

具有Holling III功能反应函数的种群表观竞争模型的 dynamics 分析

闫文艳*, 王琳蓉, 雷诗艺

长安大学理学院, 陕西 西安

收稿日期: 2026年7月4日; 录用日期: 2026年7月28日; 发布日期: 2026年8月4日

摘 要

本文研究了一类具有Holling III功能反应函数的种群表观竞争模型的 dynamics 分析, 其中包含一个捕食者和两个猎物种群。首先, 运用一般的代数求解法, 得到了系统零平衡点、边界平衡点及正平衡点(双猎物 - 捕食者共存)的存在条件与解析表达式; 其次, 运用线性化方法和Routh-Hurwitz判据, 得出了系统不同平衡点的局部渐近稳定性。最后, 通过数值模拟验证了在特定参数条件下, 一个猎物种群可通过间接效应导致另一猎物种群局部灭绝。

关键词

Holling III功能反应函数, 表观竞争模型, Routh-Hurwitz判据

Dynamical Analysis of an Apparent Competition Model among Populations with Holling III Functional Response

Wenyan Yan*, Linrong Wang, Shiyi Lei

School of Science, Chang'an University, Xi'an Shaanxi

Received: July 4, 2026; accepted: July 28, 2026; published: August 4, 2026

Abstract

In this paper, dynamical analysis of an apparent competition model among populations with Holling III functional response, which consists of one predator and two prey populations, is studied. Firstly,

*通讯作者。

文章引用: 闫文艳, 王琳蓉, 雷诗艺. 具有 Holling III 功能反应函数的种群表观竞争模型的 dynamics 分析[J]. 应用数学进展, 2026, 15(8): 12-26. DOI: 10.12677/aam.2026.158329

general algebraic methods are used to obtain the existence conditions and explicit expressions for the zero equilibrium, boundary equilibria, and the positive equilibrium (where both prey species co-exist with the predator) of the model. Then, by employing the linearization method and the Routh-Hurwitz criterion, the local asymptotic stability of the model's different equilibria is derived. Finally, through numerical simulations, it is verified that the local extinction of one prey species by another prey species via indirect effects can be induced under specific parameter conditions.

Keywords

Holling III Functional Response, Apparent Competition Model, The Routh-Hurwitz Criterion

Copyright © 2026 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

捕食关系是生态系统中维持物种多样性和群落结构稳定性的重要驱动力之一[1] [2]。传统观点认为,捕食者通过直接捕杀害虫等物种,限制了猎物种群的过度增长,从而间接保护了处于更低营养级的生物及栖息地环境。然而,捕食者的生态角色远不止于此,它们还能够通过间接途径调节不同猎物物种之间的相互作用,其中最为典型的一类间接负向相互作用被称为“表观竞争”。表观竞争指的是两个或多个物种通过共享同一种天敌(捕食者、寄生者或病原体)而产生的负向间接影响。这一概念由 Holt [3] [4]于1977 年正式提出,其核心机制在于:如果一个物种的种群密度上升,不仅会直接消耗更多的共享资源,而且它会支撑起一个更大的天敌种群,从而间接地增加了对另一物种的捕食压力。此外,还存在其他类型的敌对介导的间接相互作用,包括明显的互利共生、捕食关系、共栖关系等[5] [6]。

表观竞争已经在多种生态系统中得到实证支持,被认为是解释生物入侵机制、濒危物种保护以及群落构建规律的重要假说之一。研究表明,由草食动物介导的表观竞争广泛存在于植物群落中,影响着群落结构和生态系统功能[7]。近年来,表观竞争的数学建模研究逐渐从经典的单捕食者-双猎物框架拓展到更复杂的生态情境。Lou 等系统性地研究了捕食者介导的表观竞争常微分方程模型,重点探讨了两种食饵(本地种与入侵种)通过共享同一种捕食者而产生的间接负效应,分析了模型边界平衡点与正平衡点的存在性及局部渐近稳定性,并利用持久性理论给出了系统共存的条件[8]。

传统的表观竞争模型一般会采用线性或 Holling II 型功能反应函数[9]-[11],这些简化假设虽然在数学处理上比较方便,但很难真实反映出自然界中捕食者的实际觅食捕食行为特征。Holling III 型功能反应函数具有 S 型曲线特点,能够准确地刻画出捕食者在低猎物密度下因为学习适应过程而导致的捕食效率较低,在高密度下因处理时间限制而出现的饱和效应。对于此功能反应函数,目前已经有非常丰富的研究成果。张剑研究了具有收获率的 Holling III 型模型,讨论了平衡点的稳定性与极限环的存在性[12]。赵玉凤等将 Holling III 型功能反应与捕食者阶段结构及比率依赖相结合,构建了随机模型,不仅探讨了系统的全局正解和遍历平稳分布,还通过求解 Fokker-Planck 方程,推导出了概率密度函数的显式表达式,为分析随机干扰下的种群分布提供了精确方法[13]。Wu 等将分数阶算子引入具有 Holling III 型功能反应的捕食者-食饵扩散系统,发现分数阶阶数与扩散系数共同作用可以诱导一种全新的图灵不稳定性,这种不稳定性在经典整数阶扩散系统中不会出现[14]。因此,将 Holling III 型功能反应函数引入表观竞争框架,有助于更深刻、更精确地理解捕食者介导的间接相互作用,对生物入侵、害虫控制和濒危物种保护等领域具有理论指导意义。针对于上述研究进展,本文主要研究一个具有 Holling III 功能反应函数的种

群表观竞争模型:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - wf_1(u), \\ \frac{dv}{dt} = v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - wf_2(v), \\ \frac{dw}{dt} = w \left(\beta_1 f_1(u) + \beta_2 f_2(v) - \frac{w}{k_3} - \theta \right), \end{cases} \quad (1)$$

其中, $u(t), v(t)$ 表示两猎物种群的密度, $w(t)$ 表示共同的泛化捕食者种群的密度。 $f_1(u), f_2(v)$ 为功能反应函数, β_1, β_2 为转化效率, k_1, k_2 分别为两种猎物的环境容纳量, k_3 为捕食者的环境容纳量, θ 为捕食者的自然死亡率。

为了研究系统(1)的平衡点, 我们考虑其对应的稳态系统:

$$\begin{cases} u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - wf_1(u) = 0, \\ v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - wf_2(v) = 0, \\ w \left(\beta_1 f_1(u) + \beta_2 f_2(v) - \frac{w}{k_3} - \theta \right) = 0. \end{cases} \quad (2)$$

本文根据功能反应函数的类型及捕食者种内竞争的有无, 分以下三种情况来讨论系统的动力学行为:

- 1) 不考虑捕食者之间的种内竞争且功能反应函数为 Holling I 和 Holling III 型, 即没有 $-\frac{w}{k_3}$ 项, 且

$$f_1(u) = au, f_2(v) = \frac{v^2}{b+v^2};$$

- 2) 考虑捕食者之间的种内竞争且功能反应函数为 Holling I 和 Holling III 型, 即有 $-\frac{w}{k_3}$ 项, 且

$$f_1(u) = au, f_2(v) = \frac{v^2}{b+v^2};$$

- 3) 考虑捕食者之间的种内竞争且功能反应函数均为 Holling III 型, 即有 $-\frac{w}{k_3}$ 项, 且

$$f_1(u) = \frac{u^2}{a+u^2}, f_2(v) = \frac{v^2}{b+v^2}。$$

其中, a, b 均为 Michaelis-Menten 常数。

本文结构如下: 在第 2 节中, 给出一些后续证明需要的预备知识。在第 3 节中, 研究了系统(1)的零平衡点、边界平衡点及正平衡点的存在性。在第 4 节中, 分析了不同情形下平衡点的局部渐近稳定性。在第 5 节中, 通过数值模拟得到了 Holling III 功能反应函数中的半饱和常数及形态参数对系统的共存区域有显著影响。

2. 预备知识

在本节中, 我们给出后续证明需要的一些基础知识与引理结论。我们主要研究一个三维系统:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = f(u, v, w), \\ \frac{dv}{dt} = g(u, v, w), \\ \frac{dw}{dt} = h(u, v, w). \end{cases} \quad (3)$$

引理 2.1 平衡点是指使得所有导数同时为零的点，即满足 $f(u, v, w) = g(u, v, w) = h(u, v, w) = 0$ 的解 (u_*, v_*, w_*) 。平衡点对应的是系统中所有种群密度不随时间变化的状态，是系统长时间行为的候选状态。

引理 2.2 线性化与 Jacobian 矩阵是分析平衡点稳定性的基本方法。系统(3)在平衡点 (u_*, v_*, w_*) 处的 Jacobian 矩阵为

$$\begin{bmatrix} f_u & f_v & f_w \\ g_u & g_v & g_w \\ h_u & h_v & h_w \end{bmatrix},$$

其中， $f_u = \frac{\partial f}{\partial u}$ ，其余导数类似定义。根据文献[15]，我们有如下结论：

- 1) 若 Jacobian 矩阵的所有的特征值的实部均小于零，则平衡点是局部渐近稳定的；
- 2) 若至少有一个特征值的实部大于零，则平衡点是不稳定的；
- 3) 若存在实部为零的特征值而其余特征值实部均小于零，则平衡点处于临界状态。

引理 2.3 对于三维系统，它的特征方程是一个三次方程：

$$\lambda^3 + p_1\lambda^2 + p_2\lambda + p_3 = 0.$$

判断该方程特征根实部符号的常用方法是 Routh-Hurwitz 判据[16]，即所有特征根具有负实部的充分必要条件是 $p_1 > 0, p_3 > 0, p_1p_2 > p_3$ 。

3. 平衡点的存在条件

在本节中，我们讨论了三种不同情形下的零平衡点、边界平衡点及正平衡点的存在条件以及解的显示表达式。

3.1. 无捕食者种内竞争，Holling I 和 Holling III 型的结合

模型如下：

$$\begin{cases} u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - auw = 0, \\ v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - \frac{v^2}{b+v^2} w = 0, \\ w \left(\beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} - \theta \right) = 0. \end{cases} \quad (4)$$

对于上述系统，易知零平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 恒存在。

下面，我们讨论边界平衡点。首先考虑无捕食者的情况，即令 $w = 0$ ，此时系统(4)退化为两个猎物的竞争子系统： $u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) = 0, v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) = 0$ ，从而我们得到了三个边界平衡点

$$E_1 = (k_1, 0, 0), E_2 = (0, k_2, 0), E_3 = (k_1, k_2, 0).$$

其次, 考虑只有一种猎物与捕食者共存的情况, 此时系统表现为两个不同的半平凡平衡点。当仅猎物 u 与捕食者共存时, 令 $v = 0$, 则系统退化为: $u \left(1 - \frac{u}{k_1} - aw \right) = 0, w(\beta_1 au - \theta) = 0$, 此时有

$$u_0 = \frac{\theta}{\beta_1 a}, w_0 = \frac{1}{a} \left(1 - \frac{\theta}{k_1 \beta_1 a} \right), \theta < k_1 \beta_1 a, \text{ 记此半平衡点为 } E_4 = (u_0, 0, w_0).$$

当仅猎物 v 与捕食者共存时, 可得存在半平衡点为 $E_5 = (0, v_0, w_0)$, 其中 $v_0 = \sqrt{\frac{b\theta}{\beta_2 - \theta}} (\beta_2 > \theta), w_0 = \frac{\beta_2}{\theta} \left(1 - \frac{v_0}{k_2} \right) v_0, v_0 < k_2$ 。

最后, 我们考虑正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$, 其中 $u_*, v_*, w_* > 0$ 。此时系统(4)可以简化为

$$\begin{cases} 1 - \frac{u}{k_1} = aw, \\ 1 - \frac{v}{k_2} = \frac{v^2}{b+v^2} w, \\ \beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} = \theta. \end{cases} \quad (5)$$

由(5)的第一个方程得到 $w = \frac{1}{a} \left(1 - \frac{u}{k_1} \right)$, 代入第二个方程并结合第三个方程可以得到关于 v 的代数方程:

$$1 - \frac{v}{k_2} = \frac{v^2}{b+v^2} \frac{1}{a} \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) = \frac{v^2}{b+v^2} \frac{1}{a} \left(1 - \frac{\theta - \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2}}{k_1 \beta_1 a} \right). \quad (6)$$

由系统(5)的第三个方程, 可以得到

$$u = \frac{\theta - \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2}}{\beta_1 a} := U(v). \quad (7)$$

对于 $v \in (0, k_2)$, 要求 $U(v) > 0$ 且 $U(v) < k_1$, 此时需要参数满足: $0 < \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} < \theta < k_1 \beta_1 a + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2}$ 。

特别地, 我们额外假设 $\theta < k_1 \beta_1 a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2}$ 。

接下来, 定义一个新函数:

$$F(v) = \frac{1}{a} \left(1 - \frac{U(v)}{k_1} \right) - \frac{b+v^2}{v^2} \left(1 - \frac{v}{k_2} \right).$$

当 $v \rightarrow 0^+$ 时, $\frac{1}{a} \left(1 - \frac{U(v)}{k_1} \right) \rightarrow \frac{1}{a} \left(1 - \frac{\theta}{k_1 \beta_1 a} \right), \frac{b+v^2}{v^2} \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) \rightarrow +\infty$, 即 $F(0^+) < 0$; 当 $v \rightarrow k_2^-$ 时,

$\frac{1}{a} \left(1 - \frac{U(v)}{k_1} \right) \rightarrow \frac{1}{a} \left(1 - \frac{\theta - \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2}}{k_1 \beta_1 a} \right), \frac{b+v^2}{v^2} \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) \rightarrow 0$, 即 $F(k_2^-) > 0$ 。由介值定理, 存在 $v_* \in (0, k_2)$,

使得 $F(v_*) = 0$ ，从而 $u_* = U(v_*)$, $w_* = \frac{1}{a} \left(1 - \frac{u_*}{k_1} \right)$ ，因此正平衡点存在。

定理 3.1 对于系统(4)，我们有如下结论：

- 1) 零平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 恒存在；
- 2) 边界平衡点为 $E_1 = (k_1, 0, 0)$, $E_2 = (0, k_2, 0)$, $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ ，并且在特定的参数条件下存在 $E_4 = (u_0, 0, w_0)$ ， $E_5 = (0, v_0, w_0)$ ；
- 3) 正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$ 。

3.2. 有捕食者种内竞争，Holling I 和 Holling III 型的结合

模型如下：

$$\begin{cases} u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - auw = 0, \\ v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - \frac{v^2}{b + v^2} w = 0, \\ w \left(\beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b + v^2} - \frac{w}{k_3} - \theta \right) = 0. \end{cases} \quad (8)$$

定理 3.2 对于系统(8)，我们有如下结论：

- 1) 零平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 恒存在；
- 2) 边界平衡点为 $E_1 = (k_1, 0, 0)$, $E_2 = (0, k_2, 0)$, $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ ，并且在特定的参数条件下存在 $E_4 = (u_0, 0, w_0)$ ， $E_5 = (0, v_0, w_0)$ ；
- 3) 正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$ 。

证明：此定理的证明与定理 3.1 的证明类似，我们在这省略了。

3.3. 有捕食者种内竞争，均为 Holling III 型的结合

模型如下：

$$\begin{cases} u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - \frac{u^2}{a + u^2} w = 0, \\ v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - \frac{v^2}{b + v^2} w = 0, \\ w \left(\beta_1 \frac{u^2}{a + u^2} + \beta_2 \frac{v^2}{b + v^2} - \frac{w}{k_3} - \theta \right) = 0. \end{cases} \quad (9)$$

定理 3.3 对于系统(9)，我们有如下结论：

- 1) 零平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$ 恒存在；
- 2) 边界平衡点为 $E_1 = (k_1, 0, 0)$, $E_2 = (0, k_2, 0)$, $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ ，并且在特定的参数条件下存在 $E_4 = (u_0, 0, w_0)$ ， $E_5 = (0, v_0, w_0)$ ；
- 3) 正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$ 。

证明：此定理的证明与定理 3.1 的证明类似，我们在这省略了。

4. 平衡点的稳定性分析

在本节中，我们通过使用 Jacobian 矩阵和 Routh-Hurwitz 判据来判断三种情形中各个平衡点的局部渐

近稳定性。

4.1. 无捕食者种内竞争, Holling I 和 Holling III 型的结合

在定理 3.1 中, 我们已经讨论了该情况下平衡点的存在条件。令

$$F_1 = u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - auw, F_2 = v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - \frac{v^2}{b+v^2} w, F_3 = w \left(\beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} - \theta \right),$$

则系统(4)对应的 Jacobian 矩阵为

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial u} & \frac{\partial F_1}{\partial v} & \frac{\partial F_1}{\partial w} \\ \frac{\partial F_2}{\partial u} & \frac{\partial F_2}{\partial v} & \frac{\partial F_2}{\partial w} \\ \frac{\partial F_3}{\partial u} & \frac{\partial F_3}{\partial v} & \frac{\partial F_3}{\partial w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2u}{k_1} - aw & 0 & -au \\ 0 & 1 - \frac{2v}{k_2} - \frac{2bv}{(b+v^2)^2} w & -\frac{v^2}{b+v^2} \\ \beta_1 aw & \beta_2 \frac{2bv}{(b+v^2)^2} w & \beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} - \theta \end{pmatrix}.$$

定理 4.1 对于系统(4)的平衡点, 其稳定性结果我们汇总于表 1。

Table 1. Stability results for system (4)

表 1. 系统(4)的稳定性结果

平衡点	存在条件	稳定性条件
$E_0 = (0, 0, 0)$	恒存在	不稳定
$E_1 = (k_1, 0, 0)$	恒存在	不稳定
$E_2 = (0, k_2, 0)$	恒存在	不稳定
$E_3 = (k_1, k_2, 0)$	恒存在	局部渐近稳定当且仅当 $k_1 \beta_1 a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} < \theta$
$E_4 = (u_0, 0, w_0)$	$\theta < k_1 \beta_1 a$	不稳定
$E_5 = (0, v_0, w_0)$	$\beta_2 > \theta, v_0 < k_2$	局部渐近稳定当且仅当 $w_0 > \frac{1}{a}, tr(M) < 0$
$E_6 = (u_*, v_*, w_*)$	$0 < \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} < \theta$	由 Routh-Hurwitz 判据的条件决定

证明: 对于不同的平衡点, 我们用 Jacobian 矩阵的方法讨论其局部渐近稳定性。

1) 零平衡点 $E_0 = (0, 0, 0)$

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & -\theta \end{pmatrix},$$

此时特征值为 $\lambda_1 = \lambda_2 = 1 > 0, \lambda_3 = -\theta < 0$, 因此 $E_0 = (0, 0, 0)$ 是一个鞍点, 并且是不稳定的。

2) 边界平衡点 $E_1 = (k_1, 0, 0)$

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & -ak_1 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & k_1 \beta_1 a - \theta \end{pmatrix},$$

此时特征值为 $\lambda_1 = -1 < 0, \lambda_2 = 1 > 0, \lambda_3 = k_1\beta_1a - \theta$ 。不论 $k_1\beta_1a < \theta$ 还是 $k_1\beta_1a > \theta$ ，此 Jacobian 矩阵都有一个正的特征值，因此 $E_1 = (k_1, 0, 0)$ 是不稳定的。

$$\text{边界平衡点 } E_2 = (0, k_2, 0) \text{ 的 Jacobian 矩阵 } J(E_2) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & -\frac{k_2^2}{b+k_2^2} \\ 0 & 0 & \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} - \theta \end{pmatrix}, \text{ 此时特征值为}$$

$\lambda_1 = 1 > 0, \lambda_2 = -1 < 0, \lambda_3 = \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} - \theta$ 。同理， $E_2 = (0, k_2, 0)$ 是不稳定的。

$$\text{边界平衡点 } E_3 = (k_1, k_2, 0) \text{ 的 Jacobian 矩阵 } J(E_3) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & -ak_1 \\ 0 & -1 & -\frac{k_2^2}{b+k_2^2} \\ 0 & 0 & k_1\beta_1a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} - \theta \end{pmatrix}, \text{ 此时特征值为}$$

$\lambda_1 = \lambda_2 = -1 < 0, \lambda_3 = k_1\beta_1a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} - \theta$ ，因此若 $k_1\beta_1a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} < \theta$ 时， $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ 局部渐近稳定；若

$k_1\beta_1a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} > \theta$ 时， $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ 不稳定。

$$\text{边界平衡点 } E_4 = (u_0, 0, w_0) \text{ 的 Jacobian 矩阵 } J(E_4) = \begin{pmatrix} -\frac{u_0}{k_1} & 0 & -au_0 \\ 0 & 1 & 0 \\ \beta_1aw_0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \text{ 该 Jacobian 矩阵总有一个特}$$

征值 $\lambda_1 = 1 > 0$ ，因此 $E_4 = (u_0, 0, w_0)$ 是不稳定的。

边界平衡点 $E_5 = (0, v_0, w_0)$

$$J(E_5) = \begin{pmatrix} 1-aw_0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-\frac{2v_0}{k_2}-\frac{2bv_0}{(b+v_0^2)^2}w_0 & -\frac{v_0^2}{b+v_0^2} \\ \beta_1aw_0 & \beta_2 \frac{2bv_0}{(b+v_0^2)^2}w_0 & 0 \end{pmatrix},$$

该 Jacobian 矩阵的特征值为 $\lambda_1 = 1-aw_0$ ，以及子矩阵

$$M = \begin{bmatrix} 1-\frac{2v_0}{k_2}-\frac{2bv_0}{(b+v_0^2)^2}w_0 & -\frac{v_0^2}{b+v_0^2} \\ \beta_2 \frac{2bv_0}{(b+v_0^2)^2}w_0 & 0 \end{bmatrix}$$

的两个特征值 λ_2, λ_3 。若 $w_0 > \frac{1}{a}$ ，则 $\lambda_1 < 0$ ；若 $w_0 < \frac{1}{a}$ ，则 $\lambda_1 > 0$ 。对于二阶子矩阵 M 而言，

$$tr(M) = 1 - \frac{2v_0}{k_2} - \frac{2bv_0}{(b+v_0^2)^2} w_0, \det(M) = \beta_2 \frac{2bv_0^3}{(b+v_0^2)^3} w_0 > 0。若 tr(M) < 0, 则 \lambda_2, \lambda_3 < 0; 若 tr(M) > 0,$$

则 λ_2, λ_3 至少有一个正实部。

3) 正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$

$$J(E_6) = \begin{pmatrix} -\frac{u_*}{k_1} & 0 & -au_* \\ 0 & 1 - \frac{2v_*}{k_2} - \frac{2bv_*}{(b+v_*^2)^2} w_* & -\frac{v_*^2}{b+v_*^2} \\ \beta_1 aw_* & \beta_2 \frac{2bv_*}{(b+v_*^2)^2} w_* & 0 \end{pmatrix},$$

我们可以根据 Routh-Hurwitz 判据得到该平衡点的局部渐近稳定性。

注：若 $k_1\beta_1 a + \beta_2 \frac{k_2^2}{b+k_2^2} < \theta$ ，则 $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ 是全局渐近稳定的。我们可以取 Lyapunov 函数

$$V = u - k_1 \ln \frac{u}{k_1} + v - k_2 \ln \frac{v}{k_2} + w \geq 0, \text{ 沿轨线求得}$$

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \frac{u-k_1}{u} \dot{u} + \frac{v-k_2}{v} \dot{v} + C\dot{w} \\ &= -\frac{(u-k_1)^2}{k_1} - \frac{(v-k_2)^2}{k_2} - w \left[a(u-k_1) + \frac{v}{b+v^2}(v-k_2) - \beta_1 au - \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} + \theta \right] \\ &\leq -\frac{(u-k_1)^2}{k_1} - \frac{(v-k_2)^2}{k_2} \\ &\leq 0 \end{aligned}$$

因此，由 LaSalle 不变原理可得结论。其他平衡点可类似分析。

4.2. 有捕食者种内竞争，Holling I 和 Holling III 型的结合

在定理 3.2 中，我们已经讨论了该情况下平衡点的存在条件。令

$$F_1 = u \left(1 - \frac{u}{k_1} \right) - auw, F_2 = v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - \frac{v^2}{b+v^2} w, F_3 = w \left(\beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} - \frac{w}{k_3} - \theta \right),$$

则系统(8)对应的雅可比矩阵为

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial u} & \frac{\partial F_1}{\partial v} & \frac{\partial F_1}{\partial w} \\ \frac{\partial F_2}{\partial u} & \frac{\partial F_2}{\partial v} & \frac{\partial F_2}{\partial w} \\ \frac{\partial F_3}{\partial u} & \frac{\partial F_3}{\partial v} & \frac{\partial F_3}{\partial w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2u}{k_1} - aw & 0 & -au \\ 0 & 1 - \frac{2v}{k_2} - \frac{2bv}{(b+v^2)^2} w & -\frac{v^2}{b+v^2} \\ \beta_1 aw & \beta_2 \frac{2bv}{(b+v^2)^2} w & \beta_1 au + \beta_2 \frac{v^2}{b+v^2} - \frac{2w}{k_3} - \theta \end{pmatrix}.$$

定理 4.2 对于系统(8)的平衡点，其稳定性结果我们汇总于表 2。

Table 2. Stability results for system (8)
表 2. 系统(8)的稳定性结果

平衡点	存在条件	稳定性条件
$E_0 = (0, 0, 0)$	恒存在	不稳定
$E_1 = (k_1, 0, 0)$	恒存在	不稳定
$E_2 = (0, k_2, 0)$	恒存在	不稳定
$E_3 = (k_1, k_2, 0)$	恒存在	局部渐近稳定当且仅当 $\beta_1 a k_1 + \beta_2 \frac{k_2^2}{b + k_2^2} < \theta$
$E_4 = (u_0, 0, w_0)$	$0 < u_0 = \frac{k_3 + k_3^2 \theta a}{k_3^2 \beta_1 a^2 + 1} < k_1$	不稳定
$E_5 = (0, v_0, w_0)$	$0 < v_0 < k_2$	由
$E_6 = (u_*, v_*, w_*)$	正解存在	由 Routh-Hurwitz 判据的条件决定

4.3. 有捕食者种内竞争，均为 Holling III 型的结合

定理 4.3 对于系统(9)的平衡点，其稳定性结果我们汇总于表 3。

Table 3. Stability results for system (9)
表 3. 系统(9)的稳定性结果

平衡点	存在条件	稳定性条件
$E_0 = (0, 0, 0)$	恒存在	不稳定
$E_1 = (k_1, 0, 0)$	恒存在	不稳定
$E_2 = (0, k_2, 0)$	恒存在	不稳定
$E_3 = (k_1, k_2, 0)$	恒存在	局部渐近稳定当且仅当 $\beta_1 a k_1 + \beta_2 \frac{k_2^2}{b + k_2^2} < \theta$
$E_4 = (u_0, 0, w_0)$	$\beta_1 > \theta, 0 < u_0 < k_1$	不稳定
$E_5 = (0, v_0, w_0)$	$\beta_2 > \theta, 0 < v_0 < k_2$	不稳定(有一个特征值 $\lambda_1 = 1 > 0$)
$E_6 = (u_*, v_*, w_*)$	正解存在	由 Routh-Hurwitz 判据的条件决定

5. 数值模拟

首先，考虑第一种情况，参数取值如下：

$$k_1 = k_2 = 1, a = 0.5, b = 0.2, \beta_1 = 0.8, \beta_2 = 0.6, \theta = 0.3.$$

对于边界平衡点 $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ ，它有一个特征值 $\lambda_3 \approx 0.6$ ，因此 $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ 是不稳定的。图 1 展示了从 $(u_0, v_0, w_0) = (0.9, 0.9, 0.005)$ 出发的种群密度演化，我们可以看出两种猎物密度迅速上升至环境容纳量 $k_1 = k_2 = 1$ 附近，而捕食者密度从极低值开始缓慢增长。由于 E_3 的不稳定性，系统并未停留在该边界平衡点，捕食者密度在长时间后仍呈现上升趋势。图 2 轨线从初始点逐渐远离 E_3 ，向正平衡点区域移动，表明边界平衡点是一个鞍点，这与理论分析一致。

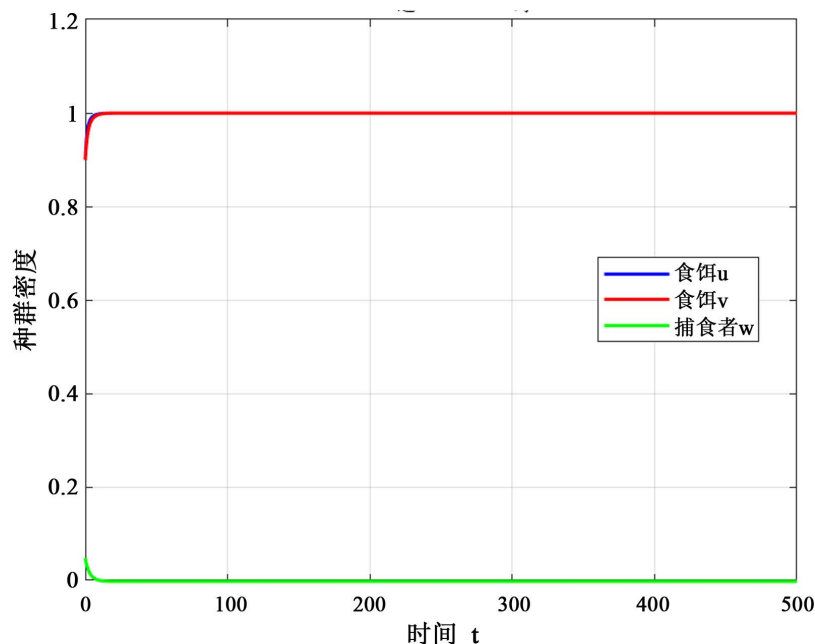


Figure 1. Time series diagram of the boundary equilibrium point of Model 4
图 1. 模型 4 的边界平衡点的时间序列图

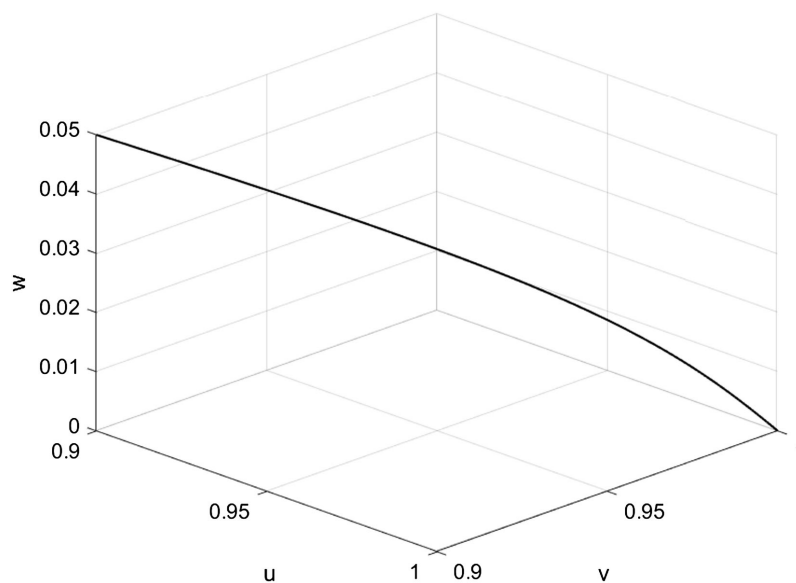


Figure 2. Phase portrait of the boundary equilibrium point of Model 4
图 2. 模型 4 的边界平衡点的相图

在相同参数下, 系统存在唯一的正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$, 经计算其近似值为(0.55, 0.32, 0.24), 通过 Routh-Hurwitz 判据表明该平衡点局部渐近稳定。图 3 为从初始条件(0.3, 0.3, 0.2)出发的时间序列, 图 4 为对应的相图。时间序列显示, 三个种群密度在经历短暂的阻尼振荡后, 均稳定收敛到理论预测的正平衡点。相图中轨线螺旋状趋近于空间中的一个固定点, 充分验证了 E_6 的局部渐近稳定性。这说明在没有捕食者种内竞争时, Holling III 型功能反应为猎物 v 提供了低密度下的“避难所”效应, 促进了三个种群的长期共存。

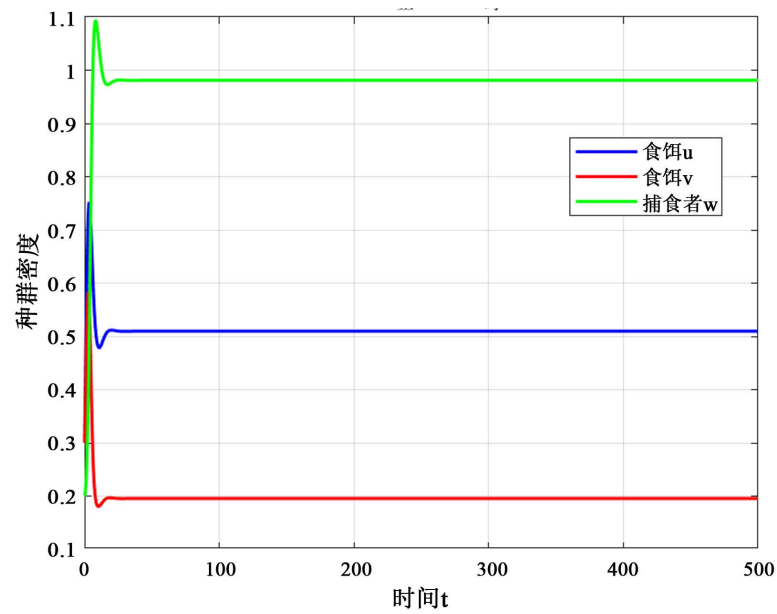


Figure 3. Time series diagram of the positive equilibrium point of Model 4
图 3. 模型 4 的正平衡点的时间序列图

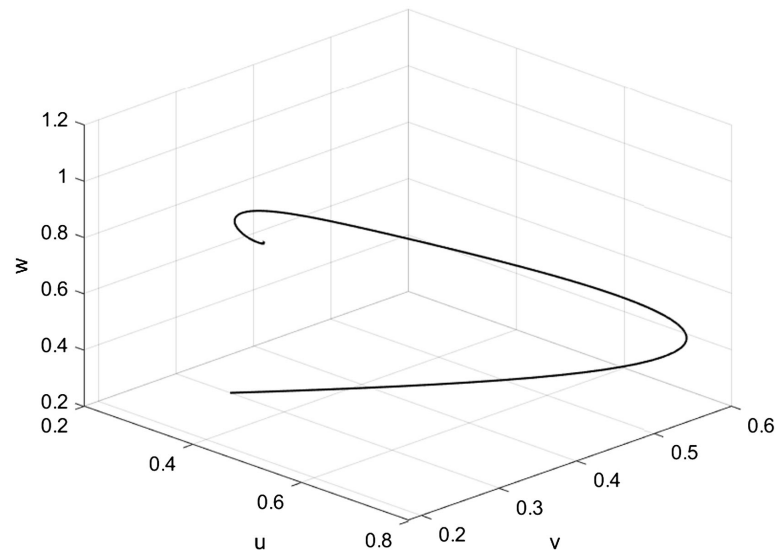


Figure 4. Phase portrait of the positive equilibrium point of Model 4
图 4. 模型 4 的正平衡点的相图

其次，我们考虑第三种情况，参数取值如下：

$$k_1 = k_2 = k_3 = 1, a = b = 0.2, \beta_1 = 0.8, \beta_2 = 0.6, \theta = 0.3.$$

对于边界平衡点 $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ ，通过计算特征值得到 $\lambda_3 > 0$ ，从而 $E_3 = (k_1, k_2, 0)$ 是不稳定的，图 5 给出了从 $(0.9, 0.9, 0.02)$ 出发的数值模拟情况。时间序列显示，两种猎物密度快速上升至环境容纳量 1 附近，捕食者密度则从初始值缓慢增加。与情况二相比，由于 Holling III 型功能反应的 S 形特征，捕食者在低猎物密度时捕食效率较低，因此捕食者增长更为缓慢。相图图 6 中轨线逐渐偏离点，向正平衡点区域移动。

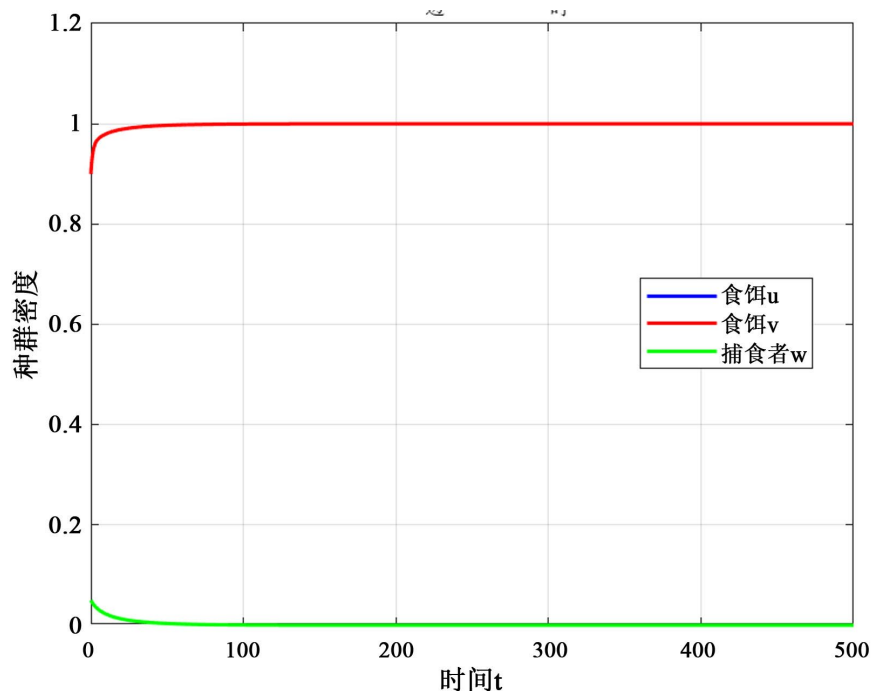


Figure 5. Time series diagram of the boundary equilibrium point of Model 9

图 5. 模型 9 的边界平衡点的时间序列图

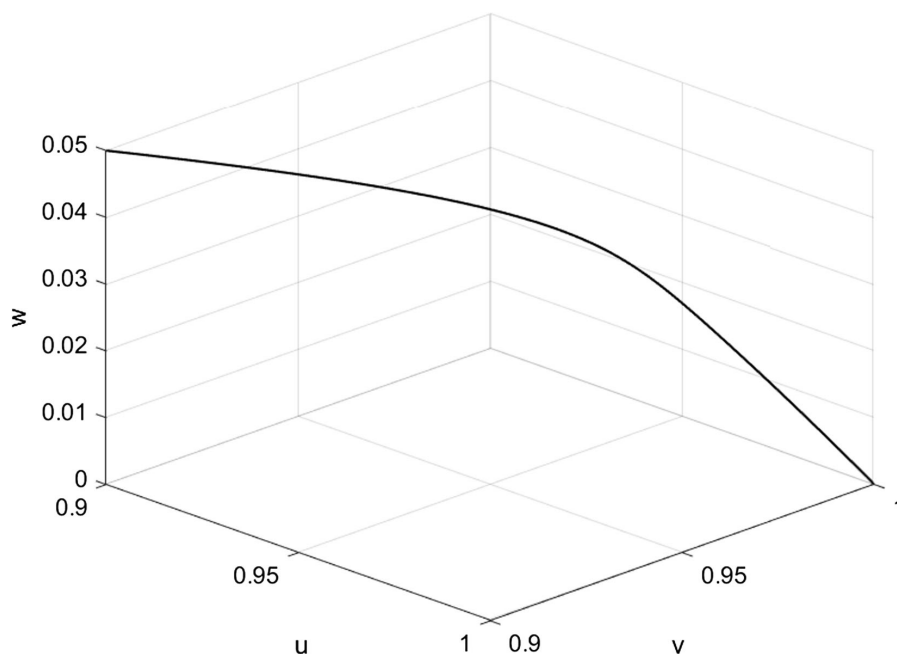


Figure 6. Phase portrait of the boundary equilibrium point of Model 9

图 6. 模型 9 的边界平衡点的相图

在所述参数下, 正平衡点 $E_6 = (u_*, v_*, w_*)$ 的近似值为 $(0.54, 0.62, 0.41)$, 图 7 和图 8 给出了从初始条件 $(0.3, 0.3, 0.2)$ 出发的演化过程。时间序列显示, 三个种群密度经过较长时间的衰减振荡后稳定收敛, 收敛速度略慢于前两种情形。相图中轨线螺旋收敛至固定点, 验证了 E_6 的局部渐近稳定性。

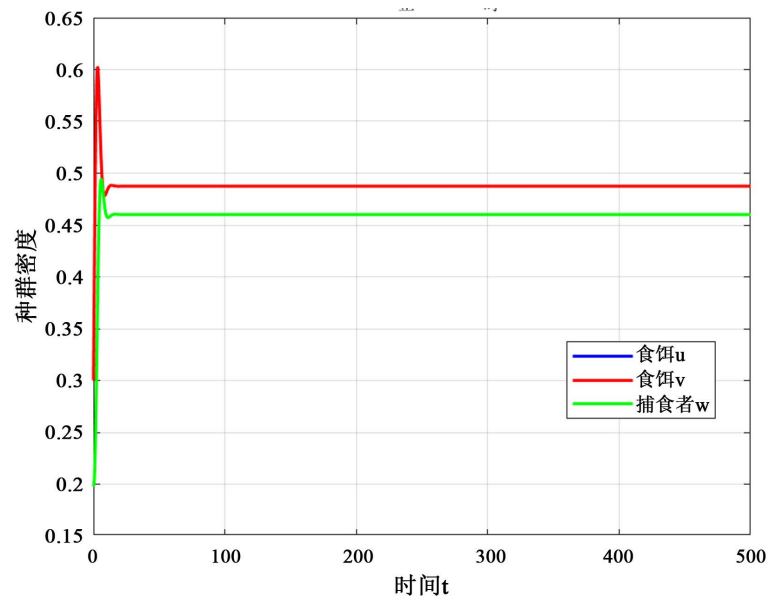


Figure 7. Time series diagram of the positive equilibrium point of Model 9
图 7. 模型 9 的正平衡点的时间序列图

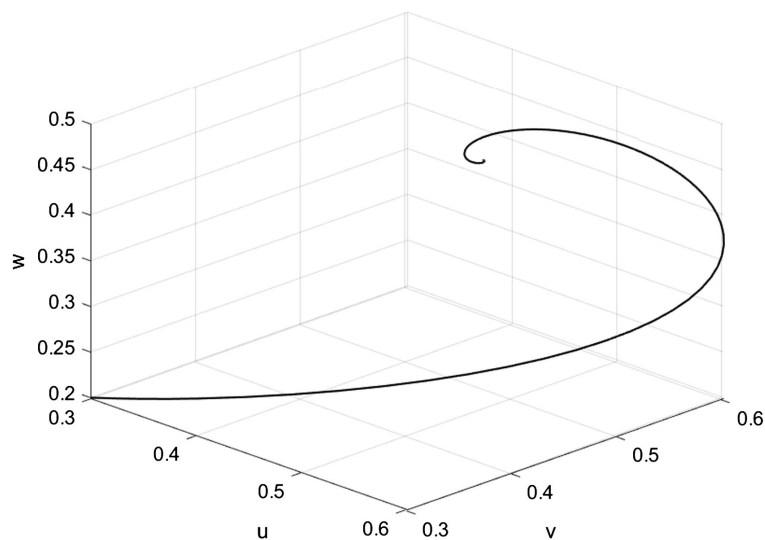


Figure 8. Phase portrait of the positive equilibrium point of Model 9
图 8. 模型 9 的正平衡点的相图

当两种猎物都表现出 Holling III 型功能反应时, 捕食者在低食饵密度下的“学习效应”及高密度下的“饱和效应”同时作用于两种猎物。这导致表观竞争的强度与猎物密度密切相关: 当一个猎物数量稀少时, 捕食者对其捕食效率降低, 使得该猎物有机会恢复; 而当另一个猎物过度繁盛时, 捕食者捕食趋于饱和, 无法完全压制。捕食者的种内竞争进一步抑制了其种群爆发, 从而在更大参数范围内保证了正平衡点的稳定性。

基金项目

中文基金长安大学中央高校基本科研业务费专项资金资助(300102124201, 300102124205)。

参考文献

- [1] Holt, R.D. and Polis, G.A. (1997) A Theoretical Framework for Intraguild Predation. *The American Naturalist*, **149**, 745-764. <https://doi.org/10.1086/286018>
- [2] Schmitz, O.J. (2007) Predator Diversity and Trophic Interactions. *Ecology*, **88**, 2415-2426. <https://doi.org/10.1890/06-0937.1>
- [3] Holt, R.D. (1977) Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. *Theoretical Population Biology*, **12**, 197-229. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90042-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9)
- [4] Holt, R.D. and Bonsall, M.B. (2017) Apparent Competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **48**, 447-471. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628>
- [5] Chailleux, A., Mohl, E.K., Teixeira Alves, M., Messelink, G.J. and Desneux, N. (2014) Natural Enemy-Mediated Indirect Interactions among Prey Species: Potential for Enhancing Biocontrol Services in Agroecosystems. *Pest Management Science*, **70**, 1769-1779. <https://doi.org/10.1002/ps.3916>
- [6] Chaneton, E.J. and Bonsall, M.B. (2000) Enemy-Mediated Apparent Competition: Empirical Patterns and the Evidence. *Oikos*, **88**, 380-394. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880217.x>
- [7] 巴雷, 李志坚, 杨雪茹. 植物种群表观竞争机制及其研究进展[J]. 生态学报, 2023, 43(13): 5281-5288.
- [8] Lou, Y., Tao, W. and Wang, Z. (2025) Effects and Biological Consequences of the Predator-Mediated Apparent Competition I: ODE Models. *Journal of Mathematical Biology*, **91**, Article No. 47. <https://doi.org/10.1007/s00285-025-02286-x>
- [9] Abrams, P.A. (1999) Is Predator-Mediated Coexistence Possible Inunstable Systems? *Ecology*, **80**, 608-621. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0608:ipmcp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0608:ipmcp]2.0.co;2)
- [10] Hsu, S.B. (1981) Predator-Mediated Coexistence and Extinction. *Mathematical Biosciences*, **54**, 231-248. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(81\)90088-2](https://doi.org/10.1016/0025-5564(81)90088-2)
- [11] Piltz, S.H., Veerman, F., Maini, P.K. and Porter, M.A. (2017) A Predator—2 Prey Fast—Slow Dynamical System for Rapid Predator Evolution. *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems*, **16**, 54-90. <https://doi.org/10.1137/16m1068426>
- [12] 张剑. 具有收获率的捕食与被捕食系统的定性分析[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 哈尔滨理工大学, 2005.
- [13] 赵玉凤, 刘桂荣. 一类随机捕食系统的平稳分布及其概率密度函数[J]. 山东大学学报(理学版), 2024, 59(10): 74-88.
- [14] Wu, Z., Wang, Z., Cai, Y., Yin, H. and Wang, W. (2025) Pattern Formation in a Fractional-Order Reaction-Diffusion Predator-Prey Model with Holling-III Functional Response. *Advances in Continuous and Discrete Models*, **29**, 1-18. <https://doi.org/10.1186/s13662-025-03891-2>
- [15] 孙书荣, 韩振来, 张超. 常微分方程[M]. 济南: 山东大学出版社, 2019.
- [16] 林风光. 具有阶段结构的生态流行病模型的定性分析及最优收获问题[J]. 陕西理工大学学报(自然科学版), 2023, 39(4):76-82.