doi: 10.13413/j.cnki.jdxblxb.2023454

具有恐惧效应及修正的 Holling-Ⅱ捕食者-食饵模型动力学分析

刘宇鹏，石　垚
(长安大学 理学院，西安 710064)

摘要： 利用微分方程的特征值理论、Poincare-Bendixson 环域定理和 Hopf 分支理论分析具有恐惧效应及修正的 Holling-Ⅱ捕食者-食饵模型，给出该模型平衡点的稳定性，并证明该模型具有稳定的极限环以及在共存平衡点处会出现 Hopf 分支. 结果表明，恐惧效应和修正的 Holling-Ⅱ函数对系统稳定性有显著影响.

关键词： 捕食者-食饵模型；恐惧效应；修正的 Holling-Ⅱ功能反应函数；稳定性；Hopf 分支
中图分类号： O175.26　　**文献标志码：** A　　**文章编号：** 1671-5489(2024)04-0800-09

Dynamic Analysis of a Predator-Prey Model of Holling-Ⅱ with Fear Effect and Modification

LIU Yupeng, SHI Yao
(*School of Science, Chang'an University, Xi'an* 710064, *China*)

Abstract: By using the eigenvalue theory of differential equations, Poincare-Bendixson ring theorem and Hopf bifurcation theory, we analyzed the predator-prey model of Holling-Ⅱ with fear effect and modification, gave the stability of the equilibrium point of the model, and proved that the model had stable limit cycles and Hopf bifurcations appeared at coexistence equilibrium points. The results show that the fear effect and the modified Holling-Ⅱ function have significant effects on the stability of the system.

Keywords: predator-prey model; fear effect; modified Holling-Ⅱ functional response function; stability; Hopf bifurcation

0　引　言

目前，对捕食者-食饵模型的相关研究及改进备受关注[1-4]. Holling[5]在大量实验和分析的基础上，提出了 3 种不同类型的功能反应函数：Holling-Ⅰ，Holling-Ⅱ，Holling-Ⅲ，且这些功能反应函数只依赖于食饵的种群密度. 文献[6-10]提出了其他类型的功能反应函数. Dalziel 等[11]在研究可变搜索率的捕食者-食饵模型时，提出了修正的 Holling-Ⅱ功能反应函数，研究结果表明，与经典 Holling-Ⅱ

收稿日期： 2023-10-25.

第一作者简介： 刘宇鹏(1998—)，男，汉族，硕士研究生，从事微分方程动力学的研究，E-mail: yupeng12062023@126.com. **通信作者简介：** 石　垚(1991—)，男，汉族，博士，副教授，从事反应扩散方程理论及其应用的研究，E-mail: shiyao@chd.edu.cn.

基金项目： 国家自然科学基金(批准号：12201067)、陕西省自然科学基础研究计划项目(批准号：2022JQ-054)、陕西省科协青年人才托举计划项目(批准号：20230523)、中央高校基本科研业务费专项基金(批准号：300102122114)和长安大学研究生科研创新实践项目(批准号：300103723070).

模型相比，该模型不总出现富集悖论，即使出现富集悖论，捕食者也能通过降低搜索速度进行调整，从而使系统稳定.

在一些生态系统中，食饵可能会对捕食者感到恐惧，从而使捕食者的捕猎更困难. Zanette 等[12]在整个繁殖季节，利用电篱笆对歌雀进行了田间实验，结果表明，歌雀在感知到捕食风险后，其繁殖数量下降 40%. 文献[13-14]对其他鸟类和脊椎动物进行了类似实验，也得出了同样的结论：即使捕食者和食饵之间没有直接捕杀，但捕食者的存在会由于反捕食者行为而导致食饵数量减少. Wang 等[15]首次提出了恐惧因子，并将恐惧因子分别与线性功能反应、Holling-Ⅱ功能反应结合，建立了捕食者-食饵相互作用中的恐惧效应模型，通过数学分析，得出无论是高水平，还是低水平的恐惧效应，都可以使振荡的系统稳定. 此外，Pal 等[16-17]分别研究了恐惧对带有狩猎合作的捕食者-食饵模型和恐惧对带有狩猎合作的 Leslie-Gower 模型. 文献[18-19]分别将具有加法的 Allee 效应、具有乘法的 Allee 效应和恐惧效应结合，建立了捕食模型，并研究了其动力学性质.

本文提出将修正的 Holling-Ⅱ功能反应函数[11]和 Wang 等[15]提出的恐惧效应因子引入捕食者-食饵模型，建立如下具有恐惧效应及修正的 Holling-Ⅱ捕食者-食饵模型：

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t}=\dfrac{ru}{1+kv}-du-au^2-\dfrac{bu^2v}{bHu^2+u+g}=P(u,v), \\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t}=\dfrac{cbu^2v}{bHu^2+u+g}-mv=Q(u,v), \end{cases} \tag{1}$$

其中 u 表示食饵的数量，v 表示捕食者的数量，r 表示食饵的内禀增长率，d 和 m 分别表示食饵和捕食者的死亡率，参数 a 表示食饵在种群内部直接的竞争强度，参数 k 用来刻画食饵见到捕食者时的恐惧程度，参数 c 刻画捕食转化程度. 函数$\dfrac{bu^2v}{bHu^2+u+g}$表示修正的 Holling-Ⅱ型功能反应函数，其中 b 表示捕食者的最大搜索速度，H 表示捕食者处理一个食饵所需的时间，g 表示半饱和常数，对应于搜索速率等于最大值 b 的一半时的食饵数量.

1　平衡点的存在性和稳定性

定义 $\mathbb{R}_+^2=\{(u,v)\mid u\geqslant 0,\ v\geqslant 0\}$. 在初始条件 $u\geqslant 0$，$v\geqslant 0$ 下，系统(1)对应的非线性项满足局部 Lipschitz 条件且连续可微，因此系统(1)存在局部解.

定理 1　定义 $\Omega=\left\{(u(t),v(t))\mid cu(t)+v(t)\leqslant\dfrac{c(r-d+m)^2}{4am}\right\}$，则系统(1)的解一致最终有界.

证明：令 $N(t)=cu(t)+v(t)$，将 $N(t)$沿系统(1)的轨线求导，得

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}N(t)}{\mathrm{d}t}&=cu'(t)+v'(t)=\frac{cru}{1+kv}-cdu-cau^2-mv\leqslant\\ &cru-cdu-cau^2+cmu-mN=\\ &c(r-d+m)u-cau^2-mN\leqslant\frac{c(r-d+m)^2}{4a}-mN,\end{aligned}$$

故

$$N(t)\leqslant\frac{c(r-d+m)^2}{4am}+\left[N(0)-\frac{c(r-d+m)^2}{4am}\right]\mathrm{e}^{-mt}.$$

则当 $t\to\infty$时，有 $N(t)\leqslant\dfrac{c(r-d+m)^2}{4am}$. 从而任给系统(1)一个初值，系统(1)的所有解最终进入区域 $\Omega=\left\{(u(t),v(t))\mid cu(t)+v(t)\leqslant\dfrac{c(r-d+m)^2}{4am}\right\}$，所以 Ω 是系统(1)的正不变集，吸引 $\mathbb{R}_+^2$ 中的所有正解，即系统(1)的解是满足一致有界的.

定理 2　1）系统(1)一直存在一个零平衡点 $E_0=(0,0)$；

2）当 $r>d$ 时，系统(1)存在一个边界平衡点 $E_1=\left(\dfrac{r-d}{a},0\right)$；

3) 当 $r>d$ 且 $[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)>ma^2g$ 时，系统(1)存在共存平衡点 $E_2=(u^*,v^*)$，其中 $u^*=\dfrac{m+\sqrt{m^2+4mbg(c-mH)}}{2b(c-mH)}$，$v^*$ 在证明中给出.

证明：系统(1)的所有平衡点都满足：

$$\begin{cases} u\left(\dfrac{r}{1+kv}-d-au-\dfrac{buv}{bHu^2+u+g}\right)=0, \\ v\left(\dfrac{cbu^2}{bHu^2+u+g}-m\right)=0. \end{cases} \tag{2}$$

显然，灭绝平衡点 $E_0=(0,0)$ 总存在. 当 $r>d$ 时，边界平衡点 $E_1=\left(\dfrac{r-d}{a},0\right)$. 下面考虑共存平衡点 $E_2=(u^*,v^*)$ 的存在性，由式(2)的第二个方程得

$$(cb-mbH)u^2-mu-mg=0,$$

解得

$$u=\frac{m\pm\sqrt{m^2+4mgb(c-mH)}}{2b(c-mH)}.$$

因为 $c-mH>0$，所以

$$u=\frac{m+\sqrt{m^2+4mgb(c-mH)}}{2b(c-mH)}\triangleq u^*. \tag{3}$$

将式(3)代入式(2)中的第一式，则 v^* 满足方程

$$M_1v^{*2}+M_2v^*+M_3=0, \tag{4}$$

其中

$$\begin{aligned} &M_1=bku^*>0, \\ &M_2=k(d+au^*)(bHu^{*2}+u^*+g)+bu^*>0, \\ &M_3=(d+au^*-r)(bHu^{*2}+u^*+g). \end{aligned}$$

下面分两种情形讨论：

情形1) 当 $M_3<0$ 时，式(4)有一正根

$$v^*=\frac{-M_2+\sqrt{M_2^2-4M_1M_3}}{2M_1};$$

情形2) 当 $M_3\geqslant 0$ 时，式(4)无正根.

因为 $M_3<0$，所以 $d+au^*-r<0$，从而

$$u^*<\frac{r-d}{a}. \tag{5}$$

将式(3)代入式(5)得 $[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)>ma^2g$. 从而结论得证.

定理3 1) 当 $r\leqslant d$ 时，灭绝平衡点 $E_0=(0,0)$ 全局渐近稳定；

2) 当 $r>d$ 时，灭绝平衡点 $E_0=(0,0)$ 不稳定.

证明：构造 Lyapunov 函数

$$V(t)=cu(t)+v(t),$$

其中 c 为正常数. 显然，$V(t)$ 是在原点邻域内的正定函数. 从而 $V(t)$ 沿着系统(1)轨线的全导数为

$$V'(t)=\frac{cu(r-d)}{1+kv}-\frac{cdkuv}{1+kv}-cau^2-mv.$$

当 $r\leqslant d$ 时，对任意的 $u\geqslant 0$ 和 $v\geqslant 0$，有 $V'(t)\leqslant 0$，则 $V'(t)$ 是半负定的. 又因为集合

$$D=\{(u,v)\,|\,V'(t)=0\}=\{(0,0)\},$$

而集合 D 内除 $(0,0)$ 外不再包含系统(1)的其他轨线. 由 Lyapunov-LaSalle 不变集原理知，当 $r\leqslant d$ 时，灭绝平衡点 $E_0=(0,0)$ 全局渐近稳定. 此外，系统(1)在 $E_0=(0,0)$ 处的 Jacobi 矩阵为

$$\boldsymbol{J}_{E_0}=\begin{pmatrix} r-d & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix},$$

$\boldsymbol{J}_{E_0}$ 的特征值为 $\lambda_1=r-d$ 和 $\lambda_2=-m$. 从而当 $r>d$ 时，$\lambda_1>0$，因此灭绝平衡点 E_0 不稳定.

定理 4　若 $r>d$，则：

1）当 $c<mH$ 时，边界平衡点 $E_1=\left(\dfrac{r-d}{a},0\right)$是局部渐近稳定的；

2）当 $c>mH$ 且$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)<ma^2g$ 时，E_1 是全局渐近稳定的；

3）当 $c>mH$ 且$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)>ma^2g$ 时，E_1 不稳定.

证明：在边界平衡点 $E_1=\left(\dfrac{r-d}{a},0\right)$处，系统(1)的 Jacobi 矩阵为

$$\boldsymbol{J}_{E_1}=\begin{pmatrix} d-r & -\dfrac{kr(r-d)}{a}-\dfrac{b(r-d)^2}{bH(r-d)^2+a(r-d)+a^2g} \\ 0 & \dfrac{bc(r-d)^2}{bH(r-d)^2+a(r-d)+a^2g}-m \end{pmatrix},$$

则求得 $\boldsymbol{J}_{E_1}$ 的特征值为

$$\lambda_1=d-r<0,\qquad \lambda_2=\frac{bc(r-d)^2}{bH(r-d)^2+a(r-d)+a^2g}-m.$$

因为 $\lambda_2<0$ 等价于$\dfrac{bc(r-d)^2}{bH(r-d)^2+a(r-d)+a^2g}-m<0$，所以$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)<ma^2g$. 从而当$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)<ma^2g$ 时，边界平衡点 E_1 是局部渐近稳定的结点；当 $c>mH$ 且$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)>ma^2g$ 时，边界平衡点 E_1 是不稳定的鞍点.

由定理 2 可知，系统(1)除平衡点 E_0 和 E_1 外没有其他的平衡点. 由于 E_0 是不稳定的平衡点，E_1 是局部渐近稳定的平衡点，因此系统(1)在 $\mathbb{R}^2_+$ 内不存在周期解，从而可知 E_1 是全局渐近稳定的平衡点.

定理 5　若当 $r>d$ 且$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)>ma^2g$ 时，共存在平衡点 $E_2=(u^*,v^*)$存在，则：

1）当 $ac^2bu^{*3}-m^2bHu^{*2}v^*+m^2gv^*>0$ 时，共存在平衡点 E_2 是局部渐近稳定的；

2）当 $ac^2bu^{*3}-m^2bHu^{*2}v^*+m^2gv^*<0$ 时，共存平衡点 E_2 是不稳定的.

证明：系统(1)在 $E_2=(u^*,v^*)$处的 Jacobi 矩阵为

$$\boldsymbol{J}_{E_2}=\begin{pmatrix} -au^*+\dfrac{b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2} & -\dfrac{kru^*}{(1+kv^*)^2}-\dfrac{bu^{*2}}{bHu^{*2}+u^*+g} \\ \dfrac{bcu^{*2}v^*+2bcgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2} & 0 \end{pmatrix},$$

对应的特征方程为

$$\lambda^2-\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})\lambda+\det(\boldsymbol{J}_{E_2})=0,\tag{6}$$

其中

$$\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})=-au^*+\frac{b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},$$

$$\det(\boldsymbol{J}_{E_2})=\frac{bcu^{*2}v^*+2bcgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}\left[\frac{kru^*}{(1+kv^*)^2}+\frac{bu^{*2}}{bHu^{*2}+u^*+g}\right].$$

当 $ac^2bu^{*4}-m^2bHu^{*2}v^*+m^2gv^*>0$ 时，可计算方程(6)对应特征值 λ_1,λ_2 的实部都小于零. 由 Routh-Hurwitz 稳定性判据[20]，E_2 是局部渐近稳定平衡点. 当 $ac^2bu^{*4}-m^2bHu^{*2}v^*+m^2gv^*<0$ 时，方程(6)的特征值 λ_1,λ_2 的实部均大于零，则 E_2 是不稳定的.

定理 6　当$[b(r-d)(c-mH)-ma](r-d)>ma^2g$，$k\geqslant 1$ 且 $3a^2bHg\geqslant b^2H^2(r-d)^2+abH(r-d)+a^2$ 时，共存平衡点 E_2 是全局渐近稳定的.

证明：设 Dulac 函数为 $B(u,v)=(1+kv)(bHu^2+u+g)u^{-1}v^{\beta-1}$，其中参数 β 待定，则

$$D=\frac{\partial(P(u,v)B(u,v))}{\partial u}+\frac{\partial(Q(u,v)B(u,v))}{\partial v}=u^{-1}v^{\beta-1}[f_1(u,\beta)v^2+f_2(u,\beta)v+f_3(u,\beta)],$$

其中，

$$f_1(u,\beta)=-bku,$$

$$f_2(u,\beta)=-dk(2bHu^2+u)-ak(3bHu^3+2u^2+gu)-bu+cbk(\beta+1)u^2-$$
$$mk(\beta+1)(bHu^2+u+g)=-3abkHu^3-(2dbkH+2ak)u^2-(dk+akg+b)u,$$

$$f_3(u,\beta)=(r-d)(2bHu^2+u)-a(3bHu^3+2u^2+gu)+cb\beta u^2-m\beta(bHu^2+u+g)=$$
$$-3abHu^3+[2bH(r-d)-2a]u^2+(r-d-ag)u.$$

易知，$f_1(u,\beta)<0$，当 $k\geqslant 1$ 时，有

$$f_2(u,\beta)-f_3(u,\beta)=-r(2bHu^2+u)+(2bHu^2+u)(1-k)+$$
$$a(3bHu^3+2u^2+gu)(1-k)-bu\leqslant 0,$$

故 $f_2(u,\beta)\leqslant f_3(u,\beta)$.

因为当 $f_3(u,\beta)\leqslant 0$ 时，$f_2(u,\beta)<0$，所以 $D(v)$ 在 $[0,+\infty)$ 上单调递减，而最大值 $D(0)=f_3(u,\beta)$. 因此要使 $D\leqslant 0$ 对任意的 $(u,v)\in\mathbb{R}_+^2$ 成立，只需

$$f_3(u,\beta)\leqslant 0,\qquad \forall u\in[0,+\infty),$$

只需证

$$-3abHu^3+[2bH(r-d)-2a]u^2+(r-d-ag)u\leqslant 0.$$

因为 $u>0$，所以只需证

$$-3abHu^2+[2bH(r-d)-2a]u+r-d-ag\leqslant 0,\tag{7}$$

又因为 $3a^2bHg\geqslant b^2H^2(r-d)^2+abH(r-d)+a^2$，所以式(7)得证，从而 $f_3(u,\beta)\leqslant 0$ 得证.

进一步，利用 Bendixson-Dulac 定理可得系统(1)不存在周期轨道. 因此两个平衡点 E_0, E_1 是不稳定的，但 E_2 为唯一的局部稳定正平衡点. 从而 E_2 是全局渐近稳定平衡点.

2 极限环的存在性和 Hopf 分支

定理 7 若 $ac^2bu^{*3}-m^2bHu^{*2}v^*+m^2gv^*<0$，则系统(1)至少存在一个包含共存平衡点 E_2 的稳定极限环.

证明：由定理 5 知，当 $ac^2bu^{*3}-m^2bHu^{*2}v^*+m^2gv^*<0$ 时，E_2 是不稳定的. 为证明极限环的存在性，需构造 Poincare-Bendixson 环域的外境线 L.

首先，考虑直线

$$L_1\triangleq u-\bar{u}=0,$$

其中 $\bar{u}=\dfrac{r-d}{a}$. 当 $v>0$ 时，有

$$\left.\frac{\mathrm{d}L_1}{\mathrm{d}t}\right|_{L_1=0}=\bar{u}\left(\frac{r}{1+kv}-d-a\bar{u}-\frac{b\bar{u}v}{bH\bar{u}^2+\bar{u}+g}\right)\leqslant-\frac{b\bar{u}^2v}{bH\bar{u}^2+\bar{u}+g}<0,$$

所以当轨线与直线 $L_1=0$ 相遇时，均从直线 $L_1=0$ 的右方穿入左方.

其次，考虑直线

$$L_2\triangleq cu+v-\mu=0,$$

其中 $\mu>0$，$0<u\leqslant\bar{u}$，则

$$\left.\frac{\mathrm{d}L_2}{\mathrm{d}t}\right|_{L_2=0}=\frac{cru}{1+kv}-cdu-cau^2-mv\leqslant cru-cdu-cau^2+cmu-m\mu=$$
$$-cau^2+c(r-d+m)u-m\mu\triangleq F(u).$$

此时，$F(u)$ 是关于 u 的一个开口向下的二次函数，所以对于足够大的 μ，有 $F(u)<0$，即 $\dfrac{\mathrm{d}L_2}{\mathrm{d}t}\Big|_{L_2=0}<0$，所以当轨线与直线 $L_2=0$ 相遇时，均从直线 $L_2=0$ 的右上方穿入左下方.

因为直线 $u=0$ 和 $v=0$ 都为系统(1)的轨线，所以直线 $L_1=0$、$L_2=0$、u 轴和 v 轴围成了 Poincare-Bendixson 环域的外境线 L，而 E_2 是不稳定的奇点，边界上的奇点 E_0 和 E_1 都是鞍点，由 Poincare-

Bendixson 环域定理[21]知，系统(1)至少存在一个包含共存平衡点 E_2 的稳定极限环.

当特征方程(6)中 $\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})=0$ 时，此时方程有一对纯虚特征根 $\pm \mathrm{i}\beta_0$，其中 $\beta_0=\sqrt{-\det(\boldsymbol{J}_{E_2})}$. 而由 $\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})=0$ 可得

$$-au^*+\frac{b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}=0. \tag{8}$$

联立式(2),(3),(8)可解得

$$k=-\frac{m^3(d+au^*-r)(bHu^{*2}-g)^2+abcm^2u^{*3}(bHu^{*2}-g)}{abc^2mu^{*4}(d+au^*)(bHu^{*2}-g)+a^2b^2c^3u^{*7}}\triangleq k^*.$$

下面讨论当恐惧水平 $k=k^*$ 为分支参数，其余参数保持不变时，系统(1)在 $E_2=(u^*,v^*)$处出现 Hopf 分支的可能性.

定理 8　若 $k=k^*$，则系统(1)在 $E_2=(u^*,v^*)$处出现 Hopf 分支.

证明：设特征方程(6)的特征根 $\lambda_{1,2}(k)=\alpha(k)\pm \mathrm{i}\beta(k)$，代入方程(4)得

$$[\alpha(k)\pm \mathrm{i}\beta(k)]^2-\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})[\alpha(k)\pm \mathrm{i}\beta(k)]+\det(\boldsymbol{J}_{E_2})=0,$$

分离实部和虚部得

$$\begin{cases}\alpha^2(k)-\beta^2(k)-\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})\alpha(k)+\det(\boldsymbol{J}_{E_2})=0,\\ \pm 2\alpha(k)\mp \mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})=0,\end{cases}$$

解得

$$\begin{cases}\alpha(k)=\dfrac{1}{2}\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2}),\\ \beta(k)=\dfrac{1}{2}\sqrt{4\det(\boldsymbol{J}_{E_2})-\mathrm{tr}^2(\boldsymbol{J}_{E_2})},\end{cases}$$

当 $k=k^*$ 时，$\alpha(k^*)=\frac{1}{2}\mathrm{tr}(\boldsymbol{J}_{E_2})\big|_{k=k^*}=0$，$\beta(k^*)=\det(\boldsymbol{J}_{E_2})\big|_{k=k^*}>0$.

通过计算，横截条件为

$$\left.\frac{\mathrm{dtr}(\boldsymbol{J}_{E_2})}{\mathrm{d}k}\right|_{k=k^*}=\frac{b^2Hu^{*3}-bgu^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}\left.\frac{\mathrm{d}v^*}{\mathrm{d}k}\right|_{k=k^*}<0,$$

此时，说明系统(1)满足 Poincare-Andronow-Hopf 分支定理[22]，因此系统(1)在 $E_2=(u^*,v^*)$处出现 Hopf 分支.

定理 9　设 $L=\frac{1}{16}(p_{xxx}p_y^2+q_{xxy}p_y^2-p_{xy}p_{xx}p_y+p_{xy}p_{yy}q_x)-\frac{1}{16q_x}p_y^2q_{xx}(q_{xy}+p_{xx})$，当 $L<0$ 时，系统(1)在共存平衡点 $E_2=(u^*,v^*)$处产生超临界 Hopf 分支；当 $L>0$ 时，其为亚临界 Hopf 分支.

证明：令 $x=u-u^*$，$y=v-v^*$，$E_2=(u^*,v^*)$，代入系统(1)得

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}=\dfrac{r(x+u^*)}{1+k(y+v^*)}-d(x+u^*)-a(x+u^*)^2-\\ \qquad\dfrac{b(x+u^*)^2(y+v^*)}{bH(x+u^*)^2+(x+u^*)+g}=p(u,v),\\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}=\dfrac{cb(x+u^*)^2(y+v^*)}{bH(x+u^*)^2+(x+u^*)+g}-m(y+v^*)=q(u,v).\end{cases} \tag{9}$$

在$(x,y)=(0,0)$处分别利用 Taylor 级数将 $p(u,v)$,$q(u,v)$展开至 3 阶，则系统(9)转化为

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}=p_x(0,0)x+p_y(0,0)y+\dfrac{1}{2}p_{xx}(0,0)x^2+p_{xy}(0,0)xy+\dfrac{1}{2}p_{yy}(0,0)y^2+\\ \qquad\dfrac{1}{6}p_{xxx}(0,0)x^3+\dfrac{1}{2}p_{xxy}(0,0)x^2y+\dfrac{1}{2}p_{xyy}(0,0)xy^2+\dfrac{1}{6}p_{yyy}(0,0)y^3+\cdots,\\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}=q_x(0,0)x+q_y(0,0)y+\dfrac{1}{2}q_{xx}(0,0)x^2+q_{xy}(0,0)xy+\dfrac{1}{2}q_{yy}(0,0)y^2+\\ \qquad\dfrac{1}{6}q_{xxx}(0,0)x^3+\dfrac{1}{2}q_{xxy}(0,0)x^2y+\dfrac{1}{2}q_{xyy}(0,0)xy^2+\dfrac{1}{6}q_{yyy}(0,0)y^3+\cdots,\end{cases} \tag{10}$$

其中，

$$p_x(0,0)=-au^*+\frac{b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},\qquad p_y(0,0)=-\frac{kru^*}{(1+kv^*)^2}-\frac{bu^{*2}}{bHu^{*2}+u^*+g},$$

$$p_{xx}(0,0)=-a+\frac{3b^2Hu^{*2}v^*-bgv^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\frac{2(2bHu^*+1)(b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},$$

$$p_{xx}(0,0)=-a+\frac{3b^2Hu^{*2}v^*-bgv^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\frac{2(2bHu^*+1)(b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},$$

$$p_{xy}(0,0)=\frac{b^2Hu^{*3}-bgu^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},\qquad p_{yy}(0,0)=\frac{2k^2ru^*}{(1+kv^*)^3},$$

$$\begin{aligned}p_{xxx}(0,0)=&\frac{6b^2Hu^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\\&\frac{4b^3H^3u^{*4}v^*+16b^3H^3u^{*3}v^*+2b^2Hu^{*3}v^*-8b^2Hgu^*v^*-2bgu^*v^*-2bgv^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^3}+\\&\frac{6(2bHu^*+1)^2(b^2Hu^{*3}v^*-bgu^*v^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^4},\end{aligned}$$

$$p_{xxy}(0,0)=\frac{3b^2Hu^{*2}-bg}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\frac{2(2bHu^*+1)(b^2Hu^{*3}-bgu^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},$$

$$p_{xyy}(0,0)=0,\qquad p_{yyy}(0,0)=\frac{-6k^3ru^*}{(1+kv^*)^4},$$

$$q_x(0,0)=\frac{bcu^{*2}v^*+2bcgu^*v^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},\qquad q_y(0,0)=0,$$

$$q_{xx}(0,0)=\frac{2bcu^*v^*+2bcgv^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\frac{2(2bHu^*+1)(bcu^{*2}v^*+2bcgu^*v^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^3},$$

$$q_{xy}(0,0)=\frac{bcu^{*2}+2bcgu^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},\qquad q_{yy}(0,0)=0,$$

$$q_{xyy}(0,0)=0,\qquad q_{yyy}(0,0)=0,$$

$$q_{xxy}(0,0)=\frac{2bcu^*+2bcg}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\frac{2(2bHu^*+1)(bcu^{*2}+2bcgu^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2},$$

$$\begin{aligned}q_{xxx}(0,0)=&\frac{2bcv^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^2}-\\&\frac{8b^2cHu^{*3}v^*+8b^2cHu^{*2}v^*+12b^2cu^{*3}v^*+16b^2cHgu^*v^*+8bcu^*v^*+8bcgv^*}{(bHu^{*2}+u^*+g)^3}+\\&\frac{6(2bHu^*+1)^2(bcu^{*2}v^*+2bcgu^*v^*)}{(bHu^{*2}+u^*+g)^4}.\end{aligned}$$

去掉式(8)的高阶4次项，然后将式(8)改写成

$$\dot{\boldsymbol{X}}=\boldsymbol{J}_{E_2}\boldsymbol{X}+\boldsymbol{G}(\boldsymbol{X}),$$

其中，

$$\boldsymbol{X}=\begin{pmatrix}x\\y\end{pmatrix},\quad \boldsymbol{G}=\begin{pmatrix}G_1\\G_2\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}\frac{1}{2}p_{xx}x^2+p_{xy}xy+\frac{1}{2}p_{yy}y^2+\frac{1}{6}p_{xxx}x^3+\frac{1}{2}p_{xxy}x^2y+\frac{1}{6}p_{yyy}y^3\\ \frac{1}{2}q_{xx}x^2+q_{xy}xy+\frac{1}{6}q_{xxx}x^3+\frac{1}{2}q_{xxy}x^2y\end{pmatrix}.$$

当 $k=k^*$ 时，$p_x=0$，Jacobi 矩阵 $\boldsymbol{J}_{E_2}$ 的一个特征值是纯虚数 $\mathrm{i}\beta_0$，其中 $\beta_0=\mathrm{i}\sqrt{-p_yq_x}$，对应的特征向量 $\boldsymbol{v}=(p_y,\mathrm{i}\sqrt{-p_yq_x})^{\mathrm{T}}$，不妨设

$$\boldsymbol{Y}=(\mathrm{Re}\,\boldsymbol{v},\mathrm{Im}\,\boldsymbol{v})=\begin{pmatrix}p_y&0\\0&-\sqrt{-p_yq_x}\end{pmatrix},\quad \boldsymbol{J}_{E_2}=\begin{pmatrix}0&p_y\\q_x&0\end{pmatrix},\quad \boldsymbol{Y}^{-1}=\begin{pmatrix}\frac{1}{p_y}&0\\0&-\frac{1}{\sqrt{-p_yq_x}}\end{pmatrix}.$$

令 $\boldsymbol{X}=\boldsymbol{Y}\boldsymbol{W}$，则 $\boldsymbol{W}=\boldsymbol{Y}^{-1}\boldsymbol{X}$，其中 $\boldsymbol{W}=(w_1,w_2)^{\mathrm{T}}$，得

$$\dot{W}=(\boldsymbol{Y}^{-1}\boldsymbol{J}_{E_2}\boldsymbol{Y})\boldsymbol{W}+\boldsymbol{Y}^{-1}\boldsymbol{G}(\boldsymbol{Y}\boldsymbol{W}),$$

即

$$\begin{pmatrix}\dot{w}_1\\ \dot{w}_2\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}0 & -\sqrt{-p_yq_x}\\ \sqrt{-p_yq_x} & 0\end{pmatrix}\begin{pmatrix}w_1\\ w_2\end{pmatrix}+\begin{pmatrix}G_1(w_1,w_2)\\ G_2(w_1,w_2)\end{pmatrix},$$

其中，

$$G_1(w_1,w_2)=\frac{1}{p_y}\Big(\frac{1}{2}p_{xx}p_y^2w_1^2-p_{xy}p_y\sqrt{-p_yq_x}w_1w_2-\frac{1}{2}p_{yy}p_yq_xw_2^2+\frac{1}{6}p_{xxx}p_y^3w_1^3-$$
$$\frac{1}{2}p_{xxy}p_y^2\sqrt{-p_yq_x}w_1^2w_2+\frac{1}{6}p_{yyy}p_yq_x\sqrt{-p_yq_x}w_2^3\Big),$$

$$G_2(w_1,w_2)=\frac{1}{\sqrt{-p_yq_x}}\Big(\frac{1}{2}q_{xx}p_y^2w_1^2-q_{xy}p_y\sqrt{-p_yq_x}w_1w_2+\frac{1}{6}p_{xxx}p_y^3w_1^3-\frac{1}{2}q_{xxy}p_y^2\sqrt{-p_yq_x}w_1^2w_2\Big).$$

由于 Hopf 分支的方向由第一 Lyapunov 系数的符号决定，所以下面计算第一 Lyapunov 系数：

$$L=\frac{1}{16}\Big(\frac{\partial^3G_1}{\partial w_1^3}+\frac{\partial^3G_1}{\partial w_1\partial w_2^2}+\frac{\partial^3G_2}{\partial w_1^2\partial w_2}+\frac{\partial^3G_2}{\partial w_2^3}\Big)+\frac{1}{16\sqrt{-p_yq_x}}\Big[\frac{\partial^2G_1}{\partial w_1\partial w_2}\Big(\frac{\partial^2G_1}{\partial w_1^2}+\frac{\partial^2G_1}{\partial w_2^2}\Big)-$$
$$\frac{\partial^2G_2}{\partial w_1\partial w_2}\Big(\frac{\partial^2G_2}{\partial w_1^2}+\frac{\partial^2G_2}{\partial w_2^2}\Big)-\frac{\partial^2G_1}{\partial w_1^2}\cdot\frac{\partial^2G_2}{\partial w_1^2}+\frac{\partial^2G_1}{\partial w_2^2}\cdot\frac{\partial^2G_2}{\partial w_2^2}\Big],$$

化简得

$$L=\frac{1}{16}(p_{xxx}p_y^2+q_{xxy}p_y^2-p_{xy}p_{xx}p_y+p_{xy}p_{yy}q_x)-\frac{1}{16q_x}q_{xx}p_y^2(q_{xy}+q_{xx}).$$

由 Poincare-Andronow-Hopf 分支定理知：当 $L<0$ 时，系统(1)在共存平衡点 $E_2=(u^*,v^*)$处产生Hopf 分支为超临界分支；当 $L>0$ 时，该 Hopf 分支为亚临界分支.

综上所述，本文在均匀空间分布下，建立了一个具有恐惧效应及修正的 Holling-Ⅱ捕食者-食饵模型，并研究了恐惧因子 k、捕食者的最大搜索速度 b 和捕食者处理一个食饵所需的时间 H 对系统(1)动力学行为的影响. 理论分析和计算结果表明：1) 恐惧因子 k 对灭绝平衡点和边界平衡点的稳定性没有影响，但当 k 发生变化时，对共存平衡点有影响；2) 捕食者的最大搜索速度 b 和捕食者处理一个食饵所需的时间 H 对灭绝平衡点的稳定性没有影响，但对边界平衡点和共存平衡点的稳定性都有影响，并且当 H 充分大时，系统(1)不存在共存平衡点；3) 当满足定理 8 的条件时，系统(1)存在一个包含共存平衡点的稳定极限环；4) 以恐惧因子 $k=k^*$ 为分支参数，系统(1)在共存平衡点处出现 Hopf 分支.

参 考 文 献

[1] FU S M，ZHANG H S. Effect of Hunting Cooperation on the Dynamic Behavior for a Diffusive Holling Type Ⅱ Predator-Prey Model [J]. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation，2021，99：105807-1-105807-23.

[2] 张萌萌，李善兵. 具有恐惧效应和空间异质捕食-食饵模型的稳态解 [J]. 吉林大学学报(理学版)，2022，60(4)：775-783.（ZHANG M M，LI S B. Steady State Solutions of Predator-Prey Model with Fear Effect and Spatial Heterogeneity [J]. Journal of Jilin University (Science Edition)，2022，60(4)：775-783.）

[3] QI H K，MENG X Z，HAYAT T，et al. Bifurcation Dynamics of a Reaction-Diffusion Predator-Prey Model with Fear Effect in a Predator-Poisoned Environment [J]. Mathematical Methods in the Applied Sciences，2022，45(10)：6217-6254.

[4] 高鹤，李秀玲. 具时滞的捕食-食饵共生模型的 Hopf 分支 [J]. 吉林大学学报(理学版)，2023，61(6)：1339-1350.（GAO H，LI X L. Hopf Bifurcation of Predator-Prey Symbiotic Model with Time Delay [J]. Journal of Jilin University (Science Edition)，2023，61(6)：1339-1350.）

[5] HOLLING C S. The Functional Response of Predators to Prey Density and Its Role in Mimicry and Population Regulation [J]. The Memoirs of the Entomological Society of Canada，1965，97(S45)：5-60.

[6] ANDREWS J F. A Mathematical Model for the Continuous Culture of Microorganisms Utilizing Inhibitory Substrates [J]. Biotechnology and Bioengineering，1968，10(6)：707-723.

[7] ARDITI R, GINZBURG L R. Coupling in Predator-Prey Dynamics: Ratio-Dependence [J]. Journal of Theoretical Biology, 1989, 139(3): 311-326.

[8] BEDDINGTON J R. Mutual Interference between Parasites or Predators and Its Effect on Searching Efficiency [J]. The Journal of Animal Ecology, 1975, 44(1): 331-340.

[9] DEANGELIS D L, GOLDSTEIN R A, O'NEILL R V. A Model for Tropic Interaction [J]. Ecology, 1975, 56(2): 881-892.

[10] CROWLEY P H, MARTIN E K. Functional Responses and Interference within and between Year Classes of a Dragonfly Population [J]. Journal of the North American Benthological Society, 1989, 8(3): 211-221.

[11] DALZIEL B D, THOMANN E, MEDLOCK J, et al. Global Analysis of a Predator-Prey Model with Variable Predator Search Rate [J]. Journal of Mathematical Biology, 2020, 81(1): 159-183.

[12] ZANETTE L Y, WHITE A F, ALLEN M C, et al. Perceived Predation Risk Reduces the Number of Offspring Songbirds Produce per Year [J]. Science, 2011, 334: 1398-1401.

[13] CREEL S, CHRISTIANSON D, LILEY S, et al. Predation Risk Affects Reproductive Physiology and Demography of Elk [J]. Science, 2007, 315: 960.

[14] SHERIFF M J, KREBS C J, BOONSTRA R. The Sensitive Hare: Sublethal Effects of Predator Stress on Reproduction in Snowshoe Hares [J]. Journal of Animal Ecology, 2009, 78(6): 1249-1258.

[15] WANG X Y, ZANETTE L, ZOU X F. Modelling the Fear Effect in Predator-Prey Interactions [J]. Journal of Mathematical Biology, 2016, 73(5): 1179-1204.

[16] PAL S, PAL N, SAMANTA S, et al. Effect of Hunting Cooperation and Fear in a Predator-Prey Model [J]. Ecological Complexity, 2019, 39: 100770-1-100770-18.

[17] PAL S, PAL N, SAMANTA S, et al. Fear Effect in Prey and Hunting Cooperation among Predators in a Leslie-Gower Model [J]. Mathematical Biosciences and Engineering, 2019, 16(5): 5146-5179.

[18] LAI L Y, ZHU Z L, CHEN F D. Stability and Bifurcation in a Predator-Prey Model with the Additive Allee Effect and the Fear Effect [J]. Mathematics, 2020, 8(8): 1280-1-1280-21.

[19] SASMAL S K. Population Dynamics with Multiple Allee Effects Induced by Fear Factors—A Mathematical Study on Prey-Predator Interactions [J]. Applied Mathematical Modelling, 2018, 64: 1-14.

[20] 王灵芝. 具有恐惧效应的时滞捕食者-食饵模型 [J]. 吉林大学学报(理学版), 2023, 61(3): 449-458. (WANG L Z. Delayed Predator-Prey Model with Fear Effect [J]. Journal of Jilin University (Science Edition), 2023, 61(3): 449-458.)

[21] 马知恩, 周义仓, 李承治. 常微分方程定性与稳定性方法 [M]. 2版. 北京: 科学出版社, 2015: 187-194. (MA Z E, ZHOU Y C, LI C Z. Qualitative and Stability Methods for Ordinary Differential Equations [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2015: 187-194.)

[22] HASSARD B D, KAZARINOFF N D, WAN Y H. Theory and Applications of Hopf Bifurcation [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1981: 10-100.

(责任编辑: 赵立芹)