Advances in Applied Mathematics 应用数学进展, **2026, 15(4), 694-700**
Published Online April 2026 in Hans. https://www.hanspub.org/journal/aam
https://doi.org/10.12677/aam.2026.154194

含恐惧效应与二次死亡率的捕食者–猎物模型的动力学分析

徐宇轩

浙江师范大学数学科学学院，浙江 金华

收稿日期：2026年3月23日；录用日期：2026年4月18日；发布日期：2026年4月24日

摘　要

为更贴近真实生态机制，本文研究一类同时考虑恐惧效应与捕食者二次死亡率的捕食者–猎物模型。通过求解平衡方程并结合雅可比矩阵特征值判据，分析边界平衡点与共存平衡点的存在性及局部稳定性。结果表明：恐惧效应与密度制约型死亡机制可显著改变系统稳态结构，并在一定条件下促进两种群稳定共存。

关键词

捕食者–猎物模型，恐惧效应，二次死亡率，平衡点，局部稳定性

Dynamical Analysis of a Predator-Prey Model with Fear Effect and Secondary Mortality

Yuxuan Xu

School of Mathematical Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: March 23, 2026; accepted: April 18, 2026; published: April 24, 2026

Abstract

To better reflect ecological mechanisms, we study a predator-prey model incorporating both fear effect and secondary mortality of predators. By solving equilibrium equations and applying eigenvalue criteria of the Jacobian matrix, we investigate the existence and local stability of boundary and coexistence equilibria. The results indicate that fear effect and density-dependent mortality

文章引用: 徐宇轩. 含恐惧效应与二次死亡率的捕食者-猎物模型的动力学分析[J]. 应用数学进展, 2026, 15(4): 694-700. DOI: 10.12677/aam.2026.154194

can reshape the steady-state structure and may promote stable coexistence under certain conditions.

Keywords

Predator-Prey Model, Fear Effect, Secondary Mortality, Equilibrium, Local Stability

1. 引言

捕食者－猎物模型[1] [2]是生态学中应用广泛的经典模型，用于刻画捕食者与猎物种群之间的相互作用机制。该模型反映了捕食者依赖捕食猎物获取能量与营养、从而影响双方数量变化与动态演化的基本过程。另外，随着反应扩散方程理论的发展，许多学者提出了各种种群生态学机制来更准确地描述捕食者和猎物之间的关系。特别是恐惧效应，功能反应和死亡率，使物种的动力学行为更加真实。

近年来，捕食者存在所引发的“非致死性效应”(即恐惧效应)被认为能够通过抑制猎物摄食与繁殖、改变行为分配等途径，显著重塑捕食者－猎物系统的动力学结构，因而成为理论生态学建模的重要方向之一。围绕这一主题，已有研究从多种机制层面对恐惧效应进行了拓展与刻画：例如，[3]研究了将恐惧因子与 Allee 效应耦合，指出在低密度阶段恐惧代价可能放大灭绝风险并改变共存阈值；Panday 等[4]进一步引入时滞型恐惧响应，讨论行为调整的延迟如何影响系统稳定性与分岔行为；Zhang 等[5]针对含猎物庇护所的捕食者－猎物模型，分析了恐惧效应对系统动力学行为的调控影响。Barman 等[6]在分数阶捕食者－猎物框架下同时考虑捕食者诱发的恐惧效应与猎物庇护所，揭示二者对系统演化的综合作用。Wang 等[7]则将恐惧效应与猎物庇护所等生态过程联立，揭示“庇护－恐惧”机制的竞争/协同会显著改变平衡态的存在域与稳定域。与此同时，在考虑空间扩散的框架下，Dai 和 Sun [8]、Zhang 等[9]通过 Turing 与 Turing-Hopf 分支分析表明，恐惧水平可作为关键调控参数，诱导或抑制时空斑图与振荡结构。相关研究亦显示，随恐惧强度增强，系统可能由极限环振荡逐步过渡至稳态，呈现一定的“稳定化”趋势(Tiwari 等[10])。综合上述恐惧效应的研究，本文参考[11]的恐惧函数：

$$f\left(\alpha,\eta,v\right)=\eta+\frac{1-\eta}{1+\alpha v}=\frac{1+\eta\alpha v}{1+\alpha v}. \tag{1}$$

其中，η 表示恐惧水平的最小值，α 表示恐惧程度，用以刻画猎物由于捕食者存在而产生的反捕食行为。

捕食者的摄食率随猎物密度变化的函数在生态学中称为功能反应。它是生态学中的一个关键因素，它描述了每种捕食者的捕食率如何随猎物大小而变化。[12]提出了三类功能反应，分别为 Holling I 型、II 型与 III 型。在本文中，本文采用应用较为广泛的 Holling I 型功能反应，其形式如下：βuv，这里的 β 表示捕食者对猎物的遭遇－捕获效率，β 越大，说明捕食者搜索更快、捕获更容易。

同时已有研究指出，死亡率项是刻画种群动力学不可或缺的组成部分。除生态模型中最常见的线性死亡率之外，为更真实地描述捕食者－猎物系统的演化过程，引入非线性死亡率同样具有重要意义。相关研究在水质模型的性能比较中发现，采用“二次死亡率”更有利于实现食物网的“闭合”；同时，将二次死亡率作用于中级捕食者(例如鱼类养殖者所关注的对象)也能够产生较为合理的模型行为与生态学解释。基于此，二次死亡率被视为捕食者－猎物建模中值得关注的一类关键非线性机制[13]。

2. 平衡点分析

考虑如下捕食者–猎物模型(在生物学意义下仅讨论 $u \ge 0, v \ge 0$):

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = r_0 u\left(\dfrac{1+\alpha\eta v}{1+\alpha v}\right) - \delta_1 u - \gamma u^2 - \beta uv, \\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = \theta\beta uv - \delta_2 v^2, \end{cases} \tag{2}$$

其中 $u(t)$ 与 $v(t)$ 分别表示猎物与捕食者种群密度，参数 r_0 表示自然出生率、δ_1 表示猎物的自然死亡率，γ 表示由种内竞争导致的密度制约(衰减)系数，参数 η 表示恐惧水平的最小值，α 表示恐惧程度，用以刻画猎物由于捕食者存在而产生的反捕食行为，β 表示捕食者对猎物的遭遇–捕获效率，δ_2 是捕食者二次死亡率，θ 为由猎物生物量向捕食者生物量转化的效率系数。

令

$$f(u,v) = r_0 u\left(\frac{1+\alpha\eta v}{1+\alpha v}\right) - \delta_1 u - \gamma u^2 - \beta uv,\ g(u,v) = \theta\beta uv - \delta_2 v^2.$$

平衡点 (u,v) 满足 $f(u,v)=0, g(u,v)=0$。注意到

$$f(u,v) = u\left[r_0\left(\frac{1+\alpha\eta v}{1+\alpha v}\right) - \delta_1 - \gamma u - \beta v\right], \tag{3}$$

$$g(u,v) = v(\theta\beta u - \delta_2 v). \tag{4}$$

2.1. 边界平衡点

- **灭绝平衡点**：由 $u=0$ 代入(4)得 $g(0,v) = -\delta_2 v^2 = 0 \Rightarrow v = 0$，故

$$E_0 = (0,0).$$

- **仅猎物平衡点**：由 $v=0$ 代入(3)得

$$f(u,0) = u(r_0 - \delta_1 - \gamma u) = 0,$$

因此除 $u=0$ 外，还可得

$$E_1 = \left(\frac{r_0-\delta_1}{r}, 0\right),\ \text{其存在条件为 } r_0 > \delta_1.$$

- **仅捕食者平衡点不存在**：当 $u=0$ 时，第二式退化为 $\dot{v} = -\delta_2 v^2$，除 $v=0$ 外无正解，因此不存在形如 $(0,v)$ ($v>0$)的边界平衡点。

2.2. 正平衡点

当 $u>0, v>0$ 时，由(4)必有

$$\theta\beta u - \delta_2 v = 0 \ \Rightarrow\ v = ku,\ k := \frac{\theta\beta}{\delta_2} > 0. \tag{5}$$

将(5)代入(3)中括号项为零的条件，可得

$$r_0\left(\frac{1+\alpha\eta(ku)}{1+\alpha(ku)}\right) - \delta_1 - (\gamma+\beta k)u = 0. \tag{6}$$

记

$$\kappa := \alpha k = \frac{\alpha\theta\beta}{\delta_2},\quad c_0 := \gamma + \beta k = r + \frac{\theta\beta^2}{\delta_2},$$

则(6)等价于关于 u 的二次方程

$$(c_0\kappa)u^2 + \left[c_0 - \kappa(r_0\eta - \delta_1)\right]u + (\delta_1 - r_0) = 0. \tag{7}$$

其判别式为

$$\Delta = \left[c_0 - \kappa(r_0\eta - \delta_1)\right]^2 - 4(c_0\kappa)(\delta_1 - r_0). \tag{8}$$

若(7)存在正根，则正平衡点 $E_* = (u_*, v_*)$ 给出为

$$u_* = \frac{-\left[c_0 - \kappa(r_0\eta - \delta_1)\right] + \sqrt{\Delta}}{2c_0\kappa},\quad v_* = ku_* = \frac{\theta\beta}{\delta_2}u_*. \tag{9}$$

若 $r_0 > \delta_1$，则(7)的常数项 $(\delta_1 - r_0) < 0$ 且 $c_0\kappa > 0$，从而该二次方程必存在且仅存在一个正根，故共存平衡点 E_* 唯一存在，并由(9)给出。

3. 平衡点的局部稳定性

考虑系统

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = r_0 u\left(\dfrac{1+\alpha\eta v}{1+\alpha v}\right) - \delta_1 u - ru^2 - \beta uv, \\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} = \theta\beta uv - \delta_2 v^2, \end{cases} \tag{10}$$

并定义

$$\phi(v) := \frac{1+\alpha\eta v}{1+\alpha v},\quad \phi'(v) = \frac{\alpha(\eta-1)}{(1+\alpha v)^2}.$$

记右端为 $f(u,v)$ 与 $g(u,v)$，则雅可比矩阵为

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f}{\partial u} & \dfrac{\partial f}{\partial v} \\ \dfrac{\partial g}{\partial u} & \dfrac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_0\phi(v) - \delta_1 - 2\gamma u - \beta v & u\left(r_0\phi'(v) - \beta\right) \\ \theta\beta v & \theta\beta u - 2\delta_2 v \end{pmatrix}. \tag{11}$$

3.1. 边界平衡点 $E_0 = (0,0)$ 的稳定性

由(11)得

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} r_0 - \delta_1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},\quad \lambda_1 = r_0 - \delta_1,\ \lambda_2 = 0.$$

因此 E_0 为非双曲平衡点。进一步注意到在第一象限内，

$$\dot{u} = u\left[(r_0 - \delta_1) + \mathcal{O}(u) + \mathcal{O}(v)\right],\quad \dot{v} = v(\theta\beta u - \delta_2 v).$$

- 若 $r_0 > \delta_1$，则沿 $v = 0$ 轴有 $\dot{u} = (r_0 - \delta_1)u - \gamma u^2 > 0$ (对足够小的 $u > 0$)，故 E_0 不稳定。
- 若 $r_0 < \delta_1$，则存在 E_0 的一个邻域使得 $\dot{u} < 0$ (对 $u > 0$)，从而 $u(t) \to 0$；并且当 $u(t)$ 足够小时，

$\dot{v} \le -\dfrac{\delta_2}{2}v^2$ (对 v 不太小或 u 足够小均成立)，于是 $v(t) \to 0$。因此 E_0 在第一象限内局部渐近稳定。

- 临界情形 $r_0 = \delta_1$ 需依赖高阶项判别，本文不再展开。

3.2. 边界平衡点 $E_1 = \left(\frac{r_0 - \delta_1}{\gamma}, 0\right)$ 的稳定性

当 $r_0 > \delta_1$ 时，平衡点

$$E_1 = (u_1, 0), \quad u_1 := \frac{r_0 - \delta_1}{\gamma}$$

存在。由(11) (取 $v = 0$，$\phi(0) = 1$，$\phi'(0) = \alpha(\eta - 1)$)得

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -(r_0 - \delta_1) & u_1\left(r_0\alpha(\eta - 1) - \beta\right) \\ 0 & \theta\beta u_1 \end{pmatrix}.$$

其特征值为

$$\lambda_1 = -(r_0 - \delta_1) < 0, \quad \lambda_2 = \theta\beta u_1 > 0.$$

因此 E_1 始终为**鞍点**(局部不稳定)。

3.3. 正平衡点 $E_* = (u_*, v_*)$ 的稳定性

设正平衡点存在($u_* > 0, v_* > 0$)。由平衡条件

$$0 = g(u_*, v_*) = v_*\left(\theta\beta u_* - \delta_2 v_*\right)$$

可得

$$v_* = k u_*, \quad k := \frac{\theta\beta}{\delta_2} > 0. \tag{12}$$

同时由 $f(u_*, v_*) = 0$ 得

$$r_0\phi(v_*) - \delta_1 - \gamma u_* - \beta v_* = 0. \tag{13}$$

将(12)~(13)代入(11)可化简得到

$$J(E_*) = \begin{pmatrix} -\gamma u_* & u_*\left(\dfrac{r_0\alpha(\eta - 1)}{(1 + \alpha v_*)^2} - \beta\right) \\ \theta\beta v_* & -\theta\beta u_* \end{pmatrix}.$$

因此

$$\operatorname{tr} J(E_*) = -(\gamma + \theta\beta) u_* < 0, \tag{14}$$

并且行列式为

$$\begin{aligned} \det J(E_*) &= \gamma\theta\beta u_*^2 - \theta\beta u_* v_*\left(\frac{r_0\alpha(\eta - 1)}{(1 + \alpha v_*)^2} - \beta\right) \\ &= \theta\beta u_*^2\left[\gamma + \frac{\theta\beta^2}{\delta_2} - \frac{\theta\beta}{\delta_2} \cdot \frac{r_0\alpha(\eta - 1)}{(1 + \alpha v_*)^2}\right]. \end{aligned} \tag{15}$$

由二维自治系统的 Routh-Hurwitz 判据，结合(14)可知：

- 若 $\det J(E_*) > 0$，则 E_* 为**局部渐近稳定**(稳定结点或稳定焦点)；

- 若 $\det J(E_*)<0$，则 E_* 为**鞍点**(不稳定)。

当 $\eta\le 1$ 时，有 $\phi'(v)\le 0$，从而 $\frac{r_0\alpha(\eta-1)}{(1+\alpha v_*)^2}\le 0$，由(15)立即推出 $\det J(E_*)>0$，因此 **$\eta\le 1$ 时正平衡点 E_* 必为局部渐近稳定**。在 $\det J(E_*)>0$ 的前提下，

$$\Delta_* := (\operatorname{tr} J(E_*))^2 - 4\det J(E_*) \tag{16}$$

满足：若 $\Delta_*>0$ 则 E_* 为稳定结点；若 $\Delta_*<0$ 则为稳定焦点。

4. 结论

本文围绕含恐惧效应与二次死亡率的捕食者－猎物模型，开展了平衡点及其局部稳定性分析，主要结论如下：

1) **平衡点结构清晰。**系统在非负象限内总存在灭绝平衡点 $E_0=(0,0)$；当 $r_0>\delta_1$ 时存在仅猎物平衡点 $E_1=\left(\frac{r_0-\delta_1}{\gamma},0\right)$。另外，共存平衡点 $E_*=(u_*,v_*)$ 满足比例关系 $v_*=\frac{\theta\beta}{\delta_2}u_*$，其中 u_* 由代入恐惧函数后得到的二次方程确定，从而可给出 E_* 的显式表达。

2) **边界平衡点的稳定性揭示“入侵机制”。**当 $r_0<\delta_1$ 时，猎物自身增长不足以抵消自然死亡，E_0 在第一象限内局部渐近稳定；当 $r_0>\delta_1$ 时，E_0 不稳定。对于 E_1，其一特征值为 $-(r_0-\delta_1)<0$，另一特征值为 $\theta\beta u_1>0$，因此 E_1 始终为鞍点，表明在仅猎物状态附近捕食者具有正增长方向，可实现入侵并破坏该边界稳态。

3) **共存平衡点的稳定性由“恐惧强度－密度制约”共同决定。**对 E_*，雅可比矩阵的迹恒为负($\operatorname{tr} J(E_*)=-(\gamma+\theta\beta)u_*<0$)，因而其局部稳定性取决于行列式符号：$\det J(E_*)>0$ 时为局部渐近稳定，$\det J(E_*)<0$ 时为鞍点。特别地，在更符合生态学解释的情形 $\eta\le 1$ (恐惧效应对猎物有效增长率具有抑制或不增强作用)下，可推出 $\det J(E_*)>0$，从而 E_* 为局部渐近稳定，体现恐惧效应与捕食者二次死亡率对系统稳定共存的促进作用。

4) **研究展望。**本文主要给出常微分系统层面的局部动力学结论；后续可进一步开展全局动力学(吸引域、持久性)、参数分岔(Hopf/鞍结等)以及引入扩散后的时空斑图与 Turing/Turing-Hopf 分支分析，以获得更完整的生态学解释。

参考文献

[1] Lotka, A.J. (1910) Contribution to the Theory of Periodic Reactions. *The Journal of Physical Chemistry*, **14**, 271-274. https://doi.org/10.1021/j150111a004

[2] Volterra, V. (1928) Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species Living Together. *ICES Journal of Marine Science*, **3**, 3-51. https://doi.org/10.1093/icesjms/3.1.3

[3] Sasmal, S.K. (2018) Population Dynamics with Multiple Allee Effects Induced by Fear Factors—A Mathematical Study on Prey-Predator Interactions. *Applied Mathematical Modelling*, **64**, 1-14. https://doi.org/10.1016/j.apm.2018.07.021

[4] Panday, P., Samanta, S., Pal, N. and Chattopadhyay, J. (2020) Delay Induced Multiple Stability Switch and Chaos in a Predator-Prey Model with Fear Effect. *Mathematics and Computers in Simulation*, **172**, 134-158. https://doi.org/10.1016/j.matcom.2019.12.015

[5] Zhang, H., Cai, Y., Fu, S. and Wang, W. (2019) Impact of the Fear Effect in a Prey-Predator Model Incorporating a Prey Refuge. *Applied Mathematics and Computation*, **356**, 328-337. https://doi.org/10.1016/j.amc.2019.03.034

[6] Barman, D., Roy, J., Alrabaiah, H., Panja, P., Mondal, S.P. and Alam, S. (2021) Impact of Predator Incited Fear and Prey Refuge in a Fractional Order Prey Predator Model. *Chaos*, *Solitons & Fractals*, **142**, Article ID: 110420. https://doi.org/10.1016/j.chaos.2020.110420

[7] Wang, J., Cai, Y., Fu, S. and Wang, W. (2019) The Effect of the Fear Factor on the Dynamics of a Predator-Prey Model

Incorporating the Prey Refuge. *Chaos*: *An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, **29**, Article ID: 083109. https://doi.org/10.1063/1.5111121

[8] Dai, B. and Sun, G. (2021) Turing-Hopf Bifurcation of a Delayed Diffusive Predator-Prey System with Chemotaxis and Fear Effect. *Applied Mathematics Letters*, **111**, Article ID: 106644. https://doi.org/10.1016/j.aml.2020.106644

[9] Zhang, X., An, Q. and Wang, L. (2021) Spatiotemporal Dynamics of a Delayed Diffusive Ratio-Dependent Predator-Prey Model with Fear Effect. *Nonlinear Dynamics*, **105**, 3775-3790. https://doi.org/10.1007/s11071-021-06780-x

[10] Tiwari, V., Tripathi, J.P., Mishra, S. and Upadhyay, R.K. (2020) Modeling the Fear Effect and Stability of Non-Equilibrium Patterns in Mutually Interfering Predator-Prey Systems. *Applied Mathematics and Computation*, **371**, Article ID: 124948. https://doi.org/10.1016/j.amc.2019.124948

[11] Sarkar, K. and Khajanchi, S. (2023) Spatiotemporal Dynamics of a Predator-Prey System with Fear Effect. *Journal of the Franklin Institute*, **360**, 7380-7414. https://doi.org/10.1016/j.jfranklin.2023.05.034

[12] Holling, C.S. (1959) Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist*, **91**, 385-398. https://doi.org/10.4039/ent91385-7

[13] Fulton, E.A., Smith, A.D.M. and Johnson, C.R. (2003) Mortality and Predation in Ecosystem Models: Is It Important How These Are Expressed? *Ecological Modelling*, **169**, 157-178. https://doi.org/10.1016/s0304-3800(03)00268-0