

一类捕食干扰下食饵竞争 - 定殖模型的进化奇异策略分析

谢颂雯

福建师范大学数学与统计学院, 福建 福州

收稿日期: 2025年9月27日; 录用日期: 2025年10月29日; 发布日期: 2025年11月14日

摘 要

基于斑块化栖息地竞争 - 定殖特性, 本文建立了一类捕食干扰下食饵种群竞争 - 定殖模型, 其中捕食项使用Holling-III型功能反应函数刻画。通过理论分析, 我们证明了控制定殖率和捕食率的变化, 系统出现尖分岔。特别地, 中等程度的定殖率和高强度的捕食率, 诱导系统出现双稳态现象。同时, 考虑捕食和定殖存在权衡时, 我们研究了食饵种群定殖率的长期进化动力学行为。借助临界函数分析方法, 我们得到了进化奇异策略稳定性对应的权衡函数的几何性质。

关键词

竞争 - 定殖, 捕食 - 食饵, 分岔, 进化奇异策略, 临界函数分析

Analysis of Evolutionary Singular Strategies in a Class of Prey Competition-Colonization Model with Predation Interference

Songwen Xie

College of Mathematics and Statistics, Fujian Normal University, Fuzhou Fujian

Received: September 27, 2025; accepted: October 29, 2025; published: November 14, 2025

Abstract

Based on the competition-colonization in spatially structured habitats, we consider a class of prey competition-colonization model under predation interference, in which the predation term is characterized by Holling-III functional response functions. Theoretical analysis show that the system exhibits the cusp bifurcation by colonization rate and predation rate. Specifically, moderate colonization rates and high-intensity predation rates induce the bistable phenomenon in the system.

文章引用: 谢颂雯. 一类捕食干扰下食饵竞争-定殖模型的进化奇异策略分析[J]. 理论数学, 2025, 15(11): 114-125.

DOI: 10.12677/pm.2025.1511274

Furthermore, considering the trade-off between predation and colonization, we investigate the long-term evolutionary dynamics of the colonization rate. By the method of critical function analysis, we obtain the geometric properties of the trade-off functions corresponding to the stability of evolutionary singular strategies.

Keywords

Competition-Colonization, Predator-Prey, Bifurcations, Evolutionary Singular Strategies, Critical Function Analysis

Copyright © 2025 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

竞争与定殖之间的权衡是集合群落物种多样性的机制之一。在物种多样性的理论探索中, 数学模型从多个维度揭示了这一权衡驱动物种共存与分化的内在逻辑。文献[1]提出的连续时间模型中, 种群之间竞争能力具有严格等级区分, 使得带有强定殖能力的弱竞争者能够成功入侵并建立在栖息地。以森林植物群落为例, 高大乔木作为强竞争种群, 通过遮荫大幅抑制下层植物生长; 然而, 草本杂草类作为弱竞争种, 依靠随风或动物传播的大量种子, 率先在林窗、裸地等新生境中定殖, 从而实现与乔木共存。另外, 文献[2]-[4]提出替代竞争(displacement competition)是促进物种多样性的机制之一。当环境存在中等程度的波动时, 不对称竞争(asymptotic competition)有利于物种表型策略发生进化分支(evolutionary branching)[5]。值得注意的是, 自然生态系统中, 栖息地上的食饵种群通常受捕食者制约, 且不同捕食行为类型对食饵的竞争与定殖过程的影响存在差异。

在经典的捕食-食饵模型[6]中, 捕食行为通常会导致食饵表型特征的选择发生改变。一方面, 当食饵种群密度过高, 食饵被捕食的风险就会随之增加, 因为捕食者更易在“高密度群体”中发现并捕获猎物。另一方面, 在栖息地上食饵之间需要权衡竞争与定殖, 从而最大化种群密度。为此, 我们引入竞争-定殖权衡函数和捕食-定殖权衡函数, 以反映猎物种群的生存和进化约束。

基于常数捕食的假设, 本文旨在研究捕食干扰下食饵种群在栖息地竞争-定殖的进化动力学及其分支机制。首先, 本文建立一个带有权衡函数以及 Holling-III 型功能反应函数的连续时间食饵种群竞争-定殖模型。其次, 研究食饵的种群动力学及其分岔机制。最后, 研究定殖率的长期进化动力学行为以及权衡函数对进化动力学行为的作用。

2. 模型建立

假设定殖率为 β_i 的食饵种群 i 在栖息地的比率为 n_i , 考虑如下带有 Holling-III 型功能反应函数的连续时间食饵竞争-定居模型:

$$\begin{aligned} \frac{dn_i}{dt} &= \beta_i n_i \left(1 - \sum_j n_j \right) + \beta_i n_i \sum_{j \neq i} \gamma(\beta_j, \beta_i) n_j - n_i \sum_{j \neq i} \gamma(\beta_i, \beta_j) \beta_j n_j - \delta n_i - P \frac{\lambda \left(\sum_j n_j \right)^2}{1 + h \lambda \left(\sum_j n_j \right)^2} \\ &:= n_i \left(r(\beta_i) - \sum_j a(\beta_i, \beta_j) n_j \right) - P \varphi(n_1, n_2, \dots, n_k) \end{aligned} \quad (1)$$

其中， δ 为食饵种群的平均死亡率， P 为捕食者常数密度， h 为捕食者处理食饵的时间， λ 为捕食率，其他变量与参数的定义参见表 1。在模型(1)中，

$$r(\beta_i) = \beta_i - \delta,$$

以及

$$a(\beta_i, \beta_j) = (1 - \gamma(\beta_i, \beta_j))\beta_i + \gamma(\beta_i, \beta_j)\beta_j,$$

其中， $\gamma(\beta_i, \beta_j)$ 刻画竞争能力与定殖能力之间的权衡关系，其表示定居者 i 被入侵者 j 取代的概率，而 $1 - \gamma(\beta_i, \beta_j)$ 则表示定居者 i 在竞争中获胜的概率。本文考虑如下形式的竞争函数

$$\gamma(\beta_i, \beta_j) = \frac{1}{1 + e^{-\alpha(\beta_i - \beta_j)}},$$

其中， α 表示竞争 - 定殖权衡的强度。当权衡强度 α 越大，策略差值 $\beta_i - \beta_j$ 对竞争函数 $\gamma(\beta_i, \beta_j)$ 的影响越显著，竞争 - 定殖权衡越突出，如图 1 所示。

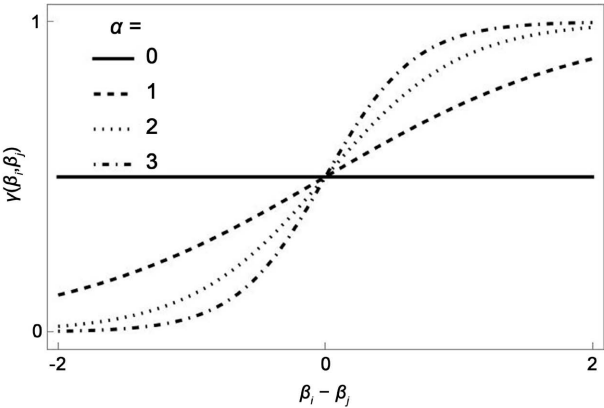


Figure 1. $\gamma(\beta_i, \beta_j)$ with different intensities α

图 1. 不同强度 α 下的 $\gamma(\beta_i, \beta_j)$

另外，Holling-III 型功能反应函数形式如下：

$$\varphi(n_1, n_2, \dots, n_k) = \frac{\lambda \left(\sum_j n_j \right)^2}{1 + h\lambda \left(\sum_j n_j \right)^2},$$

注意到，当食饵密度较低时，捕食率增长缓慢；随着食饵增加，捕食率急剧上升；当高密度的食饵种群，由于处理食物的时间限制，捕食率将达到一个饱和阶段。

Table 1. Definitions of state variable and parameters
表 1. 状态变量与参数的定义

变量参数	生物意义
n_i	食饵种群 i 栖息地占比

续表

β_i	食饵种群 i 的定殖率
γ_{ij}	入侵者 j 取代领地所有者 i 并成为新的定居者的概率
α	竞争 - 定殖权衡强度
δ	食饵种群的平均死亡率
P	常数捕食者种群密度
h	捕食者处理食饵的平均时间
λ	捕食者捕食食饵的捕获率

3. 种群动力学分析

当食饵群落仅有单一种群，则模型(1)可以改写为如下单种群模型：

$$\frac{dn}{dt} = n \left(r(\beta) - a(\beta, \beta)n - P \frac{\lambda n}{1 + h\lambda n^2} \right), \quad (2)$$

注意到，一个初始稀有的食饵种群以定殖率 β 成功定居于该栖息地，当且仅当其入侵适应度函数(即，带有定殖率 β 的种群的长期人均增长率)

$$S_0(\beta) = r(\beta) > 0. \quad (3)$$

易知，模型(2)总存在边界平衡点

$$n_0^* = 0.$$

通过简化，可知模型(2)的正平衡点 n^* 满足下述三次代数方程：

$$b_3 n^{*3} + b_2 n^{*2} + b_1 n^* + b_0 = 0, \quad (4)$$

其中，

$$b_3 = -h\lambda a(\beta, \beta),$$

$$b_2 = h\lambda r(\beta),$$

$$b_1 = -a(\beta, \beta) - P\lambda,$$

$$b_0 = r(\beta).$$

根据判别式

$$\Delta = \frac{1}{27} p^3(\beta, \lambda) + \frac{1}{4} q^2(\beta, \lambda),$$

其中，

$$p(\beta, \lambda) = \frac{3b_3 b_1 - b_2^2}{3b_3^2},$$

$$q(\beta, \lambda) = \frac{27b_3^2 b_0 - 9b_3 b_2 b_1 + 2b_2^3}{27b_3^3},$$

我们有如下定理。

定理 1 设 $S_0(\beta) = r(\beta) > 0$ ，则

(i) 当 $\Delta > 0$ 时，模型(2)存在唯一正平衡点，且是全局稳定；

(ii) 当 $\Delta < 0$ 时, 模型(2)存在三个正平衡点 $n_1^* < n_2^* < n_3^*$, 其中 n_2^* 是不稳定的;

(iii) 控制参数 β 和 λ , 模型(2)发生尖分岔(cusp bifurcation)。

由上述分析可知, $\Delta = 0$ 定义了鞍结分岔曲线。另外, 联立方程组

$$p(\beta_c, \lambda_c) = 0,$$

$$q(\beta_c, \lambda_c) = 0,$$

可求得尖点 (β_c, λ_c) 。

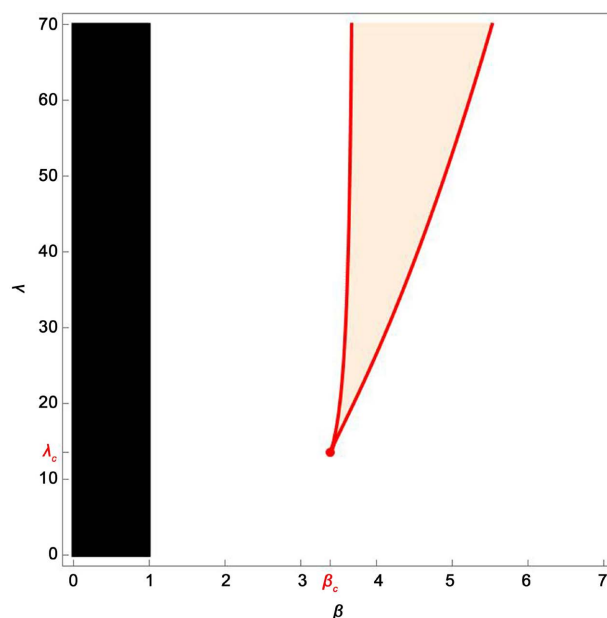
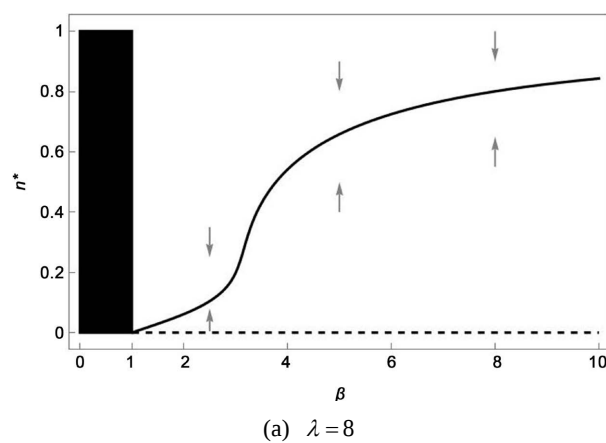


Figure 2. Bifurcation plot of equilibria in model (2)

图 2. 模型(2)的平衡点分岔图

选取参数 $P = 2$ 和 $h = 4$, 图 2 中红色曲线为鞍结分岔曲线, 两条鞍结分岔曲线相交于尖点 (β_c, λ_c) , 其中 $\lambda_c = 13.571$, $\beta_c = 3.39275$ 。橙色区域内 $\Delta < 0$, 即系统存在双稳态; 白色区域 $\Delta > 0$, 即系统仅存在唯一正平衡点; 红色曲线上 $\Delta = 0$, 系统存在两个正平衡点, 其中一个为鞍结点。通过选择不同的 λ 值, 我们可以验证这些平衡点的(局部)稳定性。



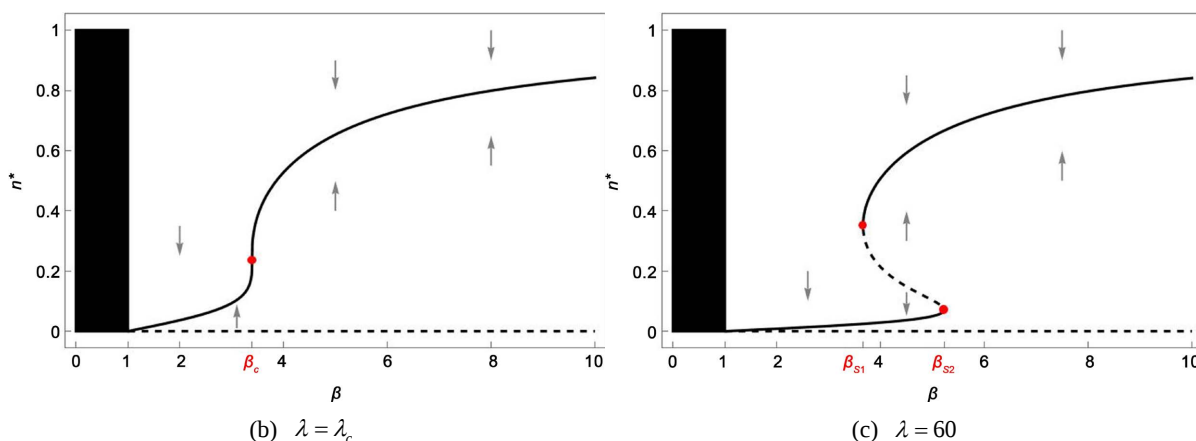


Figure 3. Equilibria and its stability under different parameters λ

图 3. 不同参数 λ 下的模型(2)平衡点及其稳定性

图 3 中, 实线表示稳定的平衡点, 虚线则表示不稳定的平衡点。图 3(a)为当 $\lambda = 8 < \lambda_c$ 时, 系统唯一正平衡点是全局稳定的。当 $\lambda = \lambda_c$ 时, 图 3(b)显示系统处于临界状态。图 3(c)为当 $\lambda = 60 > \lambda_c$ 时, 系统存在三个正平衡态, 位于中间的正平衡点是不稳定的, 其余正平衡点是稳定的, 即为双稳态现象; 特别地, 在 $\beta_{s1} = 3.66394$ 和 $\beta_{s2} = 5.22657$ 领域, 系统发生鞍结分岔。

4. 进化奇异策略分析

在这一小节中, 考虑捕食率 λ 依赖于食饵的定殖率 β_r , 则模型(2)可以进一步改写为如下形式:

$$\frac{dn}{dt} = n \left(r(\beta_r) - a(\beta_r, \beta_r)n - P \frac{\lambda(\beta_r)n}{1 + h\lambda(\beta_r)n^2} \right).$$

设群落中出现带有定殖率 β_m 且初始密度稀少的突变食饵种群 m , 则突变种群的动力学满足如下方程:

$$\frac{dm}{dt} = m \left(r(\beta_m) - a(\beta_m, \beta_r)n - P \frac{\lambda(\beta_m)n}{1 + h\lambda(\beta_r)n^2} \right),$$

其中, β_r 为常驻种群 n 的定殖率。因此, 突变种群 m 在常驻种群 n 中的入侵适应度函数(invasion fitness function)为

$$S(\beta_r, \beta_m) = r(\beta_m) - a(\beta_m, \beta_r)n^* - P \frac{\lambda(\beta_m)n^*}{1 + h\lambda(\beta_r)n^{*2}},$$

即突变种群 m 的长期人均增长率, 其中, n^* 表示本地种群的稳定正平衡点。根据文献[5], 如果 $S(\beta_r, \beta_m) < 0$, 带有定殖率 β_m 的突变种群 m 无法入侵常驻种群 n ; 然而, 若 $S(\beta_r, \beta_m) > 0$, 则带有定殖率 β_m 的突变种群 m 可以成功入侵常驻种群 n 。注意到当 $\beta_m = \beta_r$ 时, 我们始终有

$$S(\beta_r, \beta_m) = 0.$$

因此, 结合上述条件, 突变种群 m 在常驻种群 n 中的适合度函数可改写为

$$S(\beta_r, \beta_m) = r(\beta_m) - a(\beta_m, \beta_r)n^* - \frac{\lambda(\beta_m)}{\lambda(\beta_r)}(r(\beta_r) - a(\beta_r, \beta_r)n^*). \quad (5)$$

方程(5)两端对 β_m 求导, 可得选择梯度(selection gradient)

$$G(\beta) = \frac{\partial S(\beta_r, \beta_m)}{\partial \beta_m} \Big|_{\beta_m = \beta_r = \beta} \\ = r^{(1)}(\beta) - a^{(1,0)}(\beta, \beta)n^* - \frac{\lambda^{(1)}(\beta)}{\lambda(\beta)}(r(\beta) - a(\beta, \beta)n^*)$$

其中,

$$r^{(1)}(\beta) = \frac{\partial r(\beta_m)}{\partial \beta_m} \Big|_{\beta_m = \beta_r = \beta}, \\ a^{(1,0)}(\beta, \beta) = \frac{\partial a(\beta_m, \beta_r)}{\partial \beta_m} \Big|_{\beta_m = \beta_r = \beta}.$$

注意到, 该选择梯度决定了定殖率的渐进演化方向。当 $G(\beta) > 0$ 时, 定殖率将朝比 β 值更大的方向演化; 相反地, 当 $G(\beta) < 0$ 时, 定殖率将朝比 β 值更小的方向演化; 特别地, 当选择梯度在某些点处消失, 即

$$G(\beta^*) = 0, \quad (6)$$

则这样的点 β^* 称为进化奇异策略。

接下来, 我们应用临界函数分析方法[5]来探讨进化奇异策略的稳定性及其类型。

首先, 确定进化奇异策略的存在性条件。

化简(6), 可得 $\lambda(\beta)$ 的一阶导数 $\lambda_{crit}^{(1)}(\beta^*)$ 需要满足

$$\lambda_{crit}^{(1)}(\beta^*) = \lambda(\beta^*) \frac{r^{(1)}(\beta^*) - a^{(1,0)}(\beta^*, \beta^*)n^*}{r(\beta^*) - a(\beta^*, \beta^*)n^*}, \quad (7)$$

其中, $\lambda_{crit}^{(1)}(\beta^*)$ 为临界函数 $\lambda_{crit}(\beta)$ 在奇异策略 β^* 处的一阶导数。

其次, 对进化奇异策略的进化稳定性和收敛稳定性进行分类。

引理 1 [7] 令

$$C_{12} = \frac{\partial^2 S(\beta_r, \beta_m)}{\partial \beta_r \partial \beta_m} \Big|_{\beta_m = \beta_r = \beta^*}, \quad C_{22} = \frac{\partial^2 S(\beta_r, \beta_m)}{\partial \beta_m^2} \Big|_{\beta_m = \beta_r = \beta^*}$$

(i) 当 $C_{12} < 0$ 时, 在奇异策略 β^* 附近的策略能够相互入侵;

(ii) 当 $C_{12} > 0$ 时, 在奇异策略 β^* 附近的策略能够相互排斥;

(iii) 当 $C_{22} < 0$ 时, 奇异策略 β^* 是进化稳定的;

(iv) 当 $C_{22} + C_{12} < 0$, 奇异策略 β^* 是收敛稳定的。

若奇异策略 β^* 既是进化稳定的, 也是收敛稳定的, 则称 β^* 为连续稳定策略(continuous stable strategy)。若奇异策略 β^* 是进化稳定的, 但非收敛稳定的, 则称 β^* 为进化分支策略(evolutionary branching strategy)。若奇异策略 β^* 既不是进化稳定的, 也不是收敛稳定的, 则称 β^* 为进化排斥策略(evolutionary repeller strategy)。

根据引理 1, 我们可以对模型(2)对应的进化奇异策略 β^* 进行下述分析。

当进化奇异策略 β^* 附近的策略可以相互入侵, 并且是一个收敛稳定策略, 而非进化稳定策略时, 我们称 β^* 为进化分支策略(BP), 即

$$C_{12} < -C_{22} < 0,$$

可以解得

$$\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} < 0,$$

其中, $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*)$ 为临界函数 $\lambda_{crit}(\beta)$ 在进化奇异策略 β^* 处的二阶导数, 且有

$$c(\beta^*) = \frac{\lambda(\beta^*)}{r(\beta^*) - a(\beta^*, \beta^*)n^*} C_{12}.$$

若进化奇异策略 β^* 为连续稳定策略, 并且 β^* 附近的策略可以相互入侵, 同时入侵种群 m 可以成功入侵本地种群 n 时, 则称 β^* 为第 I 类连续稳定策略(CSS-I), 即

$$C_{12} < 0 \text{ 且 } C_{22} < 0,$$

可以解得

$$\lambda^{(2)}(\beta^*) > \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} < 0.$$

若进化奇异策略 β^* 为连续稳定策略, 并且 β^* 附近的策略可以相互入侵, 但是入侵种群 m 无法成功入侵本地种群 n 时, 则称 β^* 为第 II 类连续稳定策略(CSS-II), 即

$$0 < C_{12} < -\frac{C_{12}}{2},$$

可以解得

$$\lambda^{(2)}(\beta^*) > \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} > 0.$$

若进化奇异策略 β^* 为连续稳定策略, 但是 β^* 附近的策略相互排斥, 并且入侵种群 m 无法成功入侵本地种群 n 时, 则称 β^* 为第 III 类连续稳定策略(CSS-III), 即

$$0 < -\frac{C_{22}}{2} < C_{12} < -C_{22},$$

可以解得

$$\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} > 0.$$

若进化奇异策略 β^* 附近的策略相互排斥, 并且不是收敛稳定策略, 但是却是进化稳定策略时, 则称 β^* 为一类进化稳定的排斥策略(Garden of Eden), 即

$$0 < -C_{12} < C_{22},$$

可以解得

$$\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} > 0.$$

若进化奇异策略 β^* 不是收敛稳定策略, 也不是进化稳定策略, 同时 β^* 附近的策略相互排斥, 并且入侵种群 m 无法成功入侵本地种群 n 时, 则称 β^* 为第 I 类进化排斥策略(ER-I), 即

$$C_{22} > 0 \text{ 且 } C_{12} > 0,$$

可以解得

$$\lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} > 0.$$

若进化奇异策略 β^* 不是收敛稳定策略, 也不是进化稳定策略, 同时 β^* 附近的策略相互排斥, 但是入

侵种群 m 可以成功入侵本地种群 n 时, 则称 β^* 为第 II 类进化排斥策略(ER-II), 即

$$-\frac{C_{22}}{2} < C_{12} < 0,$$

可以解得

$$\lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} < 0.$$

若进化奇异策略 β^* 不是收敛稳定策略, 也不是进化稳定策略, 但是 β^* 附近的策略相互入侵, 并且入侵种群 m 可以成功入侵本地种群 n 时, 则称 β^* 为第 III 类进化排斥策略(ER-III), 即

$$-C_{22} < C_{12} < -\frac{C_{22}}{2} < 0,$$

可以解得

$$\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) \text{ 且 } C_{12} > 0.$$

结合上述对进化奇异策略的分析, 我们有如下定理。

定理 2 令

$$c(\beta^*) = \frac{\lambda(\beta^*)}{r(\beta^*) - a(\beta^*, \beta^*)n^*} C_{12},$$

- (i) 当 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*)$ 且 $C_{12} < 0$ 时, β^* 为进化分支策略(BP);
- (ii) 当 $\lambda^{(2)}(\beta^*) > \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*)$ 且 $C_{12} < 0$ 时, β^* 为第 I 类连续稳定策略(CSS-I);
- (iii) 当 $\lambda^{(2)}(\beta^*) > \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*)$ 且 $C_{12} > 0$ 时, β^* 为第 II 类连续稳定策略(CSS-II);
- (iv) 当 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*)$ 且 $C_{12} > 0$ 时, β^* 为第 III 类连续稳定策略(CSS-III);
- (v) 当 $\lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*)$ 且 $C_{12} > 0$ 时, β^* 为第 I 类进化排斥策略(ER-I);
- (vi) 当 $\lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*)$ 且 $C_{12} < 0$ 时, β^* 为第 II 类进化排斥策略(ER-II);
- (vii) 当 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*)$ 且 $C_{12} < 0$ 时, β^* 为第 III 类进化排斥策略(ER-III);
- (viii) 当 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*)$ 且 $C_{12} > 0$ 时, β^* 为一类进化稳定的排斥策略(Garden of Eden)。

定理 2 可通过下述关系图进一步呈现。图 4 表示奇异策略 β^* 的稳定性与 $\lambda^{(2)}(\beta^*)$ 和 C_{12} 的关系。其中, 横轴表示 C_{12} , 纵轴表示 $\lambda^{(2)}(\beta^*)$, 主对角线表示 $\lambda^{(2)}(\beta^*) = \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*)$, 次对角线表示 $\lambda^{(2)}(\beta^*) = \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*)$ 。

根据上述分析, 我们选取合适的权衡函数 $\lambda(\beta)$, 使其与临界函数相切, 且曲率满足定理 2 的相应条件, 则可以构造具有特殊类型的进化奇异策略。

例 1 选取权衡函数 $\lambda(\beta) = c_1 \beta^{C_2}$, 参数值参见表 2。根据上述分析, 只需权衡函数的二阶导数 $\lambda^{(2)}(\beta)$ 在奇异策略 β^* 处的取值满足 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) < \lambda^{(2)}(\beta^*) < \lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*)$, 则对应的进化奇异策略 β^* 是一个进化分支点(BP)。如图 5 所示, 黑色区域表示物种灭绝, 黑色虚线为临界函数 $\lambda_{crit}(\beta)$, 黑色实线为真实权衡函数 $\lambda(\beta)$, 二者在点 $\beta^* = 2$ (红色)处相切, 此时, 曲率 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) = -1.704168$, $\lambda^{(2)}(\beta^*) = 1.05946$, $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) = 7.23288$, 满足定理 2 中的条件(i), 此时该 β^* 为进化分支点。

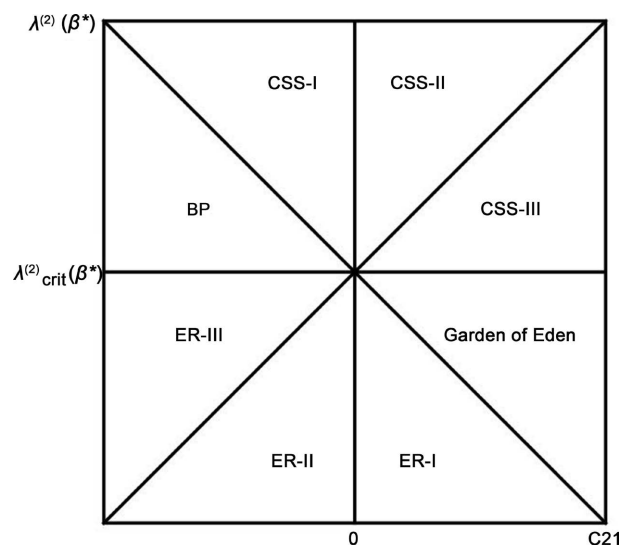


Figure 4. Influence of $\lambda^{(2)}(\beta^*)$ and C_{12} on the stability of the singular strategy β^*

图 4. $\lambda^{(2)}(\beta^*)$ 与 C_{12} 对奇异策略 β^* 的稳定性影响

Table 2. The value of the parameter

表 2. 参数的取值

例子	权衡函数 $\lambda(\beta)$	参数 P	参数 h	参数 α	参数 c_0	参数 c_1	参数 c_2
1	$\lambda(\beta) = c_1\beta^{c_2}$	2	4	2	-	0.867863	1.78942
2	$\lambda(\beta) = c_2\beta^2 + c_1\beta + c_0$	2	4	2	146.382	-42.8454	2.5
3	$\lambda(\beta) = c_2\beta^2 + c_1\beta + c_0$	2	4	2	16.8819	30.7795	-7.5

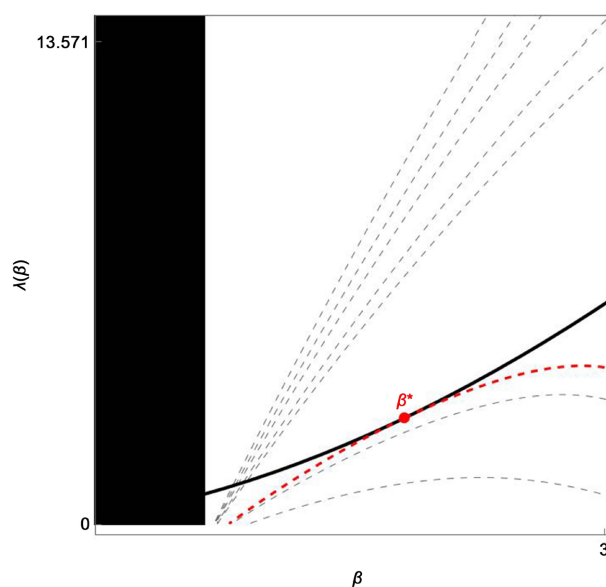


Figure 5. Tangency point between trade-off function and critical function: BP

图 5. 权衡函数与临界函数的切点: BP

例 2 选取权衡函数 $\lambda(\beta) = c_2\beta^2 + c_1\beta + c_0$ ，参数值参见表 2。根据上述分析，只需权衡函数的二阶导数 $\lambda^{(2)}(\beta)$ 在进化奇异策略 β^* 处满足定理 2 中连续稳定策略(CSS)的条件(ii)、(iii)或(iv)。图 6 中，权衡函数 $\lambda(\beta)$ (黑色实线)与临界函数 $\lambda_{crit}(\beta)$ (蓝色虚线)在点 $\beta^* = 4$ (蓝色)相切。此时，曲率 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) = -1.2129$ ，曲率 $\lambda^{(2)}(\beta^*) = 5$ ，且 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) + c(\beta^*) = 11.4214$ ，即满足定理 2 中的条件(iv)，此时 β^* 为连续稳定策略的条件。

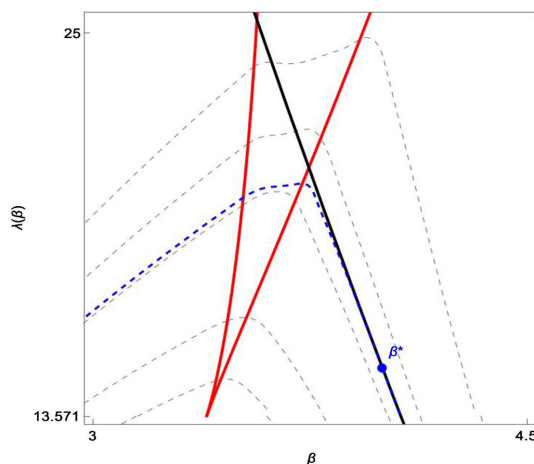


Figure 6. Tangency point between trade-off function and critical function: CSS

图 6. 权衡函数与临界函数的切点: CSS

例 3 选取权衡函数 $\lambda(\beta) = c_2\beta^2 + c_1\beta + c_0$ ，参数值参见表 2。根据上述分析，只需权衡函数的二阶导数 $\lambda^{(2)}(\beta)$ 在进化奇异策略 β^* 处的取值满足定理 2 中进化排斥点(ER)的条件(v)~(viii)其一。图 7 中权衡函数 $\lambda(\beta)$ (黑色实线)与临界函数 $\lambda_{crit}(\beta)$ (绿色虚线)在点 $\beta^* = 4$ (绿色)处相切。此时，曲率 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) = -4.1455$ ，曲率 $\lambda^{(2)}(\beta^*) = -15$ ，且 $\lambda_{crit}^{(2)}(\beta^*) - c(\beta^*) = -13.1302$ ，即满足定理 2 中的条件(v)，此时 β^* 为进化排斥点。

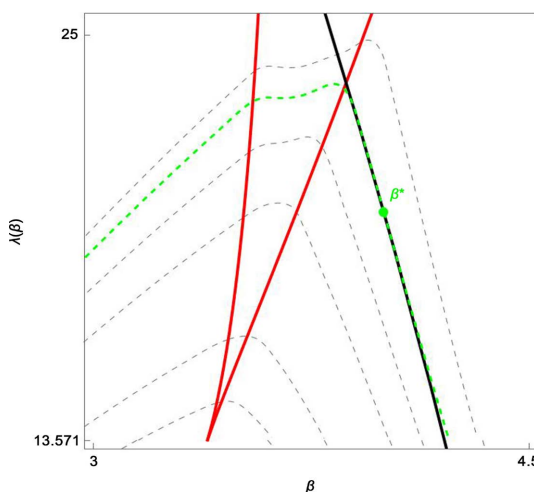


Figure 7. Tangency point between trade-off function and critical function: ER

图 7. 权衡函数与临界函数的切点: ER

5. 讨论

本文主要做了两个假设：第一，若捕食者的食饵类型分布广泛，研究单一食饵的动力学行为时，捕食者通常可以假定为常数；第二，模型中的功能反应函数为 Holling-III 型形式，旨在刻画捕食过程中的饱和效应，符合捕食者由于“处理食饵时间有限”而存在捕食上限的实际考虑，也更合理地刻画出许多生物种群间捕食关系的非线性特征。若替换为其他类型的功能反应函数，系统平衡点的数量、稳定性以及种群动力学渐近行为都可能改变。例如，Holling-II 型功能反应的引入，此时系统存在唯一正平衡态。

本文阐述了策略产生进化分支的条件。在自然生态系统中，进化分支可被视为物种形成的潜在前兆。当种群面临资源或环境压力时，若出现进化分支，种群内的个体将产生两种不同的策略。例如，对于植食性昆虫种群，可能因食用植物不同部位而产生的营养差异，逐渐进化出对不同部位的偏好，随着遗传变异积累与生殖隔离逐步形成，原本的单一种群便可能分化为多个新物种。这一过程是从种群内变异到物种形成的关键过渡，推动着物种多样性的产生。

本文研究与无捕食的单一物种进化模型[4]相比，发现了更丰富的动态现象。在无捕食模型中，单一物种的生态动力学常表现为性状“连续渐变”；而本模型里，捕食压力与种内竞争的协同作用，使系统出现“双稳态”——同一环境下可能存在两种稳定的种群状态。

6. 总结

本文研究了在斑块化栖息地中，捕食者干扰下食饵种群竞争-定殖的生态与进化动力学。研究表明，中等程度的定殖率和高强度的捕食率，诱导系统出现双稳态现象。在定殖率的长期进化过程中，结合临界函数分析，通过权衡竞争、定殖与被捕食之间的联系，可以得到不同类型的进化奇异策略，进而产生不同的进化动力学行为。

基金项目

福建省自然科学基金面上项目(No. 2023J01299)，福建省中青年教师教育科研项目(No. JAT220043)。

参考文献

- [1] Levins, R. and Culver, D. (1971) Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **68**, 1246-1248. <https://doi.org/10.1073/pnas.68.6.1246>
- [2] Wedin, D. and Tilman, D. (1993) Competition among Grasses along a Nitrogen Gradient: Initial Conditions and Mechanisms of Competition. *Ecological Monographs*, **63**, 199-229. <https://doi.org/10.2307/2937180>
- [3] Tilman, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, **75**, 2-16. <https://doi.org/10.2307/1939377>
- [4] Calcagno, V., Mouquet, N., Jarne, P. and David, P. (2006) Coexistence in a Metacommunity: The Competition-Colonization Trade-Off Is Not Dead. *Ecology Letters*, **9**, 897-907. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00930.x>
- [5] Cai, Y. (2022) Evolutionary Coexistence in a Metacommunity: Competition-Colonization Trade-Off, Ownership Effects, Environmental Fluctuations. *Journal of Theoretical Biology*, **533**, Article ID: 110944. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2021.110944>
- [6] Zu, J., Mimura, M. and Yuichiro Wakano, J. (2010) The Evolution of Phenotypic Traits in a Predator-Prey System Subject to Allee Effect. *Journal of Theoretical Biology*, **262**, 528-543. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.10.022>
- [7] Kisdi, É. (2014) Construction of Multiple Trade-Offs to Obtain Arbitrary Singularities of Adaptive Dynamics. *Journal of Mathematical Biology*, **70**, 1093-1117. <https://doi.org/10.1007/s00285-014-0788-5>