

恐惧效应下具有时滞的捕食 - 食饵模型中的动力学影响

单美怡, 孙福芹*

天津职业技术师范大学理学院, 天津

收稿日期: 2025年5月17日; 录用日期: 2025年6月11日; 发布日期: 2025年6月18日

摘要

为了研究恐惧效应与时滞对生态学的影响, 建立了一类具有恐惧效应的时滞捕食 - 食饵模型。其中捕食者被寄生虫感染且不具备免疫能力。本文首先分析解的非负性和有界性; 其次, 将捕食者种群的时滞响应作为分支参数, 研究时滞对该模型正平衡点稳定性的影响, 得到了产生Hopf分支的条件。利用数值模拟得到不同情况下的时间序列图证明了时滞对捕食 - 食饵模型的影响。

关键词

恐惧效应, 时滞, 捕食食饵模型

The Dynamical Impact of Time Delay in Predator-Prey Models with Fear Effect

Meiyi Shan, Fuqin Sun*

School of Science, Tianjin University of Technology and Education, Tianjin

Received: May 17th, 2025; accepted: Jun. 11th, 2025; published: Jun. 18th, 2025

Abstract

To investigate the impact of time delay on the dynamic behavior between prey and predator with a fear effect and a bilinear incidence rate, a class of delayed predator-prey models with a fear effect is established. In this model, the predator is infected with parasites and lacks immunity. This paper first analyzes the positive invariant set of the solution; secondly, considering the time delay response of the predator population as a bifurcation parameter, the effect of the time delay on the stability of the positive equilibrium point of the model is studied, and the conditions for Hopf

*通讯作者。

bifurcation are obtained. Numerical simulations of time series diagrams under different conditions are used to demonstrate the impact of time delay on the predator-prey model.

Keywords

Fear Effect, Time Delay, Predator-Prey Model

Copyright © 2025 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 - 食饵模型是生态学中重要研究的课题。若无捕食者存在, 食饵的数量将失控增长, 进而引发过度放牧, 对生态环境产生负面影响; 反之, 若缺乏食饵, 捕食者将会面临食物匮乏的困境。事实上, 捕食者的存在对于食饵的长期存续具有不可或缺的作用[1]。

在生物防治领域, 大量研究表明, 向捕食者体内引入寄生虫可以有效控制捕食者种群数量, 进而保护濒危食饵。这种引入寄生虫的方式与捕食者传播传染病的模式存在相似之处。一旦寄生虫或传染病在捕食者群体中开始传播, 双方的相互作用模式将变得更加复杂[2]。

2. 模型的建立和初步结果

2.1. 模型建立

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \frac{rX}{1+k(S+I)} - \frac{rX^2}{K} - \frac{aXS}{1+bX} \\ \frac{dS}{dt} = \frac{eaXS}{1+bX} - d_1S - \frac{\beta SI}{S+I} \\ \frac{dI}{dt} = \frac{\beta SI}{S+I} - d_2I \end{cases} \quad (1)$$

其中 $X(t)$ 表示 t 时刻食饵种群的密度, $S(t)$ 和 $I(t)$ 分别表示 t 时刻的易感捕食者种群密度和感染捕食者种群密度。 r 是食饵的内在增长率, K 是食饵种群的承载能力, k 是驱动食饵反捕食行为的恐惧程度, e 是生物量转换常数, a 是捕食系数, b 是捕食者处理食饵的时间。 β 表示易感捕食者与感染捕食者之间的有效接触率。 d_1 和 d_2 分别为易感捕食者和感染捕食者的死亡率[3]。

为了增强捕食者 - 食饵模型的现实适用性, 假设捕食者对食饵的反应并非即时发生, 而是存在一定的反应时间延迟。这种时滞现象可以体现在捕食者获取食物的反应时间、消化过程以及妊娠期等方面[4]。这种延迟反映了从捕食到繁殖的实际生理过程, 使得模型预测更贴近自然现象。基于这一假设, 在捕食者增长项中引入了时间延迟 $\tau > 0$ 。因此, 相应的延迟模型系统可以写成如下形式:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \frac{rX}{1+k(S+I)} - \frac{rX^2}{K} - \frac{aXS}{1+bX} \\ \frac{dS}{dt} = \frac{eaXS}{1+bX} - d_1S - \frac{\beta SI}{S+I} \\ \frac{dI}{dt} = \frac{\beta S(t-\tau)I(t-\tau)}{S(t-\tau)+I(t-\tau)} - d_2I \end{cases} \quad (2)$$

2.2. 正不变性和有界性

模型(2)的初始条件为

$$(X(\theta), S(\theta), I(\theta)) = (\phi_1(\theta), \phi_2(\theta), \phi_3(\theta)) \in C_+ = C([- \tau, 0], \mathbb{R}_+^3), \phi_i(0) > 0. \quad (3)$$

式中 C_+ 表示从 $[-\tau, 0]$ 到 \mathbb{R}_+^3 的连续函数所组成的 Banach 空间,

$$\|\phi\| = \sup_{-\tau \leq \theta \leq 0} \{\|\phi_1(\theta)\|, \|\phi_2(\theta)\|, \|\phi_3(\theta)\|\}.$$

下面给出模型解的非负性和有界性。

定理 1 在初始条件(3)下, 系统(2)的解都是非负。

证明 根据系统(2)中可以得到

$$\begin{aligned} X(t) &= X(0) \cdot \exp \left\{ \int_0^t \frac{r}{1+k(S+I)} - \frac{rX}{K} - \frac{aS}{1+bX} ds \right\}, \\ S(t) &= S(0) \cdot \exp \left\{ \int_0^t \frac{eaS}{1+bX} - d_1 - \frac{\beta I}{S+I} ds \right\}, \\ I(t) &= e^{-d_2 t} \left\{ I(0) + \int_0^t \frac{\beta S(t-\tau) I(t-\tau)}{S(t-\tau) + I(t-\tau)} e^{d_2 s} ds \right\}. \end{aligned}$$

即当 $t > 0$ 时, 若 $X(0) > 0, S(0) > 0, I(0) > 0$, 可得到 $X(t) > 0, S(t) > 0, I(t) > 0$ 。

定理 2 系统(2)中所有满足初始条件(3)的解都具有正定性和有界性。这些正解都定义在以下正有界不变集中:

$$\Omega(t) = \left\{ (X(t), S(t), I(t)) \in \mathbb{R}_+^3 : 0 \leq X(t) \leq K, 0 \leq W(t) \leq \frac{K_0}{\rho} (1 - e^{-\rho t}) \right\}.$$

证明 令

$$W = eX(t-\tau) + S(t-\tau) + I(t),$$

即可得到

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} &= e \frac{dX(t-\tau)}{dt} + \frac{dS(t-\tau)}{dt} + \frac{dI}{dt} \\ &= \frac{erX(t-\tau)}{1+k(S(t-\tau)+I(t-\tau))} - \frac{erX^2(t-\tau)}{K} - d_1 S(t-\tau) - d_2 I \\ &\leq -\frac{erX^2(t-\tau)}{K} + erX(t-\tau) - d_1 S(t-\tau) - d_2 I + \rho W - \rho W \\ &= -\frac{erX^2(t-\tau)}{K} + (er + \rho) X(t-\tau) + (\rho - d_1) S(t-\tau) + (\rho - d_2) I - \rho W \\ &\leq \frac{K(\rho + er)^2}{4er} - \rho W. \end{aligned}$$

令

$$K_0 = \frac{K(\rho + er)^2}{4er},$$

根据比较原则可得到

$$W(t) \leq \frac{K_0}{\rho} (1 - e^{-\rho t}).$$

3. 局部稳定性和 Hopf 分支

本小节为了研究延迟系统(2)在正平衡点 $E_2(X_2, S_2, I_2)$ 附近的局部稳定性。需引入正平衡点 $E_2(X_2, S_2, I_2)$ 关于时间的扰动[5]

$$X(t) = X_2 + u(t), S(t) = S_2 + v(t), I(t) = I_2 + w(t).$$

将模型(2)改写为

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= a_{11}u(t) + a_{12}v(t), \\ \frac{dv}{dt} &= a_{21}u(t) + a_{22}v(t) + a_{23}w(t), \\ \frac{dw}{dt} &= b_{32}v(t-\tau) + a_{33}w(t) + b_{33}w(t-\tau).\end{aligned}\tag{4}$$

其中

$$\begin{aligned}a_{11} &= \frac{r}{1+k(S_2+I_2)} - \frac{2rX_2}{K} - \frac{aS_2}{(1+bX_2)^2}, \\ a_{12} &= \frac{-rkX_2}{(1+k(S_2+I_2))^2} - \frac{aX_2}{1+bX_2}, \\ a_{13} &= \frac{-rkX_2}{(1+k(S_2+I_2))^2}, \\ a_{21} &= \frac{eaS_2}{(1+bX_2)^2}, \\ a_{22} &= \frac{eaX}{1+bX} - d_1 - \frac{\beta I^2}{(S+I)^2}, \\ a_{23} &= -\frac{\beta S^2}{(S+I)^2}, \\ a_{33} &= -d_2, \\ b_{32} &= \frac{\beta I^2}{(S+I)^2}, \\ b_{33} &= \frac{\beta S^2}{(S+I)^2}.\end{aligned}$$

与线性化系统(4)对应的特征方程为

$$\det(\tilde{A} + e^{-\lambda\tau}\tilde{B} - \lambda I) = 0,\tag{5}$$

其中 I 为 3 阶单位矩阵,

$$\tilde{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ 0 & 0 & a_{31} \end{pmatrix}, \tilde{B} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_{32} & b_{33} \end{pmatrix},$$

由(5)可得到

$$\lambda^3 + n_2\lambda^2 + n_1\lambda + n_0 + e^{-\lambda\tau} (m_2\lambda^2 + m_1\lambda + m_0) = 0, \quad (6)$$

其中

$$\begin{aligned} n_2 &= -(a_{11} + a_{22} + a_{33}), \\ n_1 &= -(a_{11}a_{33} + a_{22} + a_{33} - a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}), \\ n_0 &= -a_{11}a_{22}a_{33} + a_{12}a_{21}a_{33}, \\ m_2 &= -b_{33}, \\ m_1 &= a_{11}b_{33} + a_{22}b_{33} - a_{22}b_{32}, \\ m_0 &= -a_{11}a_{22}b_{33} + a_{13}a_{21}b_{32} + a_{11}a_{23}a_{32} + a_{12}a_{21}b_{33}. \end{aligned}$$

显然, $\lambda=0$ 不是方程(6)的特征值。如果特征多项式(6)的所有特征值都具有负实部, 那么方程(2)在正平衡点 $E_2(X_2, S_2, I_2)$ 附近是稳定的[6]。由于, 方程(6)是一个超越多项式, 要直接讨论根的实部的符号比较困难。所以将 τ 看作一个分支参数, 来讨论特征根实部符号的变化情况。若存在一个 $\tau=\tau^*$, 使得方程(6)有一对纯虚根为

$$\lambda = \pm i\omega(\tau^*) (\omega > 0).$$

将 $\lambda = i\omega$ 代入方程(6)可得到

$$\begin{aligned} -i\omega^3 - n_2\omega^2 + n_1\omega i - \cos(\omega\tau)m_2\omega^2 + \cos(\omega\tau)m_1\omega i + \cos(\omega\tau)m_0 \\ + \sin(\omega\tau)m_2\omega^2 i + \sin(\omega\tau)m_1\omega - m_0 \sin(\omega\tau)i = 0 \end{aligned} \quad (7)$$

方程(7)分离实部和虚部分别为

$$-n_2\omega^2 + n_0 = (m_2\omega^2 - m_0)\cos(\omega\tau) - m_1\omega\sin(\omega\tau), \quad (8)$$

$$-\omega^3 + n_1\omega = -m_1\omega\cos(\omega\tau) - (m_2\omega^2 - m_0)\sin(\omega\tau). \quad (9)$$

将上述方程(8), (9)分别平方并相加, 即可得到一个六次方程

$$\omega^6 + \eta_2\omega^4 + \eta_1\omega^2 + \eta_0 = 0, \quad (10)$$

其中

$$\begin{aligned} \eta_2 &= n_2^2 - 2n_1 - m_2^2, \\ \eta_1 &= n_1^2 - 2n_0n_2 - m_1^2 + 2m_0m_2, \\ \eta_0 &= n_0^2 - m_0^2. \end{aligned}$$

令 $v = \omega^2$, 得到

$$v^3 + \eta_2v^2 + \eta_1v + \eta_0 = 0. \quad (11)$$

为了研究根的分布, 令

$$f(v) = v^3 + \eta_2v^2 + \eta_1v + \eta_0. \quad (12)$$

显然, $f(0) = \eta_0$ 且 $f(+\infty) = +\infty$ 。

若假设 $\eta_0 < 0$, 则有 $f(0) < 0$ 和 $f(+\infty) = +\infty$ 。因此方程(10)至少有一个正根。

对(12)求导可得到 $f'(v) = 3v^2 + 2\eta_2v + \eta_1$ 。

令 $f'(v) = 0$ 可得到

$$\begin{aligned}v_1^* &= \frac{-\eta_2 + \sqrt{\eta_2^2 - 3\eta_1}}{3}, \\v_2^* &= \frac{-\eta_2 - \sqrt{\eta_2^2 - 3\eta_1}}{3}.\end{aligned}$$

因此, 得到以下引理来讨论多项式方程(11)的根。

引理 1 当 $\eta_0 \geq 0$ 时, 对于多项式方程(11), 有以下情况:

(1) 当 $\eta_2^2 - 3\eta_1 \leq 0$ 时, 多项式方程(11)没有正根。

(2) 当 $\eta_2^2 - 3\eta_1 \geq 0$ 时, 多项式方程(11)当且仅当 $v_1^* > 0$ 和 $f(v_1^*) \leq 0$ 成立时有正根。

假设方程(11)有正根为 v_0 , 所以方程(10)有正根为 $\omega_0 = \sqrt{v_0}$ 。将 $\omega_0 = \sqrt{v_0}$ 带入(8), (9)可得到

$$\tau_n = \frac{1}{\omega_0} \left[\cos^{-1} \left\{ \frac{(-n_2\omega_0^2 - n_0)(m_2\omega_0^2 - m_0) - (-\omega_0^3 + n_1\omega_0)m_1\omega_0}{(m_2\omega_0^2 - m_0)^2 + m_2^2\omega_0^2} \right\} + 2n\pi \right], n = 0, 1, 2, \dots$$

定理 3 $f(v)$ 为方程(12)中的函数, 假设 $\omega_0^2 = v_0$ 且 $f'(v_0) \neq 0$, 可得到当 $\frac{d(\Re\lambda(\tau^*))}{d\tau} \neq 0$ 时, $\frac{d(\Re\lambda(\tau^*))}{d\tau}$ 和 $f'(v_0)$ 的符号相同。

证明 对方程(6)关于 τ 求导, 得到:

$$\left(\frac{d\lambda(\tau)}{d\tau} \right)^{-1} = \frac{(3\lambda^2 + 2n_2\lambda + n_1)e^{\lambda\tau}}{\lambda(m_2\lambda^2 + m_1\lambda + m_0)} + \frac{2q_2\lambda + q_1}{\lambda(m_2\lambda^2 + m_1\lambda + m_0)} - \frac{\tau}{\lambda}.$$

设 $\lambda(\tau) = \varphi(\tau) + i\omega(\tau)$ 且当 $\tau = \tau_n$ ($n = 0, 1, 2, \dots$) 时, 初值为

$$\varphi(\tau) = 0, \omega(\tau) = \omega_0(\tau).$$

得到

$$\left(\frac{d\lambda(\tau)}{d\tau} \right)^{-1}_{\tau=\tau^*} = \left[\frac{3\omega^6 + 2(n_2^2 - 2n_1 - m_2^2)\omega^4}{m_1^2\omega^4 + (m_2\omega^2 - m_0)^2\omega^2} - \frac{(n_1^2 - 2n_2n_0 + 2m_2m_0 - m_1^2)\omega^2}{m_1^2\omega^4 + (m_2\omega^2 - m_0)^2\omega^2} \right]_{\omega=\omega_0} = \frac{v_0}{\Lambda} f'(v_0),$$

其中 $\Lambda = m_1^2v_0^2 + (m_2\omega_0^2 - m_0)^2v_0 > 0$ 。因此, 有

$$\text{sign} \left(\frac{d(\Re\lambda(\tau))}{d\tau} \right)_{\tau=\tau^*} = \text{sign} \left(\frac{d\lambda(\tau)}{d\tau} \right)^{-1}_{\tau=\tau^*} = \text{sign} \left(\frac{v_0}{\Lambda} f'(v_0) \right) \neq 0.$$

根据上述证明可得到在 $\tau = \tau^*$ 和 $v_0 > 0$ 时, Hopf 分支发生的横截条件得到满足, 同时 $\frac{d(\Re\lambda(\tau^*))}{d\tau}$ 和 $f'(v_0)$ 的符号相同[7]。

定理 4 在 $\tau < \tau^*$ 时, 正平衡点 $E_2(X_2, S_2, I_2)$ 是局部渐近稳定的; 而在 $\tau > \tau^*$ 时正平衡点 $E_2(X_2, S_2, I_2)$ 是不稳定的; 在 $\tau = \tau^*$ 时, 系统(2)经历一个 Hopf 分支, 即当时间延迟参数 τ 跨越临界值 τ^* 时, 会出现周期解[8]。

4. 数值模拟

下面选定一系列参数值, 利用 MATLAB 进行数值模拟, 并根据表 1 中的参考值给出相应的图形。其中

$$a = 0.3, b = 0.1, e = 0.68, d_1 = 0.05, r = 0.7, d_2 = 0.08, \beta = 0.065.$$

Table 1. The parameter values of model (2)
表 1. 模型(2)的参数值

参数	参数含义	单位
r	食饵的内在增长率	t^{-1}
K	食饵种群的承载能力	—
k	驱动食饵反哺食行为的恐惧程度	—
e	生物量转换常数	$ind^{-1}t^{-1}$
a	捕食系数	$ind^{-1}t^{-1}$
b	捕食者处理食饵的时间	t^{-1}
β	易感捕食者与感染捕食者之间的有效接触率	$ind^{-1}t^{-1}$
d_1	易感捕食者的死亡率	t^{-1}
d_2	感染捕食者的死亡率	t^{-1}
τ	时滞	t

根据图 1~3 观察到当 $K = 5$, $k = 15$ 时, $\tau = 0$, $\tau = 2$, $\tau = 5$ 时, 捕食者 - 食饵模型的相图和时间序列图表现出显著变化。根据图 4, 图 5 观察到 $K = 6.9$, $k = 15$ 时, $\tau = 0$ 和 $\tau = 5$ 时, 捕食者 - 食饵模型的相图和时间序列图也有显著变化。所以时滞 τ 会使捕食者和食饵种群在相图中的动态轨迹变得更复杂, 周期性振荡可能变得更加不规则。时间序列图显示种群数量的波动加剧, 峰值和谷值更加不规则, 可能表现出滞后现象, 即在相同条件下, 系统状态因历史路径不同而异。随着 τ 增加, 系统可能从稳定周期性振荡转变为混沌状态, 对初始条件的敏感性增强, 复杂性增加。这些变化表明时间延迟对生态系统动态有重要影响, 可能导致系统不稳定, 增加种群灭绝风险, 因此在生态管理中考虑时间延迟效应至关重要。

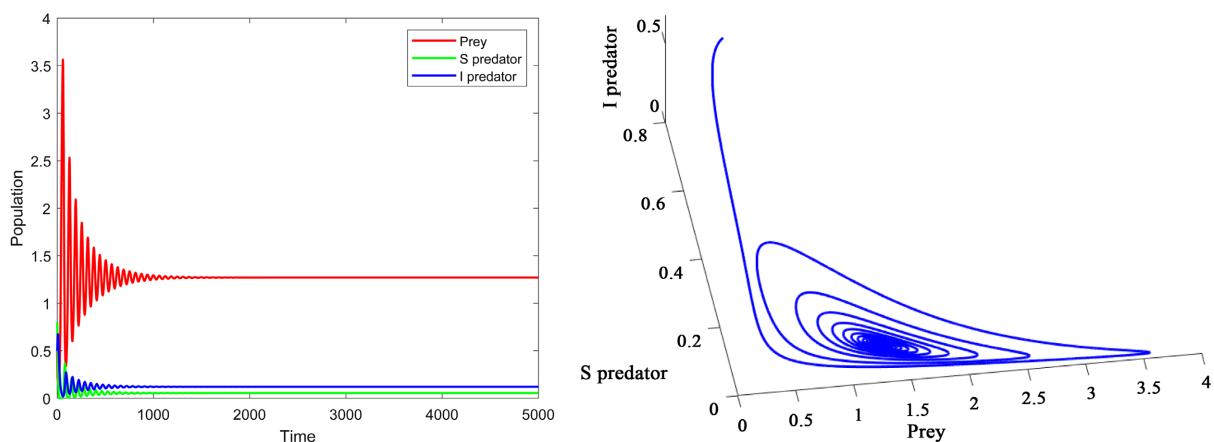


Figure 1. The time series plot of system (2) when $K = 5$, $k = 15$ and $\tau = 0$

图 1. 系统(2)当 $K = 5$, $k = 15$, $\tau = 0$ 时的时间序列图

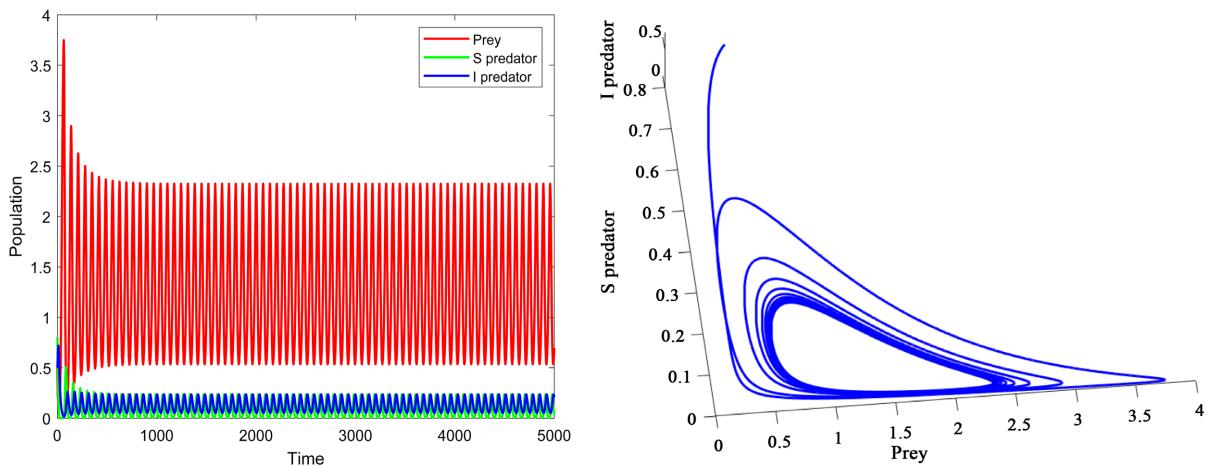


Figure 2. The time series plot of system (2) when $K = 5$, $k = 15$ and $\tau = 2$
图 2. 系统(2)当 $K = 5$, $k = 15$, $\tau = 2$ 时的时间序列图

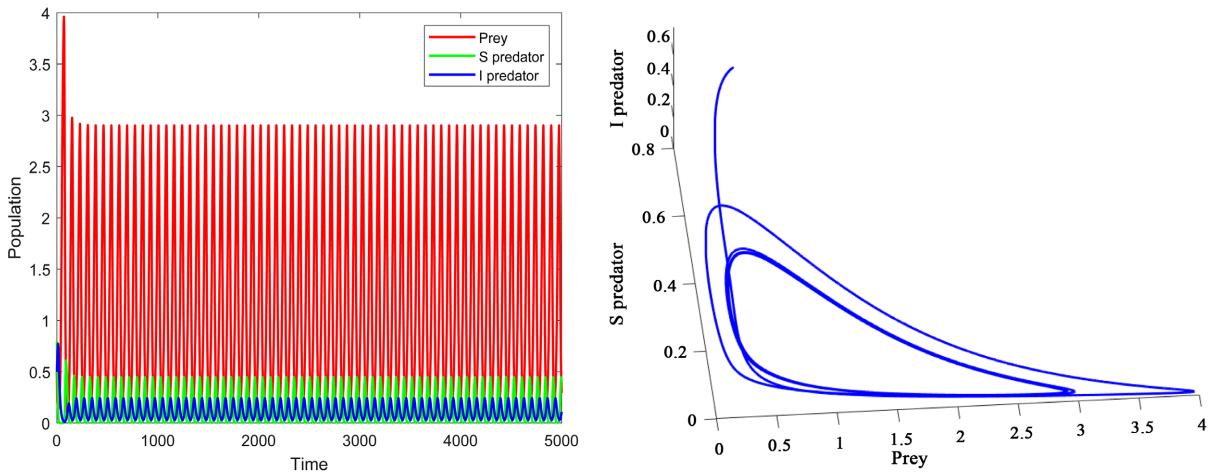


Figure 3. The time series plot of system (2) when $K = 9$, $k = 0.03$ and $\tau = 5$
图 3. 系统(2)当 $K = 9$, $k = 0.03$, $\tau = 5$ 时的时间序列图

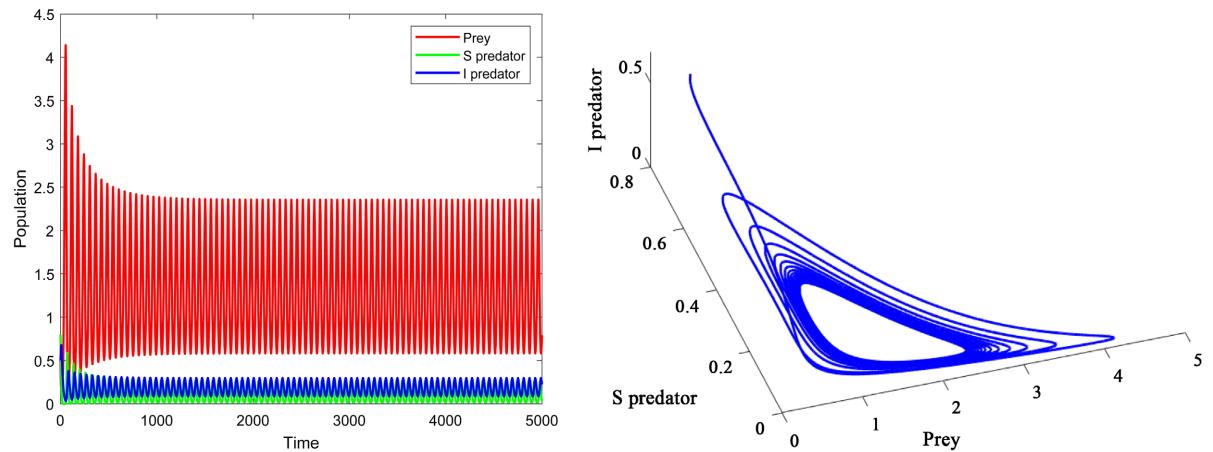


Figure 4. The time series plot of system (2) when $K = 6.9$, $k = 15$ and $\tau = 0$
图 4. 系统(2)当 $K = 6.9$, $k = 15$, $\tau = 0$ 时的时间序列图

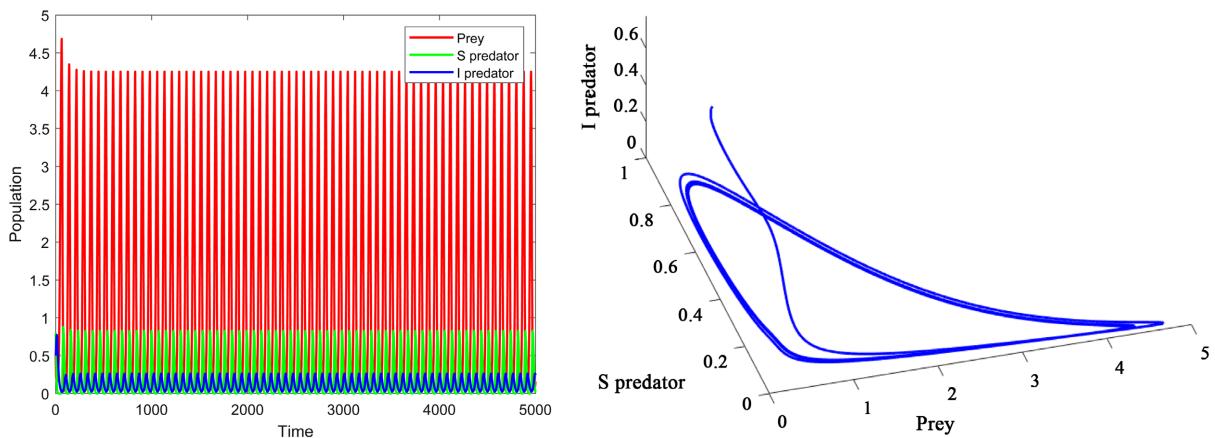


Figure 5. The time series plot of system (2) when $K = 6.9$, $k = 15$ and $\tau = 5$

图 5. 系统(2)当 $K = 6.9$, $k = 15$, $\tau = 5$ 时的时间序列图

5. 结语

本文同时考虑了双线性函数和恐惧效应，研究了带有时滞的捕食 - 食饵模型[9]。首先探讨解的非负性和有界性，接着将捕食者种群的时滞响应作为分支参数，研究时滞对该模型正平衡点稳定性的影响，得到了产生 Hopf 分支的条件，并发现该模型存在周期解。最后通过数值模拟，验证了文中的结论，恐惧效应和时滞可以在某些条件下形成系统稳定[10]。当恐惧效应和时滞较低时，模型表明捕食者种群会产生影响，这是因为低恐惧效应导致食饵的反捕食能力低，从而缺乏对捕食者的防御，进而导致种群数量的周期性波动。这也导致捕食者数量也会随着食饵的波动产生波动。当恐惧效应较强时，食饵增强了对捕食者的防御，捕食者会因此减少种群数量。这种减少可以降低捕食压力，从而稳定食饵种群，并有助于系统的整体稳定性[11]。

基金项目

天津市教委科研计划项目(2021KJ009)。

参考文献

- [1] Cong, P., Fan, M. and Zou, X. (2021) Dynamics of a Three-Species Food Chain Model with Fear Effect. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **99**, Article ID: 105809. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2021.105809>
- [2] Ojha, A. and Thakur, N.K. (2020) Exploring the Complexity and Chaotic Behavior in Plankton-Fish System with Mutual Interference and Time Delay. *Biosystems*, **198**, Article ID: 104283. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2020.104283>
- [3] Agrawal, R., Jana, D., Upadhyay, R.K. and Rao, V.S.H. (2016) Complex Dynamics of Sexually Reproductive Generalist Predator and Gestation Delay in a Food Chain Model: Double Hopf-Bifurcation to Chaos. *Journal of Applied Mathematics and Computing*, **55**, 513-547. <https://doi.org/10.1007/s12190-016-1048-1>
- [4] 李海荣, 田艳玲. 具有时滞的食饵收获-捕食者转换模型的 Hopf 分支方向和稳定性[J]. 工程数学学报, 2025, 42(2): 220-240.
- [5] 石仁祥, 胡宗海. 一类带有恐惧效应时滞的捕食者-猎物系统的动力学[J]. 应用数学学报, 2024, 47(6): 975-998.
- [6] 王雅萍. 具有恐惧与时滞效应的捕食-食饵系统动力学性质研究[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 桂林理工大学, 2024.
- [7] 袁海龙, 张嘉祥, 张聪晖. 具有避难和恐惧效应的时滞捕食模型的 Hopf 分支[J/OL]. 哈尔滨理工大学学报, 2025: 1-15. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/23.1404.n.20250318.1839.013.html>, 2025-01-15.
- [8] 刘白茹, 刘俊利, 吕潘. 具有恐惧效应和时滞的捕食模型的稳定性分析[J]. 沈阳大学学报(自然科学版), 2022, 34(2): 153-163.
- [9] 薛圣, 李善兵. 具有恐惧效应的密度依赖型捕食-食饵模型的共存解[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2025, 57(1):

7-15.

- [10] 李博涵, 刘俊利, 刘飞燕. 一类具有恐惧效应和同类相食的捕食者-食饵模型[J]. 黑龙江大学自然科学学报, 2025, 42(1): 27-36.
- [11] 张子振, 张伟诗. 一类具有恐惧效应的时滞食物链模型周期解[J]. 吉林师范大学学报(自然科学版), 2023, 44(3): 68-75.