

具有恐惧效应的合作捕食模型动力学分析

李前旭*, 杨晨颖

长安大学理学院, 陕西 西安

收稿日期: 2026年8月21日; 录用日期: 2026年9月14日; 发布日期: 2026年9月22日

摘要

本文研究了一类具有恐惧效应的合作捕食模型, 其中包含一种食饵和两种捕食者。文章首先运用一般代数法求解平衡点, 利用根的存在性定理和极限的方法证明平衡点存在性; 其次利用线性化方法和Routh-Hurwitz判据给出ODE模型的平衡点渐近稳定性证明ODE的非平凡解在PDE下的Turing失稳条件, 利用分歧定理证明PDE下存在非平凡解分支, 并给出在ODE和PDE下各个平衡点稳定性条件对比。

关键词

恐惧效应, 合作捕食, Turing不稳定, 分歧定理

Dynamical Analysis of a Cooperative Predation Model with Fear Effect

Qianxu Li*, Chenying Yang

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

Received: August 21, 2026; accepted: September 14, 2026; published: September 22, 2026

Abstract

In this paper, a cooperative predation model incorporating one prey species and two predator species with fear effect is investigated. Firstly, algebraic methods are adopted to solve all equilibrium points, and the existence of these equilibria is verified via the existence theorem of polynomial roots and limit analysis. Secondly, linearization techniques together with the Routh-Hurwitz criterion are utilized to derive conditions for the asymptotic stability of equilibrium points of the ordinary differential equation (ODE) system. Furthermore, Turing instability conditions for non-trivial steady-state solutions of the corresponding partial differential equation (PDE) system are derived; the existence of bifurcating non-trivial solution branches for the PDE model is proven based on

*通讯作者。

文章引用: 李前旭, 杨晨颖. 具有恐惧效应的合作捕食模型动力学分析[J]. 应用数学进展, 2026, 15(9): 173-183.
DOI: 10.12677/aam.2026.159383

bifurcation theorems. Finally, stability conditions of each equilibrium point under the ODE framework and PDE framework are compared systematically.

Keywords

Fear Effect, Cooperative Predation, Turing Instability, Bifurcation Theorem

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 - 食饵相互作用是生态系统能量流动、物质循环和群落构建的核心基础,也是生物数学与理论生态学研究的核心领域。自 1925 年 Lotka 与 Volterra 提出经典捕食 - 食饵模型以来,捕食 - 食饵动力学研究长期围绕直接捕杀效应展开,构建了一系列经典模型,为理解种群数量周期性波动、物种共存与灭绝提供了重要理论框架。然而,经典模型仅考虑捕食者直接捕杀的消耗性效应,忽略了自然界中两类至关重要的非消耗性行为机制——捕食者的合作捕食行为与食饵的恐惧效应,难以解释真实生态系统中大量复杂动力学现象,如种群周期性爆发、多稳态共存、周期性迁移、斑块化分布等。

近年来,随着行为生态学与数学生态学的交叉融合,合作捕食与恐惧效应逐渐成为动力学研究的前沿热点。马知恩等[1]学者系统研究了常微分方程定性方法与稳定性方法在种群模型中的应用,为后续捕食 - 食饵模型的动力学分析奠定了数学基础;叶其孝等[2]在反应扩散方向给出了许多引论;在合作捕食模型方面,赵叶青等[3]研究了食饵为 Smith 增长且具有合作狩猎的捕食模型,分析了模型的平衡点稳定性与分支行为,证实合作捕食强度会显著影响系统的稳态;李志远等[4]构建了具有恐惧效应和狩猎合作的捕食者 - 食饵模型,初步探讨了二者单一耦合下的动力学行为;在恐惧效应模型方面,陈丽娟等[5]研究了具有恐惧效应和 Holling II 类功能性反应的捕食 - 食饵斑块模型,揭示了恐惧效应对斑块系统中种群分布的调控作用;李海侠等[6]构建了具有 Allee 效应和恐惧效应的 Leslie-Gower 捕食者 - 食饵扩散模型,分析扩散作用下恐惧效应与 Allee 效应的耦合对模型正解与稳定性的影响;Cantrell 等[7]学者对空间生态学的反应扩散方程研究,推动了捕食 - 食饵偏微分模型的发展,揭示了扩散系数对种群空间斑图的关键作用;Alves 等[8]研究了捕食者中合作狩猎与 Allee 效应的关系,证实合作捕食可缓解捕食者的 Allee 效应,提升其种群持续生存能力;Jang 等[9]探讨了食饵避难所与捕食者合作对捕食 - 食饵系统的影响,发现合作捕食强度与食饵避难所比例的平衡会决定系统的稳定性;Pal 等[10]将合作狩猎与恐惧效应结合,构建了简单的捕食 - 食饵模型,证实二者的耦合会使系统呈现出更复杂的动力学行为;Wang 等[11]研究了化学计量依赖的恐惧效应在食物链模型中的作用,揭示了恐惧效应的定量刻画对模型动力学的影响;He 等[12]分析了饱和恐惧效应对 Lotka-Volterra 竞争模型的影响,推导了饱和恐惧效应下物种共存的条件。目前研究已从经典模型拓展至单一机制(合作捕食/恐惧效应)的模型构建与分析,且逐步向多机制耦合、考虑空间扩散的方向发展,针对偏微分系统的斑图动力学分析可进一步完善。

为此,本文构建单食饵 - 两类捕食者耦合模型,同时引入食饵恐惧效应、捕食者合作、线性 Holling I 型功能函数。食饵生长项为 $\frac{aw}{1+\eta_1 u + \eta_2 v}$,用分母线性叠加捕食者密度刻画恐惧带来的繁殖机制,避免直接捕杀消耗;合作捕食采用 $(1+\alpha u)(1+\beta v)$ 线性刻画,既契合合作捕食种群增益规律,同时合作强度对系统稳态具有调控作用;而采用 Holling I 型线性功能函数不会掩盖恐惧与合作的主导影响,同时稳态

显式可求解和表示。

当然, 本文模型也存在一定的局限性, 例如线性功能函数多适用于滤食生物、昆虫捕食者, 无法处理高密度食饵饱和场景, 后续可考虑非线性功能函数; 本文中两类捕食者是合作捕食, 还可以加入跨物种互动等丰富动力学行为。

本文内容安排如下: 第 2~3 节考虑 ODE 模型下解的存在性和稳定性, 并给出了恐惧效应参数的上界, 第 4 节考虑了 PDE 模型下解的存在性和稳定性; 第 5 节分析扩散效应是否导致 Turing 失稳以及利用分歧理论证明非平凡正解分支是否存在, 给出临界波长的估计值。为此, 本文提出具有以下形式的模型:

$$\begin{cases} \frac{dw}{dt} = \frac{aw}{1+\eta_1 u + \eta_2 v} - \frac{w^2}{K} - (1+\alpha u)f(w)u - (1+\beta v)g(w)v \\ \frac{du}{dt} = (1+\alpha u)f(w) - m_1 u \\ \frac{dv}{dt} = (1+\beta v)g(w) - m_2 v \end{cases}$$

其中, $f(w) = c_1 w$, $g(w) = c_2 w$, 模型相关参数具体含义见表 1。

Table 1. Definitions of model-related parameters

表 1. 模型相关参数释义

参数	含义描述
a	食饵无捕食、无恐惧时的最大生长率
α	合作捕食强度参数 1
β	合作捕食强度参数 2
η_i	食饵对不同捕食者的恐惧因子
c_i	Holling I 型捕食效率参数
m_i	捕食者自然死亡率
w	食饵种群密度
u	第一类捕食者种群密度
v	第二类捕食者种群密度
K	环境容纳量

2. 平衡点的存在性

考虑具有恐惧效应的合作捕食模型:

$$\begin{cases} w_t = \frac{aw}{1+\eta_1 u + \eta_2 v} - \frac{w^2}{K} - (1+\alpha u)f_i(w)u - (1+\beta v)g_i(w)v \\ u_t = (1+\alpha u)f_i(w)u - m_1 u \\ v_t = (1+\beta v)g_i(w)v - m_2 v \end{cases} \quad (1)$$

其中: $f_i(s) = c_1 s$, $g(s) = c_2 s$ 。考虑(1)的稳态系统:

$$\begin{cases} 0 = \frac{aw}{1+\eta_1 u + \eta_2 v} - \frac{w^2}{K} - c_1(1+\alpha u)wu - c_2(1+\beta v)wv \\ 0 = c_1(1+\alpha u)wu - m_1 u \\ 0 = c_2(1+\beta v)wv - m_2 v \end{cases} \quad (2)$$

系统(2)的解 $E_1(0,0,0), E_2(K,0,0)$ 显然存在, 接下来证明半平凡稳态解 $E_2(w_2, u_2, 0)$, $E_3(w_3, 0, v_3)$ 和非平凡稳态解 $E_4(w_4, u_4, v_4)$ 的存在性。

定理 2.1: 若 $w \in \left(0, \frac{m_1}{c_1}\right)$ 且 $a > \frac{m_1}{c_1 K}$ 成立, 则系统有半平凡稳态解 $(w_2, u_2, 0)$ 存在; 若 $w \in \left(0, \frac{m_2}{c_2}\right)$ 且 $a > \frac{m_2}{c_2 K}$ 成立, 则系统有半平凡稳态解 $(w_3, u_3, 0)$ 存在。

证明: 令 $v=0$, 考虑 u 的方程有: $c_1(1+\alpha u^*)w^* = m_1$, 其中 $u^* = \frac{1}{\alpha} \left(\frac{m_1}{c_1 w^*} - 1 \right)$, 正性要求 $w^* < \frac{m_1}{c_1}$ 。代入 w 的稳态方程有: $\frac{a}{1+\eta_1 u^*} - \frac{(w^*)^2}{K} - m_1 u^* = 0$ 。构造函数: $F(w) = \frac{aw}{1+\eta_1 u(w)} - \frac{w^2}{K} - m_1 u(w)$, 当 $w \rightarrow 0^+$ 时, $u(w) \sim \frac{m_1}{ac_1 w} \rightarrow +\infty$, $\frac{aw}{1+\eta_1 u(w)} \sim \frac{\alpha ac_1}{\eta_1 m_1} w^2 \rightarrow 0$, 故 $\lim_{w \rightarrow 0^+} F(w) = -\infty$ 。当 $w \rightarrow \left(\frac{m_1}{c_1}\right)^-$ 时, $u(w) \rightarrow 0^+$, $F(w) \rightarrow \frac{m_1}{c_1} \left(a - \frac{m_1}{c_1 K} \right)$, 当满足 $a > \frac{m_1}{c_1 K}$ 时, $\lim_{w \rightarrow m_1/c_1} F(w) > 0$, 由介值性定理可知 E_2 存在。同理可证 E_3 。

定理 2.2: 若满足(1) $\frac{m_1}{c_1} < \frac{m_2}{c_2}$ 且(C1)成立; (2) $\frac{m_1}{c_1} > \frac{m_2}{c_2}$ 且(C2)成立; (3) $\frac{m_1}{c_1} = \frac{m_2}{c_2}$ 且(C3)成立条件之一, 则 E_4 存在。

证: 由系统(2)可解: $u(w) = \frac{1}{\alpha} \left(\frac{m_1}{c_1 w} - 1 \right)$, $v(w) = \frac{1}{\beta} \left(\frac{m_2}{c_2 w} - 1 \right)$, 记 $U^* = \min \left\{ \frac{m_1}{c_1}, \frac{m_2}{c_2} \right\}$, 正性要求 $0 < w < U^*$ 。令 $F(w) := \frac{aw}{1+\eta_1 u(w)+\eta_2 v(w)} - \frac{w^2}{K} - m_1 u(w) - m_2 v(w)$, 当 $w \rightarrow 0^+$ 时, $u(w) \rightarrow +\infty$, $v(w) \rightarrow +\infty$, 故 $\lim_{w \rightarrow 0^+} F(w) = -\infty$ 。当 $w \rightarrow U^*$ 时, 有三种情形: (1) $\frac{m_1}{c_1} < \frac{m_2}{c_2}$; (2) $\frac{m_1}{c_1} > \frac{m_2}{c_2}$; (3) $\frac{m_1}{c_1} = \frac{m_2}{c_2}$ 。

情形(1) $u(w) \rightarrow 0$, $v(w) \rightarrow v_0 := \frac{1}{\beta} \left(\frac{m_2 c_1}{m_1 c_2} - 1 \right) > 0$, $F_1 := \lim_{w \rightarrow U^*} F(w) = \frac{am_1/c_1}{A_1} - \frac{m_1^2}{c_1^2 K} - B_1$, 其中:

$$A_1 = 1 + \frac{\eta_2}{\beta} \left(\frac{m_2 c_1}{m_1 c_2} - 1 \right) > 0, B_1 = \frac{m_2}{\beta} \left(\frac{m_2 c_1}{m_1 c_2} - 1 \right) > 0, \text{ 故 } F_1 > 0 \Leftrightarrow a > \frac{c_1 A_1}{m_1} \left(\frac{m_1^2}{c_1^2 K} + B_1 \right) \quad (C1)$$

情形(2) 同理可得: $F_2 > 0 \Leftrightarrow a > \frac{c_2 A_2}{m_2} \left(\frac{m_2^2}{c_2^2 K} + B_2 \right)$, 其中 $A_2 = 1 + \frac{\eta_1}{\alpha} \left(\frac{m_1 c_2}{m_2 c_1} - 1 \right) > 0$,

$$B_2 = \frac{m_1}{\alpha} \left(\frac{m_1 c_2}{m_2 c_1} - 1 \right) > 0. \quad (C2)$$

情形(3) $F_3 > 0 \Leftrightarrow a > \frac{m_1}{c_1 K} = \frac{m_2}{c_2 K}$ 。 (C3)

下面给出解 E_4 关于恐惧效应的估计。

定理 2.3: 若解 E_4 存在且满足 $w_4 > 0, u_4 > 0, v_4 > 0$, 则恐惧因子 η_1, η_2 必须满足如下上界估计:

$$\eta_1 < \frac{aw_4}{m_1 u_4^2} - \frac{1}{u_4}, \eta_2 < \frac{aw_4}{m_2 v_4^2} - \frac{1}{v_4}$$

证明: 由系统(2)的捕食者稳态方程可得: $c_1(1+\alpha u_4)w_4 u_4 - m_1 u_4 = 0$, $c_2(1+\beta v_4)w_4 v_4 - m_2 v_4 = 0$, 由于 $u_4 > 0$, $v_4 > 0$, 故 $c_1(1+\alpha u_4)w_4 = m_1$, $c_2(1+\beta v_4)w_4 = m_2$ 。代入食饵稳态方程:

$$\frac{aw_4}{1+\eta_1u_4+\eta_2v_4}-\frac{w_4^2}{K}-c_1(1+\alpha u_4)w_4u_4-c_2(1+\beta v_4)w_4v_4=0, \text{ 化简后有: } \frac{aw_4}{1+\eta_1u_4+\eta_2v_4}=\frac{w_4^2}{K}+m_1u_4+m_2v_4。$$

上式等号右侧各项均大于 0, 经过放缩后可得 $\frac{a}{1+\eta_1u_4+\eta_2v_4} > \frac{m_1u_4}{w_4}$ 。又因为 $1+\eta_1u_4+\eta_2v_4 > 1+\eta_1u_4$, 故

$$\frac{m_1u_4}{w_4} < \frac{a}{1+\eta_1u_4}, \text{ 即 } \eta_1 < \frac{aw_4}{m_1u_4^2}-\frac{1}{u_4}, \text{ 同理可得 } \eta_2 < \frac{aw_4}{m_2v_4^2}-\frac{1}{v_4}。$$

该定理表明, 恐惧因子存在一个由食饵生长率、捕食者死亡率和稳态密度共同决定的上界。当 η_1, η_2 超过该上界时, 食饵被过度抑制, 种群密度被压的很低, 无法维持两个捕食者的共存, 此时系统将退化为仅有一个捕食者的半平凡稳态, 系统解会退化为 E_2 或 E_3 半平凡解甚至 E_0 。这一结论在生态学上具有直观意义: 过度的恐惧效应会抑制食饵种群, 使其不足以支撑多种捕食者。

3. 平衡点的稳定性

下面讨论各个解的稳定性。系统(1)雅可比矩阵为:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{a}{1+\eta_1u+\eta_2v}-\frac{2w}{K}-c_1(1+\alpha u)u-c_2(1+\beta v)v & \frac{-a\eta_1w}{(1+\eta_1u+\eta_2v)^2}-c_1w(1+2\alpha u) & \frac{-a\eta_2w}{(1+\eta_1u+\eta_2v)^2}-c_2w(1+2\beta v) \\ c_1(1+\alpha u)u & c_1w(1+2\alpha u)-m_1 & 0 \\ c_2(1+\beta v)v & 0 & c_2w(1+2\beta v)-m_2 \end{bmatrix}$$

$$\text{代入 } E_0 \text{ 得 } J_{E_0} = \begin{bmatrix} a & 0 & 0 \\ 0 & -m_1 & 0 \\ 0 & 0 & -m_2 \end{bmatrix}, \lambda_1 = a > 0, \text{ 所以 } E_0 \text{ 是不稳定的鞍点;}$$

$$\text{代入 } E_1 \text{ 得 } J_{E_1} = \begin{bmatrix} -a & -K(\alpha\eta_1+c_1) & -K(\alpha\eta_2+c_2) \\ 0 & c_1K-m_1 & 0 \\ 0 & 0 & c_2K-m_2 \end{bmatrix}, \lambda_1 = -a < 0, \lambda_2 = c_1K-m_1, \lambda_3 = c_2K-m_2, \text{ 故当}$$

$c_1K < m_1, c_2K < m_2$ 时 E_1 局部渐近稳定。

下面证明 E_2 稳定性, 同理可证 E_3 。

$$\text{代入 } E_2 \text{ 得 } J_{E_2} = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & 0 \\ 0 & 0 & J_{33} \end{bmatrix}, \text{ 其中:}$$

$$J_{11} = \frac{a}{1+\eta_1u_2}-\frac{2w_2}{K}-c_1(1+\alpha u_2)u_2; J_{12} = -\frac{a\eta_1w_2}{(1+\eta_1u_2)^2}-c_1\alpha w_2u_2; J_{13} = -c_2w_2;$$

$$J_{21} = c_1(1+\alpha u_2)u_2; J_{22} = \frac{m_1\alpha u_2}{1+\alpha u_2}; J_{33} = c_2w_2-m_2。$$

记 $M = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{bmatrix}$, 显然, J_{21}, J_{22} 都为正, J_{33} 为负, 当 $\det(M) > 0$ 且 $\text{tr}(M) < 0$ 时, 即:

$$\begin{cases} J_{11}+J_{22} = -\frac{w_2}{K}+m_1u_2\left(\frac{1}{w_2}-\frac{1}{1+\alpha u_2}\right) < 0 \\ J_{11}J_{22}-J_{12}J_{21} = \frac{m_1\alpha u_2}{1+\alpha u_2}\left[m_1u_2\left(\frac{2}{w_2}-1\right)-\frac{w_2}{K}\right] + \frac{a\eta_1m_1u_2}{(1+\eta_1u_2)^2} > 0 \end{cases}。 \text{故当 } E_2 \text{ 的解同时满足以下条件: (1)}$$

$c_2w_2 < m_2$; (2) $m_1u_2\left(\frac{1}{w_2}-\frac{1}{1+\alpha u_2}\right) < \frac{w_2}{K}$; (3) $m_1u_2\left(\frac{2}{w_2}-1\right)-\frac{w_2}{K} > 0$ 时局部渐近稳定。

接下来证明 E_4 的稳定性。代入 E_4 有 $J_{E_4} = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & 0 \\ J_{31} & 0 & J_{33} \end{bmatrix}$, 其中:

$$J_{11} = -\frac{w_4}{K} + (m_1 u_4 + m_2 v_4) \left(\frac{1}{w_4} - 1 \right); \quad J_{12} = -\frac{a\eta_1 w_4}{(1 + \eta_1 u_4 + \eta_2 v_4)^2} - c_1 \alpha w_4 u_4;$$

$$J_{13} = -\frac{a\eta_2 w_4}{(1 + \eta_1 u_4 + \eta_2 v_4)^2} - c_2 \beta w_4 v_4; \quad J_{21} = c_1 (1 + \alpha u_4) u_4 > 0;$$

$$J_{22} = c_1 w_4 (1 + 2\alpha u_4) - m_1 = \frac{m_1 \alpha u_4}{1 + \alpha u_4} > 0; \quad J_{31} = c_2 (1 + \beta v_4) v_4 > 0;$$

$$J_{33} = c_2 w_4 (1 + 2\beta v_4) - m_2 = \frac{m_2 \beta v_4}{1 + \beta v_4} > 0。$$

特征方程 $\det(\lambda I - J(E_4)) = \lambda^3 + A_0 \lambda^2 + B_0 \lambda + C_0 = 0$, 所有特征值具有负实部的充要条件:

$A_0 > 0$, $C_0 > 0$, $A_0 B_0 - C_0 > 0$ 。则 E_4 局部渐近稳定。其中:

$$A_0 = -(J_{11} + J_{22} + J_{33});$$

$$B_0 = (J_{11} J_{22} - J_{12} J_{21}) + (J_{11} J_{33} - J_{13} J_{31}) + J_{22} J_{33};$$

$$C_0 = -J_{11} J_{22} J_{33} + J_{13} J_{22} J_{31} + J_{12} J_{21} J_{33}。$$

到此, 本文利用特征值的方法证明了 ODE 各个稳态解的存在性和稳定性。

4. 具有扩散效应的平衡点稳定性

考虑带有扩散效应的 PDE 系统:

$$\begin{cases} w_t = d_1 w_{xx} + \frac{aw}{1 + \eta_1 u + \eta_2 v} - \frac{w^2}{K} - (1 + \alpha u) f_i(w) u - (1 + \beta v) g_i(w) v, 0 < x < L, \\ u_t = d_2 u_{xx} + (1 + \alpha u) f_i(w) u - m_1 u, 0 < x < L, \\ v_t = d_3 v_{xx} + (1 + \beta v) g_i(w) v - m_2 v, 0 < x < L, \end{cases} \quad (3)$$

边界条件为:

$$w_x(0, t) = w_x(L, t) = 0; u_x(0, t) = u_x(L, t) = 0; v_x(0, t) = v_x(L, t) = 0.$$

显然, ODE 的稳态解都是 PDE 的解, 故 $E_0 \sim E_4$ 都存在, 下面证明各解在 PDE 中的稳定性。在 ODE 解

$E_i = (w_i, u_i, v_i)$ 处, 令 $w = w_i + \tilde{w}(x, t)$, $u = u_i + \tilde{u}(x, t)$, $v = v_i + \tilde{v}(x, t)$ 。其中

$(\tilde{w}, \tilde{u}, \tilde{v})^T = e^{kt} (\phi_k \cos(kx), \phi_{2k} \cos(kx), \phi_{3k} \cos(kx))$, $k = n\pi/L$, $n = 0, 1, 2, \dots$, 其中 k 是波数。代入 PDE 线

性化系统: $J_p = \begin{bmatrix} J_{11} - d_1 k^2 & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} - d_2 k^2 & 0 \\ J_{31} & 0 & J_{33} - d_3 k^2 \end{bmatrix}$, 其中 J_{ij} 是 ODE 中 E_i 处对应雅可比矩阵元素。

$$J_{11} d_2 + J_{22} d_1 > 0 \quad J_p(E_0) = \begin{bmatrix} -a - d_1 k^2 & 0 & 0 \\ 0 & -m_1 - d_2 k^2 & 0 \\ 0 & 0 & -m_2 - d_3 k^2 \end{bmatrix}, \text{ 不稳定;}$$

$$J_p(E_1) = \begin{bmatrix} -a - d_1 k^2 & -K(a\eta_1 + c_1) & -K(a\eta_2 + c_2) \\ 0 & c_1 k - m_1 - d_2 k^2 & 0 \\ 0 & 0 & c_2 k - m_2 - d_3 k^2 \end{bmatrix}, \text{ 稳定性条件同 ODE;}$$

$$J_P(E_2) = \begin{bmatrix} J_{11} - d_1 k^2 & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} - d_2 k^2 & 0 \\ 0 & 0 & J_{33} - d_3 k^2 \end{bmatrix}, \text{ 其中 } \lambda_3 = J_{33} - d_3 k^2 = c_2 w_2 - m_2 - d_3 k^2, \text{ 记}$$

$$M_{wu}(k) = \begin{bmatrix} J_{11} - d_1 k^2 & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} - d_2 k^2 \end{bmatrix}, \text{ 则 } \operatorname{tr}(M_{wu}) = J_{11} + J_{22} - (d_1 + d_2)k^2,$$

$\det(M_{wu}(k)) = \det(M_{wu}(0)) - (J_{11}d_2 + J_{22}d_1)k^2 + d_1d_2k^4$ 。可以看到, 扩散项的加入让 λ_3 和迹 tr 更小于 ODE 的条件, 而 $\det(M_{wu}(0)) > 0$ 保证 ODE 下的稳定但并不保证 PDE 下的稳定。为此需要更加严格的条件约束。

记 $z = k^2 \geq 0$, $D(z) := d_1d_2z^2 - (J_{11}d_2 + J_{22}d_1)z + \det(M_{wu}(0))$, 则 $D'(z) = 2d_1d_2 - (J_{11}d_2 + J_{22}d_1)$, 若 $J_{11}d_2 + J_{22}d_1 \leq 0$, 则 $D(z)$ 在 $z \geq 0$ 上单调递增, $D_{\min}(z) = D(0) = \det(M_{wu}(0)) > 0$, 故 E_2 在 ODE 中稳定,

则在 PDE 中也稳定; 若 $J_{11}d_2 + J_{22}d_1 > 0$, $z_{\min} = \frac{J_{11}d_2 + J_{22}d_1}{2d_1d_2} > 0$, $D_{\min} = D(0) - \frac{(J_{11}d_2 + J_{22}d_1)^2}{4d_1d_2}$, 故当

$\det(M_{wu}(0)) \geq \frac{(J_{11}d_2 + J_{22}d_1)^2}{4d_1d_2}$ 时, E_2 在 PDE 系统中稳定。 E_3 同理可证。

5. Turing 失稳和解分支

对于稳定点 E_4 , 我们更关心的不是在 PDE 下的严格局部渐近稳定条件, 而是 Turing 不稳定性以及是否会有空间非齐次稳态解分支。先给出以下引理:

引理 5.1: 若 E_4 在 ODE 中局部渐近稳定, 则 $C(z)$ 决定 E_4 在 PDE 下 Turing 失稳。

$$\text{证明: } E_4 \text{ 在 PDE 下对应的特征方程为: } \det_p(E_4) = \begin{bmatrix} J_{11} - d_1 z - \lambda & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} - d_2 z - \lambda & 0 \\ J_{31} & 0 & J_{33} - d_3 z - \lambda \end{bmatrix} = 0,$$

展开得: $\lambda^3 + A(z)\lambda^2 + B(z)\lambda + C(z)$, 其中: $A(z) = A_0 + (d_1 + d_2 + d_3)z$; $B(z) = B_0 + B_1z + B_2z^2$;

$C(z) = -C_0 - C_1z - C_2z^2 - C_3z^3$ 。 $B_1 = -[J_{11}(d_2 + d_3) + J_{22}(d_1 + d_3) + J_{33}(d_1 + d_2)]$; $B_2 = d_1d_2 + d_1d_3 + d_2d_3$;

$C_1 = -[J_{11}J_{22}J_{33} + J_{11}J_{33}d_2 + J_{22}J_{33}d_1] + J_{12}J_{21}d_3$; $C_2 = J_{11}d_1d_3 + J_{22}d_1d_3 + J_{33}d_1d_2$; $C_3 = -d_1d_2d_3$, A_0, B_0, C_0

为 ODE 中 E_4 局部渐近稳定的条件。因为 E_4 在 ODE 中局部渐近稳定, 故 $A(0) > 0$, $C(0) > 0$,

$A(0)B(0) - C(0) > 0$ 。由于 $A(z) = A(0) + (d_1 + d_2 + d_3)z > 0$ 对任意 $z > 0$ 成立, 则稳定性取决于 $C(z) > 0$ 且 $A(z)B(z) - C(z) > 0$, 首次系统失稳由 $C(z) = 0$ 触发, 若此时 $A(z)B(z) - C(z)$ 依旧保持正值, 则 Turing 失稳, 否则进入 Holf 振荡。

定理 5.1: E_4 在 ODE 中局部渐近稳定, 若存在 $z_c > 0$ 使得 $C(z_c) < 0$, 则 E_4 在 PDE 系统中不稳定, 系统产生 Turing 失稳临界失稳点满足 $C(z_c) = 0$, $C'(z_c) = 0$, $A(z_c)B(z_c) > 0$ 。

证明: 显然, $C(z)$ 是关于 z 的三次多项式, 在 $[0, +\infty)$ 上连续可微, $C(z) = -C_0 - C_1z - C_2z^2 - C_3z^3$, $C(0) = -C_0 < 0$, 当 $z \rightarrow +\infty$, $C(z) \sim -C_3z^3 = d_1d_2d_3z^3 > 0$, 由根的存在性可知存在使得 $C(z) = 0$ 的点 z_i , 记满足 $C(z_i) = 0$, $C'(z_i) = 0$ 且 $A(z_i)B(z_i) > 0$ 的最小正根为 z_c , 故 z_c 即为临界失稳点。

定义 $X_1 = \{\phi \in W^{2,2}(0, L); \phi_x(0) = \phi_x(L) = 0\}$, $X = X_1 \times X_1 \times X_1$; $Y = L^2(0, L) \times L^2(0, L) \times L^2(0, L)$ 。

定理 5.2: 设 d_{lc} 和 k_c 满足 Turing 临界条件, 即 $C(z_c, d_{lc}) = 0$, $\frac{\partial C}{\partial z}(z_c, d_{lc}) = 0$, 则 (d_{lc}, E_4) 是系统分枝点。存在 $\varepsilon > 0$ 和唯一一条非平凡解分支 $\{(d_1(s); w(s), u(s), v(s)): |s| < \varepsilon\}$ 满足 $d_1(0) = d_{lc}$,

$(w(0), u(0), v(0)) = (w_4, u_4, v_4)$, 且 $(w(s), u(s), v(s))^T = (w_4, u_4, v_4)^T + s \cdot \cos(k_c x)(\phi_w, \phi_u, \phi_v) + o(s)$, 其中 $(\phi_w, \phi_u, \phi_v)^T \in N(\ell(d_{1c}))$ 。

证明: 令 $U = (w, u, v)^T$, 定义算子 $F: \mathbb{R}_+ \times X \rightarrow Y$ 为:

$$F(d_1; U) = \begin{bmatrix} d_1 w_{xx} + f(w, u, v) \\ d_2 u_{xx} + g(w, u, v) \\ d_3 v_{xx} + h(w, u, v) \end{bmatrix}, \text{ 其中 } f(w, u, v) = \frac{aw}{1 + \eta_1 u + \eta_2 v} - \frac{w^2}{K} - c_1(1 + \alpha u)wu - c_2(1 + \beta v)wv,$$

$g(w, u, v) = c_1(1 + \alpha u)wu - m_1 u$, $h(w, u, v) = c_2(1 + \beta v)wv - m_2 v$ 。PDE 稳态系统等价于 $F(d_1; U) = 0$, 在 $U_4 = (w_4, u_4, v_4)$ 处关于 U 求 Fréchet 导数:

$$\ell(d_1) := D_U F(d_1; w_4, u_4, v_4) = \begin{bmatrix} d_1 \frac{d^2}{dx^2} + J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & d_2 \frac{d^2}{dx^2} & 0 \\ J_{31} & 0 & d_3 \frac{d^2}{dx^2} + J_{33} \end{bmatrix},$$

其中 J_{ij} 是 ODE 中 E_4 处雅可比矩阵元素。固定 d_2, d_3 , 以 d_1 为分歧参数, 考虑特征值问题: $\ell(d_1)\Phi = \lambda\Phi$, 其中 $\Phi(x) = \cos(kx)(\phi_w, \phi_u, \phi_v)^T$ 。带入有:

$$\det \begin{bmatrix} J_{11} - d_1 k^2 - \lambda & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} - d_2 k^2 - \lambda & 0 \\ J_{31} & 0 & J_{33} - d_3 k^2 - \lambda \end{bmatrix} = 0, \text{ 展开得:}$$

$$\lambda^3 + A(z)\lambda^2 + B(z)\lambda + C(z) = 0, z = k^2$$

由定理 5.1 可知存在最小正根 $z_c > 0$, 使得 $C(z_c) = 0$, 记此时 $k_c = \sqrt{z_c}$, 记 $d_{1c} = d_1(z_c)$ 。显然, 当 $\lambda = 0$ 时有 $C(z) = 0$, 即在 d_{1c} 处, $\ell(d_{1c})$ 有零特征值, 对应特征函数为: $\Phi_c(x) = \cos(k_c x)(\phi_w, \phi_u, \phi_v)$, 其中

(ϕ_w, ϕ_u, ϕ_v) 是 $\lambda = 0, k = k_c$ 时的解向量。再记 $\ell(d_{1c}) = \Lambda + \Gamma$, 其中 $\Lambda = \text{diag} \left\{ d_{1c} \frac{d^2}{dx^2}, d_2 \frac{d^2}{dx^2}, d_3 \frac{d^2}{dx^2} \right\}$,

$$\Gamma = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & 0 \\ J_{31} & 0 & J_{33} \end{bmatrix}, \text{ 不难知 } \Lambda: X \rightarrow Y \text{ 是自伴椭圆算子, } \Gamma \text{ 是零阶算子, 由于 } X \hookrightarrow Y \text{ 是紧嵌入, 所以 } \Gamma$$

是紧算子, 紧扰动不改变 Fredholm 指标, 故 $\text{Index}(\ell(d_{1c})) = \text{Index}(\Lambda) = 0$ 。下面验证横截性条件。

$$\ell(d_1) = \text{diag} \left\{ \frac{d^2}{dx^2}, 0, 0 \right\}, \text{ 作用于 } \Phi_c: \ell'(d_{1c})\Phi_c = \left(\frac{d^2}{dx^2}(\phi_w \cos(k_c x)), 0, 0 \right)^T = -k_c^2(\phi_w \cos(k_c x), 0, 0)。$$

利用反证法。若 $\ell'(d_{1c})\Phi_c \in R(\ell(d_{1c}))$, 由 Fredholm 二择一定理可知存在 $\Psi \in X$ 使得:

$\ell(d_{1c})\Psi = \ell'(d_{1c})\Phi_c$ 。由于 $\ell(d_{1c})$ 自伴, $R(\ell(d_{1c})) = N(\ell(d_{1c}))^\perp$, 则上式有解当且仅当:

$$\langle \ell'(d_{1c})\Phi_c, \Phi_c \rangle_{L^2} = 0$$

代入有: $\langle \ell'(d_{1c})\Phi_c, \Phi_c \rangle_{L^2} = -k_c^2 \int_0^L \phi_w^2 \cos^2(k_c x) dx < 0$, 矛盾, 故 $\ell'(d_{1c})\Phi_c \notin R(\ell(d_{1c}))$ 。证毕。下面给出临界波长的显式估计。

定理 5.3: 设 E_4 在 ODE 中局部渐近稳定, 若 $d_2 > d_3$ 且 $C_1 > 0$, $C(z)$ 由同上定义, 则 Turing 失稳的

临界波数 z_c 可估计为 $z_c = \frac{C_2 + \sqrt{C_2^2 + 3C_1d_1d_2d_3}}{3d_1d_2d_3}$, 相应地, 临界波长为 $\Lambda_c = \frac{2\pi}{\sqrt{z_c}}$ 。特别地, 当

$$C_2^2 \ll 3C_1d_1d_2d_3 \text{ 时, 有 } z_c \approx \sqrt{\frac{C_1}{3d_1d_2d_3}}。$$

证明: 由定理 5.1 可知, 因为 E_4 在 ODE 中局部渐近稳定, $A_0 = -(J_{11} + J_{22} + J_{33}) > 0$, 得 $J_{11} < -(J_{22} + J_{33})$ 。由前面表达式知 $C_2 = J_{11}d_1d_3 + J_{22}d_1d_3 + J_{33}d_1d_2$, 其中 $J_{11} < 0$, $J_{22} > 0$, $J_{33} > 0$, 故 $C_2 > -(J_{22} + J_{33})d_1d_3 + J_{22}d_1d_3 + J_{33}d_1d_2$, 化简得: $C_2 > J_{33}d_1(d_2 - d_3) > 0$, 所以 $C_0, C_1, C_2 > 0$ 。失稳临界点满足 $C(z_c) = 0$, $C'(z_c) = 0$, 且 $C'(z) = -C_1 - 2C_2z + 3d_1d_2d_3z^3$, 代入有 $C'(z_c) = 0$ 是关于 z_c 的二次方程

$$3d_1d_2d_3z_c^2 - 2C_2z_c - C_1 = 0, \text{ 取正根: } z_c = \frac{C_2 + \sqrt{C_2^2 + 3C_1d_1d_2d_3}}{3d_1d_2d_3}, \text{ 由波长与波数关系可解 } z_c = k_c^2 = (2\pi/\Lambda_c)^2,$$

即 $\Lambda_c = \frac{2\pi}{\sqrt{z_c}}$ 。若 $C_2^2 \ll 3C_1d_1d_2d_3$, 则有 $\sqrt{C_2^2 + 3C_1d_1d_2d_3} = \sqrt{3C_1d_1d_2d_3} \left(1 + \frac{C_2^2}{3C_1d_1d_2d_3}\right)^{1/2}$, 由泰勒展开式可得

$$z_c \approx \sqrt{\frac{C_1}{3d_1d_2d_3}}, \text{ 证毕。}$$

该定理可知, 当食饵扩散系数 d_1 增大时对应波数 z_c 相应减小, 斑图波长 Λ_c 随之增大。这意味着食饵种群的移动能力增强时, 形成的空间斑图趋于稀疏, 条纹间距变宽。生态学上, 这可以解释为: 食饵的快速扩散能够更快地“填平”空间中的密度差异, 从而抑制短波长的精细结构, 只允许较大尺度的空间格局维持。

类似地, 捕食者扩散系数 d_2, d_3 的增大也会使临界波长变长。捕食者若具有较强的空间活动能力, 会频繁进出局部区域, 减弱对食饵的局部捕食压力, 从而使得斑图的波长增大。这一现象符合自然界中移动性强的捕食者倾向于产生更大尺度的空间格局的规律。

6. 结论

本文研究了一类具有恐惧效应的合作捕食模型, 系统分析了其动力学行为与空间斑图形成机制。在平衡点存在性方面, 本文证明系统除平凡平衡点 E_0 和半平凡平衡点 E_1 外, 在满足一定阈值条件时还存在仅含单一捕食者的半平凡稳态 E_2, E_3 以及三物种共存的内部稳态 E_4 。特别地, 定理 2.3 表明恐惧因子存在明确上界, 逾越该上界将破坏捕食者共存, 揭示了恐惧效应的“生态代价”。

常微分系统中, 过度恐惧会持续压制食饵繁殖, 难以支撑两类捕食者共存, 而适度合作捕食可拓宽三物种共存的参数范围。引入空间扩散后, 即使均匀稳态局部稳定, 恐惧与合作的协同作用仍能诱发 Turing 失稳并形成空间斑图。

在稳定性分析方面, 本文分别给出了各平衡点在 ODE 系统和 PDE 系统中的局部渐近稳定条件。对于内部稳态 E_4 , 其稳定性由 Routh-Hurwitz 条件完全刻画。进一步, 利用线性稳定性分析, 本文证明了当色散关系 $C(z)$ 存在零点且满足 $Z(c) = 0, Z'(c) = 0$ 时, 系统发生图灵失稳, 并给出了临界波数的显式表达式 $z_c \approx \sqrt{C_1/3d_1d_2d_3}$ 以及相应的斑图波长估计 $\Lambda_c = 2\pi/\sqrt{z_c}$, 揭示了扩散系数与种间相互作用强度共同决定空间格局尺度的内在机理。

最后, 本文利用分枝定理证明了图灵分支的存在性, 表明在临界扩散系数 d_c 处, 系统从均匀稳态分支出非平凡的空间非齐次稳态解, 从而在数学上严格确认了斑图产生的理论依据。这一结论为理解恐惧效应如何通过扩散-反应耦合驱动空间格局形成提供了定量框架, 也为相关生态系统的空间动态研究奠定了理论基础。为此, 我们也给出 ODE 和 PDE 下解的存在性和稳定性条件对比, 见表 2。

Table 2. Summary of equilibrium point stability conditions for ODEs and PDEs
表 2. ODE 和 PDE 下的平衡点稳定性条件汇总

平衡点存在性及稳定性条件			
平衡点	存在性	ODE 系统局部渐近稳定条件	PDE 系统局部渐近稳定条件
E_0	总存在	不稳定	不稳定
E_1	总存在	$c_1 K < m_1, c_2 K < m_2$	同 ODE
E_2	$w < \frac{m_1}{c_1}, a > \frac{m_1}{c_1 K}$	$\begin{cases} c_2 w_2 < m_2 \\ m_1 w_2 \left(\frac{1}{w_2} - \frac{1}{1 + \alpha u_2} \right) < \frac{w_2}{K} \\ \det(M) > 0 \end{cases}$	$\begin{cases} \text{tr}(M_{ww}(0)) < 0 \\ c_2 u_2 < m_2 \\ J_{11} d_2 + J_{22} d_1 \leq 0 \text{ 时:} \\ \det(M_{ww}(0)) > 0 \\ J_{11} d_2 + J_{22} d_1 > 0 \text{ 时:} \\ \det(M_{ww}(0)) \geq \frac{(J_{11} d_2 + J_{22} d_1)^2}{4 d_1 d_2} \end{cases}$
E_3	$w < \frac{m_2}{c_2}, a > \frac{m_2}{c_2 K}$	$\begin{cases} c_1 w_2 < m_1 \\ m_2 w_2 \left(\frac{1}{w_2} - \frac{1}{1 + \beta v_2} \right) < \frac{w_2}{K} \\ \det(M_v) > 0 \end{cases}$	$\begin{cases} \text{tr}(M_{vv}(0)) < 0 \\ c_1 v_2 < m_1 \\ J_{11} d_3 + J_{33} d_1 \leq 0 \text{ 时:} \\ \det(M_{vv}(0)) > 0 \\ J_{11} d_3 + J_{33} d_1 > 0 \text{ 时:} \\ \det(M_{vv}(0)) \geq \frac{(J_{11} d_3 + J_{33} d_1)^2}{4 d_1 d_3} \end{cases}$
E_4	$\begin{cases} \frac{m_1}{c_1} < \frac{m_2}{c_2} \text{ 且 (C1) 条件成立} \\ \frac{m_1}{c_1} < \frac{m_2}{c_2} \text{ 且 (C2) 条件成立} \\ \frac{m_1}{c_1} = \frac{m_2}{c_2} \text{ 且 (C3) 条件成立} \end{cases}$	$\begin{cases} A_0 > 0, C_0 > 0 \\ A_0 B_0 - C_0 > 0 \end{cases}$	$\begin{cases} \text{Turing 失稳:} \\ C(z_c) = 0, C'(z_c) = 0 \\ A(z_c) B(z_c) > 0 \end{cases}$

研究结果对捕食压力下的生物保护具有明确启示：一、保护管理不能仅关注种群数量，需营造异质化生境，预留食饵避险空间，依靠自然空间分异缓冲恐惧胁迫；二、管控群居捕食者种群规模时需权衡合作捕猎收益与食饵恐惧代价，避免捕食者密度过高导致食饵局部枯竭；三、栖息地破碎化会阻碍种群扩散、破坏稳定斑图形成条件，保护工作应维持生境连通性，保障物种正常空间迁移。在多捕食者群落调控中，需兼顾恐惧与合作的耦合效应，协同优化生境结构与种群密度，依靠稳定的空间种群格局实现食饵与多种捕食者的可持续共存。

基金项目

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

参考文献

- [1] 马知恩, 周义仓, 李承治. 常微分方程定性方法与稳定性[M]. 北京: 科学出版社, 2015.
- [2] 叶其孝, 李正元, 王明新, 吴雅萍. 反应扩散方程引论[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [3] 赵叶青, 李桂花. 食饵为 Smith 增长且具有合作狩猎的捕食模型动力学分析[J]. 数学的实践与认识, 2018, 48(21):

284-289.

- [4] 李志远, 厉兆欣, 蒋玉媚, 等. 具有恐惧效应和狩猎合作的捕食者-食饵模型动力学分析[J]. 山东大学学报(理学版), 2026, 21(7): 59-69+107.
- [5] 陈丽娟, 朱紫睿, 夏越, 等. 具有恐惧效应和 Holling II 类功能性反应捕食-食饵斑块模型的研究[J]. 应用数学, 2024, 37(4): 893-902.
- [6] 李海侠, 路银豆, 罗丽. 一类具有 Allee 效应和恐惧效应的 Leslie-Gower 捕食者-食饵扩散模型的动力学分析[J]. 浙江大学学报(理学版), 2025, 52(6): 690-698+705.
- [7] Cantrell, R.S. and Cosner, C. (2004) Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. Wiley.
- [8] Alves, M.T. and Hilker, F.M. (2017) Hunting Cooperation and Allee Effects in Predators. *Journal of Theoretical Biology*, **419**, 13-22. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.02.002>
- [9] Jang, S.R. and Yousef, A.M. (2023) Effects of Prey Refuge and Predator Cooperation on a Predator-Prey System. *Journal of Biological Dynamics*, **17**, Article 2242372. <https://doi.org/10.1080/17513758.2023.2242372>
- [10] Pal, S., Pal, N., Samanta, S. and Chattopadhyay, J. (2019) Effect of Hunting Cooperation and Fear in a Predator-Prey Model. *Ecological Complexity*, **39**, Article 100770. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2019.100770>
- [11] Wang, T.X. and Wang, H. (2024) Stoichiometry-Dependent Fear Effect in a Food Chain Model. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **84**, 783-807. <https://doi.org/10.1137/23m1581613>
- [12] He, G.W., Chen, F.D., Li, Z. and Chen, L.J. (2025) The Influence of Saturated Fear Effects on Species Dynamics: A Lotka-Volterra Competition Model Analysis. *International Journal of Biomathematics*, 1-33. <https://doi.org/10.1142/s1793524525500378>