Journal of Beijing University of Aeronautics and Astronautics

October 2016 Vol. 42 No. 10

http://bhxb. buaa. edu. cn jbuaa@ buaa. edu. cn

**DOI**: 10.13700/j. bh. 1001-5965. 2015. 0642

# 具有食饵选择的食物链模型的定性分析

李娅1,\*,胡含嫣2,林君仪3

(1. 北京航空航天大学 数学与系统科学学院,北京 100083;

2. 肯特大学 数学、统计与精算学院, 坎特佩雷 CT27NZ;

3. 北京大学 数学科学学院 北京 00871)

摘 要:生态学研究发现,多种食俱选择对捕食者-食饵系统的稳定性、持久性等方面有着重要的影响。处于食物链中间层的种群,既是顶层捕食者的食饵,同时又是捕食者,因此中间捕食者的种群数量变化,对整个生态系统有着不可忽略的影响。假设中间捕食者具有其他可供选择的食饵,建立了一个用顶级捕食者、中间捕食者和食饵所构成的产维食物链系统,并对此系统展开动力,分析,推导出系统各个平衡点的存在性和稳定性条件。对 Hopf 分支的存在性条件进行了深入的分析,并以食饵选择参数为分支参数,对可能出现的 Hopf 分支情况进行了数值模拟。结合理论和数值结果,分析食饵选择性对食物链系统的稳定性产生的影响。

关 键 词:捕食者-食饵模型;食物链;可选食饵:局部渐进稳定;Hopf分支

中图分类号: 029; 0193

文献标识码:A

文章编号: 1001-5965(2016)10-2075-07

捕食者-食饵系统是生态系统的基本组成部分之一,它们的交互作用在保持生态稳定性方面具有不可忽略的影响。许多生物种群,同时扮演着捕食者和食饵的角色,即与其他生物种群一起,构成庞大复杂的食物链。对3种群及3种群以上的食物链模型已有大量的研究结果。实验和理论研究表明,即使结构极其简单的食物链系统,也会表现出丰富的动力学特性[1-6]。这些性质都体现出物种之间具有非常复杂的交互作用和影响,某一物种条件改变有可能引起其他种群数量的变化,牵一发而动全身。

对自然界的很多捕食者来说。它们并不是以单一食饵为食,可能会由于季节更替、种群迁徙、食饵丰富程度等原因选择不同的食饵<sup>[7-8]</sup>。因此,近年来,生态学家、生物学家对捕食者,特别

是食物链顶端捕食者可供选择的食饵增加时所产生的后果进行了大量的研究。研究发现,可供选择的食饵的数量、质量等因素都可能会在系统的稳定性,特人性等方面起到决定性作用[11-15]。

本文化 資饵、中间捕食者和顶级捕食者构成的 2 维食物链系统建立相应的数学模型,其中 假设中间捕食者还有其他可供选择的食饵。对模型的平衡点存在性、稳定性以及 Hopf 分支等性质 展开深入的理论分析和数值模拟,从中得到食饵选择性对整个生态系统的动力学影响。

## 1 模型的建立

经典的三维 Hastings-Powell 食物链模型<sup>[2]</sup>表示为如下的方程组:

收稿日期: 2015-09-28, 录用日期: 2015-12-18; 网络出版时间: 2016-02-18 10:54

网络出版地址: www. cnki. net/kcms/detail/11.2625. V. 20160218. 1054. 002. html

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金 (30361201,30458701)

\* 通讯作者: Tel.: 15801211607 E-mail: yli@ buaa. edu. cn

引用格式: 李娅, 胡含嫣, 林君仪. 具有食饵选择的食物链模型的定性分析[J]. 北京航空航天大学学报, 2016, 42 (10): 2075-2081. LIY, HUHY, LINJY. Qualitative analysis of a food chain model with alternative prey [J]. Journal of Beijing University of Aeronautics and Astronautics, 2016, 42 (10): 2075-2081 (in Chinese).

$$\begin{cases} \frac{dX}{dT} = RX \left( 1 - \frac{X}{K} \right) - \frac{C_1 A_1 X Y}{B_1 + X} \\ \frac{dY}{dT} = \frac{A_1 X Y}{B_1 + X} - \frac{A_2 Y Z}{B_2 + Y} - D_1 Y \\ \frac{dZ}{dT} = \frac{C_2 A_2 Y Z}{B_2 + Y} - D_2 Z \end{cases}$$
(1)

式中:X(T)、Y(T)和 Z(T)分别为食饵、中间捕食者和顶级捕食者在时刻 T的数量;R 为食饵的自然增长率;K为环境所能容纳的食饵最大数量; $C_1^{-1}$ 和  $C_2$ 分别为食饵 X(T)能量向捕食者Y(T)和 Z(T)增长率转化的转化率; $A_i$ 、 $B_i$ 和  $D_i$ 分别为两捕食者的最大捕食率、半饱和常数和死亡率。

假设中间捕食者除食饵 X(T)之外,还有其他可供选择的食饵,则可将上述模型改写为如下形式:

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}T} = RX\left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{C_1 A A_2 X Y}{B_2 + Y} \\ \frac{\mathrm{d}Y}{\mathrm{d}T} = \frac{A A_1 X Y}{B_1 + Y} - A_1 A_1 Y - \frac{A_2 Y Z}{B_2 + Y} - D_1 Y \end{cases} (2)$$

在第 2 个方程中, $\frac{A_1XY}{B_1+X}$ 是捕食者对食饵 X的捕食,对其他可供选择的食饵的摄食用  $A_1Y$ 来表示,而  $0 \le A \le 1$  表示中回捕食者对食饵 X 的捕食比率。当 A=1 时,表示捕食者 Y 仅以 X 为食物,A=0则代表选择其他食饵,0 < A < 1 表示捕食者在不同食饵之间选择性觅食。

将式(2)进行无量纲化处理,令

$$t = RT$$
  $x = \frac{X}{K}$   $y = \frac{C_1 Y}{K}$   $z = \frac{C_1 Z}{KC_2}$ 

则系统式(2)改写为如下形式:

下面将对系统式(3)展开动力学性质的研究。

## 2 平衡点的存在性和稳定性

#### 2.1 边界平衡点的存在性和稳定性分析

易知,系统具有如下3种类型的边界平衡点: 1)(0,0,0),即3种群数量均为0。此时模型在平衡点处的雅可比所列式为

此行列式有一个正的特征根 1,故对应的平 衡点不稳定。

2)(1,0,0),即食饵数量达到最大值,中间 捕食者和顶级捕食者种群数量为零,雅可比行列 式为

当 $\frac{Aa_1}{1+b_1}+c(1-A)-d_1<0$  时,所有特征根

为负值,此平衡点局部渐进稳定;否则,平衡点不稳定。

 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即只有顶级捕食者数量为 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即是有顶级捕食者数量为 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即是有顶级捕食者数量为 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即是有顶级捕食者数量为 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即是有顶级捕食者数量为 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即是有顶级排食者数量为 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,即是有顶级排食者数量的,是有效用度的

$$\begin{cases} (1-x) - \frac{Aa_1y}{1+b_1x} \\ \frac{Aa_1x}{1+b_1x} + \frac{Aa_1y}{1-A} - d_1 = 0 \end{cases}$$

$$\frac{d_1 - c(1 - A)}{Aa_1 + b_1c(1 - A) - b_1d_1} \tag{4}$$

$$\bar{y} = \frac{(1 - \bar{x})(1 + b_1 \bar{x})}{Aa_1} \tag{5}$$

因此当 $0 < \overline{x} < 1$  时此平衡点存在。

$$\Leftrightarrow g(x) = \frac{Aa_1x}{1+b_1x} + c(1-A) - d_1,$$
则

$$g'(x) = \frac{Aa_1}{(1+b_1x)^2}$$

故 g(x)在 x > 0 时单调递增,从而有  $0 < \overline{x} < 1$  ⇔

$$g(0)<0,g(1)>0$$
,即  $c(1-A)-d_1<0,\frac{Aa_1}{1+b_1}+c(1-A)-d_1>0$ ,此时平衡点存在。

在平衡点处的雅可比行列式为

$$\begin{vmatrix} \frac{\overline{x}(b_1 - 1 - 2b_1\overline{x})}{1 + b_1\overline{x}} & -\frac{Aa_1\overline{x}}{1 + b_1\overline{x}} & 0\\ \frac{Aa_1\overline{y}}{(1 + b_1\overline{x})^2} & 0 & -\frac{a_2\overline{y}}{1 + b_2\overline{y}} \\ 0 & 0 & \frac{a_2\overline{y}}{1 + b_2\overline{y}} - d_2 \end{vmatrix}$$

当 
$$b_1 - 1 - 2b_1\bar{x} < 0$$
,  $\frac{a_2\bar{y}}{1 + b_2\bar{y}} - d_2 < 0$  时,此行

列式的3个特征根实部均为负值,平衡点局部渐 进稳定。

将式(4)代入不等式  $b_1 - 1 - 2b_1\bar{x} < 0$  可得

$$rac{Aa_1}{1+b_1}+c(1-A)-d_1<rac{Aa_1}{b_1(1+b_1)}$$
综上所述,得到如下结论。

定理 1 当 $\frac{Aa_1}{1+b_1}+c(1-A)-d$  0 时,系统

式(3)具有局部渐进稳定的平衡点(1,0,0);当

式(3) 具有局部渐进稳定的平衡点(1,0,0);当
$$0 < \frac{Aa_1}{1+b_1} + c(1-A) - d > b_1(1+b_1), c(1-A) - a_2 > c(1-A) - a_3 > c(1-A) > c(1-A)$$

 $d_1 < 0$  且 $\frac{a_2 \bar{y}}{1 + \sqrt{3}}$  之 < 0 时,系统式(3)具有局部

渐进稳定的平衡点 $(\bar{x},\bar{y},0)$ ,其中 $\bar{x}$ 和 $\bar{y}$ 分别由 式(4)和式(5)表示。

#### 2.2 内部平衡点的存在性和稳定性分

2.2.1 内部平衡点(x\*,y\*,z\*

$$x^* = \frac{b_1 - 1 + \sqrt{(b_1 + 1)^2 - 4Aa_1b_1y^*}}{2b}$$

$$y^* = \frac{d_2}{a_2 - b_1d_2}$$

$$z^* = \frac{\frac{Aa_1x^*}{1 + b_1x^*} + c(1 - A) - d_1}{d_2}y^*$$

 $\stackrel{\text{def}}{=} a_2 > b_2 d_2, A a_1 y^* \leqslant \frac{(b_1 + 1)^2}{4b_1}, \frac{A a_1 x}{1 + b_1}$  $c(1-A)-d_1>0$  时, $(x^*,y^*,z^*)$ 为系统式(Y)的 一个内部平衡点。

> 0°  $\neq$   $\neq \frac{dy}{dt} = 0$ ,

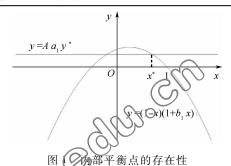
得到内部平衡点坐标

由 $\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = 0$  得到内部平衡点处的 x 满足

$$(1 - x) - \frac{\lambda a y^*}{1 + b_1 x} = 0$$

即抛物线  $y = (1 - x)(1 + b_1 x)$  和直线 y = $Aa_1y^*$ 的交点处横坐标。

如图 1 所示, 当  $Aa_1y^* \leq \max_{x \in (-\infty,\infty)} (1-x)(1+x)$ 



 $\frac{1}{2}$ 时,在抛物线顶点右侧必有一个

**坐标介于0和1之间的交点。计算可得此交点** 处横坐标的值为 $x^*$ 。

令系统式(3)中的第2个方程石端为0,代入

$$x^*$$
和  $y^*$ ,可得  $z^* = \frac{1d_1x^* + c(1-A) - d_1}{d_2}y^*$  为

满足此方學的解。因为 $\frac{Aa_1x^*}{1+b.x^*}+c(1-A)$  -

综上所述, $(x^*,y^*,z^*)$ 为系统式(3)的一个 内部平衡点。

内部平衡点 $(x^*,y^*,z^*)$ 的稳定性

内部平衡点处的雅可比行列式为

$$a_{11} = \frac{x^* (b_1 - 1) b_1 x}{1 + b_1 x}$$

$$\sum_{21} = \frac{1 - x^*}{1 + b_1 x^*}$$

$$a_{22} = \frac{b_2 d_2}{a_2} \left[ \frac{A a_1 x^*}{1 + b_1 x^*} + c(1 - A) - d_1 \right]$$

$$a_{23} = - d_2$$

$$a_{32} = \frac{a_2 - b_2 d_2}{a_2} \left[ \frac{A a_1 x^*}{1 + b_1 x^*} + c(1 - A) - d_1 \right]$$

特征方程为 $\lambda^3 + P_1\lambda^2 + P_2\lambda + P_3$ ,其中:

$$P_1 = -(a_{11} + a_{22})$$

$$P_2 = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} - a_{23}a_{32}$$

$$P_3 = a_{11} a_{23} a_{32}$$

因为 $x^*$ 在抛物线 $y = (1 - x)(1 + b_1 x)$ 的顶 点 $\left(\frac{b_1-1}{2b_1},\frac{(b_1+1)^2}{4b_1}\right)$ 右侧,故 $x^*>\frac{b_1-1}{2b_1}$ ,从而有  $a_{11} < 0$  和  $P_3 > 0_{\circ}$ 

式中:

$$f(0) = -\frac{Aa_1x^* (b_1 - 1 - 2b_1x^*)}{(1 + b_1x^*)^3} > 0$$

$$f\left(-\frac{a_2x^*(b_1-1-2b_1x^*)}{b_2d_2(1+b_1x^*)}\right) = -P_3 < 0$$

故此函数曲线只可能是图 2 的两种情况之

$$0 < s^* < -\frac{a_2 x^* (b_1 - 1 \ominus 2 b_1 x^*)}{b_2 d_2 (1 \ominus b_1 x^*)}$$

使得  $f(s^*) = 0$ ,当  $s^*$  时 f(s) > 0  $P_1P_2 > P_3$  和  $P_1 > 0$  成立。由 Routh - Hurwitz 定 理 可 知 ,

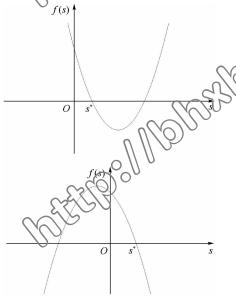


图 2 抛物线 f(s) 的图像

Fig. 2 Graph of parabola f(s)

此时内部平衡点 $(x^*, y^*, z^*)$ 是局部渐进稳定的。 假设方程  $\lambda^3 + P_1 \lambda^2 + P_2 \lambda + P_3 = 0$  有一对纯虚根  $\pm i\omega$ ,将根代入可得  $\omega = \sqrt{P_2}$  且  $P_1 P_2 = P_3$ ,即  $s = s^*$ 。设  $\alpha(s) \pm i\beta(s)$  为特征方程满足  $\alpha(s^*) = 0$ , $\beta(s^*) = \omega$  的复数根,将特征方程两端 对 s 求导,解得

$$(3\alpha^2 - 3\beta^2 + 2P_1)\frac{\mathrm{d}\alpha}{\mathrm{d}s} - (6\alpha\beta + 2P_1\beta)\frac{\mathrm{d}\beta}{\mathrm{d}s} +$$

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}s}(\alpha - \beta^2) + \frac{\mathrm{d}P_2}{\mathrm{d}s}\alpha + \frac{\mathrm{d}P_3}{\mathrm{d}s} = 0$$

$$6\alpha + 2P_1$$
)  $\frac{d\alpha}{ds} - 2\beta \frac{d\beta}{ds} + 2\alpha \frac{dP_1}{ds} + \frac{dP_2}{ds} = 0$ 

因此,

$$\frac{\mathrm{d}\alpha}{\mathrm{d}s}\bigg|_{s=s^*} = -\frac{f'(s)}{2(P_1^2 + P_2^2)} = 0$$

这表明在  $s = s^*$  处存在 Hopf 分支。

**定理3** 假设定理2的条件成立,则存在

$$0 < s^* \underbrace{ \left( b_1 - 1 - 2b_1 x^* \right)}_{b_2 d_2 \left( 1 + b_1 x^* \right)}$$

一满之 $f(s^*)=0$ 。当 $0 < s < s^*$ 时,内部平衡点局部 渐进稳定,在 $s = s^*$ 处系统存在 Hopf 分支。

## 3 Hopf 分支的数值仿真

定理3给出了系统的动力学地质随 s 取值不同而改变的特性,改变系统的相应参数值,可使 s 的取值满足定理中的条件。例如,由表达式(6)可知, s 的值随 c 的增加而增大, s = s\*对应于

$$\frac{d_{1} - \frac{Aa_{1}x^{*}}{1 + b_{1}x^{*}}}{1 - A}$$

当  $c < c^*$  时,内部平衡点局部渐进稳定,而当  $c = c^*$  时,出现 Hopf 分支。图 3(a) 是利用软件 XPPAUT绘制出的以 c 为参数的分支图,其他参数取值为: $a_1 = 6$ , $a_2 = 0$ . 2, $b_1 = 2$ , $b_2 = 0$ . 05,  $d_1 = 0$ . 3, $d_2 = 0$ . 04,A = 0. 2。

在  $c^* \approx 1.5$  时产生 Hopf 分支。在此点左侧,内部平衡点局部渐进稳定(图 3(b));在此点右侧,内部平衡点变为不稳定,出现局部渐进稳定的周期解(图 3(c))。

选择 A 作为参数,可以更深入研究食饵选择性对系统稳定性的影响。由于 s 不是关于 A 的单调函数,因此改变 A 的值对系统稳定性的影响更复杂。图 4(a) 给出一组参数下的系统分支图,各参数取值为:  $a_1 = 4$ ,  $a_2 = 0.5$ ,  $b_1 = 1$ ,  $b_2 = 0.5$ ,  $d_1 = 1$ 

 $d_2 = 0.3$ ,  $c = 0.5_0$ 

从图 4 中可以看出, 当 A 较小时, 内部平衡点不稳定; A 增加到大约 0.1913 时出现局部渐进稳定的周期解(图4(b)); A 继续增加, 当  $A \approx 0.1987$  时产生 Hopf 分支(图 4(c)), 出现局部渐进稳定的内部平衡点, 周期解由稳定变为不稳定;  $A \approx 0.2624$  时, 产生另外一个 Hopf 分支, 其中 HB 为 Hopf 分支点; A 继续增加到 0.4, 内部平衡点消失, 边界平衡点( $\overline{x}$ ,  $\overline{y}$ , 0) 局部渐进稳定(图 4(d))。

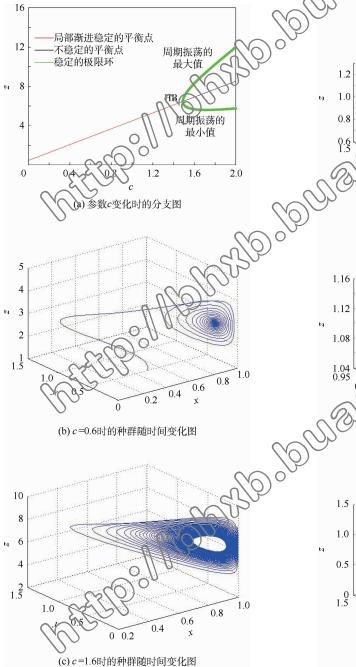


图 3 c 为分支参数时的系统稳定性

Fig. 3 Stability of system with bifurcation parameter c

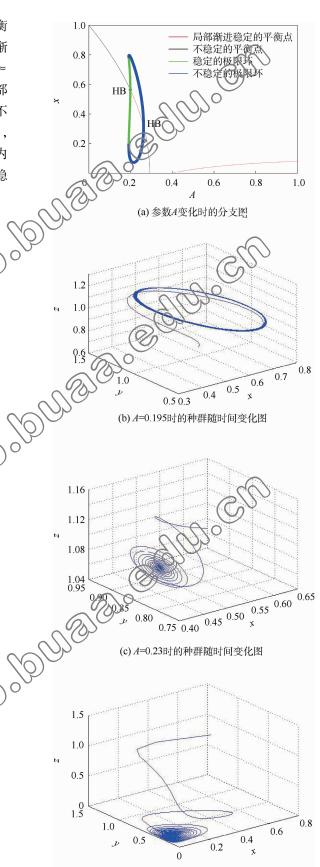


图 4 A 为分支参数时的系统稳定性

(d) A=0.8时的种群随时间变化图

Fig. 4 Stability of system with bifurcation parameter A

#### 结 论

本文根据捕食者对多种食饵的选择性,建立 了一个三维食物链系统,推导出种群共存的充分 条件以及 Hopf 分支条件。通过数值仿真,对理论 结果进行了验证和补充。

研究结果表明,食饵选择性可能会对系统的 稳定性产生关键性影响:

- 1)种群对食饵选择性的不同,会引起边界平 衡点稳定性的改变。中间捕食者增加对其他可供 选择的食饵的捕食比率,有利于其生存。
- 2) 捕食者对其他食饵的选择性也对系统的 3 个种群共存有着不可忽略的影响。当选择参数 A 较小或者对其他食饵的摄食量较多时, 观系统 中某些种群可能消失;而随着中间捕食者对其他 食饵的捕食量的增大,系统中的3个种群将以周 期振荡的形式共存于系统或者最终数量达到 稳定。

综上所述,食饵的多样性选择对种群的多样 性具有促进作用, 有利于生态平衡和生态稳定。

#### 参考文献 (References)

- [ 1 ] FREEDMAN H I, WALTMAN P. Mathematical analysis of some three-species food chain models[J]. Mathematical Biosciences, 1977,33(3):257-276.
- [ 2 ] HASTINGS A, POWELL T. Challe in a three-species food chain [J]. Ecology, 1991, 72(3): 896-903.
- [ 3 ] HSU S, HWANG T, KENNG Y. A ratio-dependent food chain model and its applications to biological control [ J ]. Mathematical Bioseiences, 2003, 181(1):55-83.
- M, ROSSETTO B, JAMET J L. Chaos in a three-di-[4] GINOUX mensional Volterra-Gause model of predator-prey type [ J ] . International Journal of Bifurcation and Chaos, 2005, 15 (5): namics of a company of the company o 1689-1708.
- [5] PATHAK S, MAITI A, SAMANTA G P. Rich dynar

- food chain model with Hassell-Varley type functional responses [J]. Applied Mathematics and Computation, 2009, 208 (2): 303-317.
- [ 6 ] GEORGE A K, KOOI P I, BOER M P. Evological consequences of global bifurcations in some food chain models [J]. Mathematical Biosciences, 2010, 226(2), 120-133.
- [7] STRAUSS S Y. Indirect effects in community ecology: Their definition, study and in portance [J]. Trends in Ecological Evolution, 1991, 6 (70), 206-210.
- [8] SAHOO B PORIA S. Diseased prey predator model with general Holling type interactions [J]. Applied Mathematics and Compyratjon, 2014, 226 (1):83-100.
  - NUXEL G R, MCCANN K. Food web stability: The influence of trophic flows across habitats [J]. American Natualist, 1998, 152(3):460-469.
- [10] HUXEL G R, MCCANN K, POLIS & A. Effects of partitioning allochthonous and autochthonous resources on food web stability [J]. Ecological Research 2002, 17 (4):419-432.
- [11] SRINIVASU P D N, PRAS D B S R V, VENKATESULU M. Biological control provision of additional food to predatheoretical study [ J ] . Theoretical Population Biology , 2007, 120):111-120.
- B. Effects of additional foods to predators on nutrient-[12] consumer-predator food chain model [ J/OL ]. ISRN Biomathematics, 2012. http://dx.doi.org/10.5402/2012/796783.
- [13] SAHOO B. Global stability of predator-prey system with alternative prey[J/OL]. ISRN biotechnology, 2013. http://dx.doi. org/10.5402/2013/898039.
- [14] SAHOO B, PORIA S. Disease control in a food chain model supplying alternative food [ J ]. Applied Mathematical Modelling,2013,37(8):5653-5663. 0
- [15] SAHOO B, PORIA S, the chaos and control of a food chain model supplying additional food to top-predator[J]. Chaos Solitons & Fractals 2014,58(1):52-64.

博士,讲师。主要研究方向:生物数学和动力系统。 THY 15801211607

E-mail: yli@ buaa. edu. cn

## Qualitative analysis of a food chain model with alternative prey

LI Ya<sup>1,\*</sup>, HU Hanyan<sup>2</sup>, LIN Junyi<sup>3</sup>

- (1. School of Mathematics and Systems Science, Beijing University of Aeronautics and Astronautics Beijin 100083, China;
  - 2. School of Mathematics, Statistics and Actuarial Science, University of Kent, Canterbury

United Kingdom;

3. School of Mathematics, Peking University, Beijing 100871 Chma

Abstract: Studies in ecology show that alternative prey has important effects on predator-prey system in the aspects of system stability, species persistence, etc. For species at the intermediate level of a food chain, they are prey of top predators, while predating the bottom prey at the same time. Therefore, the effect of changes in intermediate predators' population on the system cannot be ignored. We set up a three-dimensional food chain model composed of top predator, intermediate predator and prey, assuming that the intermediate predator had alternative choice of prey. The existence and stability of the equilibria were derived through dynamical study of the system. The existence of Hopf biforcation was explored in depth. The numerical simulations used the prey choice parameter as the diffurcation variable to study the possible Hopf diffurcations. The effect of alternative prey on the stability of the rood chain system was derived through the theoretical and numerical results.

cation

Key words: predator-prey model; food chain; alternative prey like ally asymptotically stable; Hopf bifur-THUP ON MOTORIA OF THE PROPERTY OF THE PROPERT

Received: 2015-09-28; Accepted: 2015-12-18; Published online: 2016-02-18 10:54

URL: www. cnki. net/kcms/detail/11.2625. V. 20160218. 1054. 002. html

Foundation items: the Fundamental Research Funds for the Central Universities (30361201,30458701)

\* Corresponding author. Tel.: 15801211607 E-mail: yli@buaa.edu.cn