2 \beta(\bar{N}_1^-) \left(1 - \frac{\bar{N}_1^-}{K_1}\right)}$$

证明: 在平衡点 $\bar{E}^\pm$ 处的 Jacobian 矩阵为:

$$J^\pm = \begin{pmatrix} a_{11}^\pm & * & a_{13}^\pm \\ 0 & a_{22}^\pm & 0 \\ a_{31}^\pm & * & 0 \end{pmatrix}$$

其中

$$\begin{aligned} a_{11}^\pm &= r_1 \left(1 - \frac{2\tilde{N}_1^\pm}{K_1}\right) - \tilde{P}^\pm \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(\tilde{N}_1^\pm, 0), \\ a_{13}^\pm &= -\frac{D}{B_1}, \\ a_{22}^\pm &= r_2 \left(1 - \frac{\delta_{21}\tilde{N}_1^\pm}{K_2}\right) - \tilde{P}^\pm \beta(\tilde{N}_1^\pm) \frac{\partial g_2}{\partial N_2}(\tilde{N}_1^\pm, 0), \\ a_{31}^\pm &= \tilde{P}^\pm B_1 \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(\tilde{N}_1^\pm, 0), \end{aligned}$$

(1)若要证明平衡点稳定, 即证

$$\lambda_1 = a_{22}^\pm < 0, \lambda_1 + \lambda_2 = a_{11}^\pm < 0, \lambda_1 \lambda_2 = -a_{13}^\pm a_{31}^\pm > 0$$

因为  $\tilde{N}_1^\pm < K_1$ , 所以  $\tilde{P}^\pm = \frac{B_1}{D} r_1 \tilde{N}_1^\pm \left(1 - \frac{\tilde{N}_1^\pm}{K_1}\right) > 0$ , 又可知  $\frac{\partial g_1}{\partial N_1}(\tilde{N}_1^\pm, 0) < 0$ , 所以

$$a_{13}^\pm a_{31}^\pm > 0$$

因此  $\tilde{E}^+$  总是不稳定。

(2) 因为  $a_{13}^- a_{31}^- = \tilde{P}^- B_1 g_1(\tilde{N}_1^-, 0) \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(\tilde{N}_1^-, 0)$ , 又可知:  $\frac{\partial g_1}{\partial N_1}(\tilde{N}_1^-, 0) > 0$ . 而  $\tilde{P}^- > 0, g_1(\tilde{N}_1^-, 0) = \frac{D}{B_1} > 0$ , 所以

$$a_{13}^- a_{31}^- < 0$$

因为  $\tilde{P}^- = r_1 \tilde{N}_1^- \left(1 - \frac{\tilde{N}_1^-}{K_1}\right) \frac{1}{g_1(\tilde{N}_1^-, 0)}$ , 则

$$a_{22}^- = r_2 \left(1 - \frac{\delta_{21}\tilde{N}_1^-}{K_2}\right) - \beta(\tilde{N}_1^-) r_1 \frac{e_2}{e_1} \left(1 - \frac{\tilde{N}_1^-}{k_1}\right)$$

令

$$\sigma_{1c} = \frac{e_1 \left(1 - \frac{\delta_{21}\tilde{N}_1^-}{K_2}\right)}{e_2 \beta(\tilde{N}_1^-) \left(1 - \frac{\tilde{N}_1^-}{K_1}\right)}$$

所以

$$\frac{r_1}{r_2} > \sigma_{1c} \Leftrightarrow a_{22}^- < 0$$

最后考察  $a_{11}^-$ 。

$$\text{因为 } a_{11}^- = r_1 \left(1 - \frac{2\tilde{N}_1^-}{K_1}\right) - \tilde{P}^- \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(\tilde{N}_1^-, 0)$$

令

$$a_{11}^- = \Psi(\tilde{N}_1^-) F(\tilde{N}_1^-)$$

其中

$$\Psi(\tilde{N}_1) = \frac{r_1 N_1}{(1 - aN_1)^2 + h_1 e_1 N_1 (1 - aN_1)} \frac{a - h_1 e_1}{K_1}$$

$$F(\tilde{N}_1) = -a(\tilde{N}_1)^2 + 2\tilde{N}_1 + \frac{h_1 e_1 k_1 - 1}{a - h_1 e_1}$$

对  $\Psi(\tilde{N}_1)$ , 因为

$$a - h_1 e_1 = \frac{(1 - \sqrt{h_1 G_1})^2 e_1}{a} - h_1 e_1 = \frac{e_1}{a_1} (1 - 2\sqrt{h_1 G_1}) > 0$$

又  $a_1 < \frac{1}{4h_1}$ , 所以  $a - h_1 e_1 > 0$ , 当  $N_1 \leq N_{1m} < K_1$  时,  $1 - aN_1 > 1 - aK_1 = 1 - \frac{(1 - \sqrt{h_1 G_1})^2 e_1 K_1}{G_1} > 0$ , 因此  $a_{11}^-$  的符号只与  $F(\tilde{N}_1^-)$  有关。

对函数  $F(\tilde{N}_1) = -a(\tilde{N}_1)^2 + 2\tilde{N}_1 + \frac{h_1 e_1 k_1 - 1}{a - h_1 e_1}$ , 由  $a - h_1 e_1 > 0, e_1 k_1 - 1 < aK_1 - 1 < 0$ , 有

$$F(0) = \frac{h_1 e_1 k_1 - 1}{a - h_1 e_1} < 0$$

因为  $a > 0$ , 所以  $F(\tilde{N}_1)$  在  $N_{1F} = \frac{1}{a}$  处取得最大值, 易知  $N_{1m} < \frac{1}{a}$ , 所以  $N_{1m} < N_{1F}$ 。又当  $\tilde{N}_1 \in (0, N_{1m})$  时,  $F(\tilde{N}_1)$  单调递增, 所以  $F(N_{1m}) = \frac{h_1 e_1 k_1}{a - h_1 e_1} \left(1 - \frac{2N_{1m}}{K_1}\right)$  由  $h_1 e_1 - 1 < a, aK_1 < 1$ , 有  $2N_{1m} = \frac{2}{a + \sqrt{h_1 e_1 a}} > \frac{1}{a} > K_1$ , 所以

$$F(N_{1m}) > 0$$

因此存在唯一的  $N^* \in (0, N_{1m})$ , 使得

$$F(N^*) = 0, \frac{\partial F}{\partial N_1} > 0$$

其中

$$N^* = \frac{1}{a} - \frac{1}{a} \sqrt{\frac{h_1 e_1 (1 - aK_1)}{a - h_1 e_1}}$$

则  $N^*$  为  $B_1 g_1(N_1, 0) = D$  的一个解。又  $\tilde{N}_1^-$  为  $y = B_1 g_1(N_1, 0)$  与  $y = D$  的交点, 且  $y = B_1 g_1(N_1, 0)$  在  $N^* \in (0, N_{1m})$  内单调递增。所以对所有的  $D \in (0, B_1 G_1)$ , 存在唯一的  $\tilde{N}_1^-$  为  $B_1 g_1(N_1, 0) = D$  的解。因此  $\tilde{N}_1^- = \tilde{N}_1^-(D)$ , 即存在  $D_1^* \in (0, B_1 G_1)$ , 使得  $\tilde{N}_1^-(D_1^*) = N^*$ 。又易知  $\frac{\partial \tilde{N}_1^-}{\partial D} > 0$ ,  $D \in (0, B_1 G_1)$ , 所以

$$a_{11}^- = \begin{cases} > 0, & D > D_1^*; \\ = 0, & D = D_1^*; \\ < 0, & D < D_1^* \end{cases}$$

其中  $D_1^* = B_1 g_1(N_1^*, 0) < B_1 G_1$ , 由此结论(2)成立。下证结论(3)。由Jacobian行列式得:

$$\lambda = \frac{a_{11}^- \pm \sqrt{(a_{11}^-)^2 + 4a_{13}^- a_{31}^-}}{2}$$

因为  $a_{13}a_{31} < 0$ ，且当  $D = D_1^*$  时， $a_{11} = 0$ ，所以

$$\Re(\lambda(D^*)) = \frac{a_{11}}{2} = 0, \Im(\lambda(D^*)) = \pm\sqrt{a_{13}a_{31}} \neq 0$$

又  $\tilde{N}_1(D_1^*) = N^*$ ，且  $F(N^*) = 0$ ，所以

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial \Re}{\partial D} \right|_{D=D_1^*} &= \frac{1}{2} \left( \left. \frac{\partial a_{11}}{\partial \tilde{N}_1} \right|_{\tilde{N}_1=N^*} \right) \left( \left. \frac{\partial \tilde{N}_1}{\partial D} \right|_{D=D_1^*} \right) \\ &= \frac{1}{2} H(N^*) \left( \left. \frac{\partial F}{\partial \tilde{N}_1} \right|_{\tilde{N}_1=N^*} \right) \left( \left. \frac{\partial \tilde{N}_1}{\partial D} \right|_{D=D_1^*} \right) \end{aligned}$$

其中

$$H(N^*) = \frac{a - h_1 e_1}{K_1} \frac{r_1 N^*}{(1 - aN^*)^2 + h_1 e_1 N^* (1 - aN^*)}$$

因此

$$H(N^*) > 0$$

又  $\left. \frac{\partial F}{\partial \tilde{N}_1} \right|_{\tilde{N}_1=N^*} = N^* > 0$ ， $\left. \frac{\partial \tilde{N}_1}{\partial D} \right|_{D=D_1^*} > 0$ ，所以

$$\left. \frac{\partial \Re}{\partial D} \right|_{D=D_1^*} > 0$$

因此结论(3)正确。

证毕。

定理4. 令

$$w_{K2} > 0, \quad \frac{\delta_{12} K_2}{K_1} < 1.$$

(1) 若  $\frac{r_2}{r_1} > \sigma_{2c}$  且  $D > D_2^*$ ，则  $\hat{E}$  局部渐进稳定，若  $\frac{r_2}{r_1} < \sigma_{2c}$  或  $D < D_2^*$ ，则  $\hat{E}$  不稳定；

(2) 若  $\frac{r_2}{r_1} > \sigma_{2c}$ ，则在  $D = D_2^*$  处发生 Hopf 分岔。

其中，

$$\sigma_{2c} = \frac{e_2 \left(1 - \frac{\delta_{12} \tilde{N}_2}{K_1}\right) D}{e_1 \left(1 - \frac{\tilde{N}_2}{K_2}\right) g_2(0, \tilde{N}_2)}$$

证明: 易知在平衡点  $\hat{E}$  处的 Jacobian 行列式为:

$$\hat{j} = \begin{pmatrix} a_{11} & 0 & 0 \\ * & a_{22} & a_{23} \\ * & a_{32} & 0 \end{pmatrix}$$

其中

$$\begin{aligned} a_{11} &= r_1 \left(1 - \frac{\delta_{12} \tilde{N}_1}{K_1}\right) - \hat{p} \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(0, \tilde{N}_2), \\ a_{22} &= r_2 \left(1 - \frac{2\tilde{N}_2}{K_1}\right) - \hat{p} \frac{\partial g_2}{\partial N_2}(0, \tilde{N}_2), \\ a_{23} &= -\frac{D}{B_2}, \\ a_{32} &= \hat{p} B_2 \frac{\partial g_2}{\partial N_2}(0, \tilde{N}_2), \end{aligned}$$

(1)要

$$a_{11} = r_1 \left(1 - \frac{\delta_{12} \tilde{N}_1}{K_1}\right) - \frac{r_2}{r_1} \tilde{N}_2 \left(1 - \frac{\tilde{N}_2}{K_2}\right) \frac{B_2}{D} \frac{e_1}{1 + h_2 e_2 \tilde{N}_2} < 0$$

即要

$$\frac{r_2}{r_1} > \frac{1 - \frac{\delta_{12} \tilde{N}_1}{K_1}}{\tilde{N}_2 \left(1 - \frac{\tilde{N}_2}{K_2}\right) \frac{B_2}{D} \frac{e_1}{1 + h_2 e_2 \tilde{N}_2}} = \frac{e_2 \left(1 - \frac{\delta_{12} \tilde{N}_1}{K_1}\right) D}{e_1 \left(1 - \frac{\tilde{N}_2}{K_2}\right) g_2(0, \tilde{N}_2)} = \sigma_{2c}$$

假设  $\frac{r_2}{r_1} > \sigma_{2c}$ ，则

$$a_{11} < 0$$

因为

$$\hat{p} = \frac{r_2 \tilde{N}_2 \left(1 - \frac{\tilde{N}_2}{K_2}\right) (1 + h_2 e_2 \tilde{N}_2)}{e_2 \tilde{N}_2}$$

所以

$$a_{22} = \frac{r_2 \tilde{N}_2}{1 + h_2 e_2 \tilde{N}_2} \left(h_2 e_2 - \frac{2h_2 e_2 \tilde{N}_2}{K_2} - \frac{1}{K_2}\right)$$

则当  $h_2 e_2 - \frac{2h_2 e_2 \tilde{N}_2}{K_2} - \frac{1}{K_2} < 0$  时， $a_{22} < 0$ 。

令

$$D_2^* = \frac{B_2 (h_2 e_2 K_2 - 1)}{h_2 (h_2 e_2 K_2 + 1)}$$

则当  $D > D_2^*$  时， $a_{22} < 0$

$$\text{又 } -a_{23} a_{32} = \frac{D \hat{p} e_2}{(1 + h_2 e_2 \tilde{N}_2)^2} > 0$$

由此，当  $\frac{r_2}{r_1} > \sigma_{2c}$  且  $D > D_2^*$  时， $\hat{E}$  局部渐进稳定，当

$\frac{r_2}{r_1} < \sigma_{2c}$  或  $D < D_2^*$ ， $\hat{E}$  不稳定；

(2) 因为

$$\lambda = \frac{a_{22} \pm \sqrt{(a_{22})^2 + 4a_{23}a_{32}}}{2}$$

且  $D = D_2^*$ ，则

$$\Re(\lambda) = \frac{a_{22}}{2} = 0, \Im(\lambda) = \pm\sqrt{a_{23}a_{32}} \neq 0$$

所以

$$\left. \frac{\partial \Re}{\partial \tilde{N}_2} \right|_{\tilde{N}_2} = \frac{1}{2} \left[ -\frac{2r_2}{K_2} - \left( \frac{\partial \hat{p}}{\partial \tilde{N}_2} \cdot \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(0, \tilde{N}_2) + \hat{p} \frac{\partial^2 g_1}{\partial N_1^2}(0, \tilde{N}_2) \right) \right]$$

令

$$H(\tilde{N}_2) = \frac{\partial \hat{p}}{\partial \tilde{N}_2} \cdot \frac{\partial g_1}{\partial N_1}(0, \tilde{N}_2) + \hat{p} \frac{\partial^2 g_1}{\partial N_1^2}(0, \tilde{N}_2)$$

则可得:

$$H(\tilde{N}_2) = \frac{r_2 (-h_2 e_2 K_2 - 1)}{K_2 (1 + h_2 e_2 \tilde{N}_2)^2} < 0$$

所以  $\frac{\partial \mathfrak{R}}{\partial \tilde{N}_2} < 0$   
 又  $\frac{\partial \mathfrak{R}}{\partial D} = \frac{\partial \mathfrak{R}}{\partial \tilde{N}_2} \frac{\partial \tilde{N}_2}{\partial D}, \frac{\partial \tilde{N}_2}{\partial D} \Big|_{D=D_2^*} = \frac{B_2 e_2}{(B_2 e_2 - h_2 e_2 D_2^*)^2} > 0$   
 则

$$\frac{\partial \mathfrak{R}}{\partial D} \Big|_{D=D_2^*} < 0 \neq 0$$

综上, 当  $\frac{r_2}{r_1} > \sigma_{2c}$  时, 系统在  $D = D_2^*$  处发生Hopf分岔。  
 证毕。

### 4. 内部平衡点

#### 4.1. 内部平衡点的存在性

令  $\hat{E} = (\hat{P}, \hat{N}_1, \hat{N}_2)$  为系统的内部平衡点, 则  $\hat{N}_1, \hat{N}_2$  必满足以下方程组:

$$B_1 g_1(N_1, N_2) + \beta(N_1) B_2 g_2(N_1, N_2) - D = 0$$

$$\frac{r_1(1 - \frac{N_1 + \delta_{12} N_2}{K_1})}{r_2(1 - \frac{N_2 + \delta_{21} N_1}{K_2})} = \frac{e_1}{\beta(N_1) e_2} \tag{5}$$

定理 5. 若

$$w_1 > 0, \quad \frac{\delta_{12} K_2}{K_1} < 1, \quad \frac{\delta_{21} K_1}{K_2} > 1,$$

$$r = \frac{r_1 e_2}{r_2 e_1} < 1, \quad Dh_2 - B_2 > 0, \quad \frac{r_2}{r_1} < \sigma_{3c}$$

则系统必存在内部稳定点。  
 其中

$$\sigma_{3c} = \frac{1 - \delta_{21} \tilde{N}_1^-}{\beta(1 - \frac{\tilde{N}_1^-}{K_1})}$$

证明: 令  $\frac{r_1 e_2}{r_2 e_1} = r$   
 由(5)中的第一式得

$$N_2 = \frac{r(1 - \frac{N_1}{K_1})\beta + \frac{\delta_{21} N_1}{K_2} - 1}{\frac{r\delta_{12}\beta}{K_1} - \frac{1}{K_2}} = F_1(N_1)$$

由(5)中的第二式得

$$N_2 = \frac{B_1 e_1 N_1 - D(1 + \tilde{h}_1 e_1 N_1)}{\beta e_2 (Dh_2 - B_2)} = F_2(N_1)$$

要使在区间  $(\tilde{N}_1^-, K_1)$  内部稳定点存在, 即使  $F_1(N_1) = F_2(N_1)$  在  $(\tilde{N}_1^-, K_1)$  恒成立。  
 下面考察上式成立的充分条件:

$$(F_1(\tilde{N}_1^-) - F_2(\tilde{N}_1^-))(F_1(K_1) - F_2(K_2)) < 0$$

若  $r < 1, \frac{\delta_{12} K_2}{K_1} < 1, \frac{\delta_{21} K_1}{K_2} > 1$ , 则

$$F_1(K_1) = \frac{\frac{\delta_{21} K_1}{K_2} - 1}{\frac{r\delta_{12}\beta}{K_1} - \frac{1}{K_2}} < 0$$

若  $Dh_2 - B_2 > 0, w_{K_1} > 0$ , 则

$$F_2(K_1) = \frac{B_1 e_1 K_1 - D - D\tilde{h}_1 e_1 K_1}{\beta e_2 (Dh_2 - B_2)} = \frac{(1 + \tilde{h}_1 e_1 K_1) w_{K_1}}{\beta e_2 (Dh_2 - B_2)} > 0$$

当  $r < \frac{1 - \delta_{21} \tilde{N}_1^-}{\beta(1 - \frac{\tilde{N}_1^-}{K_1})}$ , 即  $\frac{r_1}{r_2} < \sigma_{3c}$  时

$$F_1(\tilde{N}_1^-) > 0$$

所以

$$(F_1(\tilde{N}_1^-) - F_2(\tilde{N}_1^-))(F_1(K_1) - F_2(K_2)) < 0$$

综上得: 存在内部平衡点的充分条件为:

$$w_1 > 0, \quad \frac{\delta_{12} K_2}{K_1} < 1, \quad \frac{\delta_{21} K_1}{K_2} > 1,$$

$$r < 1, \quad Dh_2 - B_2 > 0, \quad \frac{r_2}{r_1} < \sigma_{3c}$$

证毕。

#### 4.2. 内部平衡点的稳定性

本节中利用数值模拟的方法来进行内部平衡点的稳定性分析, 以此来证实理论发现。在本文中,  $G$  和  $z$  是选取的关键参数, 通过令这两个参数取不同的值来探究食饵毒性及最佳捕食策略对捕食-食饵模型的影响。

现假设除  $G$  外, 所有的参数都是固定的, 这里取参数  $r_1 = 0.00167, r_2 = 0.0028, e_1 = 0.0003, e_2 = 0.0005, K_1 = 50000, K_2 = 150000, h_2 = 0.095, h_1 = 0.125, b_1 = 0.000056, b_2 = 0.00001, D = 0.000114, z = 10, \delta_{12} = 0.3, \delta_{21} = 3.5$ 。首先可以观察到系统的动力学行为随着参数  $G$  的变化所发生的改变, 以  $G$  为分岔参数利用 AUTO 绘制该系统的分岔图(图1)。图1中, 红色的粗实线代表稳定平衡点, 黑色的细实线代表不稳定平衡点, 绿色的粗实线代表稳定的周期解, 蓝色的圆圈构成的粗线代表不稳定。因此可以看出, 若  $G$  的值从 2.11 不断减小, 则系统会经历从局部稳定到局部不稳定, 期间产生Hopf分岔现象, 随后出现稳定周期解, 再变为不稳定周期解。在图2(a)中可以更直观的看到, 当  $G = 2.11$  时, 系统处于稳定状态, 此时捕食者和两食饵之间都可以共存, 生态系统达到平衡。随后减少  $G$  的值, 取  $G = 2.099$ , 由图2(b)可以观察到系统逐渐失去其稳定性, 变为不稳定状态。则表明在  $(2.099, 2.11)$  内必存在一Hopf分岔点。由此, 可以明显的看到食饵毒素对整个系统稳定性的影响, 这与前面的理论发现相吻合。

现将最佳捕食策略  $(z)$  引入系统, 同样的, 除参数  $z$  外, 其他参数皆固定, 这里令  $G = 6$ 。利用 AUTO 软件绘制分岔图(图3), 由此看出随着参数  $z$  的增加, 系统从稳定状态变为不稳定状态, 且产生稳定周期解。若取  $z = 62$ , 由图

4(a)可以观察到系统处于稳定状态，三者共存；接着增加z的值，取z = 68，由图4(b)观察到此时系统变为不稳定状态。因此，最佳捕食策略对于捕食-食饵模型也是一个不可忽视的因素。

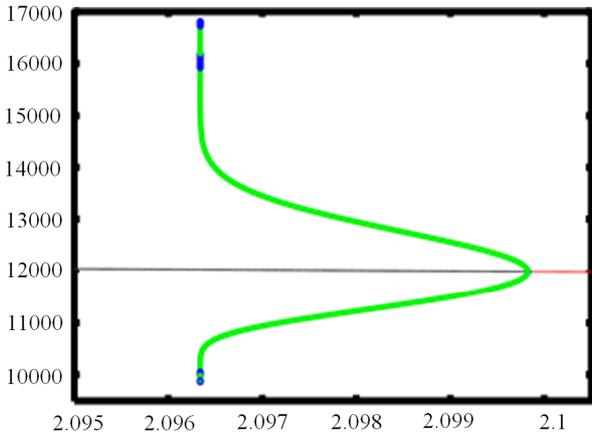
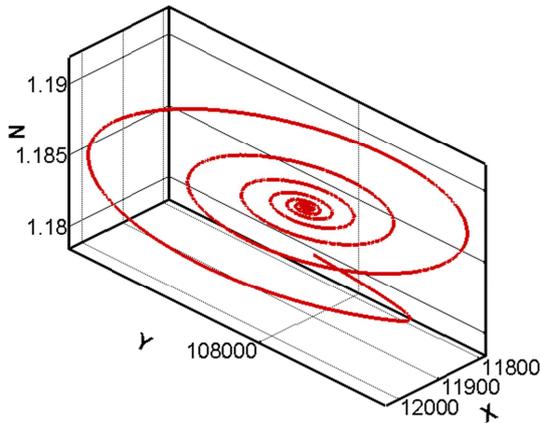
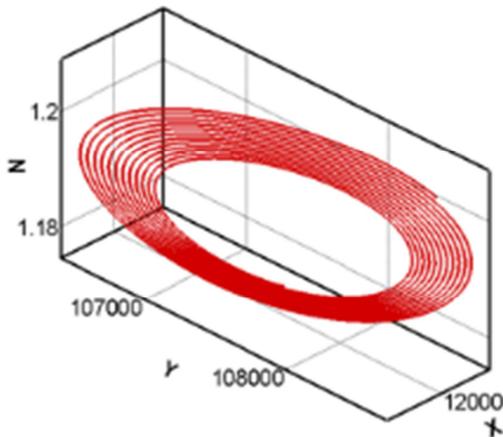


图1 用AUTO画出的以G为分岔参数时系统的分岔图。这里选择的参数为： $r_1 = 0.00167, r_2 = 0.0028, e_1 = 0.0003, e_2 = 0.0005, K_1 = 50000, K_2 = 150000, h_2 = 0.095, h_1 = 0.125, b_1 = 0.000056, b_2 = 0.00001, D = 0.000114, z = 10, \delta_{12} = 0.3, \delta_{21} = 3.5$ 。



(a)



(b)

图2 (a)为取G = 2.11时，系统的平衡状态。(b)为取G = 2.099，系统的平衡状态。

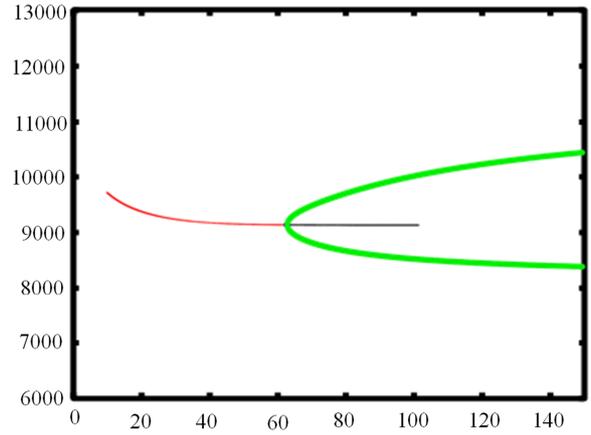
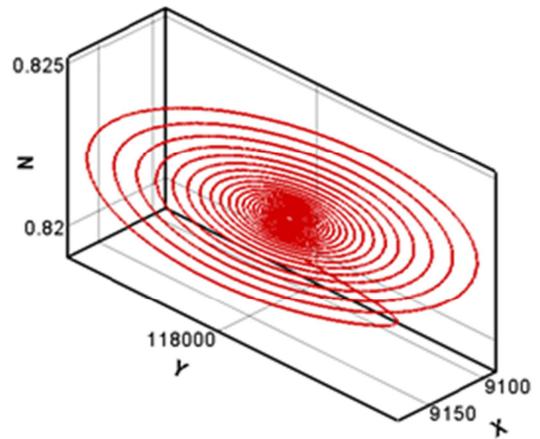
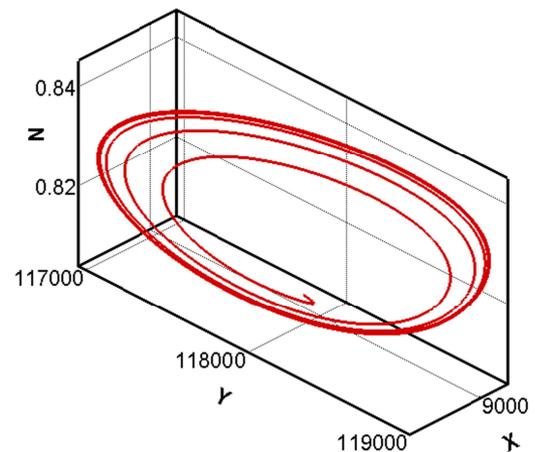


图3 用AUTO画出的以z为分岔参数时系统的分岔图。这里选择的参数为： $r_1 = 0.00167, r_2 = 0.0028, e_1 = 0.0003, e_2 = 0.0005, K_1 = 50000, K_2 = 150000, h_2 = 0.095, h_1 = 0.125, b_1 = 0.000056, b_2 = 0.00001, D = 0.000114, G = 6, \delta_{12} = 0.3, \delta_{21} = 3.5$ 。



(a)



(b)

图4 (a)为取z = 62时，系统的平衡状态。(b)为取z = 68，系统的平衡状态。

## 5.结论

捕食者和食饵之间的相互作用关系是生态学研究中的重点对象之一。传统的捕食-食饵模型动力学特征已经

有了很丰富的研究。本文主要研究了在传统的捕食-食饵模型基础上, 考虑食饵毒素、最佳捕食策略对生态系统的影响。由于在食饵毒素影响下  $\tilde{h}_1(N_1) > h_1$ , 从而导致  $w_{K1}$  比无毒素情况更小。进一步地, 最佳捕食概率  $\beta(N_1) \leq 1$ , 因此在毒素和最优捕食策略假设下,  $\bar{w}$  也更小。定理2的结果表明, 食饵毒素和最优觅食策略的交互作用有利于保持系统中仅一种或两种食饵共存的稳定状态。定理3的结果表明, 若考虑最优觅食策略的影响, 满足捕食者和一种种群共存的阈值  $\sigma_{1c}$  大于不考虑此策略时的阈值。从中可以得出, 最优觅食策略在避免食饵和含毒食饵两种群共存于系统方面有一定的促进作用。数值仿真所选的都是与毒素及最优觅食相关的参数, 随着  $G$  的减小和  $z$  的增大, 都使系统产生了Hopf分支, 这说明了毒素和最优觅食策略在一定条件下促进了内部极限环的产生。

## 致谢

本文为国家自然科学基金面上项目《干旱、半干旱地区植被生长模式的数学模型及相关数学理论研究》(No. 11771033)的阶段成果之一。

## 参考文献

- [1] AA.Berryman, "The origins and evolution of predator-prey theory," *Ecology*. Washington, vol.73, 1992, pp.1530-1535.
- [2] N, Shigesada, K, Kawasaki, E, Teramoto. "Spatial segregation of interacting species," *Journal of theoretical biology*. London, vol.79. 1979, pp. 83-99.
- [3] 朱清泉. 体内毒素浓度不相同的捕食被捕食系统持续生存与绝灭的阈值研究[D]. 兰州: 兰州交通大学, 2011.
- [4] Vlastimil Krivan. "Optimal foraging and predator-prey dynamics," *Theoretical Population Biology*. vol 49, 1996, pp.265-290.
- [5] Vlastimil Krivan and Jan Eisner, "Optimal foraging and predator-prey dynamics III," *Theoretical Population Biology*. vol.63, 2003, pp. 269-279.
- [6] C.S.Holling, "The functional response of invertebrate predators to prey density," *Mem.Entomol.Soc.Can.* vol.98, 1966, pp. 1-86.
- [7] Y. Li, Z. Feng, "Dynamics of a plant-herbivore model with toxin-induced functional response", *Math. Biosci. Eng.*, vol. 7, Jan. 2010, 151-174.
- [8] Z Feng, R Liu and DL Deangelis. "Plant-herbivore interactions mediated by plant toxicity," *Theoretical Population Biology*. vol. 73, 2008, pp.449-459.
- [9] Ya Li. "Study of the interactive effect of prey toxin and optimal foraging strategy on a predator-prey model," *International Journal of Biomathematics*, vol.11, 2018.
- [10] TL Buck, GA Breed, SC Pennings, ME Chase, M Zimmer Thomas and H. Carefoot. "Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity," *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Amsterdam. vol.292, 2003, pp. 103-116.
- [11] GY Zhu, WB Zhang. "Optimal foraging algorithm for global optimization," *Applied Soft Computing*, vol.51, 2017, pp.294-313.
- [12] Stephens, D.W. and Krebs, J.R. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, 1986, pp.247.
- [13] J.M.Fryxell, P.lundberg. "Diet choice and predator-prey dynamics," *Evolutionary Ecology*, vol.8, 1994, pp:407-421.