DOI: 10.5846/stxb201704130654
刘志广.食饵庇护所对斑块环境下 Leslie-Gower 捕食系统的影响.生态学报,2018,38(8): - .
Liu Z G.The effect of prey refuge in a patchy Leslie-Gower predation system.Acta Ecologica Sinica,2018,38(8): - .

食饵庇护所对斑块环境下 Leslie-Gower 捕食系统的影响

刘志广 *
河南大学 应用数学研究所 数学与统计学院, 开封 475004

摘要:建立了一个显式含有空间庇护所的两斑块 Leslie-Gower 捕食者-食饵系统。假设只有食饵种群在斑块间以常数迁移率迁移,且在每个斑块上食饵间的迁移比局部捕食者-食饵相互作用发生的时间尺度要快。利用两个时间尺度,可以构建用来描述所有斑块总的食饵和捕食者密度的综合系统。数学分析表明,在一定条件下,存在唯一的正平衡点,并且此平衡点全局稳定。进一步,捕食者的数量随着食饵庇护所数量增加而降低;在一定条件下,食饵的数量随着食饵庇护所数量增加先增加后降低,在足够强的庇护所强度下,两物种出现灭绝。对比以往研究,利用显式含有和隐含空间庇护所的数学模型所得结论不一致,这意味着在研究庇护所对捕食系统种群动态影响时,空间结构可能起着重要作用。

关键词:庇护所,迁移,稳定性,李雅普诺夫函数,斑块模型

The effect of prey refuge in a patchy Leslie-Gower predation system

LIU Zhiguang *
Institute of Applied Mathematics, School of Mathematics and Statistics, Henan University, Kaifeng 475004, *China*

Abstract: Predation is a common and important species interaction in many ecological systems. Mathematical models are important and very useful tools to understand and analyze the dynamic behavior of the predator-prey systems. Classical predator-prey models such as the Lotka-Volterra model and Leslie-Gower model can be used in a homogeneous environment. However, in general, the environment is heterogeneous and this can be represented using a set of discrete patches connected by migration. In the simplest situation, the two patches predator-prey model is used, which is composed of the local population process and the dispersal from patch to patch. Prey escaping predation in space or time is widely observed. Spatial or temporal refuges are well-known examples of this class of mechanism. Most theoretical studies have focused on how refuges add stability to the system with predator-prey interactions. The role of spatial and temporal refuges on species coexistence in communities with intraguild predation has also been investigated. These studies have two characteristics. First, most of the research is based on the Lotka-Volterra framework, only a few on the Leslie-Gower framework. Second, the traditional way to model this is to modify the functional response of predators and consider prey refuges, implicitly. The prey refuge can positively affect the growth of prey and negatively that of predators, because the decrease of predation success can lead to the reduction of prey mortality. On the other hand, the hiding behavior of prey could be either advantageous or detrimental for the involved populations. For example, the prey population in the refuges has a low or even negative growth rate because they are rarely offered feeding or mating opportunities. That is, there is a different population structure between the prey refuge and the normal habitat patch. Therefore, it is more reasonable to consider prey refuge explicitly. Based on the above consideration, this paper proposes a Leslie-Gower predator-prey model incorporating the effect

基金项目:中国博士后科学基金项目(2017M612388);国家自然科学基金项目(31200312);河南大学科学基金项目(yqpy20140045)
收稿日期:2017-04-13;　　**网络出版日期**:2017-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: liuzhiguang@henu.edu.cn

of prey refuge explicitly in a two-patch environment. We assume that the prey dispersal is at a constant migration rate and is faster than the local predator-prey interaction, while the predator cannot disperse between patches. Taking advantage of the two different time scales, we use aggregation methods to obtain a reduced (aggregated) model governing the total prey and predator densities. The mathematical analysis of the aggregated model shows that there exists a unique and globally stable positive equilibrium under a certain condition. Simple mathematical analysis shows that increasing the amount of refuge can increase predator densities. As far as the prey species is concerned, under a certain condition, there exists a threshold, such that, for the prey refuge smaller than this threshold, increasing the amount of prey refuge can increase the prey densities, and if the prey refuge is larger than this threshold, increasing the amount of prey refuge can decrease the prey densities. Furthermore, prey and predator will become extinct when the effect of prey refuge is strong enough. In contrast to previous research, the effects of refuges used by the prey are different in spatially implicit and spatially explicit models. The discrepancy suggests that the spatial structure is important when refuges are included.

Key Words: refuge; migration; stability; Lyapunov function; patchy model

捕食是许多生态系统常见而又非常重要的种间作用关系。数学模型是理解和分析捕食者-食饵系统动态行为的一个重要且有效的工具,这其中最早也最著名的是 Lotka-Volterra 模型[1]。这个模型假设捕食者对食饵的捕食效率(即功能反应)随食饵种群密度的增加而成直线增加,但是实验数据表明这个假设对很多种群不太合理[2]。根据物种类型和它们所处的环境,Holling 提出 3 种不同类型的功能反应[3]。这些功能反应函数都假设捕食者的捕食效率只依赖食饵的数量,因此被称为食饵依赖的功能反应。但越来越多的研究发现,有些物种捕食者的捕食效率除了受到食饵数量的影响,还会受到捕食者数量的影响,因此提出各种捕食者依赖的功能反应函数,例如率依赖[4]和捕食者间相互干扰[5-6]的功能反应函数。

另一类有趣的捕食者-食饵模型是考虑捕食者的增长函数与捕食函数不同。假设捕食者的增长项依赖捕食者和食饵数量的比值,这就是所谓的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型[7]。通过数值模拟[8]或严格的数学证明[9-10],可以知道这个系统唯一的正平衡点是全局稳定的。基于 Leslie-Gower 框架,很多更加实际的具体因素被引入到这个模型或者其变种形式中,如其他形式的功能反应[11-12]、扩散[13]、时滞效应[14]、收获效应[15]、Allee 效应[16]和庇护所效应[17]等。

庇护所对捕食者-食饵系统的影响是数学生态学和理论生态学领域备受关注的课题。大部分研究关注食饵庇护所对系统稳定性的影响。研究表明,食饵庇护所可以稳定共存平衡点且防止食饵种群灭绝[18]。也有一些研究揭示在一定条件下可以破坏共存平衡点的稳定性[19]。另一方面,时间和空间庇护所对杂食系统物种共存的影响也越来越受关注[20-22]。以往研究大多利用基于 Lotka-Volterra 框架的捕食模型。研究方法往往通过修改功能反应函数来隐含的考虑食饵庇护所效应。环境异质性可以为食饵种群提供空间庇护所。斑块环境下的种群相互作用模型是研究环境异质性的一个有效方法[23-26]。此模型由两部分组成,一部分用于描述局部的物种相互作用,另一部分用于描述斑块间的迁移。受此启发,本研究提出一个两斑块环境的 Leslie-Gower 模型。其中一个斑块表示开放的生境,另一个斑块表示食饵的庇护所,从而就可以显式地研究食饵庇护所的影响。基于此,本研究重点关注食饵庇护所对系统稳定性和捕食者食饵密度变化的影响。

1 捕食者-食饵的完全模型

假设有两个斑块,斑块 1 上面生活着捕食者和食饵。$x_1(t)$ 和 $y(t)$ 表示在斑块 1 上 t 时刻的食饵和捕食者的种群密度,可以用以下微分方程来描述:

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = (r_1 - b_1 x_1 - a_1 y) x_1 \\ \dfrac{dy}{dt} = \left(r_2 - \dfrac{a_2 y}{x_1}\right) y \end{cases} \tag{1}$$

这就是所谓的 Leslie-Gower 捕食者-食饵模型[7-11]。此模型假设捕食者的环境容纳量与食饵数量成比例。它强调捕食者和食饵的增长率都存在一个上限的实际情况，而这是 Lotka-Volterra 模型没有注意到的[10]。这个上限只有在适合的条件下才能达到：对于捕食者来说，是在单位捕食者占有的食饵数量最大时；对于食饵来说，是在单位食饵占有的捕食者最少时。其中，r_1，a_1，b_1，r_2 和 a_2 是模型参数，都假设为正值。这些参数的生物学意义为：r_1 表示斑块 1 上食饵的增长率，b_1 表示斑块 1 上食饵的种内竞争强度，a_1 是最大捕食率，r_2 表示斑块 1 捕食者的增长率，a_2 和 a_1 有类似的意义。

另外，假设斑块 2 为庇护所斑块，只有食饵才可以迁移到上面，而捕食者不能迁移到上面。且假设斑块 2 上面食饵的增长率为负，这是考虑到庇护所斑块上面缺少资源和寻找配偶的机会[27]。假设迁移和生物相互作用发生在两个不同的时间尺度上。迁移发生在快时间尺度，而种群的增长、死亡和捕食发生在慢时间尺度。本研究仅考虑非密度依赖的迁移方式。根据以上假设，可以建立一个显式含有庇护所的两斑块捕食者-食饵模型如下：

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{d\tau} = \alpha x_2 - \beta x_1 + \varepsilon(r_1 - b_1 x_1 - a_1 y) x_1 \\ \dfrac{dx_2}{d\tau} = \beta x_1 - \alpha x_2 + \varepsilon(-d x_2) \\ \dfrac{dy}{d\tau} = \varepsilon\left(r_2 - \dfrac{a_2 y}{x_1}\right) y \end{cases} \tag{2}$$

式中，参数 ε 是一个非常小且无量纲的正数，它表示快慢时间尺度的比率。τ 是快时间尺度。参数 β 表示食饵从斑块 1 到斑块 2 的迁移率，α 的意义相反。参数 d 表示斑块 2 上食饵的增长率，$d > 0$ 表示在庇护所斑块上食饵只能死亡。

2　综合模型

基于已有的理论[23]，可以将以上的完全系统简化成只有两个变量的综合模型。这个方法的思想就是当有快慢两个时间尺度的时候，认为在慢时间尺度系统的每一个时刻，快时间尺度系统都处于平衡态。因此可以将快时间尺度系统的平衡点代入到慢时间尺度的系统中，从而得到简化的综合系统。具体操作的方法是：第一步，忽略方程的慢时间尺度部分，从而研究在快时间尺度下的迁移模型。先来计算快时间尺度系统的平衡点。选取两斑块上物种的总密度作为综合变量，即

$$x_1(\tau) + x_2(\tau) = x(\tau)\ ,\ y(\tau) = y(\tau) \tag{3}$$

在快时间尺度上，$x(\tau)$ 和 $y(\tau)$ 是常数。迁移可以改变两个斑块上食饵的比例，但不能改变它们的总密度。对方程(2)，令 $\varepsilon = 0$，快的时间系统的平衡点为

$$x_1^* = \frac{\alpha x}{\alpha + \beta}\ ,\ x_2^* = \frac{\beta x}{\alpha + \beta} \tag{4}$$

参数 $\dfrac{\beta}{\alpha + \beta}$ 表示停留在斑块 2 上的食饵种群的比例，也就是常数比例的食饵种群利用庇护所。因此，综合模型可以通过以下的步骤得到：

(I) 把模型(2)的前两个方程相加，得到

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{d\tau} = \varepsilon(r_1 x_1 - b_1 x_1{}^2 - d x_2 - a_1 x_1 y) \\ \dfrac{dy}{d\tau} = \varepsilon\left(r_2 - \dfrac{a_2 y}{x_1}\right) y \end{cases} \tag{5}$$

(II) 将 x_1^* 和 x_2^* 带入到模型 (2)，得到慢时间尺度下的综合系统：

$$\begin{cases}\dot{x}(t)=\left(\dfrac{\alpha r_1-\beta d}{\alpha+\beta}-\dfrac{\alpha^2 b_1}{(\alpha+\beta)^2}x-\dfrac{\alpha a_1}{\alpha+\beta}y\right)x\\ \dot{y}(t)=\left(r_2-\dfrac{a_2(\alpha+\beta)y}{\alpha x}\right)y\end{cases} \tag{6}$$

式中 $t=\varepsilon\tau$ 是慢时间尺度。

3 综合模型正平衡点的稳定性

通过简单计算,可以得到系统(6)唯一的内部平衡点:

$$x^*=\frac{a_2(\alpha+\beta)(\alpha r_1-\beta d)}{\alpha^2(b_1a_2+a_1r_2)},\ y^*=\frac{r_2(\alpha r_1-\beta d)}{\alpha(b_1a_2+a_1r_2)} \tag{7}$$

此平衡点为正需要满足条件 $\dfrac{\beta}{\alpha+\beta}<\dfrac{r_1}{r_1+d}$。显然,$(x^*,y^*)$ 满足以下等式:

$$\begin{cases}\dfrac{\alpha r_1-\beta d}{\alpha+\beta}=\dfrac{\alpha^2 b_1}{(\alpha+\beta)^2}x^*+\dfrac{\alpha a_1}{\alpha+\beta}y^*\\ r_2=\dfrac{a_2(\alpha+\beta)y^*}{\alpha x^*}\end{cases} \tag{8}$$

因此,关于内部平衡点稳定性的主要结果表述如下:

定理 3.1 当 $\dfrac{\beta}{\alpha+\beta}<\dfrac{r_1}{r_1+d}$,系统(6)的存在唯一的正平衡点 (x^*,y^*) 且是全局渐近稳定的。

证明:首先构造李雅普诺夫函数:

$$V(x,y)=\ln\frac{x}{x^*}+\frac{x^*}{x}+\frac{a_1\alpha^2x^*}{a_2(\alpha+\beta)^2}\left(\ln\frac{y}{y^*}+\frac{y^*}{y}\right) \tag{9}$$

显然,$V(x,y)$ 当 $x>0,\ y>0$ 是有定义且连续。这个函数满足:

$$\frac{\partial V}{\partial x}=\frac{1}{x}\left(1-\frac{x^*}{x}\right),\ \frac{\partial V}{\partial y}=\frac{a_1\alpha^2x^*}{a_2(\alpha+\beta)^2}\frac{1}{y}\left(1-\frac{y^*}{y}\right) \tag{10}$$

因此,正平衡点 (x^*,y^*) 是函数 $V(x,y)$ 在第一象限的唯一极小值点。因为 $\lim\limits_{x\to0+}V(x,y)=\lim\limits_{y\to0+}V(x,y)=\lim\limits_{x\to+\infty}V(x,y)=\lim\limits_{y\to+\infty}V(x,y)=+\infty$,所以点 (x^*,y^*) 是全局最小值点,即

$$V(x,y)>V(x^*,y^*)=1+\frac{a_1\alpha^2x^*}{a_2(\alpha+\beta)^2}>0,\quad(x>0,y>0) \tag{11}$$

沿着系统(6)的解,计算 $V(x,y)$ 的导数,并结合等式(8),得到

$$\begin{aligned}\frac{dV(x,y)}{dt}&=\frac{\partial V}{\partial x}\dot{x}+\frac{\partial V}{\partial y}\dot{y}\\
&=\frac{1}{x}\left(1-\frac{x^*}{x}\right)\left(\frac{\alpha r_1-\beta d}{\alpha+\beta}-\frac{\alpha^2b_1}{(\alpha+\beta)^2}x-\frac{\alpha a_1}{\alpha+\beta}y\right)x+\frac{a_1\alpha^2x^*}{a_2(\alpha+\beta)^2}\frac{1}{y}\left(1-\frac{y^*}{y}\right)\left(r_2-\frac{a_2(\alpha+\beta)y}{\alpha x}\right)y\\
&=\frac{x-x^*}{x}\left(\frac{\alpha r_1-\beta d}{\alpha+\beta}-\frac{\alpha^2b_1}{(\alpha+\beta)^2}x-\frac{\alpha a_1}{\alpha+\beta}y\right)+\frac{a_1\alpha^2x^*}{a_2(\alpha+\beta)^2}\frac{y-y^*}{y}\left(r_2-\frac{a_2(\alpha+\beta)y}{\alpha x}\right)\\
&=\frac{x-x^*}{x}\left(\frac{\alpha^2b_1}{(\alpha+\beta)^2}(x^*-x)+\frac{\alpha a_1}{\alpha+\beta}(y^*-y)\right)+\frac{a_1\alpha x^*}{(\alpha+\beta)}\frac{y-y^*}{y}\left(\frac{xy^*-xy+xy-yx^*}{xx^*}\right)\\
&=-\frac{\alpha^2b_1}{(\alpha+\beta)^2}\frac{(x-x^*)^2}{x}-\frac{a_1\alpha}{(\alpha+\beta)}\frac{(y-y^*)^2}{y}\end{aligned}$$

显然,对 $x > 0, y > 0$,除了在正平衡点 (x^*, y^*) 处 $\frac{dV}{dt} = 0$,其他地方 $\frac{dV}{dt} < 0$。利用李雅普诺夫渐近稳定定理,此时系统(6)正平衡点 (x^*, y^*) 是全局渐近稳定的。

4 食饵庇护所的影响

4.1 食饵庇护所对捕食者密度的影响

为了方便,令 $u = \frac{\beta}{\alpha + \beta}$。则参数 u 表示停留在斑块 2 上的食饵种群的比例,也就是常数比例的食饵种群利用庇护所。改写 y^* 的表达式为如下形式:

$$y^* = \frac{r_2}{b_1 a_2 + a_1 r_2}\left(r_1 + d - \frac{d}{1 - u}\right) \tag{12}$$

因为 y^* 是 u 的减函数,所以捕食者的平衡密度随着食饵庇护所数量的增加而降低。如果 $\frac{r_1}{r_1 + d} < u < 1$,捕食者灭绝。

4.2 食饵庇护所对食饵密度的影响

改写 x^* 的表达式为如下形式:

$$x^* = \frac{a_2(r_1 - r_1 u - du)}{(1 - u)^2(b_1 a_2 + a_1 r_2)} \tag{13}$$

通过计算 x^* 关于 u 的导数:

$$\frac{dx^*}{du} = \frac{a_2}{b_1 a_2 + a_1 r_2}\frac{r_1 - d - (r_1 + d)u}{(1 - u)^3} \tag{14}$$

结果表明,存在一个阈值 $\gamma^* = \frac{r_1 - d}{r_1 + d}$。如果 $0 < u < \frac{r_1 - d}{r_1 + d}$,则 x^* 是关于 u 严格增函数,即随着食饵庇护所数量的增加,食饵的数量增加。如 $\frac{r_1 - d}{r_1 + d} < u < \frac{r_1}{r_1 + d}$,则 x^* 是 u 的严格减少函数,即随着食饵庇护所数量的增加,食饵的数量减少。如 $\frac{r_1}{r_1 + d} < u < 1$,则食饵灭绝。因此,当 $u = \frac{r_1 - d}{r_1 + d}$ 时, x^* 达到它的最大值 $\frac{a_2 (r_1 + d)^2}{4d(b_1 a_2 + a_1 r_2)}$。

5 结果与讨论

在空间生态学的研究中,常见的数学模型可分为反应扩散方程、基于个体模型、集合种群模型、斑块模型和网格模型[24]。网格模型常用于考虑空间结构和局部扩散对系统时空动态的影响。而斑块模型常用于研究空间异质性和全局扩散对生态系统时空动态的影响。本研究就是利用斑块模型来考虑庇护所斑块和普通斑块间的异质性对种群动态影响的。另外以往关于斑块环境下捕食系统的研究大多假设迁移和局域相互作用发生在同一时间尺度,很少研究假设迁移发生在快时间尺度[25-26]。但很多现实情况是迁移和种群的增长、死亡及捕食发生在不同的时间尺度。比如,在水生环境下,浮游动物每天都表现出一种垂直迁移。两个主要因子可以解释这种现象:光和食物。在白天,光线增加了被鱼类捕食的风险,这导致很多物种向下迁移到光线暗的地方从而减少捕食风险。晚上,这些物种在向上迁移去消费那些白天生产出的浮游植物[26]。在这种情况下,迁移相对于种群的增长、死亡和捕食来说是快时间尺度的。因为迁移每天都发生,而种群的增长、死亡和捕食发生在星期或者月的时间尺度上的。因此,假设迁移和种群过程不在同一个时间尺度往往更符合实际[23,25-27]。另外,两个时间尺度的好处在于可以利用奇异摄动理论将系统简化[25],这样数学上更方便分析。

否则,包括两个斑块和迁移的模型非常复杂,很难得到一般的分析结果。

大部分关于空间庇护所对捕食系统动态影响的研究都基于 Lotka-Volterra 模型框架,有的研究采用隐含空间庇护所的模型[19],有的研究采用显式含有空间庇护所的模型[27]。本研究基于 Leslie-Gower 捕食模型系统,而基于这个模型揭示食饵庇护所对系统动态的研究相对较少。因此本研究对全面认识和理解庇护所对不同类型生态系统动态的影响是非常有帮助的。最近,也有研究基于 Leslie-Gower 捕食系统,采用空间隐含的方法研究食饵庇护所对系统动态的影响[17]。研究揭示食饵庇护所对系统的续存没有影响,但是增加了食饵平衡密度;在一定条件下,捕食者平衡密度与庇护所的数量呈现单峰曲线。与之不同,本研究采用显式含有空间庇护所的方法,这样更能体现空间及空间异质性所起到的作用。研究表明捕食者的平衡种群密度随着躲进庇护所食饵数量增加而降低。这是因为被保护的食饵数量越多,捕食者的食物就越少,当然数量会越低。研究还发现在一定条件下,随着躲进庇护所食饵数量的增加,食饵的平衡密度先增加后降低。这是因为我们假设庇护所上食饵不能生存。当躲进庇护所食饵数量比较小时,庇护所的保护作用大于捕食效应,所以食饵数量增加。但当被保护的食饵数量达到一定程度时,因庇护所上没有食物,此时庇护所对躲在它上面的食饵的不利影响大于保护作用,因此食饵数量下降。这也就是说食饵种群存在一种利用庇护所的最佳策略。不能一味的躲进庇护所里面不出来,这实质上是捕食和庇护作用的权衡。显式含有和隐含空间庇护所的数学模型所得结论不一致,这意味着在研究庇护所对捕食系统种群动态影响时,空间结构可能起着重要作用。到底哪种理论预测的结果更合理,还需结合以后的实验工作来检验。

本研究假设斑块间食饵的迁移是一种非密度依赖的方式。它代表的是一种逃逸行为,但这里给出的是被动的扩散而已,并没有体现出随捕食压力加重的逃逸行为。假设食饵迁移是一种密度依赖的方式会更加合理。比如假设食饵的迁移率依赖所在斑块的捕食者密度[25]、食饵密度[23]或者同时依赖于捕食者和食饵密度[26]。另外,本研究为了分析方便,假设只有两个空间斑块,扩展到多斑块的情形也是值得思考的问题。此时,庇护所的空间位置、大小及空间结构对系统动态行为都会有影响[28]。

参考文献(References):

[1] Lotka A J. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins Co., Inc., 1924.

[2] Begon M, Townsend C R, Harper J L. Ecology: From Individuals to Ecosystems. 4th ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2005.

[3] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. The Canadian Entomologist, 1959, 91(7): 385-398.

[4] Arditi R, Ginzburg L R. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. Journal of Theoretical Biology, 1989, 139(3): 311-326.

[5] Beddington J R. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. Journal of Animal Ecology, 1975, 44(1): 331-340.

[6] DeAngelis D L, Goldstein R A, O'Neill R V. A model for tropic interaction. Ecology, 1975, 56(4): 881-892.

[7] Leslie P H, Gower J C. The properties of a stochastic model for the predator - prey type of interaction between two species. Biometrika, 1960, 47(3/4): 219-234.

[8] Pielou EC. Mathematical Ecology. New York: John Wiley & Sons, 1977.

[9] Hsu SB, Huang TW. Global stability for a class of predator - prey systems. SIAM Journal on Applied Mathematics, 1995, 55(3): 763-783.

[10] Korobeinikov A. A Lyapunov function for Leslie-Gower predator-prey models. Applied Mathematics Letters, 2001, 14(6): 697-699.

[11] Aziz-Alaoui M A, Okiye M D. Boundedness and global stability for a predator-prey model with modified Leslie-Gower and Holling-type II schemes. Applied Mathematics Letters, 2003, 16(7): 1069-1075.

[12] Huang J C, Ruan S G, Song J. Bifurcations in a predator-prey system of Leslie type with generalized Holling type III functional response. Journal of Differential Equations, 2014, 257(6): 1721-1752.

[13] Yang W S. Global asymptotical stability and persistent property for a diffusive predator - prey system with modified Leslie - Gower functional response. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2013, 14(3): 1323-1330.

[14] Nindjin A F, Aziz-Alaoui M A, Cadivel M. Analysis of a predator - prey model with modified Leslie-Gower and Holling-type II schemes with time delay. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2006, 7(5): 1104-1118.

[15] Gupta RP, Chandra P. Bifurcation analysis of modified Leslie-Gower predator-prey model with Michaelis-Menten type prey harvesting. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2013, 398(1): 278-295.

[16] Aguirre P, González-Olivares E, Sáez E. Three limit cycles in a Leslie-Gower predator-prey model with additive Allee effect. SIAM Journal on Applied Mathematics, 2009, 69(5): 1244-1262.

[17] Chen F D, Chen L J, Xie X D. On a Leslie-Gower predator-prey model incorporating a prey refuge. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2009, 10(5): 2905-2908.

[18] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey, fewer predators and enhanced stability. Ecological Modelling, 2003, 166(1/2): 135-146.

[19] Ma Z H, Li W L, Zhao Y, Wang W T, Zhang H, Li Z Z. Effects of prey refuges on a predator-prey model with a class of functional responses: the role of refuges. Mathematical Biosciences, 2009, 218(2): 73-79.

[20] Finke D L, Denno R F. Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. Oecologia, 2006, 149(2): 265-275.

[21] Amarasekare P. Coexistence of intraguild predators and prey in resource-rich environments. Ecology, 2008, 89(10): 2786-2797.

[22] Liu Z G, Zhang F P. Species coexistence of communities with intraguild predation: the role of refuges used by the resource and the intraguild prey. Biosystems, 2003, 114(1): 25-30.

[23] Michalski J, Poggiale JC, Arditi R, Auger PM. Macroscopic dynamic effects of migrations in patchy predator-prey systems. Journal of Theoretical Biology, 1997, 185(4): 459-474.

[24] Briggs C J, Hoopes M F. Stabilizing effects in spatial parasitoid-host and predator-prey models: a review. Theoretical Population Biology, 2004, 65(3): 299-315.

[25] El Abdllaoui A, Auger P, Kooi B W, de laParra R B, Mchich R. Effects of density-dependent migrations on stability of a two-patch predator-prey model. Mathematical Biosciences, 2007, 210(1): 335-354.

[26] Mchich R, Auger P, Poggiale JC. Effect of predator density dependent dispersal of prey on stability of a predator-prey system. Mathematical Biosciences, 2007, 206(2): 343-356.

[27] Ma Z H, Wang S F, Li W D, Li Z Z. The effect of prey refuge in a patchy predator-prey system. Mathematical Biosciences, 2013, 243(1): 126-130.

[28] Mistro D C, Rodrigues L A D, Varriale M C. The role of spatial refuges in coupled map lattice model for host-parasitoid systems. Bulletin of Mathematical Biology, 2009, 71(8): 1934-1953.