

具有群体防御的捕食-被捕食模型适应性进化分析

李诗琪, 唐三一

Adaptive Evolution Analysis of a Predator-Prey Model With Group Defense

LI Shiqi and TANG Sanyi

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.21656/1000-0887.430251>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

一类具有非线性脉冲的捕食与被捕食系统的定性分析

Analysis of the Predator-Prey Model With Nonlinear Impulsive Control

应用数学和力学. 2020, 41(5): 568-580 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.400226>

捕食者和食饵均带有扩散的随机捕食-食饵模型动力学分析

Dynamics of Dual-Dispersal Predator-Prey Systems Under Stochastic Perturbations

应用数学和力学. 2017, 38(3): 355-368 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.370051>

周期环境中捕食者具有尺度结构的三物种捕食-食饵系统的最优收获

Optimal Harvesting in a Periodic 3-Species Predator-Prey Model With Size Structure in Predators

应用数学和力学. 2021, 42(5): 510-521 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.410285>

基于弹性壳的三维群体细胞动力学模型

Three-Dimensional Collective Cell Dynamics Model Based on Elastic Shells

应用数学和力学. 2021, 42(10): 1062-1073 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.420264>

具有Holling IV型功能反应捕食系统的状态反馈控制

State Feedback Control of Predator-Prey Systems With Holling IV Functional Responses

应用数学和力学. 2020, 41(12): 1369-1380 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.400314>

机械多体系统碰撞动力学的对称性和守恒量研究

Study on Symmetries and Conserved Quantities of Mechanical Multibody System Collision Dynamics

应用数学和力学. 2018, 39(11): 1292-1299 <https://doi.org/10.21656/1000-0887.380291>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

具有群体防御的捕食-被捕食模型适应性进化分析*

李诗琪, 唐三一

(陕西师范大学 数学与统计学院, 西安 710119)

(本刊编委唐三一来稿)

摘要: 基于适应性动力学的理论框架, 该文研究了具有群体防御效应的功能反应函数的捕食-被捕食模型关于捕食者处理时间的进化问题. 首先, 考虑捕食者种群具有种间竞争的相互作用, 研究单个捕食者种群能否通过进化分支分裂为两个策略不同的种群. 其次, 考虑研究当模型生态平衡态不稳定, 系统出现周期振荡的极限环时, 种群共存在进化上的稳定性. 最后, 与具有 Holling- II 型功能反应函数的相关模型结论进行对比分析, 通过分析猎物承载能力对可行策略的影响, 揭示群体防御效应对捕食者进化策略的影响.

关键词: 适应性动力学; 群体防御; 处理时间; 进化共存

中图分类号: O29 **文献标志码:** A **DOI:** 10.21656/1000-0887.430251

Adaptive Evolution Analysis of a Predator-Prey Model With Group Defense

LI Shiqi, TANG Sanyi

(School of Mathematics and Statistics, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, P.R.China)

(Contributed by TANG Sanyi, M. AMM Editorial Board)

Abstract: Based on the theoretical framework of adaptive dynamics, the evolution of the predator-prey model with functional response of group defense effect on the predator handling time, was investigated. Firstly, in view of the interaction of predator populations with interspecific competition, the evolutionary conditions for a single predator population to split into 2 populations with different strategies through evolutionary branching were given. Secondly, when the ecological equilibrium of the model is unstable and the system has a limit cycle, the population will have strong coexistence under large mutation, but this coexistence will be evolutionarily unstable. Finally, the conclusions for the model with Holling- II type functional response were compared. The results indicate that, with a sufficiently large prey carrying capacity, group defense effects can evolutionarily lead to the extinction of predators.

Key words: adaptive dynamics; group defense; handling time; evolutionary coexistence

0 引 言

生物进化是自然界的普遍现象. 根据进化动力学的理论和方法, 李自珍等^[1]通过建立生态位构建的空间

* 收稿日期: 2022-08-04; 修订日期: 2022-08-30

基金项目: 国家自然科学基金 (12031010)

作者简介: 李诗琪 (1998—), 女, 硕士 (E-mail: lishiqi@snnu.edu.cn);

唐三一 (1970—), 男, 教授, 博士 (通讯作者. E-mail: sytang@snnu.edu.cn).

引用格式: 李诗琪, 唐三一. 具有群体防御的捕食-被捕食模型适应性进化分析[J]. 应用数学和力学, 2023, 44(3): 319-332.

模式及其适合度的计算公式,揭示了生物与环境资源的协同进化关系.而适应性动力学理论^[2-3]作为进化博弈论在生物表型特征进化方面的拓展,主要是研究生物表型特征的进化.近几十年来, Metz 等^[4]、Dieckmann 等^[5]和 Geritz 等^[6]提出了适应性动力学理论的基础工作,并通过使用适应性动力学方法,揭示了源自局部生态相互作用的选择压力可能会驱动物种表型中的适应性辐射^[7].

1934年,苏联学者 Gause G F 最早用实验证明:在生态学中,当两个物种竞争一种共同的资源时,不能在平衡状态下共存,现在被称为“竞争排斥原理”^[8],即如果消费者和资源的种群密度达到稳定平衡态,一种有限资源只能支持一个消费者物种^[9-10].故在以往的研究中,通常假定单个猎物物种只能被一个捕食者物种捕获.然而,在现实生活中,捕食者与猎物相互作用的种群结构非常复杂,一个猎物物种可能会被两个不同类型的捕食者物种捕获^[11-13].一个常见的实际例子是:鬣狗和狮子都会追捕斑马,也就是说,存在一些因素破坏了这一原理.例如,如果两个捕食者物种之间存在任何直接的相互作用,比如竞争,则两个捕食者物种能够与一个猎物物种共存^[7],该原理就不成立.又如,众所周知,消费者和资源的相互作用很容易产生周期振荡,即数学上的周期解或极限环^[14],而极限环可以改变共存的条件^[15]——即当系统表现出非平衡动力学(如极限环或混沌)时,两个具有不同功能反应的捕食者物种可以共存于一个猎物物种上^[16].同样,如果存在某种空间异质性,则共存也有发生的可能性^[17].

早些年的研究大多基于模型具有稳定平衡态的前提假设,而在近二十年里,周期振荡即极限环对竞争物种之间相互作用的影响得到了人们的广泛关注.当几个具有 Holling- II 型功能反应函数的消费者(捕食者)使用相同的资源(猎物),且相应的种群动力学模型表现出非平衡动力学时,捕食者处理时间的进化能够破坏周期捕食者的共存^[18].进一步地,通过运用临界函数分析的方法,研究周期捕食者的进化和长期共存的条件,可以发现处理时间通过进化是可能产生进化分支的^[19].

研究发现,捕食者的瞬时增长率为猎物丰度的非线性函数时,能够出现非平衡共存,而这种非线性可能是由不同形式的功能反应函数引起的.因此,本文研究的表型特征是捕食者的处理时间,即捕食者需要通过不可忽略的时间来处理(攻击、杀死、消化等)每一个猎物. Sokol 和 Howell^[20]提出了一个简化的 Monod-Haldane 函数,即非单调或具有群体防御效应的功能性反应函数,其形式为

$$p(x) = \frac{mx}{a+x^2}. \quad (1)$$

当模型中引入非线性函数 $p(x)$ 时,不仅会破坏捕食-被捕食模型的种群动力学稳定性,而且猎物在密度较大的情况下会表现出群体防御效应.在猎物密度很小时,不饱和的捕食者会进一步减少猎物的数量.相反,当猎物密度很大时,一方面饱和的捕食者无法阻止猎物的生长,另一方面捕食者难以在猎物的群体防御下捕获猎物.在猎物种群密度较小时,功能反应函数 $p(x)$ 与 Holling- II 型功能反应函数的增长趋势相似.然而,不同之处在于 Holling- II 型功能反应函数在猎物密度较大时达到饱和,但函数 $p(x)$ 在猎物密度较大的情况下反而呈现出下降的趋势,即群体防御效应.

Armstrong-McGehee 机制共存的最重要条件是捕食者种群在其功能反应的形状上有足够大的差异^[16].具有群体防御效应的功能反应函数满足该条件,且其形状取决于处理时间的长短.捕食者种群的处理时间越长,意味着其功能反应函数达到饱和的速度越快;如果处理时间太短,则功能反应函数几乎是线性的.

本文研究处理时间的进化,并通过数值模拟揭示了捕食者种群共存的进化情况.当猎物充足时,处理时间过长的捕食者种群可能因只能捕获有限数量的猎物而处于劣势.然而,长时间的处理却能够让捕食者从单个猎物中汲取更多营养.例如,可以促进肠道充分吸收,或可以食用到短时间内不容易被处理的身体部位.因此,我们假设消耗的猎物数量和产生的新捕食者数量之间的转换因子,与处理时间长度成正相关.然而,由于处理时间长所暴露出的缺点,则由具有群体防御的功能反应函数来体现.

在生物学上,处理时间和转换因子之间的函数关系可以有多种合理的选择.本文假设所有的捕食者种群具有相同的捕获率和死亡率,并且在处理时间和转换因子之间具有共同的权衡关系——在其他条件相同的情况下,捕食者搜索猎物的时间越多,捕获的猎物就越多;然而,捕食者处理猎物的时间相应缩短,进而从单个猎物中汲取到的营养也会相对减少.我们使用适应性动力学框架研究处理时间的进化^[6,21],主要解决了三个问题:

第一, 当种群模型具有全局稳定的内部平衡点时, 单个捕食者种群能否通过进化分支分裂成两个种群, 且这两个共存的捕食者种群具有不同的处理时间? 第二, 当种群模型具有稳定极限环时, 进化能否破坏共存? 第三, 猎物种群的群体防御效应如何影响捕食者种群的进化?

1 非单调捕食-被捕食模型的进化分析

我们假设猎物种群独立生存时具有 logistic 增长规律, 且捕食者种群对猎物的功能反应具有非单调性^[22], 因此得到如下的捕食-被捕食模型:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{NP}{a + N^2}, \\ \frac{dP}{dt} = P\left(\frac{\mu N}{a + N^2} - D\right), \end{cases} \quad (2)$$

其中, N 和 P 分别表示猎物种群和捕食者种群的种群密度, r 和 K 分别是猎物种群的内禀增长率和环境容纳量, $a > 0$ 是半饱和常数, D 是捕食者种群的死亡率. 转换因子 μ 刻画了每消耗一个猎物所产生的新捕食者的数量. 假设捕食者种群采用固定的方式处理猎物, 且捕食者种群的策略只在处理时间 h 上有所不同. 因此, 本文研究的转换因子是关于处理时间 h 的不减函数 $\gamma(h)$, 模型 (2) 可以变为

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{NP}{a + hN^2}, \\ \frac{dP}{dt} = P\left(\gamma(h)\frac{N}{a + hN^2} - D\right). \end{cases} \quad (3)$$

生物学因素和实际背景确定了函数 $\gamma(h)$ 满足以下性质^[19]:

- 1) 由于长时间的处理不会导致汲取营养的减少, 因此 $\gamma(h)$ 是一个关于 h 的不减函数.
- 2) $\gamma(h)$ 在某个有限值下达到饱和, 且该值对应于猎物个体的总营养含量.
- 3) 由于不经过处理, 捕食者就无法从猎物中汲取营养, 故有 $\gamma(0) = 0$. 假设在汲取营养前需要一段初始的处理时间 h_0 , 则当 $0 \leq h \leq h_0$ 时, $\gamma(h)$ 也可能为零.

1.1 种群模型内部平衡点稳定时的进化策略

由文献 [22] 可知, 如果模型 (3) 满足如下两个条件:

$$\frac{16}{3}ahD^2 < \gamma^2(h) < \frac{18 + 2\sqrt{6}}{3}ahD^2, \quad (4)$$

$$\frac{\gamma(h) - \sqrt{\gamma^2(h) - 4ahD^2}}{2hD} < K < \frac{2\gamma(h) - \sqrt{\gamma^2(h) - 4ahD^2}}{2hD}, \quad (5)$$

则存在一个正生态平衡点 (N^*, P^*) , 且该内部平衡点是全局稳定的焦点或结点, 其中

$$\begin{cases} N^* = \frac{\gamma(h) - \sqrt{\gamma^2(h) - 4ahD^2}}{2hD}, \\ P^* = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)(a + h(N^*)^2). \end{cases} \quad (6)$$

由于发生在生态时间尺度上的种群动力学比发生在进化时间尺度上的适应性动力学要快得多, 我们将生态时间尺度和进化时间尺度分开来研究. 由于在生态时间尺度上, 种群对于某些表型特征值和权衡函数可能不会共存, 于是需要定义一个可行的进化集 H . 并且在该集合中, 正生态平衡点 (N^*, P^*) 是渐近稳定的.

在适应性动力学中, 不同的表型特征表示种群采取不同的策略. 如果某个特征值所对应的策略使得种群在生态时间尺度上灭绝, 则我们称该策略是不可行的. 由于需要一些初始处理时间, 所以捕食者种群采用处理时间过短的策略是不可行的. 然而, 如果捕食者种群将大部分的时间都用于处理几乎没有营养的猎物尸体, 即它们采用处理时间过长的策略, 也是不可行的. 本文中, 如果 $\gamma(h) > DKh + aD/K$, 则捕食者种群的策略 h 是可行的. 因此, 可行的处理时间应该处于 h_{\min} 和 h_{\max} 之间. 其中, h_{\min} 和 h_{\max} 是通过求解方程 $\gamma(h) = DKh + aD/K$ 得到的. 由于在条件 (4) 成立的前提下, 如果种群模型 (3) 满足条件 (5), 正生态平衡点 (N^*, P^*) 稳定. 因此可以通过计算得到两个临界值 λ 和 η , 且当处理时间在区间 (λ, η) 内时, 模型 (3) 具有稳定的内部平衡点. 当 $h > \eta$ 时, 模型

(3) 稳定在极限环上.

当特征为 h_{mut} 的突变捕食者以低密度进入常驻捕食-被捕食种群, 且考虑常驻捕食者与突变体之间具有竞争的相互作用时, 常驻-突变种群动力学可以表示为

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{NP}{a+hN^2} - \frac{NP_{\text{mut}}}{a+h_{\text{mut}}N^2}, \\ \frac{dP}{dt} = P\left(\gamma(h)\frac{N}{a+hN^2} - D - c_{12}P_{\text{mut}}\right), \\ \frac{dP_{\text{mut}}}{dt} = P_{\text{mut}}\left(\gamma(h_{\text{mut}})\frac{N}{a+h_{\text{mut}}N^2} - D - c_{21}P\right), \end{cases} \quad (7)$$

其中, P_{mut} 表示突变捕食者种群的种群密度. 为了降低模型的复杂性, 我们假设竞争系数 c_{12} 和 c_{21} 是大于零的常数. 当突变非常罕见且足够小时, 内部平衡点 $(N^*, P^*, 0)$ 的稳定性决定了突变捕食者能否入侵. 通过计算, 常驻-突变模型 (7) 在平衡点 $(N^*, P^*, 0)$ 处的 Jacobi 矩阵为

$$J = \begin{bmatrix} J_{\text{res}} & J_1 \\ \mathbf{0} & J_{\text{mut}} \end{bmatrix},$$

其中

$$J_{\text{res}} = \begin{bmatrix} \frac{2h(N^*)^2 P^*}{(a+h(N^*)^2)^2} - \frac{rN^*}{K} & -\frac{N^*}{a+h(N^*)^2} \\ \frac{\gamma(h)(a-h(N^*)^2)P^*}{(a+h(N^*)^2)^2} & \frac{\gamma(h)N^*}{a+h(N^*)^2} - D \end{bmatrix},$$

$$J_1 = \begin{bmatrix} -\frac{N^*}{a+h_{\text{mut}}(N^*)^2} \\ -c_{12}P^* \end{bmatrix},$$

$\mathbf{0} = (0, 0)$, $J_{\text{mut}} = \frac{\gamma(h_{\text{mut}})N^*}{a+h_{\text{mut}}(N^*)^2} - D - c_{21}P^*$. Jacobi 矩阵 J 是一个分块上三角矩阵, 其特征值由 J_{res} 和 J_{mut} 决定. 为了保证在突变捕食者出现前, 正生态平衡点是全局稳定的, 我们已经假设了 J_{res} 的特征根都具有负实部. 因此, 相关的特征值为 J_{mut} 这一单元素, 我们将其定义为 $s_h(h_{\text{mut}})$, 即

$$s_h(h_{\text{mut}}) = \frac{\gamma(h_{\text{mut}})N^*}{a+h_{\text{mut}}(N^*)^2} - D - c_{21}P^*. \quad (8)$$

$s_h(h_{\text{mut}})$ 是突变捕食者种群的长期指数增长率, 也是突变捕食者种群的入侵适应度函数, 决定了突变种群能否入侵常驻种群. 当 $s_h(h_{\text{mut}}) < 0$ 时, Jacobi 矩阵 J 的所有特征值都具有负实部, 内部平衡点 $(N^*, P^*, 0)$ 是稳定的, 意味着突变种群注定要灭绝. 相反, 如果 $s_h(h_{\text{mut}}) > 0$, 则突变种群可以成功入侵. 当突变非常罕见且足够小时, 突变种群的表型特征 h_{mut} 和常驻种群的表型特征 h 非常接近, 突变种群的入侵适应度函数有如下的线性表达式:

$$s_h(h_{\text{mut}}) = s_h(h) + D(h)(h_{\text{mut}} - h),$$

其中, $s_h(h) = 0$. 适应度梯度函数 $D(h) = \left. \frac{\partial s_h(h_{\text{mut}})}{\partial h_{\text{mut}}} \right|_{h_{\text{mut}}=h}$, 反映了种群的进化方向, 其中

$$D(h) = \frac{a\gamma'(h)N^* + h\gamma'(h)(N^*)^3 - \gamma(h)(N^*)^3}{(a+h(N^*)^2)^2}, \quad (9)$$

且 $\gamma'(h) = \left. \frac{d\gamma(h_{\text{mut}})}{dh_{\text{mut}}} \right|_{h_{\text{mut}}=h}$. 根据共同进化的动力学理论^[5], 如果突变非常罕见且足够小, 那么进化过程可以近似地用适应性动力学的典型方程来描述, 即

$$\frac{dh}{dt} = \frac{1}{2}\mu_p\sigma^2 P^* D(h), \quad (10)$$

其中, μ_p 表示每个出生事件是突变事件的概率, P^* 表示平衡点处常驻捕食者种群的种群密度, σ^2 是突变捕食者种群的表型效应方差, $D(h)$ 为式 (9) 所示的适应度梯度函数.

令 $D(h^*) = 0$, 可以得到进化奇异策略 h^* , 且有 $a\gamma'(h^*) = -h^*\gamma'(h^*)(N^{**})^2 + \gamma(h^*)(N^{**})^2$, 即

$$\gamma'(h^*) = \frac{\gamma(h^*)(N^{**})^2}{a + h^*(N^{**})^2}, \tag{11}$$

其中 $N^{**} = N^*(h^*)$.

如果邻近突变策略反复入侵常驻策略, 导致常驻策略向 h^* 收敛, 则奇异策略 h^* 是收敛稳定的^[23]. 收敛稳定性的相应分析条件由下式给出:

$$\left. \frac{dD(h)}{dh} \right|_{h=h^*} < 0. \tag{12}$$

运用式 (11) 和 (12) 可以转化为如下条件:

$$\left. \frac{dD(h)}{dh} \right|_{h=h^*} = \frac{N^{**}\gamma''(h^*)}{a + h^*(N^{**})^2} - \frac{2a(N^{**})^2(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a + h^*(N^{**})^2)^3} < 0, \tag{13}$$

即

$$\gamma''(h^*) < \frac{2aN^{**}(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a + h^*(N^{**})^2)^2}, \tag{14}$$

其中

$$\gamma''(h^*) = \left. \frac{d^2\gamma(h_{mut})}{dh_{mut}^2} \right|_{h_{mut}=h^*}, \quad (N^{**})' = \left. \frac{dN^*(h)}{dh} \right|_{h=h^*}.$$

在适应性动力学中, 奇异策略是否是进化稳定的, 可以通过考虑入侵适应度函数对突变特征求二阶导数, 并在奇异策略 h^* 处取值来评估. 具体来说, 如果

$$\left. \frac{\partial^2 s_h(h_{mut})}{\partial h_{mut}^2} \right|_{h_{mut}=h^*} = \frac{N^{**}\gamma''(h^*)}{a + h^*(N^{**})^2} < 0, \tag{15}$$

则关于突变特征 h_{mut} 的入侵适应度函数在奇异策略 h^* 处达到最大值. 因此, 进化奇异策略 h^* 对于邻近表型特征的入侵是稳定的, 即 h^* 是一种进化稳定策略 (ESS)^[6,24]. 值得注意的是, $\gamma''(h^*)$ 是转换因子 $\gamma(h)$ 在奇异策略 h^* 处的曲率. 因此, 如果 $\gamma''(h^*) < 0$ (即在 h^* 附近为局部凹函数), 则满足条件 (15), 奇异策略 h^* 在进化上是稳定的.

然而, 如果进化模型 (10) 既不具有收敛稳定性, 又不满足进化稳定的条件, 即奇异策略 h^* 满足

$$\left. \frac{dD(h)}{dh} \right|_{h=h^*} = \frac{N^{**}\gamma''(h^*)}{a + h^*(N^{**})^2} - \frac{2a(N^{**})^2(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a + h^*(N^{**})^2)^3} > 0, \tag{16}$$

即

$$\gamma''(h^*) > \frac{2aN^{**}(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a + h^*(N^{**})^2)^2}, \tag{17}$$

并且 $\gamma''(h^*) > 0$. 在这种情况下, 奇异策略 h^* 是一个可入侵的进化排斥子, 选择会驱使捕食者种群的表型特征向远离 h^* 的方向移动, 最终达到进化的双稳态^[25]. 于是, 有如下重要结论.

定理 1 假设条件 (4)、(5) 成立, 如果 $\gamma''(h^*) > 0$ 且 $\gamma''(h^*) > \frac{2aN^{**}(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a + h^*(N^{**})^2)^2}$, 则进化模型 (10) 的进化奇异策略 h^* 是进化集 H 中的可入侵排斥子.

图 1 中的转换因子是关于处理时间的 S 型函数, 即

$$\gamma_1(h) = \begin{cases} 0, & h \leq h_0, \\ c + \frac{h - \theta + h_0}{\sqrt{1 + m(h - \theta)^2}}, & h > h_0. \end{cases} \tag{18}$$

可以看出, $\gamma_1(h)$ 在与猎物个体总营养含量对应的某个有限值下饱和. 并且当 $0 \leq h \leq h_0$ 时, $\gamma_1(h)$ 为零. 当 $h > h_0$ 时, $\gamma_1(h)$ 作为 S 型函数增长.

如图 1 所示, 如果转换因子 $\gamma_1(h)$ 位于灰色和绿色区域内, 则捕食者种群的策略不可行; 在白色区域内, 捕食-被捕食模型可能具有一个稳定的不动点; 在红色区域内, 该不动点不稳定, 捕食-被捕食模型稳定在极限环上. 图中参数取值为 $c = 5.5$, $h_0 = 0.8$, $\theta = 20$, $m = 1.8$. 捕食者种群可行的处理策略处于 0 和 h_{max} 之间. 在区间

(h_0, h_{\max}) 内, 存在一个处理时间区间 (λ, η) , 且在该区间内单个捕食者种群和猎物种群具有稳定的内部平衡点. 而在区间 (η, h_{\max}) 中, 单个捕食者种群和猎物种群稳定在极限环上.

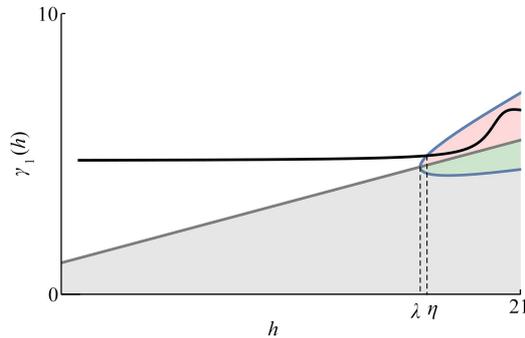


图1 以 $\gamma_1(h)$ 为转换因子的单个捕食者种群和猎物种群的动力学性质

Fig. 1 Dynamics of the individual predator and prey populations with $\gamma_1(h)$ as conversion factors

注 为了解释图中的颜色, 读者可以参考本文的电子网页版本, 后同.

为了满足条件(4), 处理时间 h 必须介于数值 ε_1 和 ε_2 之间. 如图2所示, 有 $0 < h_0 < \varepsilon_1 < \lambda < h^* < \eta < \varepsilon_2 < h_{\max}$. 图中参数取值为 $a = 14, r = 0.4, K = 1.6, D = 0.13, c_{21} = 0.000\ 000\ 01$, 其他参数取值同图1. 灰色区域表示突变体可以入侵常驻捕食者种群, 白色区域则表示不能入侵. 当常驻策略和突变策略都具有稳定平衡点, 成对入侵图(PIP)关于主对角线 $h = h_{\text{mut}}$ 成镜像时, 具有正入侵适应度的区域与入侵适应度为负的区域完全重叠, PIP是斜对称的^[18]. 在奇异策略 h^* 的邻域内有 $\gamma_1''(h) > 0$, 则 h^* 失去了进化稳定性. 通过计算和数值结果可知, h^* 也不满足收敛稳定的条件, 此时, 进化排斥子 h^* 能够被邻近表型特征的突变体入侵.

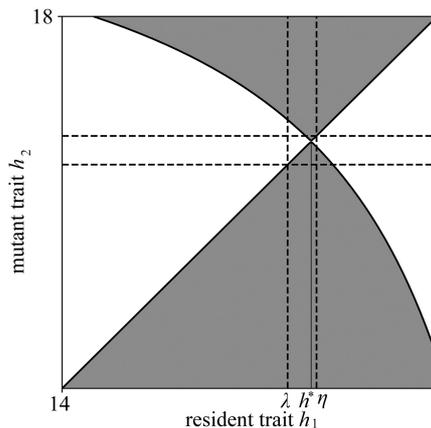


图2 使用 $\gamma_1(h)$ 获得的 PIP

Fig. 2 PIP related to function $\gamma_1(h)$

在适应性动力学中有两种不同类型的进化吸引子. 如果奇异策略 h^* 既是收敛稳定的, 又是进化稳定的, 则选择会驱使捕食者种群的表型特征向 h^* 方向移动, 然后停止, 即 h^* 是进化过程的终点. 该奇异策略也被称为“连续稳定策略(CSS)”^[6,26-27]. 结合收敛稳定性和进化稳定性的性质, 我们可以得到如下结论.

定理2 假设条件(4)、(5)成立, 如果 $\gamma''(h^*) < 0$ 且 $\gamma''(h^*) < \frac{2aN^{**}(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a+h^*(N^{**})^2)^2}$, 则进化模型(10)的奇异策略 h^* 是进化集 H 中的CSS.

如图3所示, 转换因子是关于处理时间的双曲函数^[18], 即

$$\gamma_2(h) = \begin{cases} 0, & h \leq h_0, \\ \frac{c(h-h_0)}{h+\theta}, & h > h_0, \end{cases} \quad (19)$$

其中, θ 决定了营养汲取随处理时间 h 饱和的速率. 图中参数取值为 $c = 1, h_0 = 0.4, \theta = 2.4$. 同样, 当 $0 \leq h \leq h_0$ 时, $\gamma_2(h)$ 为零. 当 $h > h_0$ 时, $\gamma_2(h)$ 作为双曲函数递增, 且满足 $\gamma_2''(h) < 0$. 可行的处理策略位于 $h_{\min} = A - \sqrt{A^2 - B}$ 和

$h_{\max} = A + \sqrt{A^2 - B}$ 之间, 其中 $A = (c/(DK) - a/K^2 - \theta)/2$, $B = ch_0/(DK) + a\theta/K^2$.

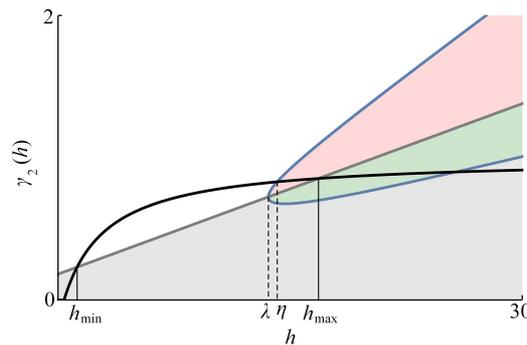


图 3 以 $\gamma_2(h)$ 为转换因子的单个捕食者种群和猎物种群的动力学性质
Fig. 3 Dynamics of the individual predator and prey populations with $\gamma_2(h)$ as conversion factors

在图 4 中, 有 $0 < h_{\min} < \varepsilon_1 < \lambda < h^* < \eta < h_{\max} < \varepsilon_2$. 图中的参数取值为 $a = 3$, $r = 0.4$, $K = 0.8$, $D = 0.05$, $c_{21} = 0.000\ 000\ 01$, 其他参数取值同图 3. 当常驻策略和突变策略都具有稳定平衡点时, PIP 也是斜对称的. 如图 4 所示, 奇异策略 h^* 既是收敛稳定的, 又是进化稳定的, 此时 h^* 附近的突变捕食者都不能入侵, 即奇异策略 h^* 是 CSS.

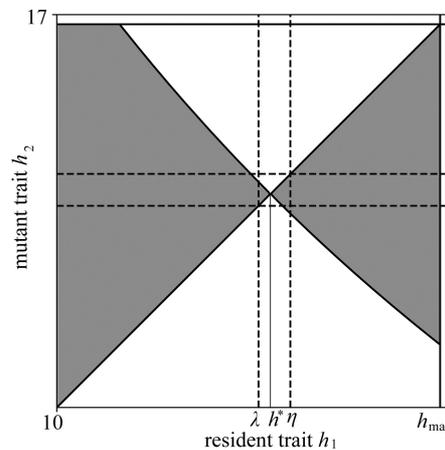


图 4 使用 $\gamma_2(h)$ 获得的 PIP
Fig. 4 PIP related to function $\gamma_2(h)$

相反, 如果吸引的奇异策略 h^* 不具有进化稳定性, 则进化分支发生在

$$\left. \frac{\partial^2 s_h(h_{\text{mut}})}{\partial h_{\text{mut}}^2} \right|_{h_{\text{mut}}=h^*} = \frac{N^{**} \gamma''(h^*)}{a + h^* (N^{**})^2} > 0. \tag{20}$$

因此, 如果转换因子 $\gamma(h)$ 在 h^* 的邻域内是局部凸函数, 则满足条件 (20). 在该条件下, 如果奇异策略 h^* 是一个进化吸引子, 那么选择首先仍然会驱使捕食者种群的表型特征向 h^* 方向移动. 然而, 一旦抵达 h^* , 捕食者种群的入侵适应度达到最小值, h^* 邻域内的任何突变捕食者都可以入侵. 此外, 如果 h^* 是收敛稳定的, 则有

$$\left. \frac{dD(h)}{dh} \right|_{h=h^*} = \left. \frac{\partial^2 s_h(h_{\text{mut}})}{\partial h_{\text{mut}}^2} \right|_{h_{\text{mut}}=h^*} + \left. \frac{\partial^2 s_h(h_{\text{mut}})}{\partial h \partial h_{\text{mut}}} \right|_{h=h_{\text{mut}}=h^*} < 0. \tag{21}$$

由条件 (20) 和 (21) 可得

$$\left. \frac{\partial^2 s_h(h_{\text{mut}})}{\partial h \partial h_{\text{mut}}} \right|_{h=h_{\text{mut}}=h^*} < 0. \tag{22}$$

根据 Dercole 和 Rinaldi^[2] 以及 Geritz^[28] 的研究结果可知: 当条件 (22) 成立时, 在奇异策略 h^* 的邻域内是可能发生相互入侵的. 此外, 如果条件 (20) 成立, 则共存的常驻和突变捕食者种群将在其特征值上表现出差异性, 并经历破坏性选择^[2]. 因此, 如果条件 (20) 和 (21) 成立, 捕食者种群进化到入侵适应度最小的表型特征, 且捕食者种群的表型特征经历破坏性选择, 产生进化分支, 单态捕食者种群将分裂为两个策略不同的表型集

群^[6,19,29].在一维的适应性动力学中,收敛稳定但不具有进化稳定性的奇异策略称为进化分支点^[6],由此定义可以得到如下结论.

定理 3 假设条件 (4)、(5) 成立, 如果 $\gamma''(h^*) > 0$ 且 $\gamma''(h^*) < \frac{2aN^{**}(N^{**})'\gamma(h^*)}{(a+h^*(N^{**})^2)^2}$, 则进化模型 (10) 的奇异策略 h^* 是进化集 H 中的进化分支点.

由定理3可知, 当模型 (3) 具有全局稳定的内部平衡点时, 单个捕食者种群能够产生进化分支, 进而分裂成两个种群, 且这两个共存的捕食者种群具有不同的处理时间.

1.2 种群模型经历超临界Hopf分支时的进化策略

众所周知, 当捕食-被捕食模型达到稳定平衡点时, 只有一个捕食者种群能够在具有单个猎物种群的环境中生存. 由文献 [30-31] 中进化稳定策略与优化原则的关系可知, 如果表型特征是一维的, 且捕食者种群的种群增长率是关于单一猎物密度的递增 (递减) 函数, 当且仅当 $N^*(h_{\text{mut}}) < N^*(h)$ (或 $N^*(h_{\text{mut}}) > N^*(h)$) 时, 一种新突变体 h_{mut} 能够成功入侵策略为 h 的常驻种群. 进而, 在该优化原则的影响下, PIP 是关于主对角线 $h = h_{\text{mut}}$ 斜对称的. 如果捕食-被捕食模型 (3) 的种群动力学始终处于稳定平衡点的状态, 进化则会导致最优策略 h_{opt} , 从而使猎物的密度在种群动力学的平衡点处最小化 (最大化).

然而, 当模型具有稳定极限环时, 上述结论就不成立了. 由文献 [22] 可知, 如果条件 (4) 和 (5) 成立, 则系统 (3) 有一个非平凡平衡点 (N^*, P^*) 是稳定的. 如果条件 (4) 和

$$\frac{2\gamma(h) - \sqrt{\gamma^2(h) - 4ahD^2}}{2hD} < K < \frac{\gamma(h) + \sqrt{\gamma^2(h) - 4ahD^2}}{2hD} \quad (23)$$

成立, 解曲线收敛到唯一的稳定极限环. 当 $K = (2\gamma(h) - \sqrt{\gamma^2(h) - 4ahD^2}) / (2hD)$ 时, 不动点 (N^*, P^*) 经历超临界 Hopf 分支. 由于非平衡动力学的复杂性, 这里采用上一小节中的双曲函数 $\gamma_2(h)$ (式 (19)) 作为转换因子. 则区间 $(h_{\text{min}}, h_{\text{max}})$ 内可能存在一个处理时间区间 (η, h_{max}) , 且在该区间内单个捕食者种群和猎物种群稳定在极限环上.

随着突变捕食者种群的入侵, 处理时间 h 也在不断进化. 不同于很多文献中假设的小突变^[19], 这里不限制新突变策略的大小^[18], 即任何策略都有成为突变策略的可能性. 此外, 我们依然假设发生突变是稀有事件, 因而在下一次突变出现时, 常驻种群已经达到生态平衡.

当特征为 h_{mut} 的突变捕食者以低密度进入常驻捕食-被捕食种群时, 突变捕食者的瞬时种群增长率可以表示为

$$\frac{1}{P_{\text{mut}}} \frac{dP_{\text{mut}}}{dt} = \gamma_2(h_{\text{mut}}) \frac{N(t; h, \gamma_2(h))}{a + h_{\text{mut}}N^2(t; h, \gamma_2(h))} - D, \quad (24)$$

其中, $N(t; h, \gamma_2(h))$ 是由常驻种群的稳定极限环所确定的在时间 t 处的猎物密度. 我们用瞬时适应度的时间平均值^[19] 表示策略 h_{mut} 的长期入侵适应度:

$$s_h(h_{\text{mut}}) = \frac{\gamma_2(h_{\text{mut}})}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N(t; h, \gamma_2(h))}{a + h_{\text{mut}}N^2(t; h, \gamma_2(h))} dt - D, \quad (25)$$

其中 $T(h)$ 是常驻种群 (策略为 h) 的稳定极限环在一个周期内的长度^[4].

假设常驻种群的极限环长度 $T(h)$ 有限, 且本文暂不考虑混沌动力学的情况. 由于无法计算出 $N(t; h, \gamma_2(h))$ 的解析解, 本文使用简单的预测-校正方法^[19] 对式 (3) 进行数值求解, 以获得 $N(t; h, \gamma_2(h))$, 进而对模型的一个周期 $t \in [0, T(h)]$ 进行数值积分, 从而得到突变体的入侵适应度.

通过新突变体的反复入侵, 处理时间 h 将朝着适应度梯度 $D(h) = \left. \frac{\partial s_h(h_{\text{mut}})}{\partial h_{\text{mut}}} \right|_{h_{\text{mut}}=h}$ 的方向进化. 在具有单个捕食者种群的模型中, 总是存在一个进化奇异策略 h^* , 且适应度梯度在 h^* 处消失, 定向进化停止. 由文献 [32] 可知, 如果模型 (3) 的种群动力学始终处于稳定平衡点的状态, 最优策略 h_{opt} 实则是一个特殊的进化奇异策略 h^* .

引理 1 假设条件 (4)、(23) 成立, 当 $h_{\text{mut}} > h_0$ 时, $s_h(h_{\text{mut}})$ 可以记为 $s_h(h_{\text{mut}}) = \frac{c(h_{\text{mut}} - h)}{(h_{\text{mut}} + \theta)(h + \theta)} \rho(h, h_{\text{mut}})$, 且 $\rho(h, h_{\text{mut}})$ 是关于第二个参数 h_{mut} 的严格递减函数. 此外, $\rho(h, h_{\text{mut}})$ 具有以下性质:

- 1) 当且仅当 $h_1 = h_2 > h_0$ 时, $\rho(h, h_1) = \rho(h, h_2)$;
- 2) $\rho(h, h_1) - \rho(h, h_2) = (h_2 - h_1)\phi(h, h_1, h_2)$, 且 $\phi(h, h_1, h_2)$ 对于所有参数 $h, h_1, h_2 \geq h_0$ 都是严格大于零的.

证明 如果条件 (4) 和 (23) 成立, 每种常驻策略 h 都具有零入侵适应度, 即

$$s_h(h) = \frac{\gamma_2(h)}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N(t; h, \gamma_2(h))}{a + hN^2(t; h, \gamma_2(h))} dt - D = 0. \tag{26}$$

因此, 可以将任意突变策略 h_{mut} 的入侵适应度记为

$$s_h(h_{mut}) = \frac{\gamma_2(h_{mut})}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N(t; h, \gamma_2(h))}{a + h_{mut}N^2(t; h, \gamma_2(h))} dt - \frac{\gamma_2(h)}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N(t; h, \gamma_2(h))}{a + hN^2(t; h, \gamma_2(h))} dt. \tag{27}$$

将式 (19) 中的 $\gamma_2(h) = \frac{c(h-h_0)}{h+\theta}$ (当 $h > h_0$ 时) 代入式 (27), 可以得到

$$s_h(h_{mut}) = \frac{c(h_{mut}-h)}{(h_{mut}+\theta)(h+\theta)} \times \frac{1}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N[ah_0 + a\theta + h_0N^2(h+\theta) - h_{mut}N^2(h-h_0)]}{(a+hN^2)(a+h_{mut}N^2)} dt, \tag{28}$$

其中, $N = N(t; h, \gamma_2(h))$. 记

$$\rho(h, h_{mut}) = \frac{1}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N[ah_0 + a\theta + h_0N^2(h+\theta) - h_{mut}N^2(h-h_0)]}{(a+hN^2)(a+h_{mut}N^2)} dt, \tag{29}$$

则有 $s_h(h_{mut}) = c(h_{mut}-h)\rho(h, h_{mut})/((h_{mut}+\theta)(h+\theta))$. 当有界闭区间 $[0, T(h)]$ 内的非负连续函数 $\frac{N^3(a+h_0N^2)(h+\theta)}{(a+hN^2)(a+h_{mut}N^2)}$ 不恒为零时, $\rho(h, h_{mut})$ 关于 h_{mut} 的偏导数 $\frac{\partial \rho(h, h_{mut})}{\partial h_{mut}} = -\frac{1}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N^3(a+h_0N^2)(h+\theta)}{(a+hN^2)(a+h_{mut}N^2)} dt$ 恒为负值. 因此, $\rho(h, h_{mut})$ 关于第二个参数 h_{mut} 严格递减. 差值 $\rho(h, h_1) - \rho(h, h_2)$ 可以化简为

$$\rho(h, h_1) - \rho(h, h_2) = (h_2 - h_1)(h+\theta) \frac{1}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N^3(a+h_0N^2)}{(a+hN^2)(a+h_1N^2)(a+h_2N^2)} dt. \tag{30}$$

记

$$\phi(h, h_1, h_2) = (h+\theta) \frac{1}{T(h)} \int_0^{T(h)} \frac{N^3(a+h_0N^2)}{(a+hN^2)(a+h_1N^2)(a+h_2N^2)} dt, \tag{31}$$

则有 $\rho(h, h_1) - \rho(h, h_2) = (h_2 - h_1)\phi(h, h_1, h_2)$, 且 $\phi(h, h_1, h_2)$ 对于所有参数 h, h_1, h_2 都是严格大于零的. 证毕. \square

如果种群动力学具有稳定的不动点, 引理 1 同样成立. 基于引理 1, 可以得到如下关于捕食-被捕食模型进化动力学的结论.

定理 4 奇异策略 h^* 是全局进化稳定的, 捕食者种群不可能发生进化分支.

证明 假设模型 (3) 中常驻策略 h 是任意的, $s_h(h_{mut})$ 是关于 h_{mut} 的连续函数, 且当 h_{mut} 小于 h_{min} 或大于 h_{max} 时, $s_h(h_{mut})$ 都为负. 因此, 所有能够入侵常驻种群的突变体, 其处理时间 h_{mut} 都应位于区间 (h_1, h_2) 内 (假设 $h_1 < h_2$). 其中, h_1 和 h_2 满足 $s_h(h_1) = s_h(h_2) = 0$.

由引理 1 的性质 1) 可知, 有且仅有一种突变策略 h_{mut} 能使 $\rho(h, h_{mut}) = 0$. 因而, 只有当 $h_1 = h$ (或 $h_2 = h$) 时, h_1 才能不同于 h_2 , 即突变体只能在一个以 $h_{mut} = h$ 为端点的开区间内入侵策略为 h 的常驻种群. 如果 $h_2 = h$, 能够入侵的突变策略应在区间 (h_1, h) 内.

如果有突变体入侵策略为 h 的常驻种群, 则存在要么极小地小于 h , 要么极小地大于 h 的处理时间 h_{mut} , 即适应度梯度 $\left. \frac{\partial s_h(h_{mut})}{\partial h_{mut}} \right|_{h_{mut}=h}$ 在 h 处不为零. 然而根据定义, 在奇异策略 h^* 处的适应度梯度应为零, 与假设矛盾. 证毕. \square

定理 5 至多有两种不同的处理策略可以共存.

证明 假设常驻捕食者具有三种不同且共存的策略 h, h_1 和 h_2 . 当 $h_1, h_2 \neq h$ 时, 如果 $s_h(h_1) = s_h(h_2) = 0$, 则 $\rho(h, h_1) = \rho(h, h_2) = 0$. 由引理 1 的性质 1) 可知, $h_1 = h_2$, 即不存在三种及以上的不同策略共存, 这与假设矛盾. 证毕. \square

定理 6 不存在不同的处理策略在进化上稳定共存.

证明 假设常驻捕食者有两种不同且进化稳定共存的策略 h_1 和 h_2 . 当 $h_1 < h_2$ 时, 如果 $s_{h_1}(h_2) = 0$, 由引理 1 可知, $\rho(h_1, h_2) = 0$. 则入侵适应度 $s_{h_1}(h_{mut}) = \frac{c(h_{mut}-h_1)}{(h_{mut}+\theta)(h_1+\theta)} \rho(h_1, h_{mut})$ 可以记为

$$s_{h_1}(h_{mut}) = \frac{c(h_{mut}-h_1)}{(h_{mut}+\theta)(h_1+\theta)} [\rho(h_1, h_{mut}) - \rho(h_1, h_2)] = -\frac{c(h_{mut}-h_1)(h_{mut}-h_2)}{(h_{mut}+\theta)(h_1+\theta)} \phi(h_1, h_{mut}, h_2). \tag{32}$$

由引理 1 的性质 2) 可知, 当且仅当 $h_1 < h_{mut} < h_2$ 时, $s_{h_1}(h_{mut})$ 大于零. 进而, h_1 和 h_2 总是能被介于两者之间的突变策略 h_{mut} 入侵. 故不同的处理策略不能进化稳定共存. 证毕. \square

对结论进行数值验证, 如图 5 所示, 有 $0 < h_{\min} < \varepsilon_1 < \lambda < h^* < \eta < h_{\max} < \varepsilon_2$. 图中参数取值为 $a = 2.6, r = 7, K = 0.7, D = 0.1, c = 2.1, h_0 = 1.1, \theta = 1.5$. 在区间 (h_{\min}, h_{\max}) 内, 捕食者种群的策略是可行的. 种群在 $h = \eta$ 处经历超临界 Hopf 分支. 如果策略满足 $\lambda < h < \eta$, 模型 (3) 具有稳定平衡点. 相互入侵图 (MIP) 如图 5(b) 所示, 当常驻策略 h 和突变策略 h_{mut} 都在区间 (λ, η) 内, PIP 是局部斜对称的. 奇异策略 h^* 是全局进化稳定的, 其邻域内的突变体都不能入侵. 主对角线 $h = h_{\text{mut}}$ 附近的策略组合 (h, h_{mut}) 都处于白色区域内, 表明小突变不能使单态种群进化为多态种群. 然而, 如果两种策略中至少有一种处于区间 (η, h_{\max}) 内, 则可能发生相互入侵. 如灰色区域所示, 策略组合 (h, h_{mut}) 的入侵适应度都为正, 且两个不同策略的捕食者种群能够共存. 因此, 若有策略组合 (h, h_{mut}) 发生了共存现象, 意味着突变策略与常驻策略具有足够大的差异, 且两种策略皆与奇异策略 h^* 存在足够大的差异, 即种群中发生了大突变. 但随着策略的进一步进化, 其中一种策略进化为全局进化稳定的奇异策略 h^* , 另一种策略则消亡, 即共存消失.

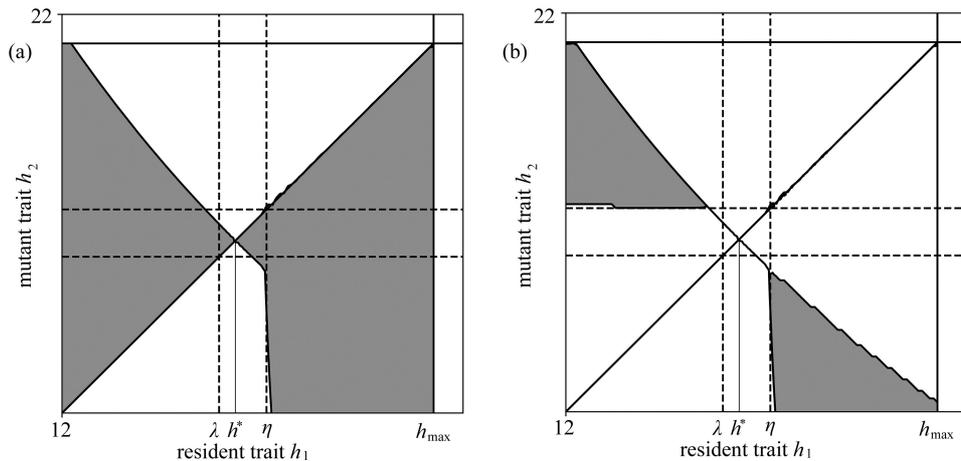


图 5 PIP 和 MIP(参数 1): (a) 使用 $\gamma_2(h)$ 获得的 PIP; (b) 使用 $\gamma_2(h)$ 获得的 MIP
 Fig. 5 PIP and MIP (parameter 1): (a) PIP related to function $\gamma_2(h)$; (b) MIP related to function $\gamma_2(h)$

如图 6 所示, 有 $0 < h_{\min} < \varepsilon_1 < \lambda < \eta < h^* < h_{\max} < \varepsilon_2$. 图中参数取值为 $a = 2.8, r = 7, K = 0.85, D = 0.1, c = 1.9, h_0 = 0.3, \theta = 2.1$. 当两种策略都满足 $\lambda < h < \eta$ 时, PIP 也是局部斜对称的. 数值结果表明, h^* 是全局进化稳定的. 在图 6(b) 中, 两个不同策略的捕食者种群是可能共存的. 然而, 一旦进化到奇异策略 h^* 处, 两种策略的差异缩小到零, 即进化成一个策略相同的捕食者种群, 这意味着不存在进化上的稳定共存. 同图 5 一样, 如果常驻策略和突变策略中至少一个位于区间 (η, h_{\max}) 内, 两个不同策略的捕食者种群可能通过相互入侵共存. 但与图 5 不同的是, 图 6 示例中能发生相互入侵的区域延伸到了奇异策略 h^* 的附近, 且不存在策略在进化过程中消亡的情况.

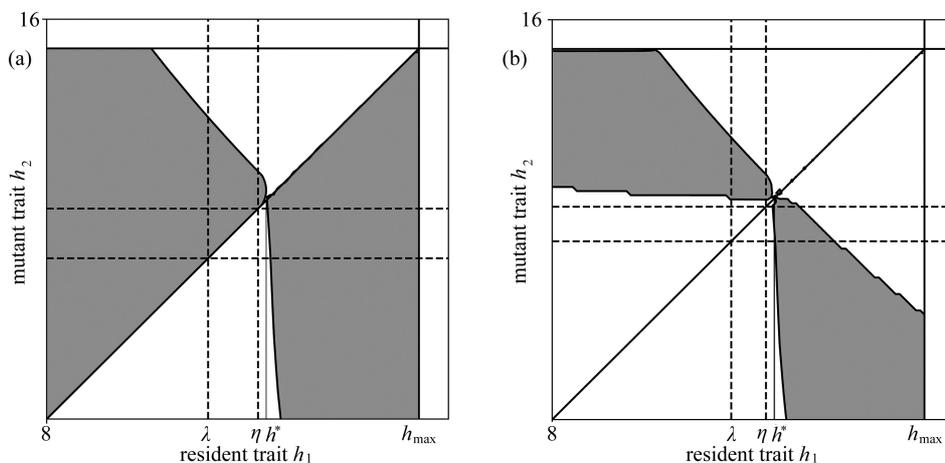


图 6 PIP 和 MIP(参数 2): (a) 使用 $\gamma_2(h)$ 获得的 PIP; (b) 使用 $\gamma_2(h)$ 获得的 MIP
 Fig. 6 PIP and MIP (parameter 2): (a) PIP related to function $\gamma_2(h)$; (b) MIP related to function $\gamma_2(h)$

2 群体防御效应对进化策略的影响

在种群动力学中,当猎物的数量足够大时,猎物保护或者伪装自己的能力增强,捕食机会便会减少,甚至完全被阻止,这一现象是由猎物形成的群体防御所导致.Freedman 和 Wolkowicz^[33]的研究表明,如果猎物种群的承载能力足够大,捕食者种群几乎总是会灭绝.基于此,这里主要从猎物种群的承载能力方面,将本文模型与被研究较多的具有 Holling- II 型功能反应的相关模型做对比,揭示群体防御对捕食者种群进化策略的影响.这里采用 Kisdi 等^[18]和 Geritz 等^[19]研究的具有单个捕食者的种群模型:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{NP}{a+hN}, \\ \frac{dP}{dt} = P\left(\gamma(h)\frac{N}{a+hN} - D\right). \end{cases} \quad (33)$$

为了便于比较,我们固定模型 (3) 和模型 (33) 中的转换因子都为双曲函数 $\gamma_2(h)$ (式 (19)). 通过上文的分析,我们得到只有

$$\gamma(h) > DKh + \frac{aD}{K} \quad (34)$$

时,模型 (3) 中捕食者种群的处理策略 h 才是可行的,即处理时间 h 在区间 (h_{\min}, h_{\max}) 内,捕食者种群才不会灭绝.将转换因子 $\gamma_2(h) = \frac{c(h-h_0)}{h+\theta}$ 代入式 (34) 中,得到

$$DKh^2 + \left(DK\theta + \frac{aD}{K} - c\right)h + \frac{aD\theta}{K} + ch_0 < 0. \quad (35)$$

记 $\Delta_1 = (DK\theta + aD/K - c)^2 - 4DK(aD\theta/K + ch_0)$. 易知,当 $\Delta_1 > 0$ 时,式 (35) 有解.相反,如果 $\Delta_1 \leq 0$,则任意处理策略 h 都是不可行的,这意味着捕食者种群面临灭绝的危险.当 $\Delta_1 > 0$ 时,如果用

$$\begin{cases} H_{1,\min} = \max\left\{0, \frac{-(DK\theta + aD/K - c) - \sqrt{\Delta_1}}{2DK}\right\}, \\ H_{1,\max} = \max\left\{0, \frac{-(DK\theta + aD/K - c) + \sqrt{\Delta_1}}{2DK}\right\} \end{cases} \quad (36)$$

表示具有群体防御效应的模型中可行策略的最小值与最大值,则可用 $\Delta_{H_1} = H_{1,\max} - H_{1,\min}$ 表示处理策略的可行区间长度.

模型 (33) 在 $\hat{N}(h) = \frac{aD}{\gamma(h) - hD}$ 和 $\hat{P}(h) = r\left(1 - \frac{\hat{N}}{K}\right)(a + h\hat{N})$ 处有一个内部平衡点.当 $a = 1$ 时,如果 $h \leq 1$,该内部平衡点稳定.如果 $h > 1$,则当 $\gamma(h) = d(h+1)h/(h-1)$ 时,该内部平衡点经历超临界 Hopf 分支,且模型 (33) 稳定在唯一的极限环上.当

$$\gamma(h) > Dh + \frac{aD}{K} \quad (37)$$

时,捕食者种群的处理策略可行.同前面的分析过程类似,式 (37) 可以转化为

$$Dh^2 + \left(D\theta + \frac{aD}{K} - c\right)h + \frac{aD\theta}{K} + ch_0 < 0, \quad (38)$$

并记 $\Delta_2 = (D\theta + aD/K - c)^2 - 4D(aD\theta/K + ch_0)$. 当 $\Delta_2 > 0$ 时,式 (38) 有解;当 $\Delta_2 \leq 0$ 时,捕食者种群灭绝.当 $\Delta_2 > 0$ 时,用

$$\begin{cases} H_{2,\min} = \max\left\{0, \frac{-(D\theta + aD/K - c) - \sqrt{\Delta_2}}{2D}\right\}, \\ H_{2,\max} = \max\left\{0, \frac{-(D\theta + aD/K - c) + \sqrt{\Delta_2}}{2D}\right\} \end{cases} \quad (39)$$

表示模型 (33) 中可行策略的最小值与最大值,保证了可行处理策略的正性.用 $\Delta_{H_2} = H_{2,\max} - H_{2,\min}$ 表示该模型中处理策略的可行区间长度.

下面将通过数值计算,分析猎物的承载能力 K 对 Δ_1 和 Δ_2 符号的影响,以及对可行区间长度 Δ_{H_1} 和 Δ_{H_2} 的影响,从而揭示群体防御是如何影响捕食者的进化策略.

如图 7 所示,当猎物的承载能力 K 和猎物的密度都相对较小时, Δ_1 和 Δ_2 都为正值,捕食者种群随 K 的增大

而增长.图中参数取值为 $a = 0.9, h_0 = 0.5, \theta = 0.5, c = 0.3, D = 0.1$.随着 K 的进一步增大, Δ_2 的符号恒为正且逐渐收敛到某一定值,式(38)恒定有解,即模型(33)中的捕食者种群始终存在可行的处理策略.然而,对于具有群体防御效应的模型(3), K 的进一步增大反而导致 Δ_1 呈现下降的趋势.在经过猎物承载能力的某一临界值后($K > 10.2216$ 时), Δ_1 的符号由正变为负,且其值依旧处于持续递减状态.因而式(35)从有解变为无解,捕食者种群不再具有可行的处理策略.这意味着捕食者种群注定会灭绝.

在图8中,当猎物承载能力 K 处于较低水平,且对应的猎物密度也较小时,两个模型中处理策略的可行区间长度变化速率较快, Δ_{H_2} 随 K 增大而增大, Δ_{H_1} 却随 K 增大而减小.图中参数取值为 $a = 2, h_0 = 0.5, \theta = 0.5, c = 1, D = 0.03$.当 K 达到较高水平时,模型(33)的可行区间长度逐渐收敛到某一定值.模型(3)的可行区间长度逐渐缩短并收敛到零,即捕食者种群不存在可行的处理策略,这意味着捕食者种群的灭绝.同时,处理策略的可行区间长度也能间接反映捕食者种群灭绝的可能性.如果模型具有群体防御效应,猎物承载能力 K 越大,处理策略的不可行区域就越大,捕食者种群灭绝的可能性就越大.

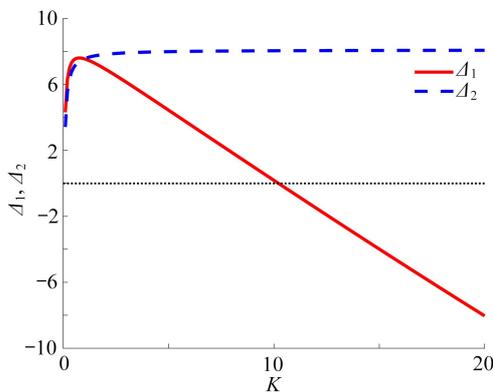


图7 Δ_1 和 Δ_2 与猎物承载能力 K 的关系图

Fig. 7 The relations between $\Delta_1(\Delta_2)$ and prey carrying capacity K

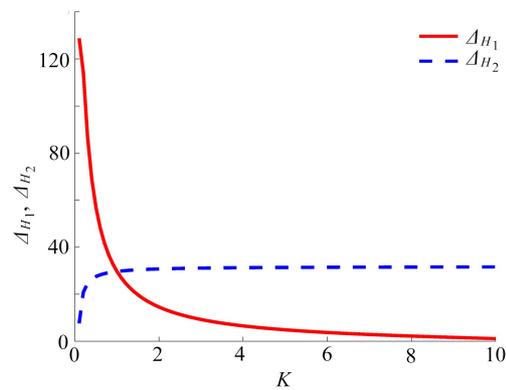


图8 Δ_{H_1} 和 Δ_{H_2} 与猎物承载能力 K 的关系图

Fig. 8 The relations between $\Delta_{H_1}(\Delta_{H_2})$ and prey carrying capacity K

3 结论和讨论

本文假设捕获率等因素是不变的,运用适应性动力学的理论框架和数值模拟的方法,研究了具有群体防御效应功能反应函数的捕食-被捕食模型^[22]关于捕食者处理时间的进化.研究发现,当两个捕食者种群之间具有较弱的竞争作用时,种群模型在具有稳定内部平衡点的情况下,奇异策略的进化稳定性和收敛稳定性主要由转换因子的曲率决定.如果转换因子在奇异策略处是局部凸函数,模型有可能具有收敛稳定性却不满足进化稳定条件.选择首先会驱使捕食者种群的表型特征向奇异策略进化.但在奇异策略处,进化并没有停止,而是发生进化分支,单态捕食者种群经历分裂选择,成为表型特征具有差异的集群.

众所周知,非平衡共存机制能够使几个捕食者物种在受制于同一猎物的情况下具有共存的可能性.同文献[18]一样,本文不局限于小突变,而是假设任何策略都有成为新突变的可能.我们证明并数值验证了如果种群模型具有稳定极限环,奇异策略是全局进化稳定的,小突变不会产生进化分支,且不会有共存的情况发生.发生大突变时,两个不同策略的捕食者种群有共存的可能性,且这种共存在生态学上是稳健的.然而,一旦进化到奇异策略处,两种策略便没有了差异,即成为了具有相同策略的种群.这意味着不论初始的捕食者种群具有何种共存状态,随着处理时间的进化,共存最终都会遭到破坏,且进化的终点为全局进化稳定的单态捕食者种群.

通过固定转换因子为式(19)中的双曲函数,我们将模型(3)与具有Holling-II型功能反应的相关模型(模型(38))结果进行对比,揭示了猎物的群体防御效应对捕食者种群进化策略的影响.由于猎物的承载能力能充分体现猎物的群体防御效应,我们使用数值模拟的方法,分析了捕食者种群在不同的猎物承载能力下是否具有可行的处理策略,以及猎物承载能力对可行区间长度的影响.主要结论显示,模型(38)中捕食者种群的处理策略总是有可行区域,且随着猎物承载能力的增大,可行区间的长度也增大.然而,对于模型(3),猎物的承载

能力增大到某一阈值时, 捕食者种群策略的可行区间长度收敛到零, 即捕食者种群注定会灭绝. 此外, 当种群模型存在稳定极限环时, 在其他权衡曲线下, 采取不同处理策略的捕食者种群不仅有进化稳定共存的可能性, 进化分支也有产生的可能性.

参考文献(References):

- [1] 李自珍, 韩晓卓, 李文龙. 具有生态位构建作用的种群进化动力学模型及其应用研究[J]. *应用数学和力学*, 2006, **27**(3): 293-299. (LI Zizhen, HAN Xiaozhuo, LI Wenlong. Evolutionary dynamic model of population with niche construction and its application research[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2006, **27**(3): 293-299. (in Chinese))
- [2] DERCOLE F, RINALDI S. *Analysis of Evolutionary Processes: the Adaptive Dynamics Approach and Its Applications*[M]. Princeton University Press, 2008.
- [3] RUEFFLER C, VAN DOOREN T J M, METZ J A J. Adaptive walks on changing landscapes: Levins' approach extended[J]. *Theoretical Population Biology*, 2004, **65**(2): 165-178.
- [4] METZ J A J, NISBET R M, GERITZ S A H. How should we define 'fitness' for general ecological scenarios?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1992, **7**(6): 198-202.
- [5] DIECKMANN U, LAW R. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 1996, **34**(5): 579-612.
- [6] GERITZ S A H, KISDI E, METZ J A J, et al. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree[J]. *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**(1): 35-57.
- [7] ZU J, WANG J, DU J. Adaptive evolution of defense ability leads to diversification of prey species[J]. *Acta Biotheoretica*, 2014, **62**(2): 207-234.
- [8] HARDIN G. The competitive exclusion principle[J]. *Science*, 1960, **131**(3409): 1292-1297.
- [9] VOLTERRA V. *Variazioni e Fluttuazioni del Numero D'individui in Specie Animali Conviventi*[M]. Società Anonima Tipografica "Leonardo da Vinci", 1926.
- [10] MACARTHUR R H, LEVINS R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1964, **51**(6): 1207-1210.
- [11] TSOULARIS A. A learning strategy for predator preying on edible and inedible prey[J]. *Acta Biotheoretica*, 2007, **55**(3): 283-295.
- [12] ITO H C, SHIMADA M, IKEGAMI T. Coevolutionary dynamics of adaptive radiation for food-web development[J]. *Population Ecology*, 2009, **51**(1): 65-81.
- [13] YAMAGUCHI W, KONDOH M, KAWATA M. Effects of evolutionary changes in prey use on the relationship between food web complexity and stability[J]. *Population Ecology*, 2011, **53**(1): 59-72.
- [14] ROSENZWEIG M L, MACARTHUR R H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions[J]. *The American Naturalist*, 1963, **97**(895): 209-223.
- [15] ARMSTRONG R A, MCGEHEE R. Competitive exclusion[J]. *The American Naturalist*, 1980, **115**(2): 151-170.
- [16] ABRAMS P A, HOLT R D. The impact of consumer-resource cycles on the coexistence of competing consumers [J]. *Theoretical Population Biology*, 2002, **62**(3): 281-295.
- [17] 柳文清, 陈清婉. 捕食者食饵均染病的入侵反应扩散捕食系统中扩散的作用[J]. *应用数学和力学*, 2019, **40**(3): 321-331. (LIU Wenqing, CHEN Qingwan. Influence of diffusion on an invasion diffusion prey-predator model with disease infection in both populations[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2019, **40**(3): 321-331. (in Chinese))
- [18] KISDI E, LIU S. Evolution of handling time can destroy the coexistence of cycling predators[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2006, **19**(1): 49-58.
- [19] GERITZ S A H, KISDI E, YAN P. Evolutionary branching and long-term coexistence of cycling predators: critical function analysis[J]. *Theoretical Population Biology*, 2007, **71**(4): 424-435.
- [20] SOKOL W, HOWELL J A. Kinetics of phenol oxidation by washed cells[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 1981, **23**(9): 2039-2049.
- [21] METZ J A J, GERITZ S A H, MESZENA G, et al. Adaptive dynamics: a geometrical study of the consequences

- of nearly faithful reproduction: Working Papers wp95099[R]. International Institute for Applied Systems Analysis, 1995.
- [22] XIAO D, RUAN S. Global analysis in a predator-prey system with nonmonotonic functional response[J]. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 2001, **61**(4): 1445-1472.
- [23] CHRISTIANSEN F B. On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character[J]. *The American Naturalist*, 1991, **138**(1): 37-50.
- [24] SMITH J M. *Evolution and the Theory of Games*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- [25] DE MAZANCOURT C, DIECKMANN U. Trade-off geometries and frequency-dependent selection[J]. *The American Naturalist*, 2004, **164**(6): 765-778.
- [26] ESHEL I. Evolutionary and continuous stability[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1983, **103**(1): 99-111.
- [27] CRESSMAN R. CSS, NIS and dynamic stability for two-species behavioral models with continuous trait spaces[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2010, **262**(1): 80-89.
- [28] GERITZ S A H. Resident-invader dynamics and the coexistence of similar strategies[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2005, **50**(1): 67-82.
- [29] ZU J, WANG K, MIMURA M. Evolutionary branching and evolutionarily stable coexistence of predator species: critical function analysis[J]. *Mathematical Biosciences*, 2011, **231**(2): 210-224.
- [30] MYLIUS S D, DIEKMANN O. On evolutionarily stable life histories, optimization and the need to be specific about density dependence[J]. *Oikos*, 1995, **74**(2): 218-224.
- [31] METZ J AJ, MYLIUS S D, DIEKMANN O. When does evolution optimize? On the relationship between evolutionary stability, optimization and density dependence: Working Papers wp96004[R]. International Institute for Applied Systems Analysis, 1996.
- [32] MESZENA G, KISDI E, DIECKMANN U, et al. Evolutionary optimisation models and matrix games in the unified perspective of adaptive dynamics[J]. *Selection*, 2002, **2**(1/2): 193-220.
- [33] FREEDMAN H I, WOLKOWICZ G S K. Predator-prey systems with group defence: the paradox of enrichment revisited[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1986, **48**(5/6): 493-508.