

一类具有恐惧效应和额外食物项的捕食生态模型的分岔与多稳态研究

胥倩, 何欢, 郑宸翰, 蒋捷, 朱靖宇, 赵柄皓, 杨昊闾, 袁铭, 章斯淇, 于恒国*

温州大学数理学院, 浙江 温州

收稿日期: 2026年8月7日; 录用日期: 2026年9月1日; 发布日期: 2026年9月10日

摘要

本文提出了一类具有恐惧效应和额外食物项的捕食者-食饵生态模型, 对其特定动力学行为进行理论分析与数值模拟。数学理论工作讨论了模型解的正性、一致有界性、平衡点的存在性和稳定性, 分析模型发生跨临界分岔、鞍结分岔和霍普夫分岔的充分条件。数值模拟结果发现: 额外食物项参数和恐惧效应强度是调控系统动力学拓扑行为的关键因素。同时, 从一维全局分岔及相平面轨迹的角度, 揭示了种群生长共存模式、多稳态转换与灾难性相变的内在驱动机制。这些研究结果为拓宽捕食生态模型复杂非线性动力学问题的研究框架提供一定的理论支撑。

关键词

恐惧效应, 额外食物项, 平衡点, 分岔, 多稳态

Bifurcation and Multi Steady State of a Predatory Ecological Model with Fear Effect and Additional Food Item

Qian Xu, Huan He, Chenhan Zheng, Jie Jiang, Jingyu Zhu, Binghao Zhao, Haochang Yang, Ming Yuan, Siqi Zhang, Hengguo Yu*

College of Mathematics and Physics, Wenzhou University, Wenzhou Zhejiang

Received: August 7, 2026; accepted: September 1, 2026; published: September 10, 2026

Abstract

This paper proposed a predator-prey ecological model with fear effect and additional food item, and

*通讯作者。

文章引用: 胥倩, 何欢, 郑宸翰, 蒋捷, 朱靖宇, 赵柄皓, 杨昊闾, 袁铭, 章斯淇, 于恒国. 一类具有恐惧效应和额外食物项的捕食生态模型的分岔与多稳态研究[J]. 应用数学进展, 2026, 15(9): 33-58. DOI: 10.12677/aam.2026.159372

conducted theoretical analysis and numerical simulation of its specific dynamic behavior. The mathematical theory work discussed the positivity and consistent boundedness of model solutions, the existence and stability of equilibrium points, and analyzed the sufficient conditions for the occurrence of transcritical bifurcation, saddle-node bifurcation, and Hopf bifurcation. The numerical simulation results found that additional food item parameter and fear effect intensity were key factors for regulating the topological behavior of the system dynamics. Meanwhile, from the perspectives of one-dimensional global bifurcation and phase plane trajectory, the intrinsic driving mechanisms of population growth coexistence modes, multi steady state transition, and catastrophic phase transition were revealed. These research results could provide theoretical support for expanding the research framework of complex nonlinear dynamics problems in predator-prey ecological models.

Keywords

Fear Effect, Additional Food Item, Equilibrium Point, Bifurcation, Multi Steady State

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

大量实验与研究表明,捕食者不仅仅通过直接捕食来影响食饵种群的数量,通常情况下,捕食者的存在本身就会影响食饵的行为和心理状态,迫使它们改变觅食习惯或增加防御时间,进而间接地改变食饵种群的数量和增长率。因此,探讨捕食者给食饵带来的恐惧效应是十分必要的。近年来,众多学者受到这类思想的启发,开始广泛深入地研究具有恐惧效应的捕食者-食饵生态模型。例如,Sardar 等人[1]探讨了一类具有恐惧效应的捕食生态模型,研究表明恐惧诱发的非消耗性效应不仅抑制食饵种群的生长,而且还会诱导模型产生从稳态到混沌的动力学行为。Yan 等人[2]建立了一个具有抗捕食行为和恐惧效应的双阈值反馈控制半动力系统,揭示了人类阈值控制策略对种群动态持续性的影响作用。Feng 等人[3]提出了一类具有恐惧效应与线性捕获的捕食生态扩散模型,阐明了恐惧效应和捕获机制在调控空间种群斑图形成及图灵不稳定方面的影响作用。Rehman 等人[4]提出了一类具有非消耗性恐惧效应和食饵趋向性的捕食生态扩散模型,指出恐惧效应不仅会降低食饵的繁殖成功率,还可能与扩散机制共同导致系统的空间失稳。Mathur 等人[5]构建了一类具有斑块生境的综合模型,强调了捕食者的合作狩猎机制与食饵因恐惧而产生的脉冲扩散行为对种群生长共存和灭绝的决定性影响。

在自然生态系统和农业害虫综合治理中,当目标食饵数量稀少或由于环境变迁导致食物短缺时,为捕食者提供额外食物被视为一种极为有效的生态干预和物种保护策略。引入额外食物不仅能维持捕食者种群的生存与繁衍,还能有效缓解食饵种群所面临的过度捕食压力,进而深刻改变整个生态系统的动力学演化轨迹。近年来,众多学者围绕包含额外食物项的捕食者-食饵生态模型展开了多维度的深入探索,取得了极其丰硕的研究成果。Sahoo 和 Poria [6]研究了额外食物对具有妊娠时滞的捕食生态模型动力学行为的影响,证实额外食物能够有效控制模型的 Hopf 分岔,并改变种群的周期振荡特征。Garai 等人[7]则在离散时间框架下研究了额外食物的作用,揭示了系统存在三重、四重吸引子共存以及复杂的 Wada 盆边界等极其丰富的非线性动力学现象。Das 和 Samanta [8]建立了一类受白噪声干扰的捕食生态随机模型,给出了在额外食物影响下种群灭绝与持久存在的阈值条件。Liu 等人[9]提出了一类具有非线性随机扰动和额外食物的捕食生态模型,给出了模型平稳分布与各种群灭绝的充分条件。Das 和 Samanta [10]提出了

一类具有食饵避难所机制和额外食物的捕食生态随机模型,探讨了多重因素耦合下的随机动力学行为。同时,随着生态学研究的不断深入,学者们开始高度关注额外食物与其他复杂生物行为(如恐惧心理、避难所、合作狩猎等)的协同交互作用。Thirthar 等人[11]构建了一类具有顶级捕食者、食饵避难所和额外食物的捕食生态模型,详细阐述了恐惧效应在调控多物种食物网稳定性中的关键作用。Saha 等人[12]将研究拓展至非局部空间模型,指出额外食物与恐惧效应的联合作用能够显著改变模型的图灵失稳区域,有效降低空间斑图的破碎化程度。

综观上述文献可以发现,尽管关于恐惧效应和额外食物的研究已在时滞、随机以及空间生态模型中取得了快速发展,但目前仍鲜有文献将刻画捕食者诱导的恐惧效应对捕食者的额外食物补助同时置于统一的连续非线性动力学框架下,去系统剖析这些核心生态因素叠加所诱发的分岔与多稳态机制。

2. 模型构建

为了考虑捕食者诱导的恐惧效应和额外食物供给对种群动态的协同调控作用,构建了一类具有恐惧效应和额外食物项的捕食生态模型,其主要假设如下:

(1) 种群恐惧效应是指捕食者存在(或其气味、声音等信号)引发的食饵种群非致死性心理应激,导致食饵种群减少觅食与繁殖投入,进而抑制种群增长甚至引发小种群灭绝的生态现象。因此在生态建模过程中修正食饵种群的增长函数为受恐惧效应抑制的饱和和增长函数 $\frac{rN}{k+N} \frac{1}{1+fP}$, 以此嵌入捕食者存在所带

来的非消耗性心理威慑,其中 N 代表食饵种群的数量, P 代表捕食者种群的数量, r 为食饵种群的最大比增长速率, k 为食饵种群的半饱和系数, f 为恐惧效应参数。

(2) Holling IV 型功能反应项在生态学中描述捕食者摄食率会随食饵密度变化,其函数的核心特征在于高食饵密度下的抑制效应,进而揭示高密度时食饵群体防御能力增强(如群聚抵抗)。因此,在生态建模过程中引入 Holling IV 型功能反应函数 $\frac{\gamma NP}{a+bN+N^2}$ 来刻画捕食者种群对食饵种群的捕获行为, γ 为捕食者的捕食率, a 为功能反应函数中的半饱和参数, b 为食饵群体防御强度。

(3) 生态系统中捕食者种群的“额外食物项”是指非主要食饵来源的替代性营养资源,用于刻画食饵种群短缺时的生存缓冲或人为干预措施。因此,在捕食者动态方程中引入额外食物增益项 ξAP 、捕食者种群基于自身密度的二次种内竞争项 $-pP^2$, 捕食者种群自然死亡项 ηP 和食饵种群自然死亡项 $\delta_0 N$, 以此真实反映外部资源干预与捕食者生存空间限制的实际生态情境,其中 A 为额外食物的数量, ξ 为捕食者对额外食物的消耗速率, p 为捕食者的种类竞争率, η 为捕食者种群的自然死亡率, δ_0 为食饵种群的自然死亡率。

基于以上分析,作者们提出一类具有恐惧效应和额外食物项的捕食生态模型:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \frac{rN}{k+N} \frac{1}{1+fP} - \delta_0 N - \frac{\gamma NP}{a+bN+N^2}, \\ \frac{dP}{dt} = \frac{c\gamma NP}{a+bN+N^2} + \xi AP - \eta P - pP^2. \end{cases} \quad (2-1)$$

3. 数学理论推导

3.1. 动力学分析

3.1.1. 解的正性与有界性

从生物学机理层面分析,模型(1)对应的种群数量解 $N(t)$ 与 $P(t)$ 需满足恒正且有界。解的有界性能约束种群的过度增殖与非正常衰减,避免资源被过度耗竭、生态系统走向崩溃,是保障种群长期存续的

重要前提。基于上述生物学背景, 本节将给出模型(1)正解的存在性、唯一性及有界性相关定理。

定理 3.1 当初始条件为 $(N(0), P(0)) \in \Omega = \{(N, P) \in \mathbb{R}^2 \mid N > 0, P > 0\}$ 时, 模型(1)的解是正的。

证明: 显然地, 模型(1)的解能被写成如下形式:

$$N(t) = N(0) \exp \left\{ \int_0^t \left[\frac{r}{(k + N(\xi))(1 + fP(\xi))} - \delta_0 - \frac{\gamma P(\xi)}{a + bN(\xi) + N^2(\xi)} \right] d\xi \right\},$$

$$P(t) = P(0) \exp \left\{ \int_0^t \left[\frac{c\gamma N(\xi)}{a + bN(\xi) + N^2(\xi)} + \xi A - \eta - pP(\xi) \right] d\xi \right\}.$$

因为指数函数 $e^x > 0$ 对于任意实数 x 恒成立, 因此, 当初始条件为

$(N(0), P(0)) \in \Omega = \{(N, P) \in \mathbb{R}^2 \mid N > 0, P > 0\}$ 时, 模型(1)的解一定是正的。

定理 3.2 模型(1)的解不会无限增长, 而是被一致界定在 R^2 正象限内的紧致集合

$\Omega = \{(x(t), y(t)) \in R_+^2 \mid 0 < x(t) < M_1, 0 < y(t) < M_2\}$ 中,

其中 $M_1 = \frac{r}{\delta_0}$, $M_2 = \frac{1}{p} \left(\frac{c\gamma}{2\sqrt{a+b}} + \xi A - \eta \right)$ 。

证明: 对于模型(1)的第一个方程, 由于 $-\frac{\gamma NP}{a + bN + N^2}$ 为负值, $\frac{1}{1 + fP} < 1$, 增长项满足 $\frac{N}{k + N} < 1$, 因此 $\frac{rN}{k + N} < r$, 结合上述不等式进行放缩, 得到如下微分不等式:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN}{k + N} \frac{1}{1 + fP} - \delta_0 N - \frac{\gamma NP}{a + bN + N^2} \leq r - \delta_0 N$$

根据比较定理, 解 $N(t)$ 的上确界为: $\limsup_{t \rightarrow \infty} N(t) \leq \frac{r}{\delta_0} \triangleq M_1$ 。

观察模型(1)的第二个方程, 因为 $a > 0$ 且 $N > 0$, 分母 $a + N^2 \geq 2\sqrt{a}N$, 因此 $a + bN + N^2 \geq (2\sqrt{a} + b)N$,

使得功能反应函数具有一个最大上限: $\frac{N}{a + bN + N^2} \leq \frac{1}{2\sqrt{a} + b}$, 对第二个方程进行放缩得到:

$$\frac{dP}{dt} = \frac{c\gamma NP}{a + bN + N^2} + \xi AP - \eta P - pP^2 \leq \frac{c\gamma P}{2\sqrt{a} + b} + \xi AP - \eta P - pP^2.$$

提取公因式 P , 得到一个典型的 Logistic 增长型微分不等式:

$$\frac{dP}{dt} \leq P \left(\left[\frac{c\gamma}{2\sqrt{a} + b} + \xi A - \eta \right] - pP \right).$$

利用比较定理, 解的 $P(t)$ 的渐近上界为:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} P(t) \leq \frac{1}{p} \left(\frac{c\gamma}{2\sqrt{a} + b} + \xi A - \eta \right) \triangleq M_2.$$

3.1.2. 平衡点的存在性

平衡点是微分系统的一类特殊解, 可充分反映模型(1)局部动力学特征。据此, 本节探究模型(1)各类平衡点的存在性与稳定性。

定理 3.3 对于模型(1), 平衡点的存在性条件如下:

(1) 模型(1)始终存在一个平凡平衡点 $E_0(0, 0)$;

(2) 当满足条件 $r > \delta_0 k$ 时, 模型(1)存在唯一的无捕食者边界平衡点 $E_1(N_1, 0)$, 其中 $N_1 = \frac{r}{\delta_0} - k$;

(3) 当满足条件 $\xi A > \eta$ 时, 模型(1)存在唯一的无食饵边界平衡点 $E_2(0, P_2)$, 其中 $P_2 = \frac{\xi A - \eta}{p}$;

(4) 当满足条件

$$\frac{c\gamma}{2\sqrt{a+b}} + \xi A - \eta > 0$$

时, 模型(1)存在内平衡点 $E^*(N^*, P^*)$ 。

证明: (1) 令 $P=0$ 且 $N \neq 0$, 代入模型(1)的第一个方程得到 $\frac{r}{k+N} - \delta_0 = 0$, 解得 $N_1 = \frac{r}{\delta_0} - k$ 。为保证生物学意义需 $N_1 > 0$, 得到存在条件为 $r > \delta_0 k$ 。

(2) 令 $N=0$ 且 $P \neq 0$, 代入模型(1)的第二个方程得到 $\xi A - \eta - pP = 0$, 解得 $P_2 = \frac{\xi A - \eta}{p}$, 同理, 要求 $P_2 > 0$, 得到 $\xi A > \eta$ 。

(3) 若模型(1)存在正平衡点 $E^*(N^*, P^*)$, 则 $N^* > 0$ 且 $P^* > 0$, 必须同时满足:

$$\frac{r}{(k+N)(1+fP)} = \delta_0 + \frac{\gamma P}{a+bN+N^2} \quad (3-1)$$

$$P = \frac{1}{p} \left(\frac{c\gamma N}{a+bN+N^2} + \xi A - \eta \right) \quad (3-2)$$

为方便分析, 我们构造关于食饵 N 的捕食者零值线函数:

$$P = \varphi(N) \triangleq \frac{1}{p} \left(\frac{c\gamma N}{a+bN+N^2} + \xi A - \eta \right).$$

对函数 $\varphi(N)$ 关于 N 求一阶导数:

$$\varphi'(N) = \frac{c\gamma}{p} \cdot \frac{(a+bN+N^2) - N(b+2N)}{(a+bN+N^2)^2} = \frac{c\gamma(a-N^2)}{p(a+bN+N^2)^2}.$$

令 $\varphi'(N)=0$, 由于 $a>0, N>0$, 唯一驻点为 $N=\sqrt{a}$, 当 $0 < N < \sqrt{a}$ 时, $\varphi'(N)>0$; 当 $N > \sqrt{a}$ 时, $\varphi'(N)<0$, 则 $\varphi(N)$ 函数在 $\sqrt{a}$ 处取得全局最大值:

$$\varphi_{\max} = \varphi(\sqrt{a}) = \frac{1}{p} \left(\frac{c\gamma}{2\sqrt{a+b}} + \xi A - \eta \right)$$

显然, 若模型(1)存在正平衡点的必要条件为:

$$\frac{c\gamma}{2\sqrt{a+b}} + \xi A - \eta > 0 \quad (3-3)$$

接下来, 将 $P = \varphi(N)$ 代入(3-1)中, 构造一元连续辅助函数 $F(N)$:

$$F(N) = \frac{r}{(k+N)(1+f\varphi(N))} - \delta_0 - \frac{\gamma\varphi(N)}{a+bN+N^2} \quad (3-4)$$

正平衡点 $E^*(N^*, P^*)$ 的存在性等价于方程 $F(N)=0$ 在使得 $\varphi(N)>0$ 的可行域内存在正实根。

在(3-3)成立的条件下, 正平衡点的存在性分为以下两种情形:

(1) $\xi A - \eta \geq 0$ 时, 全区域 $N \in (0, +\infty)$ 均为可行域, 计算左端点 $F(0) = \frac{r}{k(1+fP_2)} - \delta_0 - \frac{\gamma P_2}{a}$, 将 N_1 代入(3-4)得到:

$$F(N_1) = \frac{r}{(k+N_1)(1+f\varphi(N_1))} - \delta_0 - \frac{\gamma\varphi(N_1)}{a+bN_1+N_1^2}.$$

由于 $\frac{r}{k+N_1} = \delta_0$, 且 $\varphi(N_1) > 0$, 故 $\frac{\delta_0}{1+f\varphi(N_1)} < \delta_0$, 因此 $F(N_1) < 0$ 恒成立。若 $F(0) > 0$ 时, 由连续函数的介值定理, 在区间 $(0, N_1)$ 内至少存在一个正根 N^* , 模型(1)至少存在一个正平衡点; 若 $F(0) < 0$, 模型(1)可能存在偶数个或零个正平衡点。

(2) $\xi A - \eta < 0$ 时, 此时 $\varphi(0) < 0$ 且 $\varphi(\sqrt{a}) > 0$, 令 $\varphi(N) = 0$, 求解二次方程 $(\eta - \xi A)N^2 + [b(\eta - \xi A) - c\gamma]N + a(\eta - \xi A) = 0$, 由于满足(3-3), 其判别式 $\Delta > 0$, 该方程存在两个正实数根, 设为 N_{u1} 和 N_{u2} ($0 < N_{u1} < \sqrt{a} < N_{u2}$), 此时可行域缩小为 $N \in (N_{u1}, N_{u2})$, 在此区间内才有 $\varphi(N) > 0$ 。在左边界 $N \rightarrow N_{u1}^+$ 时, $\varphi(N_{u1}) = 0$, 代入 $F(N)$ 得到: $F(N_{u1}) = \frac{r}{k+N_{u1}} - \delta_0$ 。在有边界 $N \rightarrow N_{u2}^-$ 时, $\varphi(N_{u2}) = 0$, 同理: $F(N_{u2}) = \frac{r}{k+N_{u2}} - \delta_0$ 。若 $N_{u1} < N_1 < N_{u2}$, 由于 $N_{u1} < N_1$, 则 $F(N_{u1}) > 0$, 因此在区间 (N_{u1}, N_1) 内至少存在一个正平衡点; 若 $N_{u2} < N_1$, 则 $F(N_{u1}) > 0$ 且 $F(N_{u2}) > 0$, 此时函数 $F(N)$ 在区间 (N_{u1}, N_{u2}) 的两端点均为正, 模型(1)至少存在两个以上的正平衡点。

3.1.3. 平衡点的稳定性

讨论平衡点的局部渐近稳定性能够帮助我们理解模型(1)在受到微小外部扰动后的长期演化趋势。本节将采用局部线性化方法, 通过计算模型(1)在各个关键平衡点处的雅可比矩阵及其对应的特征根, 详细推导模型(1)各个平衡点的稳定性充要条件。

首先, 计算模型(1)在任意状态点 (N, P) 处的雅可比矩阵表达式:

$$J(N, P) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad (3-5)$$

$$a_{11} = \frac{\partial f}{\partial N} = \frac{rk}{(k+N)^2(1+fP)} - \delta_0 - \frac{\gamma P(a-N^2)}{(a+bN+N^2)^2},$$

$$a_{12} = \frac{\partial f}{\partial P} = -\frac{rfN}{(k+N)(1+fP)^2} - \frac{\gamma N}{a+bN+N^2},$$

$$a_{21} = \frac{\partial g}{\partial N} = \frac{c\gamma P(a-N^2)}{(a+bN+N^2)^2},$$

$$a_{22} = \frac{\partial g}{\partial P} = \frac{c\gamma N}{a+bN+N^2} + \xi A - \eta - pP.$$

下面, 我们将依据常微分方程定性理论, 分别对各个平衡点进行的定性论证与推导。

定理 3.4 对于模型(1)的平凡平衡点 $E_0(0, 0)$, 当 $r < \delta_0 k$ 且 $\xi A < \eta$ 时, 平衡点 $E_0(0, 0)$ 是局部渐近稳定的结点; 当 $r > \delta_0 k$ 或 $\xi A > \eta$ 时, 平衡点 $E_0(0, 0)$ 是鞍点。

证明：将平凡平衡点 $E_0(0,0)$ 代入(3-5)得到：

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} \frac{r}{k} - \delta_0 & 0 \\ 0 & \xi A - \eta \end{pmatrix}$$

两个特性根分别为： $\lambda_1 = \frac{r}{k} - \delta_0$ ， $\lambda_2 = \xi A - \eta$ 。当且仅当 $\lambda_1 < 0$ 且 $\lambda_2 < 0$ 时，即满足 $r < \delta_0 k$ 且 $\xi A < \eta$ 时，平衡点 E_0 是局部渐近稳定的结点；当 $r > \delta_0 k$ 或 $\xi A > \eta$ 时， $E_0(0,0)$ 为鞍点。

定理 3.5 在条件 $r > \delta_0 k$ 成立的条件下，对于食饵种群存在的边界平衡点 $E_1(N_1, 0)$ ，当满足条件

$\frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} + \xi A < \eta$ 时，平衡点 $E_1(N_1, 0)$ 是局部渐近稳定的结点，否则为不稳定的鞍点。

证明：将边界平衡点 $E_1(N_1, 0)$ 代入(3-5)得到：

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} \delta_0 \left(\frac{\delta_0 k}{r} - 1 \right) & a_{12} \\ 0 & \frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} + \xi A - \eta \end{pmatrix}$$

特征值 $\lambda_1 = \delta_0 \left(\frac{\delta_0 k}{r} - 1 \right) < 0$ ， $\lambda_2 = \frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} + \xi A - \eta$ ，由于特征根 λ_1 恒为负数，因此边界平衡点 E_1 的

局部稳定性完全取决于 λ_2 的正负号。当 $\lambda_2 < 0$ 时，即 $\frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} + \xi A < \eta$ 时，平衡点 E_1 是局部渐近稳定的结点；反之若该条件不满足，则 $\lambda_2 > 0$ ，平衡点 E_1 是不稳定的鞍点。

定理 3.6 在条件 $\xi A > \eta$ 成立的条件下，对于捕食者种群存在的边界平衡点 $E_2(0, P_2)$ ，当满足条件

$\frac{r}{k(1+fP_2)} < \delta_0 + \frac{\gamma P_2}{a}$ 时，平衡点 $E_2(0, P_2)$ 是局部渐近稳定的结点，否则为不稳定的鞍点。

证明：将边界平衡点代入(3-5)得到：

$$J(E_2) = \begin{pmatrix} \frac{r}{k(1+fP_2)} - \delta_0 - \frac{\gamma P_2}{a} & 0 \\ \frac{c\gamma P_2}{a} & \xi A - \eta - 2pP_2 \end{pmatrix}$$

利用 E_2 的代数平衡关系 $\xi A - \eta = pP_2$ ，对 a_{22} 进行化简：

$$a_{22} = pP_2 - 2pP_2 = -pP_2 < 0$$

特征值为 $\lambda_1 = \frac{r}{k(1+fP_2)} - \delta_0 - \frac{\gamma P_2}{a}$ ， $\lambda_2 = -pP_2 < 0$ ，由于 λ_2 严格为负，边界平衡点 E_2 是局部渐近稳定的

结点如果 $\lambda_1 < 0$ ，即 $\frac{r}{k(1+fP_2)} < \delta_0 + \frac{\gamma P_2}{a}$ ；反之，边界平衡点 E_2 是鞍点。

定理 3.7 对于模型(1)中的任意一个内平衡点 $E^*(N^*, P^*)$ ，若满足条件 $a_{11} < pP^*$ 且 $pP^*a_{11} + a_{12}a_{21} < 0$ 时，平衡点 E^* 是局部渐近稳定的，

$$\text{其中 } a_{11} = -\frac{\delta_0 N^*}{k + N^*} + \frac{\gamma N^* P^* \left((N^*)^2 + 2kN^* + kb - a \right)}{N^* \left(a + bN^* + (N^*)^2 \right)^2}, \quad a_{12} = -\left[\frac{rfN^*}{N^* \left(1 + fP^* \right)^2} + \frac{\gamma N^*}{a + bN^* + (N^*)^2} \right] < 0,$$

$$a_{21} = \frac{c\gamma P^* (a - (N^*)^2)}{(a + bN^* + (N^*)^2)^2}.$$

证明：在内平衡点 $E^*(N^*, P^*)$ 处，两物种密度同时满足以下代数方程：

$$\begin{aligned} \frac{r}{(k + N^*)(1 + fP^*)} &= \delta_0 + \frac{\gamma P^*}{a + bN^* + (N^*)^2}, \\ \frac{c\gamma N^*}{a + bN^* + (N^*)^2} + \xi A - \eta &= pP^*, \end{aligned}$$

代入化简 a_{11} 的表达式：

$$a_{11} = \frac{rk}{(k + N^*)^2(1 + fP^*)} - \delta_0 - \frac{\gamma P^* (a - (N^*)^2)}{(a + bN^* + (N^*)^2)^2}.$$

将首项 $\frac{rk}{(k + N^*)^2(1 + fP^*)}$ 整体替换，该式子变形为：

$$\begin{aligned} a_{11} &= \left(\delta_0 + \frac{\gamma P^*}{a + bN^* + (N^*)^2} \right) \frac{k}{k + N^*} - \delta_0 - \frac{\gamma P^* (a - (N^*)^2)}{(a + bN^* + (N^*)^2)^2} \\ &= \delta_0 \left(\frac{k}{k + N^*} - 1 \right) + \frac{\gamma P^*}{a + bN^* + (N^*)^2} \left[\frac{k}{k + N^*} - \frac{a - (N^*)^2}{a + bN^* + (N^*)^2} \right] \end{aligned}$$

对中括号内部的式子进行通分化简：

$$\frac{k(a + bN^* + (N^*)^2) - (k + N^*)(a - (N^*)^2)}{(k + N^*)(a + bN^* + (N^*)^2)} = \frac{N^*((N^*)^2 + 2kN^* + kb - a)}{(k + N^*)(a + bN^* + (N^*)^2)}.$$

得到 a_{11} 的最简式为：

$$a_{11} = -\frac{\delta_0 N^*}{k + N^*} + \frac{\gamma N^* P^* ((N^*)^2 + 2kN^* + kb - a)}{N^* (a + bN^* + (N^*)^2)^2}.$$

对于 $a_{22} = \frac{c\gamma N^*}{a + bN^* + (N^*)^2} + \xi A - \eta - 2pP^*$ ，直接代入捕食者的平衡条件 $\frac{c\gamma N^*}{a + bN^* + (N^*)^2} + \xi A - \eta = pP^*$ ，得

到： $a_{22} = pP^* - 2pP^* = -pP^* < 0$.

因此得到内平衡点 E^* 处的雅可比矩阵最简表达式为：

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & -pP^* \end{pmatrix}.$$

该矩阵对应的特征方程为：

$$\lambda^2 - \text{Tr}(J(E^*))\lambda + \det(J(E^*)) = 0.$$

根据 Routh-Hurwitz 准则, 其特征根全部具有负实部的充要条件是矩阵的迹严格小于零, 且行列式严格大于零。因此有:

$$\text{Tr}(J(E^*)) = a_{11} - pP^* < 0 \Rightarrow a_{11} < pP^*,$$

$$\det(J(E^*)) = -pP^*a_{11} - a_{12}a_{21} > 0 \Rightarrow pP^*a_{11} + a_{12}a_{21} < 0.$$

因此满足上述两个条件时, 平衡点 $E^*(N^*, P^*)$ 是局部渐近稳定的。

3.1.4. 跨临界分岔

跨临界分岔往往发生在边界平衡点处。对于模型(1), 当捕食者种群的死亡率和种内竞争受到替代食物参数 A 的补偿时, 平衡点 $E_1(N_1, 0)$ 随着参数 A 取值的变化可能会失去其稳定性。在本小节中, 我们将利用 Sotomayor 定理[13]证明模型(1)在 E_1 处经历跨临界分岔。

定理 3.8 在条件 $r > \delta_0 k$ 下, 当参数 A 经过临界值 $A^{TC} = \frac{1}{\xi} \left(\eta - \frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} \right)$ 时, 且满足非退化条件

$\frac{c\gamma(a - N_1^2)}{(a + bN_1 + N_1^2)^2} v_1 \neq p$, 则模型(1)在边界平衡点 $E_1(N_1, 0)$ 处发生跨临界分岔。

证明: E_1 的稳定性发生改变的临界点, 完全取决于特征根 λ_2 穿越零点的时刻。根据局部分岔理论, A 作为分岔参数时, 跨临界分岔发生的临界条件即为令决定性特征根等于零:

$$\lambda_2 = \frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} + \xi A - \eta = 0$$

得到发生跨临界分岔时参数 A 的临界值表达式 A^{TC} 为:

$$A^{TC} = \frac{1}{\xi} \left(\eta - \frac{c\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2} \right)$$

当 $A = A^{TC}$ 时, E_1 处的雅可比矩阵能被写为如下形式:

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

由于 $N_1 = \frac{r}{\delta_0} - k$, 可得:

$$a_{11} = \delta_0 \left(\frac{\delta_0 k}{r} - 1 \right) < 0, a_{12} = -\frac{r\gamma N_1}{k + N_1} - \frac{\gamma N_1}{a + bN_1 + N_1^2}.$$

接着我们通过 Sotomayor 定理探究关于跨临界分岔的相应条件是否成立。假设 $J(E_1)$ 和 $J(E_1)^T$ 的零特征值对应的特征向量分别为 V 和 W , 经过计算它们各自被表示为:

$$V = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{a_{12}}{a_{11}} \\ 1 \end{pmatrix}, W = \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

将模型(1)右端函数记为 $F(N, P; A)$ 。通过对参数 A 求偏导, 我们有:

$$F_A(E_1; A^{TC}) = \begin{pmatrix} 0 \\ \xi P \end{pmatrix} \bigg|_{(E_1; A^{TC})} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

求导矩阵 $DF_A(E_1; A^{TC})$ 作用于向量 V 的结果为:

$$DF_A(E_1; A^{TC})V = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & \xi \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \xi \end{pmatrix}.$$

进一步计算二阶方向导数 $D^2F(E_1; A^{TC})(V, V)$:

$$D^2F(E_1; A^{TC})(V, V) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 F_1}{\partial N^2} v_1^2 + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial N \partial P} v_1 v_2 + \frac{\partial^2 F_1}{\partial P^2} v_2^2 \\ \frac{\partial^2 F_2}{\partial N^2} v_1^2 + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial N \partial P} v_1 v_2 + \frac{\partial^2 F_2}{\partial P^2} v_2^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} M \\ 2 \frac{c\gamma(a - N_1^2)}{(a + bN_1 + N_1^2)^2} v_1 - 2p \end{pmatrix}$$

$$\text{其中 } M = -\frac{2rk}{(k + N_1)^3} v_1^2 - 2 \left[\frac{rkf}{(k + N_1)^2} + \frac{\gamma(a - N_1^2)}{(a + bN_1 + N_1^2)^2} \right] v_1 + \frac{2rN_1 f^2}{k + N_1}.$$

结合以上计算, 我们得到了 Sotomayor 定理的三个验证条件结果:

$$(1) \quad W^T F_A(E_1; A^{TC}) = (0, 1) \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} = 0;$$

$$(2) \quad W^T [DF_A(E_1; A^{TC})V] = (0, 1) \begin{pmatrix} 0 \\ \xi \end{pmatrix} = \xi \neq 0;$$

$$(3) \quad W^T [D^2F(E_1; A^{TC})(V, V)] = 2 \left[\frac{c\gamma(a - N_1^2)}{(a + bN_1 + N_1^2)^2} v_1 - p \right].$$

因此, 只要非退化条件 $\frac{c\gamma(a - N_1^2)}{(a + bN_1 + N_1^2)^2} v_1 \neq p$ 成立, 即 $W^T [D^2F(E_1; A^{TC})(V, V)] \neq 0$, 由 Sotomayor 定

理可知, 当参数 A 达到临界值 A^{TC} 时, 模型(1)在边界平衡点 E_1 处发生跨临界分岔。

3.1.5. 鞍结分岔

在本节中, 我们将探究模型(1)在内平衡点 $E_2^*(N_2^*, P_2^*)$ 处发生的鞍结分岔。鞍结分岔通常意味着随着控制参数的微小变化, 两个正平衡点发生碰撞并相互湮灭, 从而导致模型(1)在不同状态间发生突变。我们将选择捕食者的额外食物参数 A 作为分岔参数, 并利用 Sotomayor 定理[13]进行严谨证明。

定理 3.9 当参数 $A = A^{SN}$ 时, 内部平衡点 $E_2^*(N_2^*, P_2^*)$ 满足 $\det(J(E_2^*)) = 0$ 。若满足非退化条件 $\Delta_{SN} \neq 0$, 则模型(1)在参数 $A = A^{SN}$ 处发生鞍结分岔。

证明: 将模型(1)的右端函数简记为 $F(N, P, A) = (F_1(N, P, A), F_2(N, P, A))^T$ 。首先, 我们求解雅可比矩阵 $J(E_2^*)$ 对应于零特征值的右特征向量 V 和左特征向量 W 。设右特征向量为 $V = (v_1, v_2)^T$, 由 $J(E_2^*)V = 0$ 可得:

$$a_{21}v_1 - pP_2^*v_2 = 0.$$

令 $v_1 = 1$, 解的右特征向量为:

$$V = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{a_{21}}{pP_2^*} \end{pmatrix}.$$

设左特征向量为 $W = (w_1, w_2)^T$ ，由 $W^T J(E_2^*) = 0$ (即 $J(E_2^*)^T W = 0$) 可得：

$$a_{12}w_1 - pP_2^*w_2 = 0.$$

令 $w_1 = 1$ ，解的左特征向量：

$$W = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{a_{12}}{pP_2^*} \end{pmatrix}.$$

接下来，我们依据 Sotomayor 定理验证鞍结分岔的横截性条件与非退化条件。对模型(1)右端函数关于分岔参数 A 求偏导，得到在临界点的方向向量：

$$F_A(E_2^*; A^{SN}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial A} \\ \frac{\partial F_2}{\partial A} \end{pmatrix}_{(E_2^*; A^{SN})} = \begin{pmatrix} 0 \\ \xi P_2^* \end{pmatrix}.$$

计算左特征向量与方向向量的内积：

$$W^T F_A(E_2^*; A^{SN}) = (1, w_2) \begin{pmatrix} 0 \\ \xi P_2^* \end{pmatrix} = w_2 \xi P_2^* = \left(\frac{a_{12}}{pP_2^*} \right) \xi P_2^* = \frac{\xi a_{12}}{p}.$$

由于生态学参数 $\xi > 0, p > 0$ ，且如前所述 $a_{12} < 0$ 是严谨成立的，因此我们得到：

$$W^T F_A(E_2^*; A^{SN}) < 0 \neq 0.$$

计算模型的二阶方向导数向量 $D^2 F(E_2^*; A^{SN})(V, V)$ 。令该向量为 $(Q_1, Q_2)^T$ ，其中：

$$Q_1 = \frac{\partial^2 F_1}{\partial N^2} v_1^2 + 2 \frac{\partial^2 F_1}{\partial N \partial P} v_1 v_2 + \frac{\partial^2 F_1}{\partial P^2} v_2^2,$$

$$Q_2 = \frac{\partial^2 F_2}{\partial N^2} v_1^2 + 2 \frac{\partial^2 F_2}{\partial N \partial P} v_1 v_2 + \frac{\partial^2 F_2}{\partial P^2} v_2^2.$$

其中，

$$\frac{\partial^2 F_1}{\partial N^2} = \frac{-2rk}{(k + N_2^*)^3 (1 + fP_2^*)} - \gamma P_2^* \frac{2(N_2^*)^3 - 6aN_2^* - 2ab}{(a + bN_2^* + (N_2^*)^2)^3},$$

$$\frac{\partial^2 F_1}{\partial N \partial P} = -\frac{rkf}{(k + N_2^*)^2 (1 + fP_2^*)^2} - \frac{\gamma(a - (N_2^*)^2)}{(a + bN_2^* + (N_2^*)^2)^2},$$

$$\frac{\partial^2 F_1}{\partial P^2} = \frac{rN_2^*}{k + N_2^*} \frac{2f^2}{(1 + fP_2^*)^3},$$

$$\frac{\partial^2 F_2}{\partial N^2} = c\gamma P_2^* \frac{2(N_2^*)^3 - 6aN_2^* - 2ab}{(a + bN_2^* + (N_2^*)^2)^3},$$

$$\frac{\partial^2 F_2}{\partial N \partial P} = \frac{c\gamma(a - (N_2^*)^2)}{(a + bN_2^* + (N_2^*)^2)^2},$$

$$\frac{\partial^2 F_2}{\partial P^2} = -2p.$$

将 $v_1 = 1$ 和 $v_2 = \frac{a_{21}}{pP_2^*}$, 代入 Q_1, Q_2 的表达式中, 我们定义非退化判别式为:

$$\Delta_{SN} \triangleq W^T \left[D^2 F(E_2^*; A^{SN})(V, V) \right] = Q_1 + \frac{a_{12}}{pP_2^*} Q_2.$$

满足 $\Delta_{SN} \neq 0$ 时, 非退化条件成立。

根据 Sotomayor 定理, 由于横截性条件 $W^T F_A \neq 0$ 恒成立, 只要模型参数满足 $\Delta_{SN} \neq 0$, 当额外食物参数 A 穿过临界值 A^{SN} 时, 模型(1)在内部平衡点 $E_2^*(N_2^*, P_2^*)$ 处发生鞍结分岔。在临界点一侧, 由于正平衡点的碰撞消失, 捕食者可能会面临生态系统维度的突发性崩溃。

3.1.6. Hopf 分岔

在生态系统中, 物种的数量往往并非静止在一个确定的常数, 而是呈现出周期性的振荡。在常微分方程动力学中, 这种从稳定的共存平衡点转化为持续的周期性振荡的现象, 在数学上可以通过 Hopf 分岔来严格刻画。在本节中, 我们将继续选取捕食者的额外食物参数 A 作为分岔参数, 推导模型(1)在内平衡点 $E_1^*(N_1^*, P_1^*)$ 处发生 Hopf 分岔的条件。

定理 3.10 若存在参数临界值 $A = A^H$, 使得模型(1)的内衡点 $E_1^*(N_1^*, P_1^*)$ 满足以下三个条件:

- (1) $a_{11}|_{A=A^H} = pP_1^*|_{A=A^H}$;
- (2) $\det(J(E_1^*))|_{A=A^H} > 0$, 即 $-(pP_1^*)^2 - a_{12}a_{21} > 0$;
- (3) $\frac{d}{dA}(\text{Tr}(J(E_1^*)))|_{A=A^H} \neq 0$;

则模型(1)在 $A = A^H$ 处发生 Hopf 分岔, 并在平衡点 E_1^* 周围产生周期性极限环。

证明: 在 E_1^* 处的雅可比矩阵为:

$$J(E_1^*) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & -pP_1^* \end{pmatrix}$$

$$a_{11} = -\frac{\delta_0 N_1^*}{k + N_1^*} + \frac{\gamma N_1^* P_1^* \left((N_1^*)^2 + 2kN_1^* + kb - a \right)}{N_1^* \left(a + bN_1^* + (N_1^*)^2 \right)^2};$$

$$a_{12} = -\left[\frac{rfN_1^*}{N_1^* (1 + fP_1^*)^2} + \frac{\gamma N_1^*}{a + bN_1^* + (N_1^*)^2} \right] < 0;$$

$$a_{21} = \frac{c\gamma P_1^* \left(a - (N_1^*)^2 \right)}{\left(a + bN_1^* + (N_1^*)^2 \right)^2};$$

$$a_{22} = -pP_1^* < 0$$

因此, 矩阵的迹和行列式可以分别写为:

$$\text{Tr}(J(E_1^*)) = a_{11} + a_{22} = a_{11} - pP_1^*,$$

$$\det(J(E_1^*)) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = -pP_1^*a_{11} - a_{12}a_{21}.$$

若要发生 Hopf 分岔, 则需要满足 $\text{Tr}(J(E_1^*)) = 0$, 因此 $A = A^H$ 满足 $a_{11}|_{A=A^H} = pP_1^*|_{A=A^H}$ 。

当 $A = A^H$ 时雅可比矩阵的特征方程可简化为:

$$\lambda^2 - \text{Tr}(J(E_1^*))\lambda + \det(J(E_1^*)) = 0 \Rightarrow \lambda^2 + \det(J(E_1^*)) = 0.$$

解出特征方程的一对共轭纯虚根:

$$\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\det(J(E_1^*))} = \pm i\omega_0,$$

其中 $\omega_0 = \sqrt{-(pP_1^*)^2 - a_{12}a_{21}} > 0$ 。

令模型(1)在 A^H 附近的特征根为 $\lambda_{1,2}(A) = \alpha(A) \pm i\omega(A)$ 。特征根的实部 $\alpha(A) = \frac{1}{2}\text{Tr}(J(E_1^*(A)))$ 。横截性条件要求:

$$\left. \frac{d\alpha(A)}{dA} \right|_{A=A^H} = \frac{1}{2} \frac{d}{dA} (\text{Tr}(J(E_1^*(A)))) \Big|_{A=A^H} \neq 0.$$

为了计算该全导数, 利用隐函数求导法则。将模型的两个非线性等式简记为 $F_1(N, P) = 0$ 和 $F_2(N, P) = 0$ 。对这两个等式两边同时关于参数 A 求全导数:

$$\begin{cases} \frac{\partial F_1}{\partial N} \frac{dN_1^*}{dA} + \frac{\partial F_1}{\partial P} \frac{dP_1^*}{dA} + \frac{\partial F_1}{\partial A} = 0, \\ \frac{\partial F_2}{\partial N} \frac{dN_1^*}{dA} + \frac{\partial F_2}{\partial P} \frac{dP_1^*}{dA} + \frac{\partial F_2}{\partial A} = 0. \end{cases}$$

由于 F_1 和 F_2 的偏导数矩阵正是雅可比矩阵 $J(E_1^*)$, 且显见 $\frac{\partial F_1}{\partial A} = 0$ 以及 $\frac{\partial F_2}{\partial A} = \xi P_1^*$, 上述方程组可以写为矩阵形式:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{dN_1^*}{dA} \\ \frac{dP_1^*}{dA} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ -\xi P_1^* \end{pmatrix}$$

运用克莱姆法则, 在 $\det(J(E_1^*)) \neq 0$ 的前提下, 可以显式解出平衡点随参数变化的敏感度偏导数:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^*}{dA} &= \frac{1}{\det(J)} \det \begin{pmatrix} 0 & a_{12} \\ -\xi P_1^* & a_{22} \end{pmatrix} = \frac{\xi P_1^* a_{12}}{\det(J(E_1^*))}, \\ \frac{dP_1^*}{dA} &= \frac{1}{\det(J)} \det \begin{pmatrix} a_{11} & 0 \\ a_{21} & -\xi P_1^* \end{pmatrix} = \frac{-\xi P_1^* a_{11}}{\det(J(E_1^*))}. \end{aligned}$$

在 Hopf 临界点 A^H 处, 由于 $a_{11} = pP_1^*$, 因此 $\frac{dP_1^*}{dA} = \frac{-\xi p(P_1^*)^2}{\det(J)} < 0$ 。

现在, 我们计算迹 $\text{Tr}(J) = a_{11}(N_1^*, P_1^*) - pP_1^*$ 关于参数 A 的全导数:

$$\frac{d}{dA} \text{Tr}(J(E_1^*)) = \frac{d}{dA} (a_{11} - pP_1^*) = \left(\frac{\partial a_{11}}{\partial N_1^*} \cdot \frac{dN_1^*}{dA} + \frac{\partial a_{11}}{\partial P_1^*} \cdot \frac{dP_1^*}{dA} \right) - p \frac{dP_1^*}{dA}.$$

合并同类项, 得到横截性条件公式:

$$\frac{d}{dA} \text{Tr}(J(E_1^*)) = \frac{\partial a_{11}}{\partial N_1^*} \left(\frac{dN_1^*}{dA} \right) + \left(\frac{\partial a_{11}}{\partial P^*} - p \right) \left(\frac{dP_1^*}{dA} \right).$$

将前面求得的 $\frac{dN_1^*}{dA}$ 和 $\frac{dP_1^*}{dA}$ 代入其中, 代入后若满足:

$$\frac{\xi P_1^*}{\det(J(E_1^*))} \left[\frac{\partial a_{11}}{\partial N_1^*} a_{12} - \left(\frac{\partial a_{11}}{\partial P_1^*} - p \right) a_{11} \right] \neq 0,$$

则横截性条件严格成立。

接下来计算在发生 Hopf 分岔时极限环的稳定性及其周期性。

首先将模型(1)在平衡点 $E_1^*(N_1^*, P_1^*)$ 处进行平移, 使得平衡点移至原点。作变量代换:

$x = N - N_1^*, y = P - P_1^*$, 则模型(1)可展开为泰勒级数形式:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_{11}x + a_{12}y + F_1(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = a_{21}x + a_{22}y + F_2(x, y), \end{cases} \quad (3-6)$$

由 Hopf 分岔条件已知, 在 $A = A^H$ 处, 有 $a_{11} + a_{22} = 0 \Rightarrow a_{22} = -a_{11}$, 且行列式 $\det(J) = \omega_0^2 = -a_{11}^2 - a_{12}a_{21} > 0$ 。 $F_1(x, y)$ 和 $F_2(x, y)$ 为系统的二阶及三阶以上非线性部分, 其多项式展开可表示为:

$$\begin{aligned} F_1(x, y) &= \frac{1}{2}f_{20}x^2 + f_{11}xy + \frac{1}{2}f_{02}y^2 + \frac{1}{6}f_{30}x^3 + \frac{1}{2}f_{21}x^2y + \frac{1}{2}f_{12}xy^2 + \frac{1}{6}f_{03}y^3 + O(|x, y|^4), \\ F_2(x, y) &= \frac{1}{2}g_{20}x^2 + g_{11}xy + \frac{1}{2}g_{02}y^2 + \frac{1}{6}g_{30}x^3 + \frac{1}{2}g_{21}x^2y + \frac{1}{2}g_{12}xy^2 + \frac{1}{6}g_{03}y^3 + O(|x, y|^4), \end{aligned}$$

其中 f_{ij} 和 g_{ij} 均表示模型右端函数在 E_1^* 处相应的连续偏导数值, 具体表达式为:

$$\begin{aligned} f_{20} &= -\frac{2rk}{(k+N_1^*)^3(1+fP_1^*)} - \frac{2\gamma P^* \left((N_1^*)^3 - 3aN_1^* - ab \right)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^3}; \\ f_{11} &= -\frac{rkf}{(k+N_1^*)^2(1+fP_1^*)^2} - \frac{\gamma(a-(N_1^*)^2)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^2}; \\ f_{02} &= \frac{2rN_1^*f^2}{N_1^*(1+fP_1^*)^3}; \\ f_{30} &= \frac{6rk}{(k+N_1^*)^4(1+fP_1^*)} + \frac{6\gamma P_1^* \left((N_1^*)^4 - 6a(N_1^*)^2 - 4abN_1^* - ab^2 + a^2 \right)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^4}; \\ f_{21} &= \frac{2rkf}{(k+N_1^*)^3(1+fP_1^*)^2} - \frac{2\gamma \left((N_1^*)^3 - 3aN_1^* - ab \right)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^3}; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
f_{12} &= \frac{2rkf^2}{(k+N_1^*)^2(1+fP_1^*)^3}; \\
f_{03} &= -\frac{6rN_1^*f^3}{N_1^*(1+fP_1^*)^4}; \\
g_{20} &= \frac{c\gamma P_1^*(2(N_1^*)^3 - 6aN_1^* - 2ab)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^3}; \\
g_{11} &= \frac{c\gamma(a-(N_1^*)^2)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^2}; \\
g_{02} &= -2p; \\
g_{30} &= \frac{6c\gamma P_1^*(-(N_1^*)^4 + 6a(N_1^*)^2 + 4abN_1^* + ab^2 - a^2)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^4}; \\
g_{21} &= \frac{c\gamma(2(N_1^*)^3 - 6aN_1^* - 2ab)}{(a+bN_1^*+(N_1^*)^2)^3}; \\
g_{12} &= 0; \\
g_{03} &= 0.
\end{aligned}$$

为了利用 Hassard 公式计算第一李雅普诺夫系数, 我们首先需要将模型的线性部分化为标准的标准型。定义可逆线性变换矩阵 M :

$$M = \begin{pmatrix} a_{12} & 0 \\ -a_{11} & -\omega_0 \end{pmatrix}$$

其逆矩阵为: $M^{-1} = \frac{1}{-a_{12}\omega_0} \begin{pmatrix} -\omega_0 & 0 \\ a_{11} & a_{12} \end{pmatrix}$, 使得雅可比矩阵满足:

$$M^{-1}JM = \begin{pmatrix} 0 & -\omega_0 \\ \omega_0 & 0 \end{pmatrix}$$

作坐标变换 $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = M \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$, 即:

$$x = a_{12}u, y = -a_{11}u - \omega_0v \quad (3-7)$$

将变换式(3-6)代入系统(3-7), 我们得到 (u, v) 坐标系下的规范型系统:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = -\omega_0v + P(u, v), \\ \frac{dv}{dt} = \omega_0u + Q(u, v), \end{cases} \quad (3-8)$$

其中新的非线性项 $P(u, v)$ 和 $Q(u, v)$ 由下式严格给出:

$$P(u, v) = \frac{1}{a_{12}} F_1(a_{12}u, -a_{11}u - \omega_0 v),$$

$$Q(u, v) = -\frac{a_{11}}{a_{12}\omega_0} F_1(a_{12}u, -a_{11}u - \omega_0 v) - \frac{1}{\omega_0} F_2(a_{12}u, -a_{11}u - \omega_0 v).$$

根据 Guckenheimer-Holmes 关于非线性平面系统的规范型降维定理, 第一李雅普诺夫系数 l_1 可通过对 P , Q 在原点 $(0, 0)$ 处的二阶及三阶偏导数求出。代入 Hassard 公式进行计算:

$$l_1 = \frac{1}{16} [P_{uuu} + P_{uvv} + Q_{uuu} + Q_{vvv}] + \frac{1}{16\omega_0} [P_{uv}(P_{uu} + P_{vv}) - (Q_{uv}Q_{uu} + Q_{vv}) - P_{uu}Q_{uu} + P_{vv}Q_{vv}],$$

所有的偏导数均在 $(u, v) = (0, 0)$ 处进行评估。通过链式法则, 计算得到:

$$P_{uu} = a_{12}f_{20} - 2a_{11}f_{11} + \frac{a_{11}^2}{a_{12}}f_{02},$$

$$P_{uv} = -\omega_0 f_{11} + \frac{a_{11}\omega_0}{a_{12}}f_{02},$$

$$P_{vv} = \frac{\omega_0^2}{a_{12}}f_{02},$$

$$P_{uuu} = \frac{1}{a_{12}} [f_{30}a_{12}^3 + 3f_{21}(-a_{11}a_{12}^2) + 3f_{12}(a_{11}^2a_{12}) + f_{03}(-a_{11}^3)] = a_{12}^2f_{30} - 3a_{11}a_{12}f_{21} + 3a_{11}^2f_{12} - \frac{a_{11}^3}{a_{12}}f_{03};$$

$$P_{uvv} = \frac{1}{a_{12}} [f_{21}(-a_{12}^2\omega_0) + 2f_{12}(a_{11}a_{12}\omega_0) + f_{03}(-a_{11}^2\omega_0)] = -a_{12}\omega_0f_{21} + 2a_{11}\omega_0f_{12} - \frac{a_{11}^2\omega_0}{a_{12}}f_{03};$$

$$P_{vvv} = \frac{1}{a_{12}} [f_{12}(a_{12}\omega_0^2) + f_{03}(-a_{11}\omega_0^2)] = \omega_0^2f_{12} - \frac{a_{11}\omega_0^2}{a_{12}}f_{03};$$

$$P_{vvv} = \frac{1}{a_{12}} [f_{03}(-\omega_0^3)] = -\frac{\omega_0^3}{a_{12}}f_{03};$$

$$Q_{uu} = -\frac{a_{11}a_{12}}{\omega_0}f_{20} + \frac{2a_{11}^2}{\omega_0}f_{11} - \frac{a_{11}^3}{a_{12}\omega_0}f_{02} - \frac{a_{12}^2}{\omega_0}g_{20} + \frac{2a_{11}a_{12}}{\omega_0}g_{11} - \frac{a_{11}^2}{\omega_0}g_{02};$$

$$Q_{uv} = a_{11}f_{11} - \frac{a_{11}^2}{a_{12}}f_{02} + a_{12}g_{11} - a_{11}g_{02};$$

$$Q_{vv} = -\frac{a_{11}}{a_{12}\omega_0} [f_{02}\omega_0^2] - \frac{1}{\omega_0} [g_{02}\omega_0^2] = -\frac{a_{11}\omega_0}{a_{12}}f_{02} - \omega_0g_{02};$$

$$Q_{uuu} = -\frac{a_{11}a_{12}^2}{\omega_0}f_{30} + \frac{3a_{11}^2a_{12}}{\omega_0}f_{21} - \frac{3a_{11}^3}{\omega_0}f_{12} + \frac{a_{11}^4}{a_{12}\omega_0}f_{03} - \frac{a_{12}^3}{\omega_0}g_{30} + \frac{3a_{11}a_{12}^2}{\omega_0}g_{21} - \frac{3a_{11}^2a_{12}}{\omega_0}g_{12} + \frac{a_{11}^3}{\omega_0}g_{03};$$

$$Q_{uvv} = a_{11}a_{12}f_{21} - 2a_{11}^2f_{12} + \frac{a_{11}^3}{a_{12}}f_{03} + a_{12}^2g_{21} - 2a_{11}a_{12}g_{12} + a_{11}^2g_{03};$$

$$Q_{vvv} = -a_{11}\omega_0f_{12} + \frac{a_{11}^2\omega_0}{a_{12}}f_{03} - a_{12}\omega_0g_{12} + a_{11}\omega_0g_{03};$$

$$Q_{vvv} = -\frac{a_{11}}{a_{12}\omega_0} [-f_{03}\omega_0^3] - \frac{1}{\omega_0} [-g_{03}\omega_0^3] = \frac{a_{11}\omega_0^2}{a_{12}}f_{03} + \omega_0^2g_{03}.$$

若 $l_1 < 0$ ，则 Hopf 分岔产生的分岔极限环是稳定的；若 $l_1 > 0$ ，则 Hopf 分岔产生的分岔极限环是不稳定的；

由中心流形上的规范型定理，在极坐标 $u = r \cos \theta, v = r \sin \theta$ 下，模型(1)在临界点附近的动力学渐近等价于：

$$\begin{cases} \dot{r} = l_1 r^3 + O(r^5), \\ \dot{\theta} = \omega_0 + O(r^2). \end{cases}$$

由于 $\dot{\theta} \approx \omega_0$ ，角速度在分岔点附近是一个严格为正的非零常数。因此，轨线在相平面上会持续旋转。极限环的渐近振荡周期 $T(A)$ 可通过对角速度积分近似获得：

$$T(A) = \int_0^{2\pi} \frac{d\theta}{\dot{\theta}} \approx \frac{2\pi}{\omega_0 + O(r^2)}.$$

当参数 A 无限逼近临界值 A^H 时，极限环的振幅 $r \rightarrow 0$ 。因此，极限环的周期 T 收敛于：

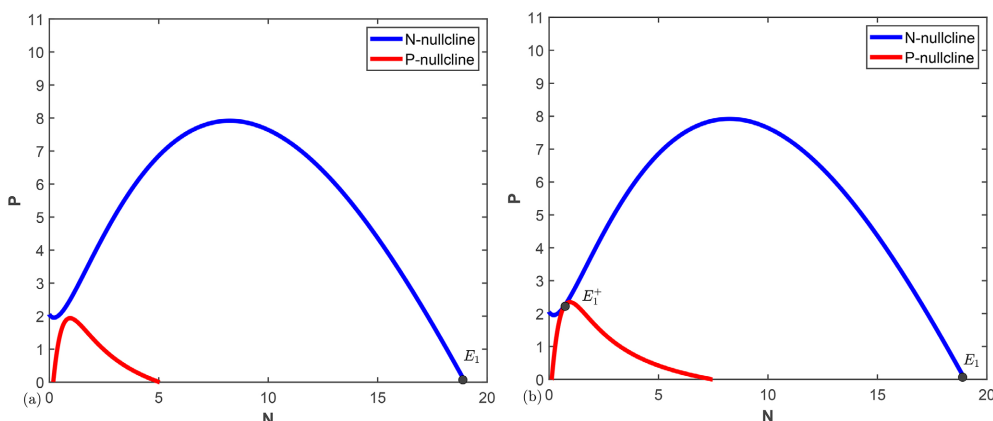
$$T \rightarrow \frac{2\pi}{\omega_0} = \frac{2\pi}{\sqrt{\det(J(E_1^*))}}.$$

4. 数值模拟分析

依托严谨的数学推导与理论证明，本文已得到模型(1)的相关数学理论结果。为验证所得理论结论的有效性与可行性，并直观剖析额外食物供给和恐惧效应对食饵和捕食者种群演化动力学的作用规律，开展数值模拟分析。除非本文另有说明，数值模拟采用以下参数值：

$$r = 2.0; k = 1.0; f = 0.02; \delta_0 = 0.1; \gamma = 0.8; a = 0.9; b = 0.5; c = 0.5; \xi = 0.1; \eta = 0.1; p = 0.05 \quad (4-1)$$

首先，通过零曲线来确定模型(1)共存平衡点的数量，这可以通过食饵零曲线(N-nullcline)和捕食者零曲线(P-nullcline)在第一象限内的交点来获得。结合图1八幅零等值线图的分析可知，参数 A 的取值对模型(1)平衡点的存在性和数量具有决定性影响。在低密度种群中，当 A 取值较小时 ($A < 0.5062$)，模型(1)仅存在捕食者灭绝的边界平衡点 E_1 (图1(a))；随着 A 取值的增大，模型(1)依次经历暂态平衡点 E_1^+ (图1(b))、两个共存平衡点 E_1^*, E_2^* (图1(c))、三个共存平衡点 E_1^*, E_2^*, E_3^* (图1(d))的动态过程。在高密度种群中，当 A 取值较大时 ($A > 4.5190$)，模型(1)不存在共存平衡点，仅存在两个边界平衡点 E_1^* 和 E_2^* (图1(h))；随着 A 取值的减小，模型(1)依次经历暂态平衡点 E_2^+ (图1(g))、两个共存平衡点 E_2^* 和 E_3^* (图1(f))、三个共存平衡点 E_1^*, E_2^* 和 E_3^* (图1(e))的动态过程，动力学行为最为丰富，出现双稳态现象。



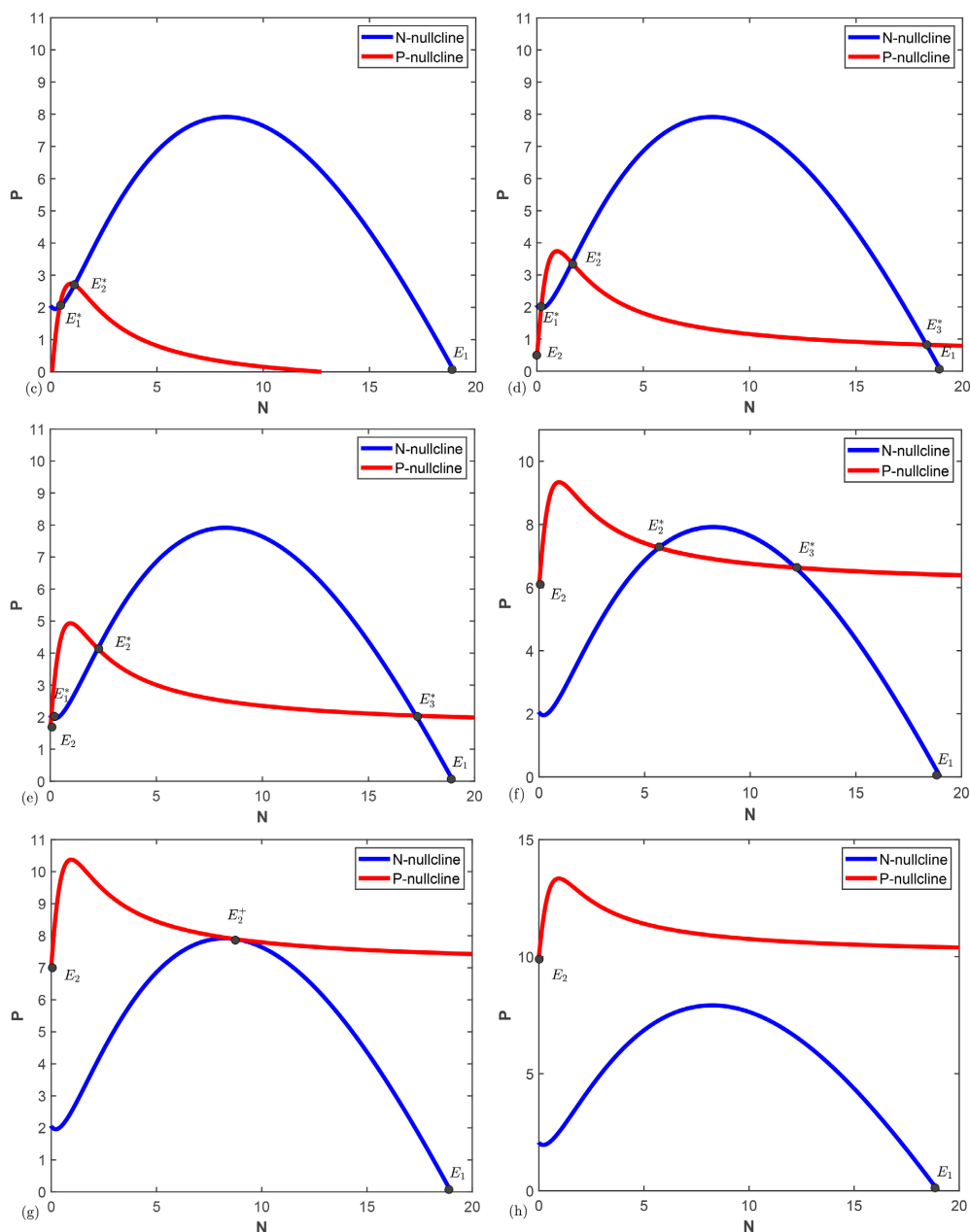


Figure 1. Zero-curve analysis

图 1. 零曲线分析

参数值见式(4-1), 模型(1)在不同 A 值下的平衡点存在性。图中蓝色曲线表示食饵零曲线, 红色曲线表示捕食者零曲线。这两条曲线的交点即为平衡点。低密度零等值线图中: (a) 当 $A=0.3$ 时, 存在一个捕食者灭绝的边界平衡点 E_1 ; (b) 当 $A=0.5062$ 时, 出现暂态平衡点 E_1^+ ; (c) 当 $A=0.7$ 时, 出现两个共存平衡点 E_1^* , E_2^* 以及边界平衡点 E_1 ; (d) 当 $A=1.2$ 时, 存在三个共存平衡点 E_1^* , E_2^* , E_3^* , 捕食者灭绝的边界平衡点 E_1 和食饵灭绝的边界平衡点 E_2 。高密度零等值线图中: (h) 当 $A=6.0$ 时, 没有内平衡点, 仅存在边界平衡点 E_1 , E_2 ; (g) 当 $A=4.5190$ 时, 出现暂态平衡点 E_2^+ ; (f) 当 $A=4.0$ 时, 存在两个共存平衡点 E_2^* , E_3^* 以及边界平衡点 E_1 , E_2 ; (e) 当 $A=1.8$ 时, 存在三个共存平衡点 E_1^* , E_2^* , E_3^* 以及边界平衡点 E_1 , E_2 。

4.1. 额外食物项的影响

额外食物项 A 的引入极大地改变了捕食生态模型的平衡态拓扑结构。数值模拟结果显示, 模型(1)表现出明显的 S 形平衡态流形, 暗示了双稳态、分岔连锁反应以及“阈值驱动”的动力学演化。为了定量描述这类演变过程, 我们定义了临界阈值 A_{critical} , 并将参数空间划分为低密度分支区间与高密度分支区间进行深入探讨。

临界阈值 A_{critical} 在物理意义上代表了平衡态流形从低位态向高位态跃迁的几何质心, 在数学上对应于 S 形平衡态曲线 $A(N)$ 的拐点。为了获得该阈值, 首先考察模型(1)的内平衡点 $E^*(N^*, P^*)$ 由 $dN/dt = 0$ 可得捕食者种群 P , 关于食饵种群 N 的隐函数关系 $f(N, P) = 0$, 展开为关于 P 的二次方程:

$$C_2(N)P^2 + C_1(N)P + C_0(N) = 0$$

其中, $C_2 = \frac{\gamma f}{G(N)}$, $C_1 = \delta_0 f + \frac{\gamma}{G(N)}$, $C_0 = \delta_0 - \frac{r}{k+N}$, $G(N) = a + bN + N^2$ 。解得正向分支 $P(N)$ 后, 代入 $dP/dt = 0$ 方程, 可解出参数 A 与 N 的解析关系:

$$A(N) = \frac{1}{\xi} \left(\mu P(N) + \eta - \frac{c\gamma N}{G(N)} \right)$$

A_{critical} 满足二阶导数为零的条件, 即流形的曲率方向发生反转:

$$\left. \frac{d^2 A}{dN^2} \right|_{N=N_{\text{critical}}} = 0 \Rightarrow A_{\text{critical}} = A(N_{\text{critical}})$$

通过数值计算, 在参数(4-1)下得到 $A_{\text{critical}} = 1.2665$, 此时 $N_{\text{critical}} = 1.7119$, $P_{\text{critical}} = 3.4552$, 该点不仅是 S 形曲线的腰部, 也是区分动力学演化逻辑的分水岭。为了严格遵循动力学演化路径, 图 2 低密度分支采取由小到大的解释顺序, 而高密度分支采取由大到小的解释顺序。

(1) 低密度分支区间:

- $A \in [0, 0.5062]$: 在该区间内, 由于提供给捕食者的额外食物项参数 A 的取值极低, 外部营养不足以抵消其自然死亡率。从图 2(a)和图 2(c)可见, 模型(1)的内平衡点尚未产生。此时, 食饵种群边界平衡点 $E_1(19, 0)$ 是全局渐近稳定的。这意味着在此资源水平下, 捕食者无法在系统中存活, 生态系统最终退化为食饵单种群的稳态。
- $A \in [0.5062, 0.7954]$: 当 A 取值越过临界值 0.5062 时, $(N, P) = (0.7183, 2.2496)$, $W^T F_A = -0.6782 \neq 0$, $\Delta_{\text{SN}} = 2.2858 \neq 0$, 模型(1)在 0.5062 处发生鞍结分岔 SN1, 出现一对内部共存平衡点: 一个为不稳定焦点的 E_1^* (蓝色虚线)以及一个鞍点 E_2^* (红色实线)。此时边界平衡点 E_1 依然保持稳定, 虽然捕食者尚未能实现稳定的全面入侵, 但系统结构已经变得敏感, 微小的初始扰动可能导致轨迹在流形边缘发生振荡。
- $A \in [0.7954, 0.8120]$: 当 A 取值增加至 $TC1 = 0.7954$ 处, 模型(1)经历跨临界分岔。此时, 内平衡点与边界平衡点 E_1 发生碰撞并交换稳定性, 意味着额外食物的补充达到了捕食者的“入侵阈值”, 模型(1)实现食饵与捕食者的稳定共存态。
- $A \in [0.8120, 1.2665]$: 随着 A 取值进一步增至 0.8120 处, $\det(J) = 0.0943 > 0$, $d/dA(\text{Tr}(J)) = -0.3818 \neq 0$, $l_1 = 0.0108 > 0$, 模型(1)在 A 为 0.8120 处发生 Hopf 分岔, 产生不稳定的极限环。在该区间内, E_1^* 由不稳定变为稳定, 揭示了额外食物对模型(1)稳定性的复杂负反馈作用。

(2) 高密度分支区间:

- $A \in (4.5190, \infty)$: 在该区间内, 捕食者拥有极高水平的外部补偿, 从而能对食饵种群施加巨大的捕食

压力。如图 2(b)和图 2(d)所示, 模型(1)存在一个唯一且稳定的高密度边界平衡点 E_2 。该状态具有极强的鲁棒性, 模型(1)对环境扰动表现出高度的自稳能力。

- $A \in (2.1336, 4.5190]$: 当 A 取值从高位减小至 4.5190 时, $W^T F_A = -0.2249 \neq 0$, $\Delta_{SN} = -0.0224 \neq 0$, 因此模型(1)在 A 为 4.5190 时发生第二次鞍结分岔 SN2, 它界定了模型(1)“高位稳态”的生存边界。在该区间内, 模型(1)表现出明显的边界平衡点 E_2 与高密度内平衡点 E_3^* 的双稳态特征。

$A \in (1.2665, 2.1336]$: 当参数 A 取值继续减小并跨越跨临界分岔点 $TC_2 = 2.1336$, 对应平衡点 $(N, P) = (0, 2.2671)$, 模型(1)再次经历跨临界分岔, 边界平衡点 E_2 获得稳定性, 当参数 A 取值跨越临界值 $A_{critical} = 1.2665$ 时, 模型(1)进入高密度分支。在该区间内, 模型(1)存在两个稳定的共存平衡点 E_1^* 与 E_3^* , 其种群密度显著高于低密度分支区间。

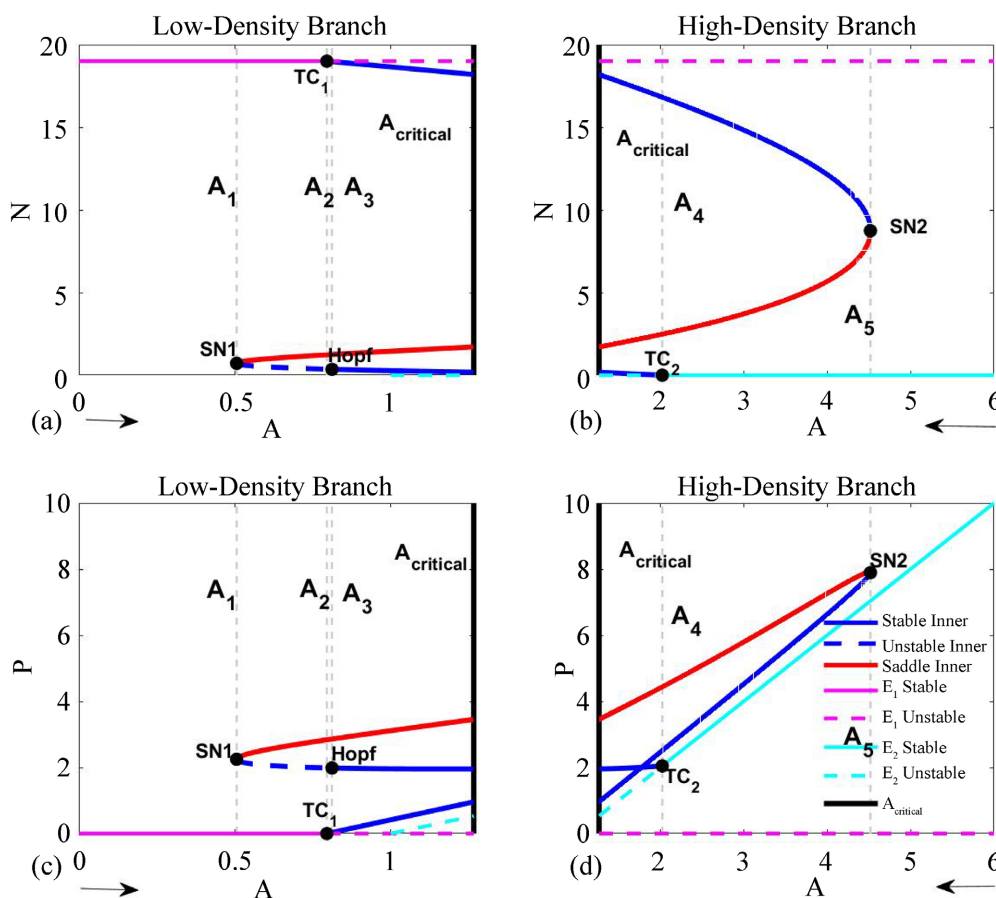


Figure 2. Bifurcation diagram of Model (1) as a function of parameter A

图 2. 模型(1)随参数 A 的分岔图

图中, 洋红色虚线表示不稳定的边界平衡点 E_1 ; 洋红色实线表示稳定的边界平衡点 E_1 ; 青绿色虚线表示不稳定的边界平衡点 E_2 ; 青绿色实线表示稳定的边界平衡点 E_2 ; 红色实线表示鞍点 E_2^* , 蓝色实线表示稳定共存平衡点, 蓝色虚线表示不稳定共存平衡点。图 2(a)和图 2(c)为食饵与捕食者种群低密度的分岔分支, 图 2(b)和图 2(d)为食饵与捕食者种群高密度的分岔分支。基于动力学特征, 模型(1)的整体动力学行为被划分不同的区域, 划分阈值定义如下: $A_1 = 0.5062$, $A_2 = 0.7953$, $A_3 = 0.8120$, $A_{critical} = 1.2665$, $A_4 = 2.1336$, $A_5 = 4.5190$ 。

为了揭示额外食物参数 A 取值对模型(1)平衡态流形及拓扑结构的精细调控, 结合相平面分析(见图

3), 对不同参数区间下的动力学行为进行了深入解读。

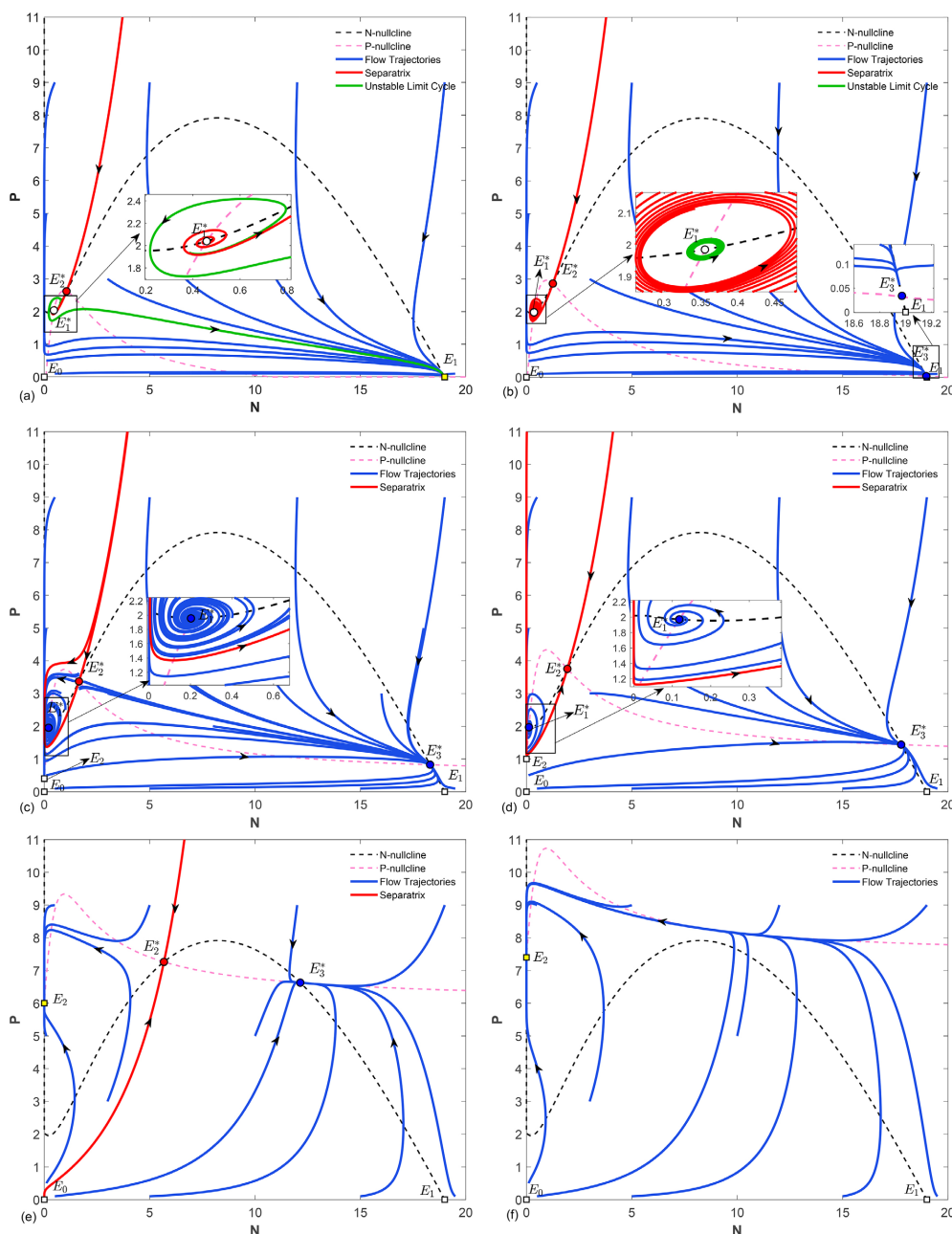


Figure 3. This phase diagram illustrates the dynamical behavior of Model (1) within the different intervals shown in Figure 2

图 3. 该相图为模型(1)在图 2 所示不同区间内的动力学行为

在低密度分支区间, 模型(1)的演化逻辑遵循“激活与振荡”的路径。随着参数 A 取值的增加, 相平面拓扑结构经历了从捕食者灭绝到复杂双稳态的转变。如图 3(a), $A = 0.65$ 时, 模型(1)处于 $SN1$ 分岔之后但尚未达到跨临界分岔 $TC1$, 相图显示, 边界平衡点 E_1 为稳定的沉, 而内部存在一个不稳定的焦点 E_1^* , 红色的分界线呈现出显著的螺旋状, 紧紧地缠绕并包裹着不稳定的焦点 E_1^* , 在焦点外围存在一个绿色的不稳定极限环。这意味着模型(1)在该阶段具有极强的“排斥性”, 除非初始种群处于特定范围内, 否则

轨迹最终都会被螺旋分界线引导至边界点 E_1 ，导致捕食者种群灭绝。当 A 取值增至 0.8120 (图 3(b)) 时，模型(1)触发了 Hopf 分岔。此时，原本位于低位的平衡点进一步失稳，极限环区域开始由分岔点向左侧扩张。红色的分界线以更广的螺旋半径，同时包裹住了绿色的不稳定极限环及其内部的不稳定焦点 E_1^* 。这一“环中环”的结构刻画了模型(1)在低密度区的剧烈振荡特性，同时也标志着高位稳定平衡点 E_3^* 的吸引力开始显现，模型(1)呈现出低位振荡态与高位稳态 E_3^* 之间的敏感竞争。随着 A 取值进一步逼近临界阈值 1.2665，如图 3(c)，当 $A=1.2$ 时，不稳定的极限环消失，模型(1)进入了典型的双稳态结构。此时，相平面由两个稳定的沉——低密度稳定点 E_1^* 与高密度稳定点 E_3^* 共同主导。两者的吸引盆由红色鞍点 E_2^* 引出的分界线严格划分。在该状态下，捕食者能够根据初始资源的丰富程度，稳定地选择在低水平或高水平下与食饵种群共存。

在高密度分支区间，我们采取参数 A 取值从资源极度丰富侧 ($A=6$) 向临界点回归的视角，揭示流形的稳定性丧失过程。当额外食物极度充足时，如图 3(f)， $A=4.7$ 时，模型(1)位于 $SN1$ 分岔点右侧。高密度平衡点 E_3^* 为全平面唯一的稳定沉，具有全局吸引力。此时，低位平衡点 E_1^* 已湮灭，捕食者因获得极高的外部资源补偿，能够彻底压制食饵种群并维持稳定的种群优势。当 A 从高位减小并越过 $SN2$ 后，系统流形发生折叠，模型(1)重新回归边界平衡点 E_2 与高密度稳态 E_3^* 的双稳态结构。对比图 3(f) 可以发现，随着参数 A 取值的减小，高位稳态 E_3^* 的吸引盆开始萎缩，红色分界线逐渐向右偏移，为低位分支释放了生存空间，体现了外部补给削减对系统结构的重塑作用。随着 A 取值继续减小至 1.5 (图 3(d))，模型(1)无限趋近于临界阈值 $A_{critical}$ ，此时， E_1^* 与 E_3^* 的双稳态竞争达到了一种微妙的平衡态。红色的分界线在平面上的位置变得相对稳定，界定了两类稳态在资源衰减背景下的最终对峙。

蓝色实线表示平衡点的轨迹，蓝色实心圆表示稳定的内部平衡点；蓝色空心圆表示不稳定的内部平衡点，红色实心圆表示鞍点，红色实线为分界线，黄色实心矩形表示稳定的边界平衡点，黄色空心矩形表示不稳定的边界平衡点。图 3(a)~(f) 参数 A 的取值分别为：0.65，0.8120，1.2，1.50，4.00，4.7。

4.2. 恐惧效应项的影响

恐惧效应强度参数 f 的引入同样深刻地重塑了捕食生态模型的平衡态拓扑结构。数值模拟结果显示，模型(1)表现出明显的 S 形平衡态流形，暗示了多稳态、分岔连锁反应以及“阈值驱动”的动力学演化过程。为了定量描述这类演化过程，我们同样定义了临界阈值 $f_{critical}$ ，并将参数空间划分为低密度分支区间与高密度分支区间进行深入探讨。

固定参数 $A=0.5, \eta=0.01, p=0.1$ ，其他参数值见(4-1)，通过数值计算，得到 $f_{critical}=0.9950$ ，为了严格遵循动力学演化路径，图 4 低密度分支采取由小到大的解释顺序，而高密度分支采取由大到小的解释顺序。

(1) 低密度分支区间：

- $f \in [0, 0.0722)$ ：在该区间内，由于恐惧效应参数 f 取值极低，捕食者对食饵的心理威慑不足以显著抑制食饵种群的增长，边界平衡点 E_1, E_2 不稳定，表现为洋红色虚线，模型(1)尚未在低密度区域触发新的内平衡点。
- $f \in [0.0722, 0.0876)$ ：当 f 取值越过临界值 $f_1=0.0722$ 时， $(N, P)=(0.6426, 1.9729)$ ，模型(1)发生鞍结分岔 $SN1$ ，出现一对内部共存平衡点：一个为不稳定焦点的 E_1^* (蓝色虚线) 以及一个鞍点 E_2^* (红色实线)。此时高密度平衡点 E_3^* 依然保持稳定，边界平衡点 E_1, E_2 依旧不稳定。
- $f \in [0.0876, 0.9950)$ ：当 f 取值增加至 0.0876 处，模型(1)将经历 Hopf 分岔。此时，原本位于低位的平衡点 E_1^* 逐渐变为稳定，极限环区域开始由分岔点向左侧扩张。在该区域表现为低密度平衡点 E_1^* 与高密度平衡点 E_3^* 的双稳态结构，其中鞍点 E_2^* 为其分界线。

(2) 高密度分支区间:

- $f \in (8.4756, \infty)$: 在该区间内, 恐惧效应强度极高, 捕食者给食饵带来的心理威慑达到极致, 食饵的繁殖成功率被严重抑制, 模型(1)不存在任何内平衡点, 边界平衡点 E_2 保持稳定。
- $f \in (1.4006, 8.4756]$: 当 f 取值从高位减小至 $f_4 = 8.4756$ 时, 模型(1)在 f_4 处发生跨临界分岔 $TC2$, 它界定了模型(1)“高位稳态”的生存边界。在该区间内, 低密度平衡点 E_1^* 保持稳定。
- $f \in (0.9950, 1.4006]$: 当参数 f 取值继续减小并跨越鞍结分岔点 $f_3 = 1.4006$, 模型(1)发生鞍结分岔 $SN2$, 高密度平衡点 E_3^* 与鞍点 E_2^* 发生碰撞并相互湮灭。在此区间内, 低密度平衡点 E_1^* 与高密度内平衡点 E_3^* 保持双稳态结构, 其中鞍点 E_2^* 为其分界线。

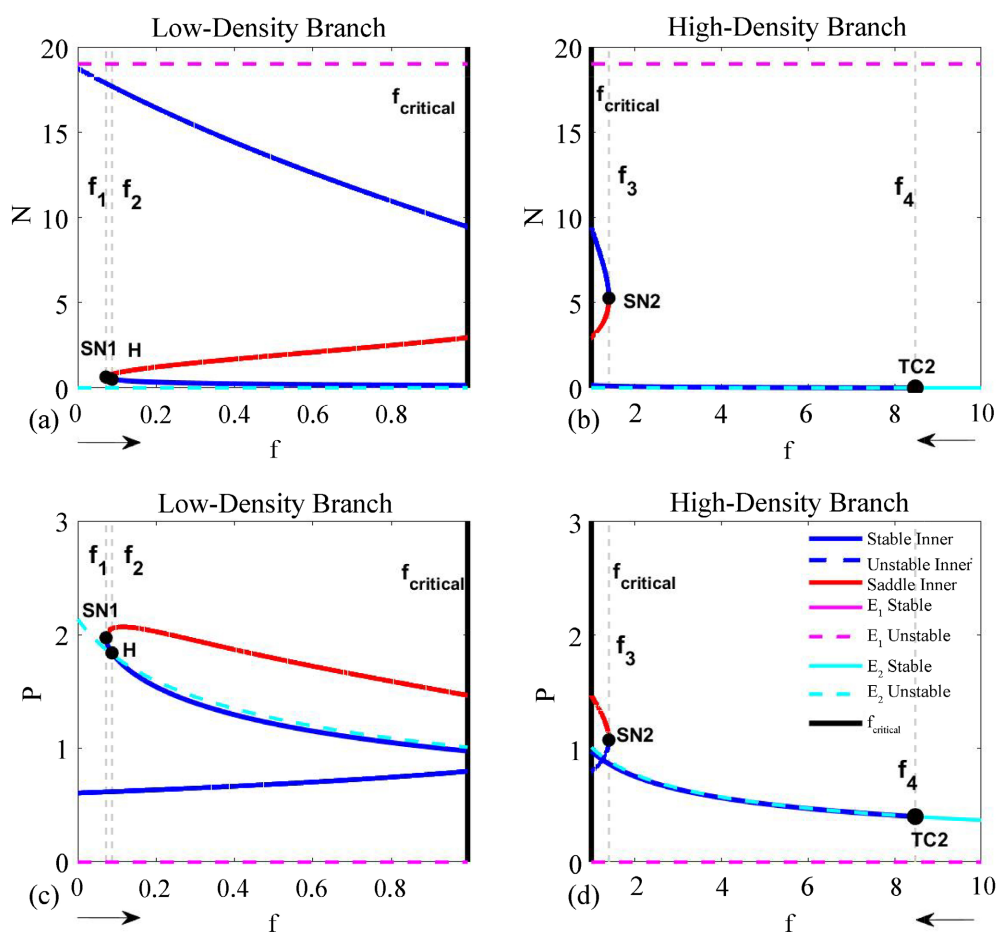


Figure 4. Bifurcation diagram of Model (1) as a function of the parameter f

图 4. 模型(1)随参数 f 的分岔图

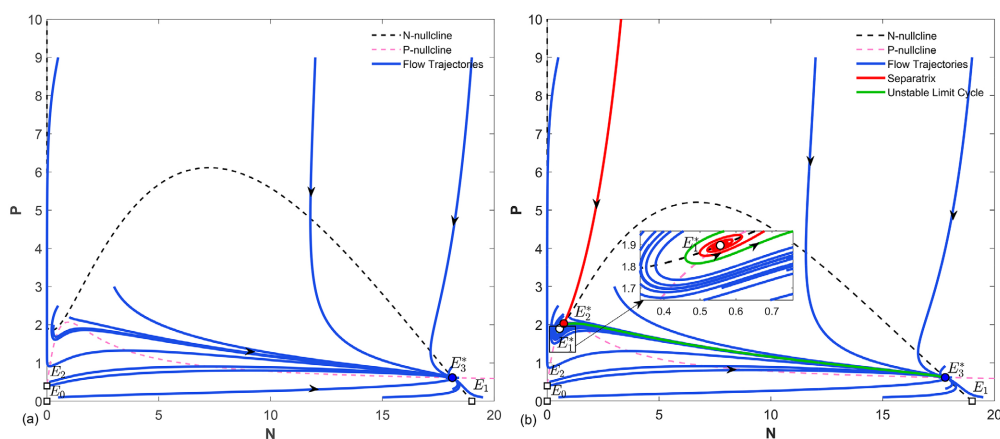
图中, 洋红色虚线表示不稳定的边界平衡点 E_1 ; 洋红色实线表示稳定的边界平衡点 E_1 ; 青绿色虚线表示不稳定的边界平衡点 E_2 ; 青绿色实线表示稳定的边界平衡点 E_2 ; 红色实线表示鞍点 E_2^* , 蓝色实线表示稳定共存平衡点, 蓝色虚线表示不稳定共存平衡点。图 4(a)和图 4(c)为食饵与捕食者种群低密度的分岔分支, 图 4(b)和图 4(d)为食饵与捕食者种群高密度的分岔分支。基于动力学特征, 模型(1)的整体动力学行为被划分不同的区域, 划分阈值定义如下: $f_1 = 0.0722$, $f_2 = 0.0876$, $f_{\text{critical}} = 0.9950$, $f_3 = 1.4006$, $f_4 = 8.4756$ 。

为了揭示恐惧效应参数 f 取值对模型(1)平衡态流形及拓扑结构的精细调控, 结合相平面分析(见图

5), 对不同参数区间下的动力学行为进行了深入解读。

在低密度分支区间, 如图 5(a), $f = 0.05$ 时, 模型(1)处于 $SN1$ 分岔之前, 相图显示, 轨迹趋向于高密度稳定结点 E_3^* , 捕食者与食饵实现高位共存。这意味着在该阶段, 模型(1)具有极强的“初值敏感性”, 初始条件的微小差异可能导致种群最终走向截然不同的生态结局。当 f 取值增至 0.08 (图 5(b)) 时, 不稳定焦点 E_1^* 外围存在一个绿色的不稳定极限环, 红色的分界线呈现出显著的螺旋状, 紧紧地缠绕并包裹着不稳定的焦点 E_1^* 。这类“环中环”的结构刻画了模型(1)在低密度区的剧烈振荡特性, 同时也标志着高位稳定平衡点 E_3^* 的吸引力开始显现, 模型(1)呈现出低位振荡态与高位稳态 E_3^* 之间的敏感竞争。随着 f 取值进一步增至 0.4 (图 5(c)), 模型(1)已经越过 Hopf 分岔点。此时, 原本位于低位的平衡点 E_1^* 逐渐变为稳定, 极限环区域开始由分岔点向左侧扩张。红色的分界线以更广的螺旋半径, 同时包裹住了不稳定极限环及其内部的不稳定焦点。相图显示, 低密度稳定点 E_1^* 位于相平面左下角, 而高密度稳定点 E_3^* 位于右侧, 两者的吸引盆由红色鞍点 E_2^* 引出的分界线严格划分。在该状态下, 捕食者能够根据初始条件的不同, 稳定地选择在低水平或高水平下与食饵共存。这类“双稳态”结构揭示了恐惧效应对系统稳定性的复杂调控作用: 适度的恐惧强度能够有效抑制剧烈的种群振荡, 促使系统从复杂的极限环振荡平滑过渡到确定性的稳定共存状态。

在低密度分支区间, 我们采取参数 f 从恐惧效应极强侧($f = 9.0$)向临界点回归的视角, 揭示流形的稳定性丧失过程。当恐惧效应极度强烈时, 如图 5(f), $f = 9.0$ 时, 此时, 模型(1)不存在任何内平衡点, 边界平衡点 E_2 为全平面唯一的稳定沉, 具有全局吸引性。食饵种群因恐惧效应而走向绝对灭绝, 捕食者仅能依赖额外食物维持单种群生存。该状态具有极强的鲁棒性, 模型(1)对环境扰动表现出高度的自稳能力。当 f 取值从高位减小并越过 $TC2$ 后, 如图 5(e), $f = 4.0$ 时, 低密度稳定点 E_1^* 位于相平面左下角, 轨迹收敛到 E_1^* 。随着参数 f 取值的减小, 高位稳态 E_3^* 的吸引盆开始萎缩, 红色分界线逐渐向右偏移, 为低位分支释放了生存空间, 体现了恐惧效应衰减对系统结构的重塑作用。对比图 5(f)可以发现, 随着 f 取值的减小, 模型(1)从捕食者单存的绝对稳态逐渐过渡到捕食者与食饵共存的双稳态结构, 恐惧效应的减弱为模型(1)提供了更多的生态弹性。随着 f 取值继续减小至 1.2 (图 5(d)), 模型(1)无限趋近于临界阈值 $f_{critical}$, 此时 E_1^* 与 E_3^* 的双稳态竞争达到了一种微妙的平衡态。红色的分界线在平面上的位置变得相对稳定, 界定了两类稳态在恐惧效应衰减背景下的最终对峙。值得注意的是, 当恐惧效应强度处于适度区间($f \in [f_2, f_3]$)时, 模型(1)能够有效抑制剧烈的种群振荡, 促使模型(1)从复杂的极限环振荡平滑过渡到确定性的高生物量稳定共存状态, 表现出强烈的生态弹性。然而, 若恐惧效应过强($f > f_4$), 模型(1)将跨越临界分岔阈值并遭遇灾难性的相变坍塌。由于食饵种群承受极端强烈的恐惧抑制, 其繁殖成功率被彻底瓦解, 不可逆地迫使食饵种群走向绝对灭绝, 捕食者仅能依赖额外食物维持单种群生存。因此, 恐惧效应强度参数 f 可作为潜在的生态调控机制, 显著影响捕食者与食饵种群的稳定共存与消亡。



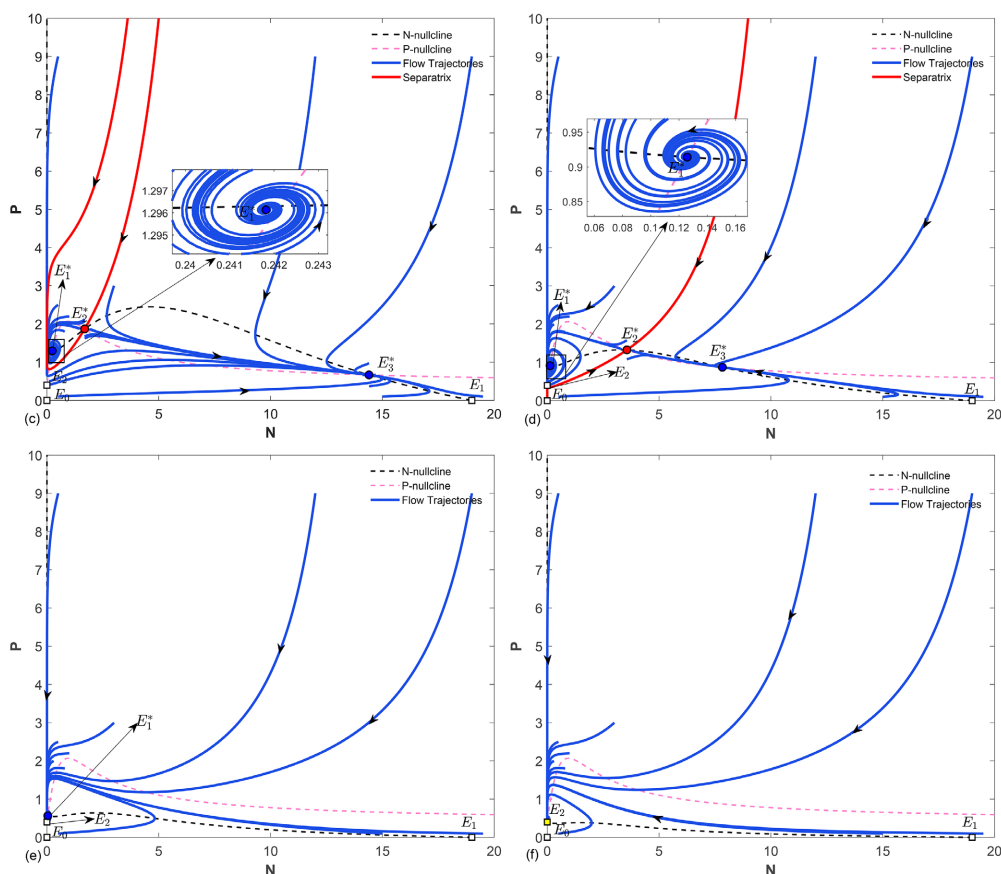


Figure 5. This phase diagram illustrates the dynamical behavior of Model (1) within the different intervals shown in Figure 4

图 5. 该相图为模型(1)在图 4 所示不同区间内的动力学行为

蓝色实线表示平衡点的轨迹，蓝色实心圆表示稳定的内部平衡点；蓝色空心圆表示不稳定的内部平衡点，红色实心圆表示鞍点，红色实线为分界线，黄色实心矩形表示稳定的边界平衡点，黄色空心矩形表示不稳定的边界平衡点。图 5(a)~(f)参数 f 的取值分别为：0.05, 0.08, 0.4, 1.2, 4.0, 9.0。

5. 结论

为更深入地阐释多重生态机制耦合下捕食者与食饵种群间的相互作用机制，本文构建了一类具有恐惧效应和额外食物项的捕食生态模型，对其进行理论分析与数值模拟，探究了恐惧效应和额外食物项机制对捕食生态模型的非线性拓扑结构的影响机制。首先证明了模型(1)正解的存在性与唯一性，并验证了该解保持最终一致有界性。其次，解析了平凡平衡点、食饵单存边界平衡点、捕食者单存边界平衡点以及正内部共存平衡点的存在性判据，并给出了各平衡点渐近稳定的充要条件。最后，借助 Sotomayor 定理与中心流形理论，论证了模型(1)随关键参数演化所触发的跨临界分岔、鞍结分岔以及霍普夫分岔等非线性拓扑质变行为。数值分析严格验证了理论结论的可行性。

基于一维全局分岔图和相平面轨迹图，揭示了额外食物项参数和恐惧效应强度对模型(1)全局动力行为的调控规律。当额外食物水平或恐惧效应强度处于适度区间时，模型(1)能够有效抑制剧烈的种群振荡，促使模型(1)从复杂的极限环振荡平滑过渡到确定性的高生物量稳定共存状态，表现出强烈的生态弹性(见图 2, 图 4)。值得注意的是，随着核心参数在特定区间内演化，模型(1)涌现出了极其丰富且高度依赖于初值格局的多稳态并存结构，如极限环振荡与边界稳态共存、双内部共存平衡点双稳态。此外，若

盲目提供过量的额外食物补助, 模型(1)将跨越临界分岔阈值并遭遇灾难性的相变坍塌。由于捕食者拥有极其丰富的替代食物来源, 其对目标食饵施加了毁灭性的捕食负荷, 彻底解体了系统内部的共存机制, 不可逆地迫使食饵种群走向绝对灭绝(见图 3)。因此, 额外食物数量、恐惧强度等核心参数可作为潜在的调控机制, 显著影响捕食者与食饵种群的稳定共存与消亡。

综上, 恐惧效应与额外食物供给等多重生态因子的非线性耦合能够有效调控捕食者-食饵生态模型的动力学行为, 进而在维持群落和谐共存、避免种群发生灾难性坍塌灭绝、维系生态系统稳定性及生物多样性方面发挥重要作用。

基金项目

温州大学硕士研究生创新基金项目(3162025004057), 国家自然科学基金(31570364)。

参考文献

- [1] Sardar, P., Sarkar, S., Pal, B., Biswas, S., Mukherjee, C. and Das, K.P. (2026) Chaotic Dynamics and Its Linear Feedback Control in a Predator-Prey Interaction Model with Predation Fear and Wind Flow Effect Using Physics Informed Neural Networks. *Ecological Modelling*, **517**, Article 111613. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2026.111613>
- [2] Yan, B., Yang, M. and Xiang, C. (2026) Dynamic Analysis of a Predator-Prey Model with Anti-Predator Behavior and Fear Effect under a Two-Thresholds Feedback Control. *Chaos, Solitons & Fractals*, **206**, Article 117964. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2026.117964>
- [3] Feng, X., Gao, X., Shi, Y. and Liu, M. (2026) Dynamics of a Predator-Prey Model Incorporating Fear Effects and Linear Harvesting. *Chaos, Solitons & Fractals*, **209**, Article 118477. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2026.118477>
- [4] Rehman, A., Deng, Q. and Wu, R. (2026) Global Boundedness and Bifurcation of a Diffusive Predator-Prey Model with Fear Effect and Prey-Taxis. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **156**, Article 109637. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2025.109637>
- [5] Mathur, K.S., Shrivastava, A. and Singh, H. (2026) Modeling and Analysis of Impulsive Dispersal of Fear Effect and Hunting Cooperation of Predator on Prey in Patchy Habitat. *Franklin Open*, **15**, Article 100483. <https://doi.org/10.1016/j.fraope.2025.100483>
- [6] Sahoo, B. and Poria, S. (2015) Effects of Additional Food in a Delayed Predator-Prey Model. *Mathematical Biosciences*, **261**, 62-73. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2014.12.002>
- [7] Garai, S., Karmakar, S., Jafari, S. and Pal, N. (2023) Coexistence of Triple, Quadruple Attractors and Wada Basin Boundaries in a Predator-Prey Model with Additional Food for Predators. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **121**, Article 107208. <https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2023.107208>
- [8] Das, A. and Samanta, G.P. (2018) Stochastic Prey-Predator Model with Additional Food for Predator. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, **512**, 121-141. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2018.08.138>
- [9] Liu, Q., Jiang, D., Hayat, T. and Ahmad, B. (2018) Stationary Distribution and Extinction of a Stochastic Predator-Prey Model with Additional Food and Nonlinear Perturbation. *Applied Mathematics and Computation*, **320**, 226-239. <https://doi.org/10.1016/j.amc.2017.09.030>
- [10] Das, A. and Samanta, G.P. (2020) A Prey-Predator Model with Refuge for Prey and Additional Food for Predator in a Fluctuating Environment. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, **538**, Article 122844. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2019.122844>
- [11] Thirthar, A.A., Majeed, S.J., Alqudah, M.A., Panja, P. and Abdeljawad, T. (2022) Fear Effect in a Predator-Prey Model with Additional Food, Prey Refuge and Harvesting on Super Predator. *Chaos, Solitons & Fractals*, **159**, Article 112091. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2022.112091>
- [12] Saha, S., Pal, S. and Melnik, R. (2025) Analysis of the Impact of Fear in the Presence of Additional Food and Prey Refuge with Nonlocal Predator-Prey Models. *Ecological Modelling*, **505**, Article 111103. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2025.111103>
- [13] Perko, L. (2001) *Differential Equations and Dynamical Systems*. Springer.