具有猎物增长繁殖阿利效应的捕食者-猎物模型中稳态与动态斑图的解析检测

Subrata Dey、S Ghorai、Malay Banerjee*

2023年2月7日

印度坎普尔理工学院数学与统计系，印度坎普尔208016

电子邮件：subratad@iitk.ac.in、sghorai@iitk.ac.in、malayb@iitk.ac.in

arXiv:2302.02582v1 [math.DS] 6 Feb 2023

摘要

种群动力学中的阿利效应通过全局分岔对抑制富集悖论有重要作用，并能够产生高度复杂的动力学行为。本文研究了在采用 Beddington-DeAngelis功能反应的捕食者-猎物模型中，繁殖阿利效应对猎物增长率的影响。首先确定了时间模型的局部分岔和全局分岔。在适当的参数值范围内，建立了时空系统的非均匀稳态解的存在性与不存在性。该时空模型满足图灵不稳定性条件，但数值研究表明，与不稳定图灵特征模态相对应的非均匀斑图只是暂态斑图。猎物种群中的繁殖阿利效应会使共存平衡点失稳。在一定范围的参数值下，利用数值分岔方法确定了多种稳态解分支，包括模态依赖的图灵解和局域斑图解。对于某些参数和扩散率范围，并结合适当的初始条件，该模型还能够产生一些复杂的动态斑图，例如行波、移动脉冲解和时空混沌。对 Beddington-DeAngelis功能反应进行合理的参数化，有助于推断采用 Holling II型功能反应和比率依赖型功能反应的类似捕食者-猎物模型所产生的斑图。

1 引言

理解种群间自组织时空图案及空间扩散机制，一直是数学生物学和理论生态学的重要研究领域。自 Lotka 的开创性工作以来 [1] 以及 Volterra 的研究 [2], ，人们开发了大量数学模型，以探究各种复杂的生态现象，例如阿利效应[3], 群体防御 [4], 亲代照料 [5], 合作捕猎 [6], 同类群内捕食 [7], 等。此外，这些模型的持久性、稳态稳定性、局部分岔和全局分岔等，在动力系统理论中发挥着重要作用。研究这些现象在空间

*通讯作者

分布下的表现，使其在空间生态学中更具趣味性，也更贴近现实。人们广泛研究物种的时空分布，以解释在鱼皮上[8], 捕食者—猎物相互作用 [9], 陆生植被 [10],贻贝床 [11], 等现象中观察到的图案形成。

关于空间图案形成的经典解释源于图灵在化学形态发生的反应扩散（RD）系统方面的开创性工作 [12]。图灵工作中扩散驱动不稳定性的理论框架需要满足两个基本条件：至少两种相互作用物种之间存在激活剂—抑制剂相互作用结构，以及它们的扩散系数相差一个数量级。Segel 和 Jackson [13] 首次运用图灵模型框架解释生态系统中的空间图案形成。图灵不稳定性会产生各种定常斑图，例如斑点、条纹以及二者的混合图案[14, 15]。对于一维栖息地，图灵图案会形成定常空间周期图案 [16, 17]。当参数变化并趋近某些阈值时，由于另一种不稳定性，即所谓的 Belyakov-Devaney（BD）转变 [18, 19]，图灵图案解会转变为局域定常图案解。半强渐近分析 [22] 可以描述局域图案解的存在界限和区域，以及图案的同宿蛇形机制 [20, 21] 。这些空间不稳定性取决于系统的反应动力学。例如，Rosenzweig-MacArthur（RM）捕食者-猎物系统是生态学中最常用的模型之一，但它不符合图灵激活子-抑制子结构，也不会产生任何定常斑图 [23, 24]。要产生定常图灵图案，还需要一些额外的非线性效应，例如依赖捕食者的功能反应、广食性捕食者、捕食者的非线性死亡率、阿利效应等 [15, 25, 17, 26] 。

著名生态学家 W. C. Allee 提出了阿利效应[27], ，这一效应对种群动力学及其持久性有重要影响。它指的是种群在低密度时，种群密度与人均增长率之间的相关性[3]。由于阿利效应与种群灭绝密切相关，因此在生态保护和野生动物管理中发挥着重要作用。一般而言，阿利效应分为两类[28]：组分阿利效应和人口统计学阿利效应。组分阿利效应关注个体适合度的组成部分，而人口统计学阿利效应则着眼于整个种群个体平均适合度的总体水平。阿利效应可能由多种因素引起，包括社会互动困难、合作繁殖、繁殖促进、反捕食行为、寻找配偶以及环境调节等[28, 29, 30]。人口统计学阿利效应是由一个或多个组分阿利效应造成的。繁殖阿利效应则由许多不同机制引起。由于在可受孕期难以找到合适配偶，小型或稀疏种群中的个体会受到寻偶阿利效应的影响，繁殖成功率也较低。许多物种都存在寻偶阿利效应，例如格兰维尔斑蝶 [31],、羊蜱 [32], 、北极熊 [33], 、女王凤螺 [34], 等 [；更多实例见 [28, 35]]。繁殖阿利效应的其他机制还包括珊瑚的播散产卵、田龙胆的花粉限制、鞭尾蜥的繁殖促进以及蓝蟹的精子限制等[28, 35]。这种组分阿利效应或人口统计学阿利效应可以是强的，也可以是弱的。如果存在一个种群密度阈值（称为阿利阈值），低于该阈值时种群的人均增长率为负，则称为强阿利效应。对于弱阿利效应，则不存在这样的阿利阈值。若种群密度上升至该阈值以上，种群便能持久存在；若降至阈值以下，则会灭绝[36, 28]。

$N(T)$表示时刻 T单物种种群（猎物）的密度。单物种的逻辑斯蒂增长由方程 $\frac{dN}{dT} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$描述； r 和 K 分别表示该种群的内禀增长率和环境容纳量。这一描述存在局限，因为人均增长率在种群密度较低时最大。具有阿利效应的单物种增长假设，人均增长率是种群

密度较低时的增函数。对于受阿利效应影响的单物种种群增长，存在多种参数化形式。从数学表达角度看，这些形式大致可分为两类：加性阿利效应和乘性阿利效应。在加性阿利效应的情况下，逻辑斯蒂增长方程被修改为 [3, 37]

$$\frac{dN}{dT} = rN\left(1 - \frac{N}{K} - \frac{s}{N+\phi}\right),$$

其中， s 和 ϕ 表示加性阿利效应的强度。另一方面，乘性阿利效应的一些广为人知的数学表达形式包括参数化$rN\left(1-\frac{N}{K}\right)\left(\frac{N}{K}-\frac{\theta}{K}\right)$ [38]、 $rN\left(1-\frac{N}{K}\right)\frac{N}{N+\theta}$ [39]和 $rN\left(1-\frac{N}{K}\right)\left(1-\frac{N+C}{N+\theta}\right)$ [29, 28]。在这些参数化中， θ 表示阿利效应的强度，而 C 刻画单位个体增长率曲线的形状。多重阿利效应最广泛使用的形式是

$$\frac{dN}{dT} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\left(\frac{N}{K} - \frac{\theta}{K}\right), \tag{1}$$

其中， $0 < \theta < K$ 对应强阿利效应， $-K < \theta < 0$ 表示弱阿利效应。该表达形式存在一个缺点，即种内合作与竞争以乘性的方式同时出现在该表达式中。为克服这一问题，Petrovskii等人 [40] 提出了另一种参数化方法，用于对受阿利效应影响的单物种种群增长进行建模，如下所示：

$$\frac{dN}{dT} = N\big(B(N) - c - I(N)\big), \tag{2}$$

其中， $B(N)$ 和 $I(N)$ 分别表示由繁殖引起的种群增殖，以及由种内竞争引起的额外密度制约死亡率，而 c 表示内禀死亡率。按照 [41, 42] 中的方法，将种群有性繁殖和密度制约死亡率参数化为 $B(N) = abN$和 $I(N) = aN^2$，我们可以将单物种增长方程写为

$$\frac{dN}{dT} = aN^2(b - N) - cN, \tag{3}$$

其中，正数 a 和 b 分别可解释为内禀增长率和正增长率阈值。这一描述可以被视为两性种群模型 [43]的增长方程。为说明这一点，令 N_m 和 N_f 分别表示某物种的雄性种群和雌性种群密度（$N_m + N_f = N$），并令 R 表示可利用资源。那么，繁殖率与 $N_m N_f R$成正比，可利用资源 R 可表示为 $R = K - S(N_m + N_f)$，其中 K 为环境容纳量， S 表示单位个体资源消耗率。假设性别比相等，即 $N_m = N_f = N/2$，则可知由繁殖引起的增长率与 $N^2(K - SN)/4$成正比。因此，增长方程可写为

$$\frac{dN}{dT} = R_1 N^2(1 - N/K_1) - cN, \tag{4}$$

其中 R_1 和 K_1 均为正参数。令 $R_1/K_1 = a$且 $K_1 = b$，即可由方程（3）从（4）中恢复得到。

人均增长率 $G(N) = aN(b - N) - c$，在方程 $N_1 = \frac{b}{2} - \sqrt{\frac{b^2}{4} - \frac{c}{a}}$中，低于阈值$N_1 = \frac{b}{2} - \sqrt{\frac{b^2}{4} - \frac{c}{a}}$和高于阈值 $N_2 = \frac{b}{2} + \sqrt{\frac{b^2}{4} - \frac{c}{a}}$时为负，其中 $ab^2 > 4c$。因此，方程 3可以与具有强阿利效应的单物种种群增长方程 1进行比较，其

修订后的参数化 $r = aN_2^2$， $\theta = N_1$和 $K = N_2$。总之，我们可以将方程 3视为性别结构单物种种群增长的描述，其中隐含地包含了寻偶阿利效应，其阿利阈值为 N_1。在本研究中，我们考虑方程 3，用以描述不存在专食性捕食者时猎物的增长率。

捕食者非依赖型功能反应广泛应用于捕食者-猎物系统，但在生态学中，这并不总是符合实际情况[44]。如果捕食者密度 P 增加，那么捕食者的人均增长率可能会降低。这种现象称为捕食者干扰 [45] ，可以通过依赖捕食者的功能反应纳入系统动力学中。一个纳入捕食者干扰的经典模型，是将 RM 系统中的 Holling II型功能反应替换为 Beddington–DeAngelis功能反应所得的模型

$$F(N,P) = \frac{mN}{p + N + qP}, \tag{5}$$

其中，参数 m、 p 和 q 分别表示最大捕食率、自饱和常数和捕食者相互干扰 [46, 47]。将相互干扰纳入捕食者会使系统动力学呈现图灵激活子-抑制子结构[47]。根据参数值p 和 q，Beddington–DeAngelis功能反应可以转化为比率依赖型功能反应或捕食者非依赖型 Holling II型功能反应。本文通过 Beddington–DeAngelis功能反应描述捕食者-猎物相互作用，并将系统动力学与比率依赖型功能反应及 Holling II型功能反应进行比较。

猎物和捕食者分布的均匀与非均匀稳态解，对应于捕食者在永久栖息地内活动并在附近区域捕猎时可能采取的摄食策略之一。为躲避捕食者，一些猎物物种会迁移到附近地区[48, 49]。为了成功捕获猎物，捕食者物种需要以某种策略跟随猎物物种，从而形成各种复杂的动态斑图，包括行波、时空混沌和移动脉冲解 [50]。捕食者入侵猎物栖息地会形成连接无捕食者稳态与共存稳态的行波[51, 50]。行波解的存在与不存在以及入侵速度，也是动力系统理论中颇具研究价值的课题[52, 53]。时空混沌对种群动力学的影响是生态学中一个活跃的研究领域。时空混沌广泛存在，也已在不会产生定常斑图的系统中观察到[23]研究了遵循猎物增长率方程（3）和 Holling II型功能反应的捕食者-猎物模型中的定常解与移动脉冲解 [54]。

这里，我们考虑一种捕食者-猎物模型，其中猎物的增长率如式（3）所示，捕食者-猎物相互作用采用 Beddington-DeAngelis 功能反应（5）。首先，我们对时间模型进行分岔分析，并通过分岔图展示一些具有代表性的动力学行为。我们探讨了扩散系统解的整体存在性及其在不同情形下的整体渐近行为。利用能量估计，我们获得了整体稳态解的先验界，并确定了不存在空间图样的扩散参数范围。时间模型呈现双稳态动力学，而相应的时空模型则具有许多非恒定时空斑图，包括局域斑图、各种图灵模态图样和生物入侵等。我们利用稳定性分析和Leray–Schauder度理论证明这类非恒定稳态的存在性。通过数值延拓，我们获得了多种稳定和不稳定的非恒定驻定解。我们还利用数值延拓展示了空间图样的分岔情景，其中包括图灵斑图和局域斑图。此外，我们还研究了行波解存在与不存在的参数区域，以及其在入侵楔形区域内的波形。

本文内容安排如下。第2 节介绍时间模型及其平衡点和相应的分岔。第3节将模型扩展为具有无通量边界条件的时空模型，并研究常数解和非恒定解的存在与不存在及其先验界。第4节通过大量数值延拓，展示各种定态模态特异性图灵斑图解和局域斑图解，以及它们的分岔。第5节讨论一些复杂的动态斑图，包括行波、移动脉冲解和时空混沌。最后，第6节给出结论与讨论。

2 时间模型

设 $N(T)$ 和 $P(T)$ 分别表示时间 T时猎物和捕食者的密度。假设猎物种群的增长率受到繁殖阿利效应的影响（3），并选用 Bedding–DeAngelis 功能反应（5）来表示捕食者-猎物相互作用。那么，在非负初始条件下，支配该系统的捕食者-猎物系统为

$$\frac{dN}{dT} = aN^2(b-N) - cN - \frac{mNP}{p+N+qP}, \tag{6a}$$

$$\frac{dP}{dT} = \frac{emNP}{p+N+qP} - dP, \tag{6b}$$

其中 d 和 e 分别表示捕食者种群的单位个体自然死亡率和转化系数。其他所有参数前文均已介绍。引入无量纲变量 $u = \frac{N}{b}$， $v = \frac{mP}{bd}$和 $t = dT$，得到方程（6）的无量纲形式:

$$\frac{du}{dt} = \left(\sigma u^2(1-u) - \eta u\right) - \frac{uv}{\alpha+u+\beta v} \equiv F_1(u,v), \tag{7a}$$

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\gamma uv}{\alpha+u+\beta v} - v \equiv F_2(u,v), \tag{7b}$$

其中 $\alpha = \frac{p}{b}$、 $\beta = \frac{qd}{m}$、 $\gamma = \frac{em}{d}$、 $\sigma = \frac{ab}{d}$ 和 $\eta = \frac{c}{d}$ 为无量纲参数 s.

2.1 平衡点的存在性与稳定性

系统（7）无论参数值如何，均有平凡平衡点 $E_0(0,\ 0)$。根据参数值的不同，系统可能没有一个、存在一个或两个轴向平衡点。我们将轴向平衡点（若存在）记为 $E_j(u_j,\ 0)$、 $j = 1,\ 2$。轴向平衡点的 u 分量是方程的根

$$P(u) \equiv \sigma u(1-u) - \eta = 0.$$

对于 $\sigma > 4\eta$，系统（7）有两个轴向平衡点 $E_1(u_1,0)$ 和 $E_2(u_2,0)$，其中

$$u_1 = \frac{\sigma + \sqrt{\sigma^2 - 4\sigma\eta}}{2\sigma} \text{ and } u_2 = \frac{\sigma - \sqrt{\sigma^2 - 4\sigma\eta}}{2\sigma}. \tag{8}$$

另一方面，当 $\sigma = 4\eta$ 时，它只有一个轴向平衡点 $E_1(1/2, 0)$，而当 $\sigma < 4\eta$时则没有轴向平衡点。

一个内部平衡点 $E_*(u_*, v_*)$ 是非平凡猎物和捕食者零增长线 $f_1(u, v) = 0$ 与 $f_2(u, v) = 0$的交点，其中

$$f_1(u,v) = \sigma u(1-u) - \eta - \frac{v}{\alpha+u+\beta v} \text{ and } f_2(u,v) = \frac{\gamma u}{\alpha+u+\beta v} - 1. \tag{9}$$

内部平衡点 E_* 的分量 u_* 是三次方程的一个根 n

$$Q(u) \equiv \sigma\gamma\beta u^3 - \sigma\gamma\beta u^2 + (\beta\eta\gamma + \gamma - 1)\, u - \alpha = 0.$$

由（9），可得

$$v_* = \frac{\gamma u_* - \alpha - u_*}{\beta}.$$

为保证 E_* 的可行性，必须满足 $u_* > \frac{\alpha}{\gamma-1} \geq 0$ 。当 $\sigma < 4\eta$ 时，系统只有平凡平衡点，因为在这种情况下， $f_1(u,v) < 0$ 位于 u-v 平面的正象限内。对于 $\sigma > 4\eta$，当 u_* 满足以下条件时，共存平衡点 E_* 可行

$$\max\left\{\frac{\alpha}{\gamma-1}, u_2\right\} < u_* < u_1.$$

系统（7）的雅可比矩阵在平衡点 E（u， v）处为

$$J(E) = \begin{bmatrix} \sigma u\,(2-3u) - \eta - \frac{v}{\alpha+u+\beta v} + \frac{uv}{(\alpha+u+\beta v)^2} & -\frac{u(\alpha+u)}{(\alpha+u+\beta v)^2} \\ \frac{\gamma v(\alpha+\beta v)}{(\alpha+u+\beta v)^2} & \frac{\gamma u}{\alpha+u+\beta v} - \frac{\gamma uv\beta}{(\alpha+u+\beta v)^2} - 1 \end{bmatrix}. \tag{10}$$

显然，平凡平衡点 E_0(0, 0) 是渐近稳定的，因为 $J(E_0)$ 的两个特征值均为负。雅可比矩阵在轴向平衡点 $E_j(u_j, 0)$（$j = 1$ 或 2）处的特征值为 $\sigma u_j(1-2u_j)$ 和 $-1 + \frac{\gamma u_j}{\alpha+u_j}$. 。因此， E_j 在 $\frac{1}{2} < u_j < \frac{\alpha}{\gamma-1}$ 时渐近稳定，在 $\frac{\alpha}{\gamma-1} < u_j < \frac{1}{2}$ 时不稳定，并在 $u_j >$ max$\{\frac{\alpha}{\gamma-1}, \frac{1}{2}\}$ 或 $u_j <$ min$\{\frac{\alpha}{\gamma-1}, \frac{1}{2}\}$. 时为鞍点

雅 可比矩阵在共存平衡点 $E_*(u_*, v_*)$ 处的取值为 y

$$J(E_*) = \begin{bmatrix} -u_*\,(2u_* - 1)\,\sigma + \frac{v_*}{(\beta v_*+\alpha+u_*)^2} & -\frac{u_*(\alpha+u_*)}{(\beta v_*+\alpha+u_*)^2} \\ \frac{\gamma v_*(\beta v_*+\alpha)}{(\beta v_*+\alpha+u_*)^2} & -\frac{\beta v_*}{\beta v_*+\alpha+u_*} \end{bmatrix} \equiv \begin{bmatrix} a_{10} & a_{01} \\ b_{10} & b_{01} \end{bmatrix}. \tag{11}$$

根据 Routh-Hurwitz 稳定性判据， [55], E_* 渐近稳定，当且仅当

$$\mathrm{T} := \mathrm{trace}(J(E_*)) < 0 \text{ and } \mathrm{D} := \det((J(E_*)) > 0.$$

由于内部平衡点 E_* 没有显式表达式，因此难以确定共存平衡点稳定性的解析条件。然而，我们通过讨论控制参数变化所导致的各种分岔，来分析 E_* 的存在性和稳定性。

2.2 局部分岔分析

这里我们讨论研究时空图案形成所需的一些初步分岔结果。本小节采用与 [55] 中相同的记号。

2.2.1 鞍结分岔

定理1。 当 $\gamma > 2\alpha + 1$时，时间系统（7）在二次多项式 $P(u)$ 有重根时发生鞍结分岔。

证明。假设 $P(u)$ 有重根 $u=u_s$，位于 $\sigma=\sigma_{\mathrm{SN}}$，即 $P(u_s)=P'(u_s)=0$。现在，$P'(u_s)=0$ 可得 $u_s=\frac{1}{2}$，而 $P(1\,2)=0$意味着 $\sigma_{\mathrm{SN}}=4\eta.$。由（8）可知，对于 $\sigma>\sigma_{\mathrm{SN}}$，有 $u_1>\frac{1}{2}$ 和 $u_2<\frac{1}{2}$。由于 $\frac{\alpha}{\gamma-1}<\frac{1}{2}$，因此 E_1 始终是鞍点，而 E_2 则根据参数 σ 的不同，为不稳定节点或鞍点。这两个轴向平衡点在 $\sigma=\sigma_{\mathrm{SN}}$ 时合并为单个轴向平衡点 $E_{\mathrm{SN}}(1\,2\,,0)$，并在 $\sigma<\sigma_{\mathrm{SN}}$ 时消失。对于 $\sigma=\sigma_{\mathrm{SN}}$，在 E_{SN} 处求得的雅可比矩阵为

$$J(E_{\mathrm{SN}})=\begin{bmatrix}0 & -\frac{1}{(2\alpha+1)}\\ 0 & \frac{2\gamma}{2\alpha+1}-1\end{bmatrix},$$

其具有一个零特征值。设 $\phi=[0,\ 1]^T$ 和 $\psi=[2(\gamma-\alpha)\ -1,\ 1]^T$ 分别为 $J(E_{\mathrm{SN}})$ 和 $J(E_{\mathrm{SN}})^T$ 对应于零特征值的两个特征向量。现在，我们验证以下横截性条件：

$$\begin{aligned}\psi^T F_\sigma(E_{\mathrm{SN}};\sigma=\sigma_{\mathrm{SN}}) &= \frac{2(\gamma-\alpha)-1}{8}>0,\\ \psi^T D^2F(E_{\mathrm{SN}};\sigma=\sigma_{\mathrm{SN}})(\phi,\phi) &= -\frac{4\beta\left(-\gamma+2\alpha+1\right)}{(2\alpha+1)^2}\neq 0,\end{aligned}$$

其中 $F=[F_1(u,v)\ F_2(u,v)]^T$。因此，系统（7）在$\sigma=4\eta.$鞍结分岔的示意图如 σ-u 平面中的图1(a)所示。

□

2.2.2 跨临界分岔

定理 2. 当 $\gamma>2\alpha+1$ 时，系统（7）在 $\sigma\equiv\sigma_{TC}=\frac{\eta(\gamma-1)^2}{\alpha(\gamma-\alpha-1)}$ 处的轴向平衡点 $E_{TC}(u_{TC},0)$ 附近发生跨临界分岔，其中 $u_{TC}=(\sigma_{TC}-\sqrt{\sigma_{TC}^2-4\eta\sigma_{TC}})/2\sigma_{TC}$。

证明。对于 $\sigma<\sigma_{\mathrm{TC}}$，轴向平衡点 E_2 是不稳定的，当 $\sigma>\sigma_{\mathrm{TC}}$时则变为鞍点（见图1（a））。不稳定的共存平衡点 E_* 在 $\sigma>\sigma_{\mathrm{TC}}$.时变为可行

在 $\sigma=\sigma_{\mathrm{TC}}$ 下，$E_{\mathrm{TC}}(u_{\mathrm{TC}},0)$ 处的雅可比矩阵为

$$J(E_{\mathrm{TC}})=\begin{bmatrix}\sigma(2u_{\mathrm{TC}}-3u_{\mathrm{TC}}^2)-\eta & -u_{\mathrm{TC}}/(\alpha+u_{\mathrm{TC}})\\ 0 & 0\end{bmatrix},$$

该矩阵有一个零特征值。设 $\phi=[p,\ 1]^T$ 和 $\psi=[0,\ 1]^T$ 分别为对应于 $J(E_{\mathrm{TC}})$ 和 $J(E_{\mathrm{TC}})^T$ 的零特征值的两个特征向量，其中

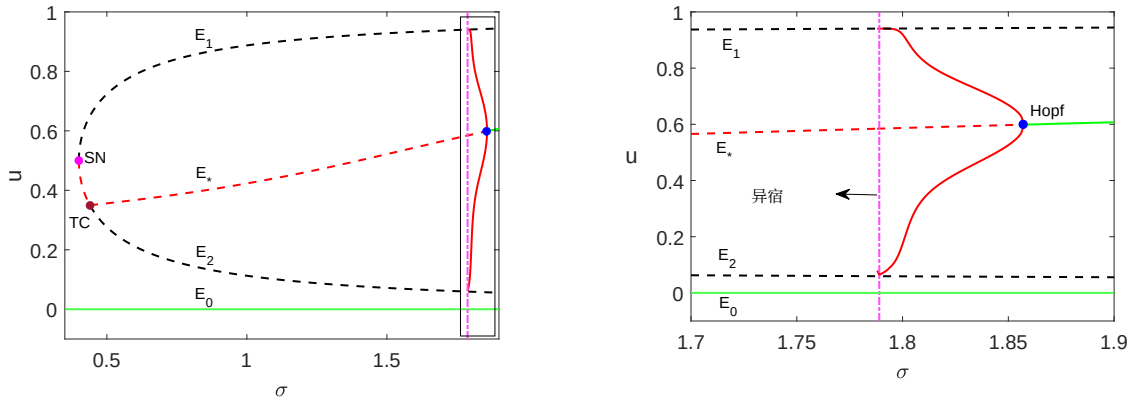
$$p=\frac{u_{\mathrm{TC}}}{(\alpha+u_{\mathrm{TC}})\big(\sigma(2u_{\mathrm{TC}}-3u_{\mathrm{TC}}^2)-\eta\big)}.$$

现在，我们验证以下横截性条件：

$$\begin{aligned}\psi^T F_\sigma(E_{\mathrm{TC}};\sigma=\sigma_{\mathrm{TC}}) &= 0,\\ \psi^T DF_\sigma(E_{\mathrm{TC}};\sigma=\sigma_{\mathrm{TC}})\phi &= 0,\\ \psi^T D^2F(E_{\mathrm{TC}};\sigma=\sigma_{\mathrm{TC}})(\phi,\phi) &= \frac{2\gamma u_{\mathrm{TC}}\beta}{(\alpha+u_{\mathrm{TC}})^2}\left(\frac{\alpha}{(\alpha+u_{\mathrm{TC}})\sigma u_{\mathrm{TC}}(1-2u_{\mathrm{TC}})}+\beta\right)\neq 0.\end{aligned}$$

然而，对于非退化跨临界分岔，第二个横截性条件应为非零 [55]。因此，系统（7）在 [56] 附近 E_{TC} 的 $\sigma=\sigma_{\mathrm{TC}}$.处经历了退化跨临界分岔

□



(a) (b)

图1: （a） σ-u平面上的分岔图。（b）当 $\sigma \in [1.7, 1.9]$时，图（a）的放大图。标记为 TC 和 SN 的点分别表示跨临界分岔阈值和鞍结分岔阈值。这里，绿色实线、红色虚线和黑色虚线曲线分别表示平衡点的稳定分支、不稳定分支和鞍点分支。此外，红色实线曲线表示稳定极限环的 u 最大值和最小值。参数值为 $\alpha = 0.07$、 $\beta = 0.2$、 $\gamma = 1.2$ 和$\eta = 0.1$。

2.2.3 Hopf分岔

当模型参数变化导致在 E_* 处计算的雅可比矩阵的迹由正变负时，不稳定的共存平衡点 E_* 可通过 Hopf分岔变为稳定。此处，我们选择 σ 作为 Hopf分岔参数。

求解

$$T_{\sigma_H} \equiv tr[J(E_*; \sigma = \sigma_H)] = 0,$$

我们得到

$$\sigma_H = \frac{(1 - v_*\beta^2 - (\alpha + u_*)\beta) v_*}{\gamma^2 u_*^3 (2u_* - 1)}.$$

这是关于 σ 的隐式表达式，因为 $E_*(u_*, v_*)$ 取决于 σ。系统（7）在 $\sigma = \sigma_H$ 处发生 Hopf分岔，前提是满足以下非双曲性和横截性条件：

$$C1: \quad D_{\sigma_H} \equiv \det[J(E_*; \sigma = \sigma_H)] > 0,$$
$$C2: \quad \frac{d}{d\sigma}(T_\sigma)|_{\sigma=\sigma_H} \neq 0.$$

对于 $\sigma > \sigma_H$， E_* 始终渐近稳定。通过在 $\sigma = \sigma_H$. 处发生的 Hopf分岔，会产生一个包围 E_* 的极限环。极限环的稳定性由第一李雅普诺夫系数 l_1 [55]决定。当 $l_1 < 0$ 时，Hopf分岔为超临界，产生稳定极限环。相反，对于 $l_1 > 0$，亚临界Hopf分岔会产生不稳定极限环。由于内部平衡点 E_*没有显式表达式，无法通过解析方法确定 l_1 的符号。不过，我们通过数值方法得到了 Hopf分岔及其稳定性。我们发现，在参数值 $\alpha = 0.07$、$\beta = 0.2$、$\gamma = 1.2$ 和 $\eta = 0.1$下，Hopf分岔发生在 $\sigma_H = 1.8566$ 处附近的(0.5986, 0.2486)。相应的第一李雅普诺夫系数 $l_1 = -22.7488\pi < 0$，表明该Hopf分岔为超临界。相应的时间分岔图绘于图1(b)中。产生稳定极限环的Hopf分岔会在 $\sigma_{Het} = 1.789 < \sigma_H$. 处经由异宿分岔消失。对于 $\sigma < \sigma_{Het}$，平凡平衡点 E_0 在时间系统(7)中全局渐近稳定。猎物增长的降低

会使系统从稳定共存转变为振荡共存，进一步降低则会通过全局分岔导致系统崩溃。

3 时空模型

在时间模型中加入扩散项，以考虑种群物种的随机运动。为简单起见，我们考虑一维空间域 $\Omega := (0, L)$ 上的时空系统。无量纲时空系统为

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + F_1(u, v), \tag{12a}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = d\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + F_2(u, v), \tag{12b}$$

其中，d 是捕食者与猎物种群的扩散系数之比。上述系统满足初始条件 $u_0(x) \equiv u(x, 0) \geq 0$, $v_0(x) \equiv v(x, 0) \geq 0$，其中 $x \in \Omega$；以及无通量边界条件 $\frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0$，其中 $x \in \partial\Omega := \{0, L\}$。

3.1 整体解的存在性与有界性

为确保模型（12）的适定性，我们证明系统（12）的解整体存在，并在给定初始条件和边界条件下建立其先验界。设 $\mathscr{D} = \Omega \times (0, \infty)$, $\mathscr{D} = \Omega \times (0, \infty)$ 和 $\mathscr{B} = \partial\Omega \times (0, \infty)$.

定理3。对于系统 (12)，当 $\sigma > 4\eta$ 时，以下结论成立：

(a) 若 $u_0(x) \geq 0$ $v_0 x \geq 0$ $u x t > 0$ $v x t > 0$ $\bar{\mathscr{D}}$ $(u x t \quad v x t) \equiv$ 且 ( ) ，则 (,) 和 (,) 属于 ，除非 (,) (,) (0, 0) 属于 $\mathscr{D}$。

(b) 若 $\sup_{\bar{\Omega}} u_0(x) < u_2$，则当 $t \to \infty$. 时，$(u(x,t)\ v(x,t)) \to (0, 0)$ 一致地成立

(c) 若 $\gamma < 1$，则 $(u(x,t)\ v(x,t)) \to (u_A(x), 0)$，其中 $u_A(x)$ 是下列方程的解

$$\begin{cases} \nabla^2 u + \left(\sigma u^2(1-u) - \eta u\right) = 0, \ for\ x \in \Omega, \\ \frac{\partial u}{\partial n} = 0, \ for\ x \in \partial\Omega. \end{cases}$$

(d) 对于任意解 $(u(x,t)\ v(x,t))$ $((12))$

$$\limsup_{t\to\infty} \int_\Omega u(x,t)\,dx \leq u_1|\Omega| \ \ and \ \ \limsup_{t\to\infty} \int_\Omega v(x,t)\,dx \leq \gamma\left(1 + \frac{\sigma}{4} - \eta\right) u_1|\Omega|.$$

证明。（a）由于

$$\frac{\partial F_1(u,v)}{\partial v} \leq 0 \quad \text{and} \quad \frac{\partial F_2(u,v)}{\partial u} \geq 0 \quad \text{for } (u,v) \in \mathbb{R}^2_{\geq 0} = \{u \geq 0, v \geq 0\},$$

系统（12）是一个混合拟单调系统 [57, 58]。令 $(\hat{}u(t), \hat{}v(t))$ 为微分方程的解

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = \sigma u^2(1-u) - \eta u \equiv \sigma u(u-u_1)(u_2-u), \\ \frac{dv}{dt} = \dfrac{\gamma uv}{\alpha + u + \beta v} - v, \\ u(0) = \sup_{\bar{\Omega}} u_0(x) \text{ and } v(0) = \sup_{\bar{\Omega}} v_0(x), \end{cases} \tag{13}$$

其中 u_1 和 u_2 如（8）中所给。显然 $\hat{u}(t) < \rho_1$ 且 $\hat{v}(t) < \rho_2$ [17]，其中 e

$$\rho_1 = \max\{\hat{u}(0), u_1\} \text{ and } \rho_2 = \max\left\{\hat{v}(0), u_1\left(1+\frac{\gamma}{\beta}+\frac{\sigma}{4}-\eta\right)\right\}.$$

根据定义 8 1 2 [57], $(\underline{u}\ x\ t\ \ \underline{v}\ x\ t\ ) = 0,0$ $(\overline{u}\ x\ t\ \ \overline{v}\ x\ t\ ) =..,$ $(u\ t\ ,v\ t\ )$ 12

我们发现 (,) (,) ( ) 和 (,) (,) ˆ( ) ˆ( ) 是系统 ( ) 的下解和上解，因为

$$\frac{\partial \overline{u}(x,t)}{\partial t} - \nabla^2 \overline{u}(x,t) - F_1(\overline{u}(x,t), \underline{v}(x,t)) = 0 \geq 0 = \frac{\partial \underline{u}(x,t)}{\partial t} - \nabla^2 \underline{u}(x,t) - F_1(\underline{u}(x,t), \overline{v}(x,t)),$$

$$\frac{\partial \overline{v}(x,t)}{\partial t} - \nabla^2 \overline{v}(x,t) - F_2(\overline{u}(x,t), \overline{v}(x,t)) = 0 \geq 0 = \frac{\partial \underline{v}(x,t)}{\partial t} - \nabla^2 \underline{v}(x,t) - F_2(\underline{u}(x,t), \underline{v}(x,t)),$$

对于 $(x,t) \in \mathscr{D}$，边界条件为

$$\frac{\partial \overline{u}(x,t)}{\partial n} \geq 0 \geq \frac{\partial \underline{u}(x,t)}{\partial n}, \quad \frac{\partial \overline{v}(x,t)}{\partial n} \geq 0 \geq \frac{\partial \underline{v}(x,t)}{\partial n} \text{ for } (x,t) \in \mathscr{B},$$

初始条件为

$$\underline{u}(x,0) \leq u_0(x) \leq \overline{u}(x,0) \text{ and } \underline{v}(x,0) \leq v_0(x) \leq \overline{v}(x,0) \text{ for } x \in \Omega.$$

现在，利用 [57], 中的定理 8.3.3，我们得出系统 (12) 存在唯一的全局定义解 $\big(u(x,t)\ v(x,t)\big)$，该解满足

$$0 \leq u(x,t) \leq \hat{u}(t) \text{ and } 0 \leq v(x,t) \leq \hat{v}(t).$$

由上文给出的 ρ_1 和 ρ_2 的表达式可知

$$F_1(\rho_1, 0) \leq 0 \leq F_1(0, \rho_2) \text{ and } F_2(\rho_1, \rho_2) \leq 0 \leq F_2(0,0).$$

因此，若定义

$$S = \left\{(u,v) \in C^2(\bar{\mathscr{D}}) : 0 \leq u \leq \rho_1, 0 \leq v \leq \rho_2\right\},$$

且 $\big(u(x,0)\ v(x,0)\big) \in S$，则对于 (x,t)，$u(x,t) > 0$、$v(x,t) > 0$ 或 $\big(u(x,t)\ v(x,t)\big) \equiv (0,0)$（参见 [57]中的定理 8.3.3）。

(b) 由于 $\hat{u}(0) = \sup_\Omega u_0(x)$，我们有 $\hat{u}(0) < u_2$。现在，根据（13）的第一个方程，我们发现当 $t \to \infty$ 时，$\hat{u}(t) \to 0$，因此当 $t \to \infty$ 时，$\hat{v}(t) \to 0$。因此，当 $t \to \infty$. 时，$\big(u(x,t)\ v(x,t)\big) \to (0,0)$ 一致地

(c) 若 $\gamma < 1$，则

$$\frac{d\hat{v}}{dt} \leq (\gamma - 1)\hat{v} < 0,$$

由此可得 $\hat{v}(t) \to 0$ as $t \to \infty$。由于，$0 \leq v(x,t) \leq \hat{v}(t)$，我们得出，对于 $x \in \Omega$，$v(x,t) \to 0$ 一致地 as $t \to \infty$。因此，$u(x,t)$ 的渐近行为由抛物型方程所生成的半流决定

$$\begin{cases} u_t = \nabla^2 u + \big(\sigma u^2(1-u) - \eta u\big), \text{ for } x \in \Omega,\ t > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial n} = 0, \text{ for } x \in \partial\Omega. \end{cases} \tag{14}$$

现在，梯度系统（14）的每条轨道都收敛到一个稳态 $u_A(x)$ [59]。然后，利用渐近自治动力系统的理论[59], ，我们得出结论：解（$u(x,\ t)\ v(x,\ t)$）$\to (u_A(x),\ 0)$ 当 $t \to \infty$。

(d) 若 $\hat{u}(0) > u_2$，则 $\hat{u}(t) \to u_1$ 当 $t \to \infty$。因此，对于任意 $\epsilon > 0$，存在 $T_0 > 0$，使得 $u(x, t) \le u_1 + \epsilon$，当 $(x, t) \in \Omega \times (T_0, \infty)$ 时。因此

$$\limsup_{t\to\infty} \int_\Omega u(x,t)\,dx \le u_1|\Omega|.$$

为估计 ound $v(x,t)$ 的界，我们引入 $P(t) = \int_\Omega u(x,t)\,dx$ 和 $Q(t) = \int_\Omega v(x,t)\,dx$。 n

$$\begin{aligned}
\frac{dP}{dt} &= \int_\Omega \nabla^2 u\,dx + \int_\Omega \left[\sigma u^2(1-u) - \eta u - \frac{uv}{\alpha+u+\beta v}\right] dx,\\
\frac{dQ}{dt} &= d\int_\Omega \nabla^2 v\,dx + \int_\Omega \left[\frac{\gamma uv}{\alpha+u+\beta v} - v\right] dx.
\end{aligned}$$

利用 Neumann 边界条件，可得

$$\begin{aligned}
\frac{d}{dt}(\gamma P + Q) = \int_\Omega \gamma\big(\sigma u^2(1-u) - \eta u\big)\,dx - Q &\le -(\gamma P + Q) + \gamma(1 + \frac{\sigma}{4} - \eta)P\\
&\le -(\gamma P + Q) + \gamma(1 + \frac{\sigma}{4} - \eta)(u_1 + \epsilon)|\Omega| \quad \text{for } t > T_0.
\end{aligned}$$

对上式积分得

$$\gamma P(t) + Q(t) \le \gamma(1 + \frac{\sigma}{4} - \eta)(u_1 + \epsilon)|\Omega| + \epsilon \quad \text{for } t > T_1,$$

其中 $T_1 > T_0$。由于 $P(t) \ge 0$，可得

$$\limsup_{t\to\infty} Q(t) \le \gamma(1 + \frac{\sigma}{4} - \eta)u_1|\Omega|.$$

□

3.2 均匀稳态分析

时间模型（7）的平衡点对应于时空模型的均匀稳态。因此，系统（12）具有与平凡稳态 E_0、半平凡稳态 E_1 和 E_2以及共存稳态E_*.相对应的均匀稳态解。此处讨论这些均匀稳态解的稳定性。

定理 4. 假设 $\sigma > \sigma_{TC}$ 和 $\gamma > 1$，则以下条件成立：

(a) 平凡稳态 $E_0(0, 0)$ 始终渐近稳定。

(b) 半平凡稳态 $E_1(u_1, 0)$ 和 $E_2(u_2, 0)$ 始终不稳定。

(c) 共存稳态 $E_*(u_*, v_*)$ 在以下条件下渐近稳定：

$$\sigma > \frac{v_*}{\gamma^2 u_*^3(2u_* - 1)} \equiv \sigma_S,$$

且当 $\sigma < \sigma_H$.时不稳定

证明。 (12) 在均匀稳态 $E(u_e, v_e)$ 附近的线性化系统可表示为

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \mathcal{L}(W) := \mathcal{D}\nabla^2 W + J(E)W,$$

其中 J（E）定义于（10）中， $\mathcal{D}$ =diag(1， d）以及 $W \in C^2$（$\bar{\mathscr{D}}$） $\times C^2$（$\bar{\mathscr{D}}$）。

令 $0 = k_0 < k_1 < \cdots < k_j < \cdots$ 为特征值， E（k_j）为对应于特征值 k_j 的特征函数空间，对于特征值问题

$$\begin{aligned} -\nabla^2 w &= kw \quad \text{in } \Omega, \\ \frac{\partial w}{\partial n} &= 0 \qquad \text{on } \partial\Omega. \end{aligned}$$

进一步地，设 $\{\psi_{i,j}$： $i = 1$、 $\cdots$， $\mathbf{dim}\big(E$（k_j）$\big)\}$ 是 E（k_j）的一个正交基集，并且 $\mathcal{W}_{ij} = \{c\psi_{i,j}$： $c =$（c_1， c_2）$^T\}$。令 $\mathcal{W}_j = \bigoplus \mathbf{dim}_{(E(k_j)\ i=1}$ $\mathcal{W}_{ij}$ 为 $\mathcal{W}_{ij}$ 的直和。可以证明

$$\mathcal{W} \equiv \left\{ (\phi, \psi)^T \in C^2(\bar{\Omega}) \times C^2(\bar{\Omega}) : \frac{\partial \phi}{\partial n} = \frac{\partial \psi}{\partial n} = 0 \ \text{ for } x \in \partial\Omega \right\} = \bigoplus_{j=1}^{\infty} \mathcal{W}_j, \tag{15}$$

并且 $\mathcal{W}_j$ 在算子 $\mathcal{L}$ 下是不变的。现在，当且仅当 λ 是矩阵 $\mathcal{L}_j = -k_j\mathcal{D} + J$（$E$）对于某个 $j \geq 0.$ 的特征值时， λ 才是 $\mathcal{L}$ 的特征值。 $\mathcal{L}_j$ 的特征方程为

$$\det(\lambda I - \mathcal{L}_j) = \lambda^2 - \mathrm{trace}(\mathcal{L}_j)\lambda + \det(\mathcal{L}_j),$$

其中迹($\mathcal{L}_j$) $= a_{10} + b_{01} -$ (1 + d)k_j， 行列式($\mathcal{L}_j$) $= dk_j^2 -$ ($da_{10} + b_{01}$)$k_j +$ ($a_{10}b_{01} - a_{01}b_{10}$)。

(a) 在 E_0 处，我们得到 $J(E_0) = \begin{pmatrix} -\eta & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$， 且迹($\mathcal{L}_j$) $= -1 - \eta -$ (1 + d)$k_j < 0$， 行列式($\mathcal{L}_j$) $=$ $dk_j^2 +$($d\eta$ + 1)$k_j + \eta > 0.$ 因此， E_0 始终是渐近稳定的。

(b) 对于 E(u, 0)，我们得到 $J(E) = \begin{pmatrix} \sigma u(1 - 2u & \frac{u}{\alpha+u} \\ 0 & -1 + \frac{\gamma u}{\alpha+u} \end{pmatrix}$)。对于 $j = 0$， $\mathcal{L}_j$ 有一个正特征值 $-1 + \frac{\gamma u}{\alpha+u} > 0$，因为 $\gamma > 1$ 且 $\sigma > \sigma_{TC}$。因此， E_1 和 E_2 都是不稳定的。

(c) 根据雅可比矩阵 $J(E_*)$，由（11）可得 $a_{01} < 0$， $b_{10} > 0$ 以及 $b_{01} < 0$.现在， E_* 当且仅当以下条件成立时，才渐近稳定

$$\mathrm{trace}(\mathcal{L}_j) < 0 \text{ and } \det(\mathcal{L}_j) > 0 \text{ for all } j. \tag{16}$$

若 $\sigma > \sigma_S$，则 $a_{10} < 0$ ，且（16）中的两个条件均满足。因此，稳态解 E_* 在 $\sigma > \sigma_S$时稳定。另一方面， $a_{10} + b_{01} > 0$ 当 $\sigma < \sigma_H$ 时，这导致 $\mathbf{trace}(\mathcal{L}_j) > 0$ 当 $j = 0$时。因此， $\mathcal{L}_0$ 的一个特征值必定具有正实部，且稳态 E_* 变得不稳定。 □

注 1. 由定理 5可知， E_* 当 $\sigma > \sigma_S$ 时渐近稳定，当 $\sigma < \sigma_H$ 时不稳定，且与扩散参数的取值 d 无关。因此，系统（12）在平凡稳态 E_0 与共存稳态 E_* 之间呈现双稳态，条件为 $\sigma > \sigma_S$。当 $\sigma < \sigma_S$时，系统可能呈现各种非恒定驻定解，我们将在第 4 节讨论。

备注 2. 由于半平凡稳态始终是鞍点，因此可能会出现行波解，我们将在第 5.1 节讨论这一点。

3.3 稳态解

空间-时间　　时空系统（12）存在与时间无关的解（u（x）　v（x））， 它们满足

$$\frac{d^2u}{dx^2} + F_1(u,v) = 0, \quad d\frac{d^2v}{dx^2} + F_2(u,v) = 0, \quad \text{for } x \in \Omega, \tag{17}$$

以及 $\frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0$ 在 $\partial\Omega$ 上的边界条件。在此，我们确定建立此类解的存在性和不存在性的条件。

3.3.1 非恒定稳态解的不存在性

在此，我们证明非恒定解不存在。在证明主要定理之前，我们需要以下命题。

命题 1. 假设 $(u(x)\ v(x))$ 是方程 (17) 的非负非平凡解。那么，$(u(x)\ v(x))$ 要么是满足 (14) 的半平凡解 $(u(x), 0)$，要么是满足以下条件的共存解 $(u(x)\ v(x))$

$$0 < u(x) < u_1 \ \textit{and}\ 0 < v(x) < M^* \equiv \gamma u_1 \left(\frac{\sigma}{4} - \eta\right) \ \textit{for}\ x \in \Omega.$$

证明。如果对于某个 $x \in \Omega$，有 $v(x_0) = 0$，则强最大值原理意味着 $v(x) \equiv 0$，且 $u(x)$ 满足（14）。另一方面，如果存在 $x_0 \in \Omega$ 使得 $u(x_0) = 0$，则强最大值原理给出 $u(x) \equiv 0$，这也意味着 $v(x) \equiv 0$。因此，另一种可能性是对于 $x \in \Omega$，$u(x) > 0$ 且 $v(x) > 0$。

根据定理 3（d），我们有 u（x） $\le u_1$ 对于 $x \in \Omega$，因为 $t \to \infty$，因此强最大值原理意味着 u（x） $< u_1$ 对于 $x \in \Omega$。现在由（17），我们得到

$$\begin{aligned} -(\gamma\nabla^2 u + d\nabla^2 v) = \gamma\big(\sigma u^2(1-u) - \eta u\big) - v &= -\frac{1}{d}(\gamma u + dv) + \gamma u\left(\sigma u(1-u) - \eta + \frac{1}{d}\right) \\ &\le -\frac{1}{d}(\gamma u + dv) + \gamma u_1\left(\frac{\sigma}{4} - \eta + \frac{1}{d}\right). \end{aligned}$$

然后利用最大值原理定理 [60]，我们得到

$$(\gamma u + dv) \le \gamma d u_1\left(\frac{\sigma}{4} - \eta + \frac{1}{d}\right) \quad \text{for } x \in \Omega,$$

这就得到了所需的估计

$$0 < v(x) < M^* \quad \text{for } x \in \Omega.$$

□

定理 5。如果 $\sigma > 4\eta$ 且 $\gamma > 1$，则存在 $d^* = d^*$（α，β，γ，σ，η，$|\Omega|$）使得系统（12）对于 $d^* < d < 1$ 不存在非恒定稳态解。

证明。设 $\big(u(x)\ v(x)\big)$ 是方程 (17) 的一个非常数解。则

$$\int_\Omega (u - \bar{u})dx = \int_\Omega (v - \bar{v})dx = 0, \ \text{where } \bar{u} = \frac{1}{\Omega}\int_\Omega u(x)dx, \ \text{and} \quad \bar{v} = \frac{1}{\Omega}\int_\Omega v(x)dx.$$

将方程 (17) 的第一个方程乘以 $u-\bar{u}$，并利用无通量边界条件在 Ω 上积分，可得

$$\int_\Omega |\nabla(u-\bar{u})|^2 dx = \int_\Omega (u-\bar{u})F_1(u,v)dx = \int_\Omega (u-\bar{u})\big(F_1(u,v)-F_1(\bar{u},\bar{v})\big)dx \equiv I_1+I_2,$$

其中。

$$I_1 = \int_\Omega (u-\bar{u})\big(u(u-u_1)(u_2-u)-\bar{u}(\bar{u}-u_1)(u_2-\bar{u})\big)dx,$$
$$I_2 = \int_\Omega (\bar{u}-u)\left(\frac{uv}{\alpha+u+\beta v}-\frac{\bar{u}\bar{v}}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\right)dx.$$

类似地，将式 (17) 的第二个方程乘以 $v-\bar{v}$，并利用无通量边界条件在 Ω 上积分，可得

$$\begin{aligned} d\int_\Omega |\nabla(v-\bar{v})|^2 dx &= \int_\Omega (v-\bar{v})F_2(u,v)dx \\ &= \int_\Omega (v-\bar{v})^2\left(\frac{\gamma u}{\alpha+u+\beta v}-1\right)dx + I_3, \end{aligned}$$

其中

$$I_3 = \int_\Omega (v-\bar{v})\bar{v}\left(\frac{\gamma u}{\alpha+u+\beta v}-1\right)dx.$$

利用 I_1、I_2 和 I_3 的上界（见附录 A），可得

$$\int_\Omega |\nabla(u-\bar{u})|^2 dx \le \left(\frac{u_1}{2\alpha}+u_1(2-u_2)\right)\int_\Omega (u-\bar{u})^2 dx + \frac{u_1}{2\alpha}\int_\Omega (v-\bar{v})^2 dx. \tag{18}$$

$$d\int_\Omega |\nabla(v-\bar{v})|^2 dx \le \frac{\gamma}{2\beta}\int_\Omega (u-\bar{u})^2 dx + \left(\frac{\gamma}{2\beta}+(\gamma-1)\right)\int_\Omega (v-\bar{v})^2 dx. \tag{19}$$

将式 (18)、(19相加并利用 Poincare不等式，可得

$$\int_\Omega |\nabla(u-\bar{u})|^2 dx + d\int_\Omega |\nabla(v-\bar{v})|^2 dx \le \frac{1}{k_1}\left(A\int_\Omega |\nabla(u-\bar{u})|^2 dx + B\int_\Omega |\nabla(v-\bar{v})|^2 dx\right), \tag{20}$$

其中

$$A = \frac{\gamma}{2\beta}+\frac{u_1}{2\alpha}+u_1(2-u_2) \text{ and } B = \frac{\gamma}{2\beta}+(\gamma-1)+\frac{u_1}{2\alpha}.$$

If

$$\min\{1,d\} \ge \frac{1}{k_1}\max\{A,B\} \equiv d^*,$$

then

$$\nabla(u-\bar{u}) = \nabla(v-\bar{v}) = 0,$$

这将导出常数解。 □

注3。定理5 在任何参数组下都不适用，只要 $d^* > 1$。当 $d^* < 1$时，第一个波数 k_1 必须很大，这会导致区域大小很小。为了通过数值模拟验证定理5，考虑长度为 $|\Omega| = 1$ 的一维区域，参数值为$\eta = 0.1$，$\alpha = 0.2$，$\beta = 2.4$，$\gamma = 1.3$，以及 $\sigma = 1.5$. 。利用这些参数值，我们得到 $d^* = 0.4439$，且系统始终呈现均匀稳态，对应于平凡稳态 E_0 或共存稳态 E_*，当 $d^* < d < 1$.

3.4 非恒定稳态解的存在性

这里我们使用Leray–Schauder度理论证明方程（12）存在正的非恒定稳态解。我们定义 $W=(u,\ v)^T,\ \ W_*=(u_*,$ $v_*)^T,\ \ \mathcal{W}^+=\{W\in\mathcal{W}:\ u,\ v>0$在 $\bar{\Omega}\}$上，以及 $\mathcal{F}(W)=(F_1,$
其中 $\mathcal{W}$ 已在（15）中定义。我们将系统（17）写成

$$\begin{cases} -\nabla^2 W=\mathcal{F}(W), & x\in\Omega,\\ \frac{\partial W}{\partial n}=0, & x\in\partial\Omega. \end{cases} \tag{21}$$

现在，系统（21）存在正解 W 当且仅当

$$\mathcal{T}(W):=W-(\mathcal{I}-\nabla^2)^{-1}\{\mathcal{F}(W)+W\}=0\ \text{ for } W\in\mathcal{W}^+,$$

其中 $\mathcal{I}$ 是恒等算子，$(\mathcal{I}-\nabla^2)^{-1}$ 是在 Neumann 边界条件下$(\mathcal{I}-\nabla^2)$的反函数。我们注意到

$$D_W\mathcal{F}(W_*)=\mathcal{A},\ \text{and}\ D_W\mathcal{T}(W_*)=\mathcal{I}-(\mathcal{I}-\nabla^2)^{-1}(\mathcal{I}+\mathcal{A}),$$

其中

$$\mathcal{A}=\begin{pmatrix} a_{10} & a_{01}\\ d^{-1}b_{10} & d^{-1}b_{01}\end{pmatrix}.$$

现在，λ是 $D_W\mathcal{T}(W_*)$的特征值，当且仅当 $\lambda(1+k_j)$是矩阵$(k_j\mathcal{I}-\mathcal{A})$的特征值。因此，$D_W\mathcal{T}(W_*)$可逆，当且仅当

$$\mathcal{H}(k_j,d):=\det(k_j\mathcal{I}-\mathcal{A})=d^{-1}\big(dk_j^2-k_j(da_{10}+b_{01})+\mathrm{D}\big)\neq 0\ \text{for all}\ j\geq 0.$$

根据Leray–Schauder定理，我们知道，如果 $D_W\mathcal{T}(W_*)$可逆，那么

$$\text{index}(\mathcal{T}(.),\mathcal{W}_*)=(-1)^{\xi},$$

其中，ξ 是 $D_W\mathcal{T}(W_*)$所有负特征值的代数重数之和。这引出了以下引理[61]:

引理6. 如果对所有 $j\geq 1,\ \ \mathcal{H}(k_j,d)\neq 0$，那么

$$\text{index}(\mathcal{T}(.),\mathcal{W}_*)=(-1)^{\xi},$$

其中

$$\xi:=\sum_{j\geq 1,\ \mathcal{H}(k_j,d)<0}\dim E(k_j).$$

现在我们给出一个定理，该定理保证至少存在一个正的非恒定解。为此，我们假设

$$a_{10}>0\ \text{and}\ a_{10}d+b_{01}>2\sqrt{d\mathrm{D}}>0. \tag{22}$$

那么 $\mathcal{H}(k,d)=0$ 有两个实根 $k_\pm$，其中

$$k_\pm=\frac{(da_{10}+b_{01})\pm\sqrt{(da_{10}+b_{01})^2-4d\mathrm{D}}}{2d}.$$

定理7. 假设 (22) 成立。若存在一些整数 $0\leq n_1<n_2$ 使得

$$k_-\in(k_{n_1},k_{n_1+1}),\ k_+\in(k_{n_2},k_{n_2+1}), \tag{23}$$

且 $\sum_{j=n_1+1}^{n_2}$维数$E(k_j)$ 为奇数时，模型（12）至少有一个正的非恒定解。

证明。 我们利用拓扑度和同伦不变性来证明该定理。定理 5¯蕴含存在 $d < d$ 使得

¯(i) 系统 (17) 的扩散系数 d 没有非恒定解,

¯(ii) $\mathcal{H}(k_j, d) > 0$ 对所有 $j \geq 0$.

对于 $\tau \in [0, 1]$, 我们定义

$$\overline{\mathcal{F}}(\tau, W) = \left(F_1, \left(\tau d + (1-\tau)\bar{d}\right)^{-1} F_2\right)^T$$

并考虑问题

$$\begin{cases} -\nabla^2 W = \overline{\mathcal{F}}(\tau, W) & x \in \Omega, \\ \frac{\partial W}{\partial n} = 0 & x \in \partial\Omega. \end{cases} \tag{24}$$

当且仅当系统 (24) 存在正解 W

$$\overline{\mathcal{T}}(\tau, W) = W - (\mathcal{I} - \nabla^2)^{-1}\left(\overline{\mathcal{F}}(\tau, W) + W\right) = 0 \text{ for } W \in \mathcal{W}^+.$$

直接计算可得

$$D_W \overline{\mathcal{T}}(\tau, W_*) = \mathcal{I} - (\mathcal{I} - \nabla)^{-1}(\mathcal{I} + \overline{\mathcal{A}}),$$

其中

$$\overline{\mathcal{A}} = \begin{pmatrix} a_{10} & a_{01} \\ (\tau d + (1-\tau)\bar{d})^{-1})b_{10} & (\tau d + (1-\tau)\bar{d})^{-1})b_{01} \end{pmatrix}.$$

因此， W 是方程（17）的正的非恒定解，当且仅当它在 $\tau = 1$.时是方程（24）的解。注意，$\overline{\mathcal{F}}$（1，W）$= \mathcal{F}$（W），且 $D_W\overline{\mathcal{T}}$（1，$W_*$）$= D_W\mathcal{T}$（$W_*$）。现在由（23），可得

$$\begin{cases} \mathcal{H}(k_j, d) < 0 & \text{for } n_1 + 1 \leq j \leq n_2, \\ \mathcal{H}(k_j, d) > 0 & \text{otherwise.} \end{cases} \tag{25}$$

此外，利用引理 1，可得

$$\xi = \sum_{j \geq 0,\, H(k_j, d) < 0} \dim E(k_j) = \sum_{j=n_1+1}^{n_2} \dim E(k_j),$$

这是一个奇数。因此

$$\text{index}(\overline{\mathcal{T}}(1, W_*) = (-1)^{\xi} = -1.$$

利用（ii），可得

$$\text{index}(\overline{\mathcal{T}}(0, W_*) = (-1)^0 = 1.$$

利用命题1，我们观察到存在 $\tilde{M} > 0$ 使得 $\tilde{M}^{-1} < u$， $v < \tilde{M}$ 对所有 $\tau \in [0, 1]$˜，从而 $\overline{\mathcal{T}}$（τ， W）$\neq 0$. 考虑集合 $\mathbb{B}$（M）定义如下

$$\mathbb{B}(\tilde{M}) = \left\{ W \in \mathcal{W} \,:\, \tilde{M}^{-1} < u, v < \tilde{M} \right\}.$$

˜若该系统在 $\mathbb{B}(M)$ 中有唯一解 W_*，则应用拓扑度的同伦不变性可得

$$\deg\left(\overline{\mathcal{T}}(0, \cdot), 0, \mathbb{B}(\tilde{M})\right) = \deg\left(\overline{\mathcal{T}}(1, \cdot), 0, \mathbb{B}(\tilde{M})\right). \tag{26}$$

˜此外，方程 $\overline{T}(0,W) = 0$和 $\overline{T}(1,W) = 0$在 $\mathbb{B}(M)$ 中均有唯一正解 W_*。现在，

$$\deg\left(\overline{T}(0,\cdot),0,\mathbb{B}(\tilde{M})\right) = \text{index}(\overline{T}(0,W_*) = (-1)^0 = 1$$

and

$$\deg\left(\overline{T}(1,\cdot),0,\mathbb{B}(\tilde{M})\right) = \text{index}(\overline{T}(1,W_*) = (-1)^\xi = -1.$$

这与（26）矛盾，因此，$\overline{T}$（1，W）至少有一个不同于 W_*的正解。由于系统（12）具有唯一的均匀稳态 W_*，系统（12）在˜中至少有一个正的非恒定稳态解 $\mathbb{B}$（M）。

□

4 平稳解的延拓

上一节中，我们讨论了非恒定解的存在性与不存在性。现在，我们希望探究各种非恒定解的起源，包括依赖于模态的图灵解和局域解，以及它们的延拓。通过将系统（12）转化为由四个一阶常微分方程组成的系统，可以分析系统（17）的平稳解：

$$\frac{du}{dx} = w,\ \frac{dv}{dx} = z,\ \frac{dw}{dx} = -F_1(u,v),\ \frac{dz}{dx} = -\frac{1}{d}F_2(u,v).$$

在（u_*, v_*, 0, 0）处对应的线性化系统可写为

$$\frac{dZ}{dx} = BZ,$$

其中

$$Z = \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \\ z \end{pmatrix} \text{ and } B = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ -a_{10} & -a_{01} & 0 & 0 \\ -b_{10}/d & -b_{01}/d & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

矩阵 B 的特征方程为

$$H(\lambda^2) := d\lambda^4 + (da_{10} + b_{01})\lambda^2 + \mathrm{D} = 0. \tag{27}$$

$H(\lambda^2)$ 是关于 λ^2. (27) 的二次多项式，其零点在复平面上始终关于实轴和虚轴对称。在图灵分岔阈值和 BD转变阈值处，(27) 有一对重数为二的特征值。这些情况发生在

$$\mathrm{D} = \frac{(da_{10} + b_{01})^2}{4d} \tag{28}$$

且 $H(\lambda^2)$ 化简为

$$H(\lambda^2) = (\lambda^2 - K)^2,\ \text{where } K = \frac{da_{10} + b_{01}}{2d}.$$

请注意，图灵分岔对应于 $K < 0$，而 BD转变对应于 $K > 0$[19, 18, 62]。图灵分岔和 BD转变的阈值满足 (28)。现在，我们通过数值模拟和数值延拓验证这些结果。

在所有计算中，我们将参数值 $\eta = 0.1$、$\alpha = 0.07$、$\beta = 0.2$ 和 $\gamma = 1.2$ 固定不变。我们将 σ 视为分岔参数。相应的图灵分岔阈值和 BD

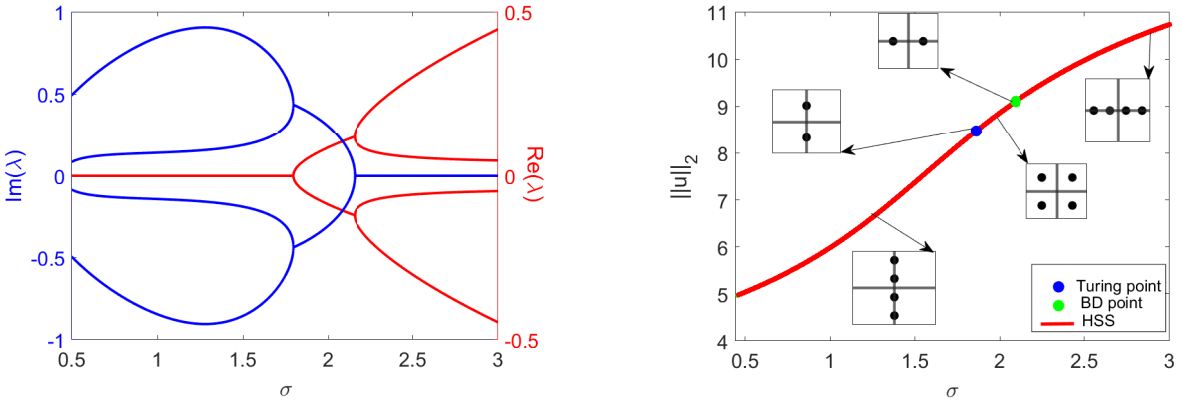


图 2: （a）特征方程（27）特征值的实部和虚部。（b）特征值的位置以及共存的均匀稳态（HSS）分支。其他参数值为 $\alpha = 0.07$, $\beta = 0.2$, $\gamma = 1.2$, $\eta = 0.1$ 和 $d = 46$。

转变阈值分别为 $\sigma_T = 1.861$ 和 $\sigma_{BD} = 2.098$ 。两个分岔阈值均标注在图 2（b）中，同时还标出了 $||u||_2$ 均匀稳态的，其中

$$||u||_2 = \sqrt{\int_\Omega (u^2) dx}.$$

多种不同于图灵解的局域结构解从 BD 转变点涌现。

为追踪平稳解随分岔参数的变化，我们使用 Matlab 软件包 pde2path [63]。我们考虑空间域大小 $L = 200$以及扩散参数$d = 46$。图灵模态解和局域结构解的数值延拓结果绘于图3（a）。不同模态的图灵解从不同的分岔点（BP） [涌现，见图3（b）]。BP 点可通过求解以下方程中的 σ （隐式）来找到：

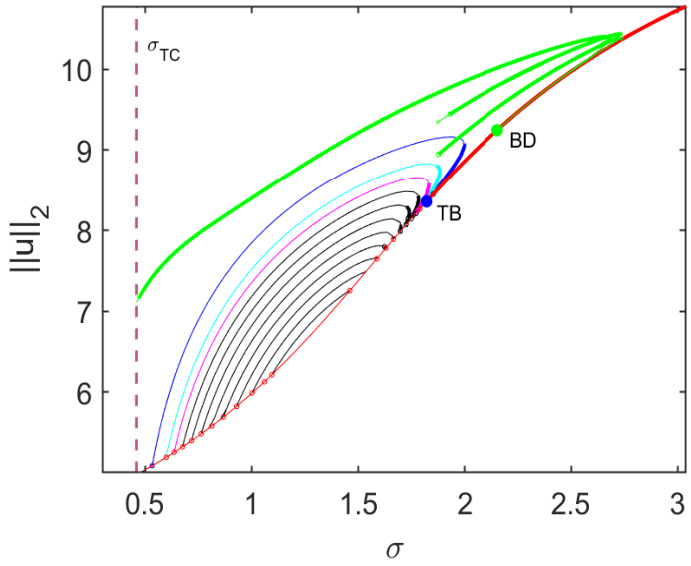
$$d\left(\frac{n\pi}{L}\right)^4 + (da_{10} + b_{01})\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 + \mathrm{D} = 0, \tag{29}$$

其中 n是相应的不稳定图灵模态。例如，分岔点$_1$, BP$_2$, 和分岔点$_3$ 分别对应于 $n = 19$，分别为 20 和 21。我们在附录 B 中展示了 19 模态、 20 模态和 30 模态图灵解以及局域解。

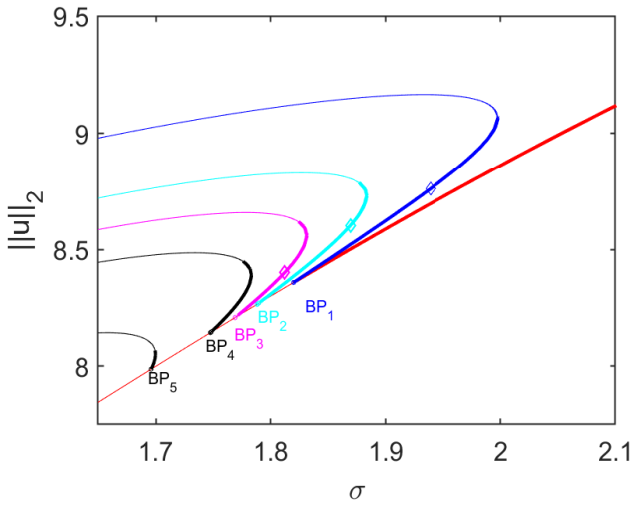
在图 3中，我们观察到各种图灵模态解和局域解的多分支。参数值 $\sigma = 1.86$ 满足图灵不稳定性判据。然而，当以共存稳态 E_* 作为初始条件，并在其周围施加小振幅空间异质性进行数值模拟时，系统（12）不会产生稳定的图灵解。数值解的演化显示，在局域解与图灵解之间存在一个漫长的振荡转变，最终稳定为稳态局域解（见图 4）。因此，我们得出结论：局域解优于图灵解。

5 随时间变化的解

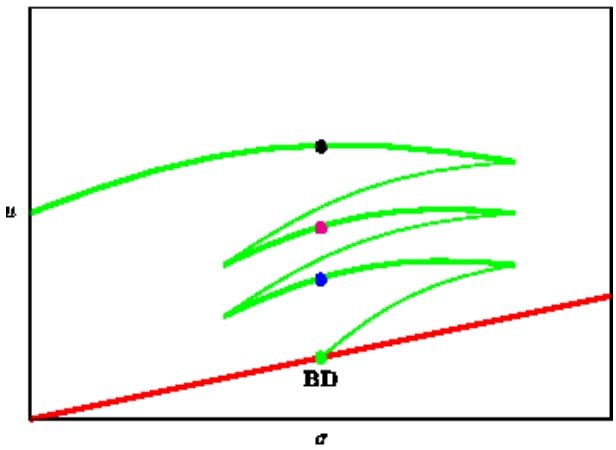
在这里，我们研究一些时变解，即行波、时空混沌和移动脉冲解。



(a)



(b)

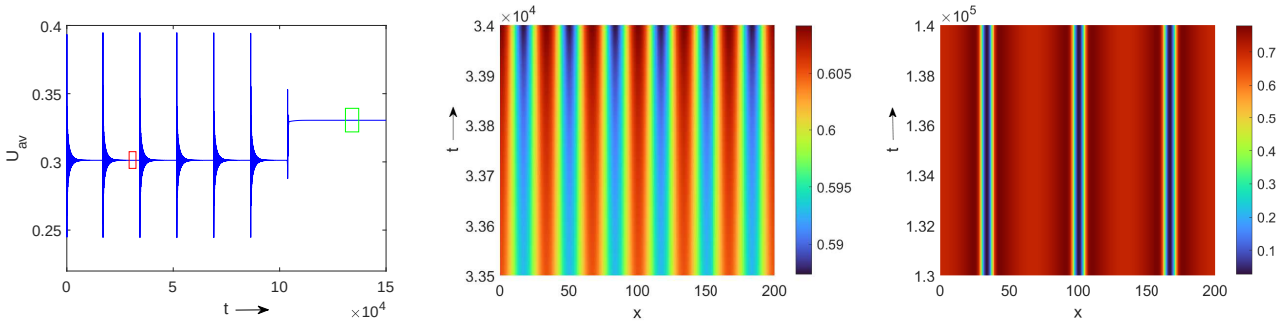


(c)

图3: （a）稳态图灵图案和局域斑图的分岔图。红色曲线表示均匀分支，绿色曲线表示局域斑图。其他颜色的曲线表示不同模态的图灵静态分支。实色曲线表示稳定分支，浅色曲线表示不稳定分支。（b）图灵模态解分岔图的放大图。（c）局域斑图解的示意性分岔图。其他参数值为 $\eta = 0.1$、$\alpha = 0.07$、$\beta = 0.2$、$\gamma = 1.2$ 和$d = 46$.

5.1 行波解

在不稳定的共存均匀稳态附近施加小振幅非均匀扰动，可得到非均匀稳态解。然而，在小区域内引入捕食者，而其余区域由猎物种群占据，会展现出捕食者的入侵扩散。我们观察到，共存均匀稳态 $E_*(u_*, v_*)$ 可能稳定，也可能不稳定；而无捕食者的均匀稳态 $E_1(u_1, 0)$ 始终是鞍点。考虑 E_* 是稳定均匀稳态的情形。在这里，我们研究稳定区域和不稳定区域



(a) (b) (c)

解 u 的演化：(a) u 的空间平均值随时间的变化；(b) 与时间序列图中红色矩形 [（见 (a)）] 对应的时空图；(c) 与时间序列图中绿色矩形 [（见 (a)）] 对应的时空图。这里，参数值为 $\alpha = 0.07$、$\beta = 0.2$、$\gamma = 1.2$、$\eta = 0.1$、$\sigma = 1.86$ 和 $d = 46$。

行波解的

$$u(x,t) = U(\xi) \quad \text{and} \quad v(x,t) = V(\xi)$$

连接稳态 E_1 和 E_*，其中 $\xi = x+ct$ 和 c 为波速。现在，满足 $\big(U(\xi), V(\xi)\big)$

$$c\frac{dU}{d\xi} = \frac{d^2U}{d\xi^2} + F_1(U,V), \tag{30a}$$

$$c\frac{dV}{d\xi} = d\frac{d^2V}{d\xi^2} + F_2(U,V), \tag{30b}$$

以及

$$\big(U(-\infty), V(-\infty)\big) = E_1 \text{ and } \big(U(\infty), V(\infty)\big) = E_*.$$

用由 [52] 定义的新变量表示

$$X(t) = U(ct),\ Y(t) = \frac{1}{c}\left(cU(ct) - U'(ct)\right),$$
$$W(t) = V(ct),\ Z(t) = \frac{1}{c}\left(cV(ct) - dV'(ct)\right),$$

系统 （30）转化为一个由四个一阶常微分方程组成的系统：

$$X' = c^2(X-Y),\ Y' = F_1(X,W),\ W' = \frac{c^2}{d}(W-Z)),\ Z' = F_2(X,W). \tag{31}$$

系统 (31) 中对应于 E_1 和 E_* 的稳态为 $\mathcal{E}_1(u_1, u_1, 0, 0)$ 和 $\mathcal{E}_*(u_*, u_*, v_*, v_*)$。现在，我们在 $\mathbb{R}^4$ 中构造一个楔形区域，使得 $\mathcal{E}_*$ 位于该区域内部，并寻找一个限制在此区域内、连接稳态 $\mathcal{E}_1$ 和 $\mathcal{E}_*$ 的解。如果 $0 < X < u_1$和 $W > 0$，那么

$$-W < Z' = F_2(X,W) < (\gamma - 1)W.$$

利用上述不等式，我们首先要比较系统（31）的向量场与以下平面系统

$$W' = \frac{c^2}{d}(W-Z)) \text{ and } Z' = -W. \tag{32}$$

命题 2. 系统（32）存在一个严格单调递减的解 $W_1(t)$ $Z_1(t)$ 对于 $t \in(-\infty, \infty)$ 其满足 $Z_1(t) > W_1(t) > 0$ 并且

$$W_1(t) \to 0, Z_1(t) \to 0 \ as \ t \to \infty,$$
$$W_1(t) \to \infty, Z_1(t) \to \infty \ as \ t \to -\infty.$$

证明。 线性系统 (32) 存在一个负特征值

$$\lambda_1 = \frac{c^2 - \sqrt{c^4 + 4dc^2}}{2d}$$

其对应的特征向量为

$$v_1 = (1, m)^T, \text{ where } m = \frac{c^2 + \sqrt{c^4 + 4dc^2}}{2c^2} > 1.$$

因此， 系统 (32) 在三角区域内具有一个局部一维稳定流形 n

$$S = \{(W, Z) : Z > W \geq 0\} \cup (0, 0).$$

若解 $(W_1(t)\ Z_1(t))$ 从点 $(W_0, Z_0) \in S$ 出发，则当 $t \to \infty$. 时， $W_1(t)\ Z_1(t) \to 0$。此外，我们很容易观察到，系统 (31) 的向量场在 $\{Z = W\}$ 一侧的 S 处垂直向下，而在 $W = 0$ 一侧的向量场水平向左。因此，解 $\big(W_1(t)\ Z_1(t)\big)$ 可对所有 $t < 0$ 延拓，且 $\big(W_1(t)\ Z_1(t)\big)$ 对所有 $t < 0$ 均保持在三角区域 S 内。由于 $W_1'(t) = \frac{c^2}{d}(W_1 - Z_1) < 0$ 且 $Z_1'(t) < 0$，我们得出结论：当 $t \to -\infty$. 时， $W_1(t)\ Z_1(t) \to \infty$ 。 □

由于， W_1（t）是一个严格递减的函数， W_1 具有反函数 W_1^{-1}: $(0, \infty)$: $\to \mathbb{R}$ 使得W_1（t） $= W$ 当且仅当 $t = W_1^{-1}$（W），对所有 $W > 0$. 因此，我们可以将系统（32）在 S 内的稳定流形表示为函数 ζ : $[0, \infty)$ $\to [0, \infty)$ 的图像:

$$\zeta(W) = Z_1\big(W_1^{-1}(W)\big) \text{ for } W > 0 \ \text{ with } \zeta(0) = 0.$$

现在我们定义一个楔形区域 $\Sigma \in \mathbb{R}^4$ [52] 如下:

$$\Sigma = \left\{(X, Y, W, Z) : 0 \leq X \leq u_1, Y \in \mathbb{R}, W \geq 0, \frac{1}{2}W \leq Z \leq \zeta(W)\right\}.$$

Σ 的边界由曲面 $B_1 - B_4$ 和 $C_3 - C_5$ 组成，其定义为

$$B_1 = \{0 < X < u_1, Y \in \mathbb{R}, W > 0, Z = \zeta(W)\},$$
$$B_2 = \left\{0 < X < u_1, Y \in \mathbb{R}, W > 0, Z = \frac{1}{2}W\right\},$$
$$B_3 = \left\{X = u_1, Y < u_1, 0 < \frac{1}{2}W \leq Z \leq \zeta(W)\right\},$$
$$B_4 = \left\{X = 0, 0 < Y, 0 < \frac{1}{2}W \leq Z \leq \zeta(W)\right\},$$
$$C_3 = \left\{X = u_1, Y \geq u_1, 0 < \frac{1}{2}W \leq Z \leq \zeta(W)\right\},$$
$$C_4 = \left\{X = 0, 0 \leq Y, 0 < \frac{1}{2}W \leq Z \leq \zeta(W)\right\},$$
$$C_5 = \{0 \leq X \leq u_1, W = Z = 0\}.$$

设 $\Phi(t, \mathrm{p}) = (X(t)\ Y(t)\ W(t)\ Z(t))$ 为系统 (31) 的流，其中 $\Phi(0, \mathrm{p}) = \mathrm{p} \in \mathbb{R}^4$。若 $M = \frac{1}{d}\left(\frac{\gamma u_1}{\alpha + u_1} - 1\right)$，则流 $\Phi(t, \mathrm{p})$ 满足以下命题 [52]:

命题 3. (i) 若 $c \geq 2d\sqrt{M}$，则系统 (31) 存在一个正有界行波$\Phi(t, \mathrm{p}) = (X(t)\ Y(t)\ W(t)\ Z(t)) \in \Sigma$，其中当 $t \to -\infty$ 时，$\Phi(t, \mathrm{p}) \to \mathcal{E}_1$，且当$t \to +\infty$时，$\Phi(t, \mathrm{p}) \to \mathcal{E}_*$。

（ii）若 $0 < c < 2d\sqrt{M}$，则系统（31）不存在连接到 $\mathcal{E}_1$ 的非负非平凡行波解。

接下来，我们通过数值模拟验证 $\mathcal{E}_*$ 与 $\mathcal{E}_1$ 之间的异宿连接，以及单调和非单调行波的稳定区域与不稳定区域。

5.1.1 数值结果

系统（31）在 $\mathcal{E}_1$ 处的雅可比矩阵为

$$J(\mathcal{E}_1) = \begin{pmatrix} c^2 & -c^2 & 0 & 0 \\ j_1 & 0 & j_2 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{c^2}{d} & -\frac{c^2}{d} \\ 0 & 0 & j_3 & 0 \end{pmatrix},$$

其中

$$j_1 = \sigma u_1(1 - 2u_1) < 0,\ j_2 = -\frac{u_1}{\alpha + u_1} < 0 \quad \text{and} \quad j_3 = \frac{1}{d}\left(\frac{\gamma u_1}{\alpha + u_1} - 1\right) > 0.$$

$J(\mathcal{E}_1)$ 的特征值为

$$\lambda_{1,2} = \frac{c^2 \pm c\sqrt{c^2 - 4j_1}}{2},\ \lambda_{3,4} = \frac{c^2 \pm c\sqrt{c^2 - 4d^2 j_3}}{2d},$$

其中 $\lambda_{1,\ 2}$ 始终为实数，而 $\lambda_{3,\ 4}$ 可能为实数，也可能为共轭复特征值。共轭复特征值对应于 $\mathcal{E}_1$ 附近的螺旋解，这会导致种群密度为负。因此，$\lambda_{3,\ 4}$ 必须为实数，行波才能存在，这意味着 $c \geq 2d\sqrt{j_3}$。因此，最小波速为 $c_{min} = 2d\sqrt{j_3}$。系统（31）在 $\mathcal{E}_*$ 处的雅可比矩阵为

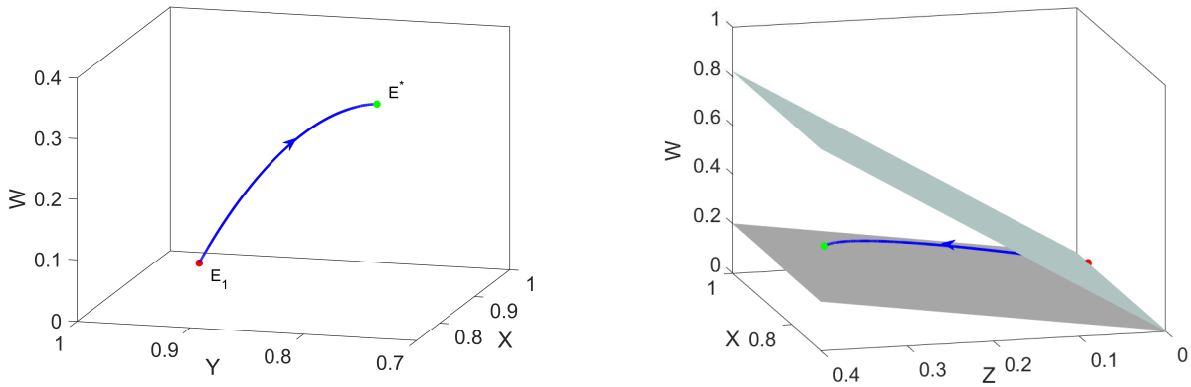
$$J(\mathcal{E}_*) = \begin{pmatrix} c^2 & -c^2 & 0 & 0 \\ a_{10} & 0 & a_{01} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{c^2}{d} & -\frac{c^2}{d} \\ b_{10} & 0 & b_{01} & 0 \end{pmatrix}.$$

我们发现，$J(\mathcal{E}_*)$的两个特征值实部为负。存在一条异宿轨道$\Phi(t)$，它包含在 $\mathcal{E}_*$ 的稳定流形和 $\mathcal{E}_1$ 的不稳定流形中，即，当 $t \to -\infty$ 时，$\Phi(t) \to \mathcal{E}_1$；当 $t \to +\infty$时，$\Phi(t) \to \mathcal{E}_*$。我们在图5中绘出了该异宿连接 $\Phi(t)$。此外，我们还在图5(b)中绘出了边界 B_1 和 B_2，这表明 $\Phi(t)$包含在楔形区域 Σ.中

为通过数值模拟捕捉行波，我们固定时间参数 η =0.1, $\alpha = 0.07$, $\beta = 0.2, \gamma = 1.2$，并考虑以下初始条件:

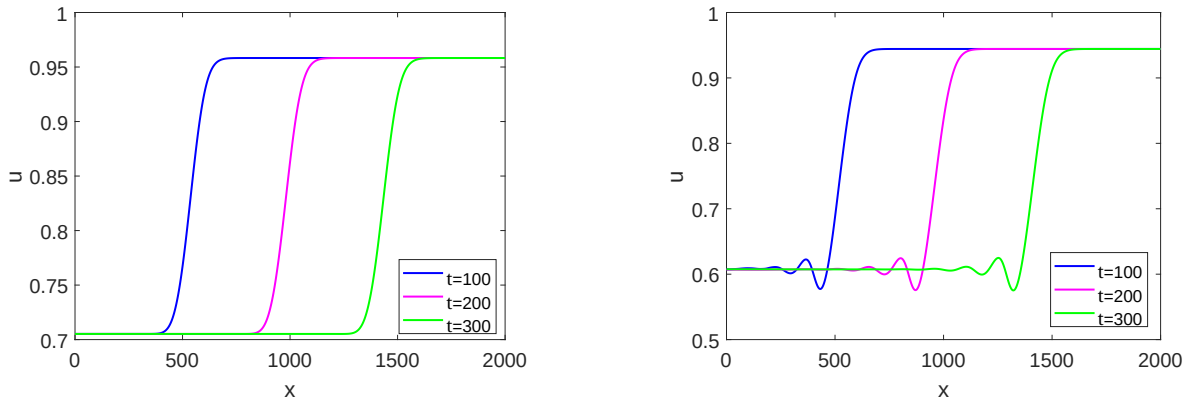
$$u(x, 0) = \begin{cases} u_* & 0 \leq x < 200 \\ u_1 & 200 \leq x \leq 2000 \end{cases}, \quad \text{and} \quad v(x, 0) = \begin{cases} v_* & 0 \leq x < 200 \\ 0 & 200 \leq x \leq 2000 \end{cases}. \tag{33}$$

的特征值 $J(\mathcal{E}_*)$决定了行波的性质。如果 $J(\mathcal{E}_*)$的所有特征值均为实数，则系统（12）表现为单调行波。另一方面，如果 $J(\mathcal{E}_*)$的部分特征值为复数，则会表现为非单调行波。这些



(a) (b)

图5：对于 $d = 46$、 $\sigma = 2.7$ 和 $c = 5.9$， 系统(31)在 $\mathcal{E}_1$(0.9615, 0.9615, 0, 0)与$\mathcal{E}_*$(0.7291, 0.7291, 0.3791, 0.3791)之间的异宿连接。(b) 同一异宿连接位于平面 $W = 2Z$和 $Z = \zeta$之间（W）。



(a) (b)

图 6：行波解：(a) 当 $\sigma = 2.7$ 时的单调剖面，(b) 当$\sigma = 1.9$时的非单调剖面。其他参数值为 $d = 46$, $\eta = 0.1, \alpha = 0.07, \beta = 0.2$ 和 $\gamma = 1.2$.

复特征值导致非单调行波前沿发生振荡。在不同时间 $t = 100$，200 和 300 时的单调行波与非单调行波快照绘于图6。随着时间推移，单调和非单调情形下的解剖面形状相似。对于 $c_{min} = 2d\sqrt{j_3} \approx 4.68$ 和 $\sigma = 2.7$， $d = 46$的最小波传播速度。比较图6(a)中两个不同时刻行波的位置，我们计算得到行波速度约为 4。71。因此，传播速度的数值与解析值非常接近。

我们还绘制了一个图（见图 7），展示系统（ σ-c参数平面中系统（31）的行波解的存在性和性质。系统（12）不具有任何行波解 $\Phi(t, \mathbf{p})$， 当 $c < 2d\sqrt{j_3}$. 对于 $c \geq 2d\sqrt{j_3}$， 当 $\sigma > 2.68$ 时可得到非单调行波，当 $\sigma_H < \sigma < 2.68$.

5.2 时空混沌

时间模型（7）在平凡平衡点与共存周期解之间表现出双稳态，条件是 $\sigma_{Het} < \sigma < \sigma_H$。然而，在不稳定共存稳态附近引入小幅空间异质性

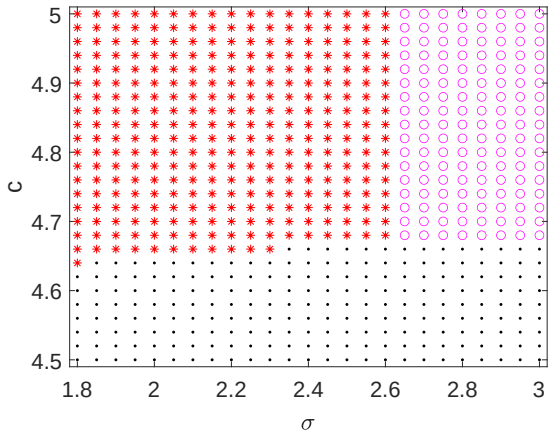
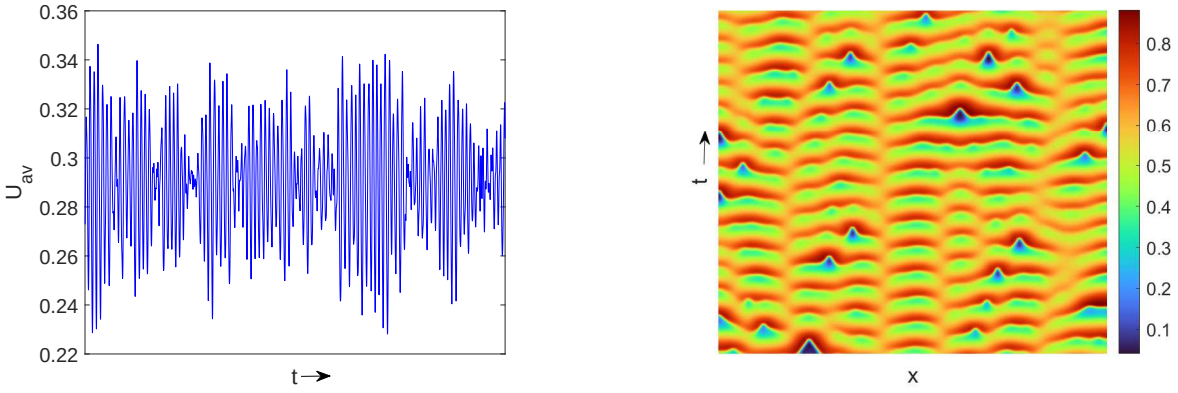


图 7： σ-c 参数平面中行波解的存在性与性质。黑点表示行波解不存在的区域。红色星号和洋红色圆圈分别表示非单调行波和单调行波。其他参数值为$\eta = 0.1$、 $\alpha = 0.07$、 $\beta = 0.2$、 $\gamma = 1.2$ 和 $d = 46$。

会在 d取较小值时产生非均匀非定常解。我们取参数值 $d = 5$， $\sigma = 1.8$， $|\Omega| = 500$，相应结果如图 8所示。图 U_{av}所示的猎物种群空间平均值随时间变化的曲线 8（a）揭示了解的混沌特性。图 8（b）进一步支持了这一结论，图中显示，出现的图案不会收敛到任何定常稳态。使用 XPPAUT[64]，，我们得到最大李雅普诺夫指数 $\lambda_{max} = 0.012 > 0$，这证实了该动力学的混沌特性。因此，在 Hopf 区域内的某些参数值下，猎物和捕食者种群会表现出时空混沌。



(a) (b)

图 8：时空混沌：(a) 猎物种群的空间平均值随时间的变化；(b) 初始暂态之后猎物种群分布的时空图。参数值为$\alpha = 0.07$、 $\beta = 0.2$、 $\gamma = 1.2$、 $\eta = 0.1$、 $\sigma = 1.8$ 和 $d = 5$.

5.3 移动脉冲解

现在我们取 $\sigma < \sigma_{Het}$ ，此时共存稳态是不稳定的。假设初始种群分布在

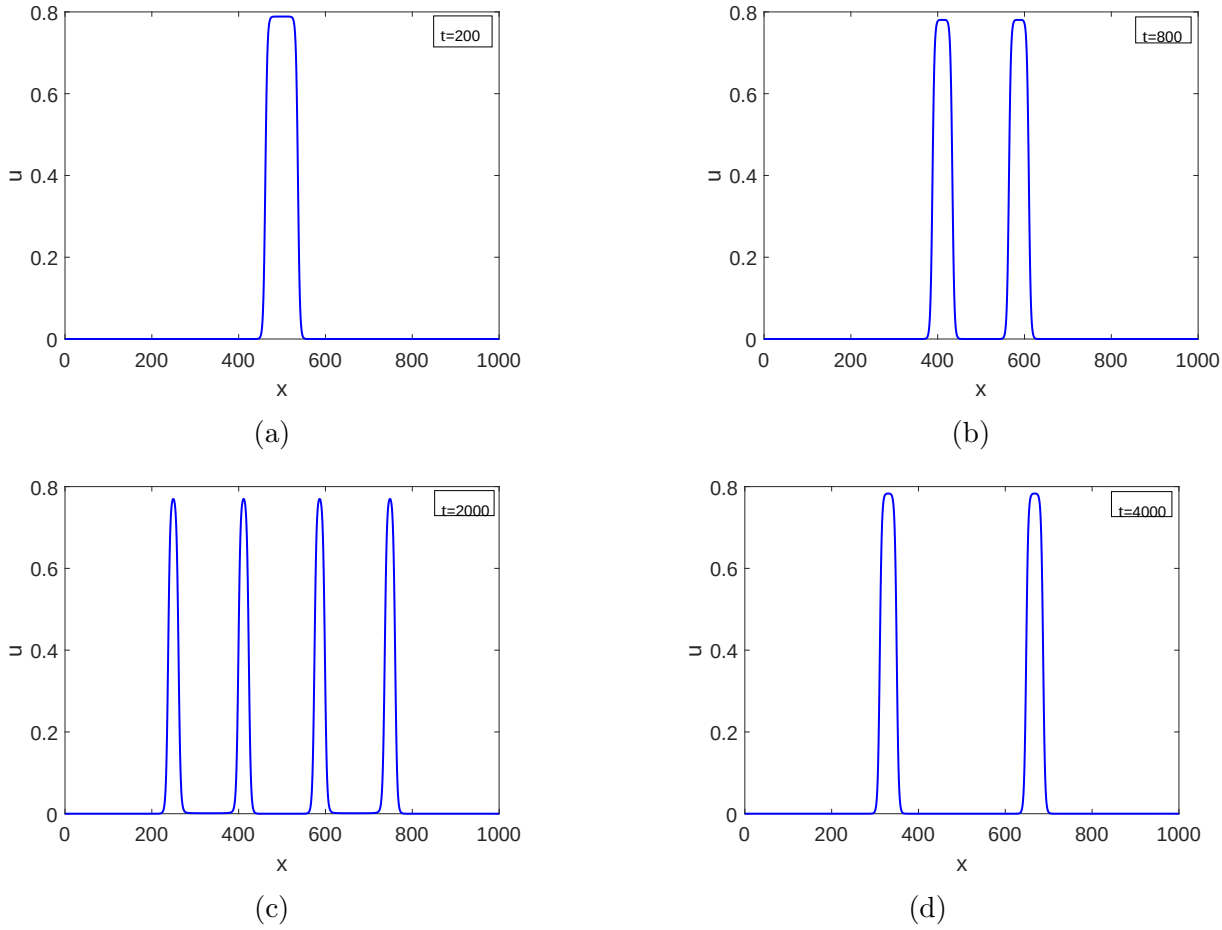


图9：不同时刻的多个移动脉冲解剖面。这里的参数值为$\sigma = 0.6$、 $d = 20$、 $\eta = 0.1$、 $\alpha = 0.07$、$\beta = 0.2$ 和 $\gamma = 1.2$.

区域中心附近的一小块区域内由共存状态构成。引入小振幅的空间异质性会产生移动脉冲解，呈现出引人入胜的复杂动力学。我们将参数组固定为 $\eta = 0.1$、 $\alpha = 0.07$、 $\gamma = 1.2$、$\sigma = 0.6$、 $L = 1000$、 $\beta = 0.2$ 和 $d = 20$，并考虑以下种群的初始分布：

$$u(x,0) = \begin{cases} u_* + \xi(x) & 495 \le x \le 505 \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \text{ and } v(x,0) = \begin{cases} v_* + \xi(x) & 495 \le x \le 505 \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}, \tag{34}$$

其中 $\xi(x)$ 是振幅为 10^{-2} 的高斯噪声。起初，系统（12）产生一个驻定脉冲解，由一个非零种群的单一岛屿组成，周围是死亡区。死亡区中的种群几乎灭绝 [见图 9（a）]。随着时间增加，岛屿的宽度增大，并如图 9（b）所示分裂成两个岛屿。这些新岛屿也向边界移动，并且关于中心对称 $x = L/2.$ 。这两个岛屿再次分裂，形成四个岛屿，如图 9（c）所示。相邻岛屿之间发生碰撞后，系统或者产生新的岛屿，或者摧毁一些母岛屿。在所考虑的区域内，岛屿的最大可能数量为16个。当最大数量的岛屿发生碰撞后，岛屿数量减少到两个，如图 9（d）所示，随后先前的循环再次重复。系统最终的时空动力学在时间上呈周期性，周期约为2558。猎物种群的时空图如图 10所示，这是一个由许多入侵三角形组成的复杂图案。这种由许多三角形组成的图案通常称为谢尔宾斯基三角形图案 [65, 66]。

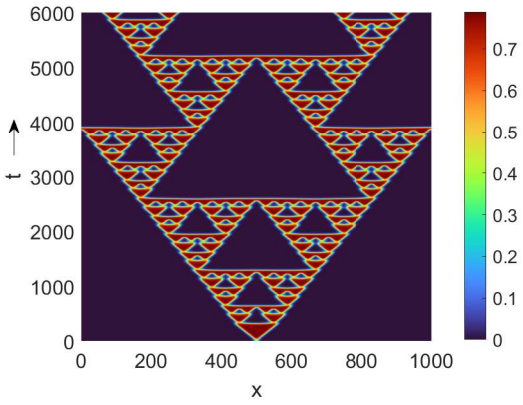


图10：移动脉冲解的猎物种群时空图。这里的参数值为 $\alpha = 0.07$、 $\beta = 0.2$、 $\gamma = 1.2$、 $\eta = 0.1$、 $\sigma = 0.6$ 和 $d = 20$.

6 结论

本文的主要目标是研究，在具有专食性捕食者的捕食者-猎物型相互作用模型中，猎物增长中的繁殖阿利效应对种群建立的影响。增长函数的参数化以及功能反应的选择，是决定所研究相互作用种群动力学的主要因素。在不存在阿利效应的情况下，当考察时间动力学时，采用逻辑斯蒂猎物增长、依赖猎物的功能反应以及专食性捕食者的线性死亡率的模型，无法表明两个物种会灭绝 [28]。此类模型的时空扩展能够捕捉种群在其栖息地中的动态演化，并预测局部灭绝。这些时空模型可以产生行波、入侵波以及时空混沌 [23, 24]。相反，捕食者之间的相互干扰能够通过产生取决于图灵分岔的定常空间斑图，促使两个物种实现局部建立。另一方面，猎物增长中具有强阿利效应的时间模型表明，两个物种可能由于全局分岔或初始种群密度而灭绝。专食性捕食者对唯一食物来源进行不受控制或加速的摄食，而该食物来源受到阿利效应影响，这会使猎物走向局部或全球灭绝，从而导致系统崩溃。猎物增长中具有阿利效应、采用依赖猎物的功能反应且专食性捕食者具有线性死亡率的时空捕食者-猎物模型，可以通过成功入侵支持两个物种的建立 [67]。然而，采用依赖捕食者的功能反应和/或捕食者之间存在种内竞争的模型，既能支持定常斑图形成，也能根据参数范围和扩散率，支持振荡或混沌共存。

本文给出了以猎物增长率 σ 为分岔参数的时间模型初步稳定性和分岔结果。根据模型的构建方式，猎物增长率包含交配成功率，并对两个物种的稳定共存和振荡共存有显著影响。交配成功率下降不仅会对专食性捕食者造成危害，即使猎物种群的初始丰度较高，也无法使其免于灭绝。σ 的值下降会使系统从稳定的稳态共存，经由振荡共存（超临界Hopf分岔）走向完全灭绝，而系统

则因全局异宿分岔而崩溃。有趣的是，在时间模型中存在Hopf分岔是发生图灵不稳定性的必要条件，但并非充分条件 [15]。RM型反应动力学支持超临界Hopf分岔，但在采用RM型反应动力学的时空模型中无法发现图灵斑图。

种群的灭绝情形不仅取决于猎物种群的阿利效应，还取决于刻画任何捕食者—猎物相互作用的功能反应。对Beddington–DeAngelis功能反应进行适当参数化后，我们可以比较两种不同功能反应下的种群建立机制。当 $\alpha = 0$时，Beddington–DeAngelis功能反应变为比率依赖型功能反应，这会使系统动力学在其他参数值相同的情况下发生一些定性变化。在此情形下，共存平衡点失稳，并通过亚临界Hopf分岔最终导致两个种群均灭绝。与Beddington–DeAngelis功能形式不同，此处的全局分岔（同宿分岔）并不意味着两个种群均会灭绝；种群能否存续取决于其初始分布。在这种情况下，共存平衡点的吸引域由全局分岔产生的（不稳定）极限环所界定。附录C讨论了猎物增长率变化时猎物种群的演化。然而，若忽略捕食者干扰，即采用Holling II型功能反应时，交配成功率不会影响共存平衡点的稳定性（更多详情见附录C）。

我们对该时空模型进行了系统而深入的研究，结果表明，定常斑图和非稳态斑图的出现仅与物种相互作用强度、扩散率以及物种丰度有关。通过构造上下解，我们在适当的参数限制下确定了解的渐近行为。无论是否施加参数限制，扩散系统的解始终有界，这证明了解的整体存在性。如果初始猎物分布的最大值小于繁殖阿利阈值 u_2，那么最终状态下两个种群都会灭绝，这与时间动力学模型中的情形类似。我们利用Leray–Schauder度理论证明了扩散系统中非恒定稳态的存在性。借助Poincare不等式，我们还证明，当扩散率之比处于特定范围内时，不存在非恒定稳态解。然而，异质解的存在与否在某种程度上与区域大小有关。在小区域内，不存在非恒定稳态。

非恒定稳态斑图的形成主要有两种机制：图灵不稳定性和 BD 转变。我们通过将稳态方程转化为由四个相互耦合的常微分方程组成的系统，确定了图灵和 BD 转变阈值。在参数值的可行范围内，通过数值延拓找到了多种稳定和不稳定的非恒定驻定解。这些解包括各种图灵模态解和局域解，它们通过图灵不稳定性 [17, 16]和 BD 点 [19, 62]产生。我们观察到各种非恒定解与均匀稳态解之间存在多稳态。大时间极限下种群的最终稳态分布取决于两个种群的初始分布。本文表明，尽管参数设置满足图灵不稳定性条件，但数值模拟显示种群最终形成了局域斑图。在生态学中，若栖息地连续且存在生态位分离，某些猎物种群会呈现这类斑块状稳态分布[68, 69]。猎物和捕食者种群呈现相同的斑图，因为捕食者偏好猎物密度较高的斑块。在北美西部，有证据表明有毒蝾螈与箭蛇的时空相互作用中存在这一现象 [70]。

在小区域中引入捕食者，会导致捕食者以特定的入侵模式分布于整个区域，这对应于行波解。通常，捕食者-猎物模型中存在两种行

波：一种对应于连接两个均匀稳态的异宿轨道，另一种对应于围绕不稳定均匀态的极限环的周期行波。我们的模型存在单调和非单调行波；我们通过证明相应的四个一阶常微分方程组成的系统中两个平衡点之间存在异宿连接，确立了这些行波的存在。我们在楔形区域内 [52]确立了异宿连接的有界性。借助全面的数值模拟，我们得到了单调和非单调行波存在以及行波不存在的参数区域。我们还通过数值模拟验证了理论结果，并讨论了参数区域内的入侵剖面。当猎物个体的迁移率接近捕食者的迁移率时，时间系统中的灭绝情形会转变为局部灭绝，并在附近位置出现斑块再生，从而产生时空混沌或移动脉冲解。当Hopf区域内的 d 取值较低，且猎物增长率（$\sigma_{Het} < \sigma < \sigma_H$）受到一定限制时，时空系统会呈现时间非周期、空间非均匀的时空混沌。进一步降低 σ 会产生多个移动脉冲解，形成谢尔宾斯基三角形图案。在现实世界中，已有研究报告了某些捕食者-猎物相互作用中存在这类规则和不规则的时空振荡，包括水蚤与刺水蚤属之间的相互作用[71] 以及实蝇与蓟种群之间的相互作用 [72]。

本研究的创新之处在于识别出图灵分岔以及BD转变，后者通过瞬态类图灵图案促成局部图案的形成。令人惊讶的是，图灵图案似乎只是暂态图案，而两个物种都通过BD转变机制在大型静止斑块中得以建立。这种图灵不稳定性与BD转变的结合，为时空图案形成过程中长瞬态背后的已知机制增添了一种新机制 [73]。对Beddington-DeAngelis功能反应进行参数化，有助于我们得出结论：这种局域图案形成情景受繁殖阿利效应影响；所得结果也可通过另外两种功能反应，即Holling II型和比率依赖型功能反应，进行验证。众所周知，具有依赖猎物的功能反应和线性死亡率的系统不会产生定常图灵斑图。但是，如果采用略有不同的一组参数，使具有Holling II型功能反应的时间系统具有稳定共存平衡点，那么相应的时空模型便会因BD转变而支持局域定常图案的形成。附录C中展示了参数 d 取不同值时的一些局域斑图。若不考虑繁殖阿利效应，而只考虑猎物种群的逻辑斯蒂增长，那么系统无法形成任何局域斑图。因此，我们得出结论：繁殖阿利效应在局域斑图形成中发挥着核心作用。

声明

C利益冲突：作者声明不存在利益冲突 .

数据可用性 y 声明：作者声明，稿件没有相关数据 a.

附录 A

下面我们推导 用于定理 I_1、 I_2 和 I_3 中的上界5。利用命题1，我们得 d

$$
\begin{aligned}
I_1 =& \int_\Omega (u-\bar{u})^2\big(-(u^2+u\bar{u}+\bar{u}^2)+(u+\bar{u})(u_1+u_2)-u_1u_2\big)dx \\
\leq& \int_\Omega (u-\bar{u})^2\left[(u+\bar{u})(u_1+u_2)-u_1u_2\right]dx \\
\leq& u_1(2-u_2)\int_\Omega (u-\bar{u})^2dx,
\end{aligned}
$$

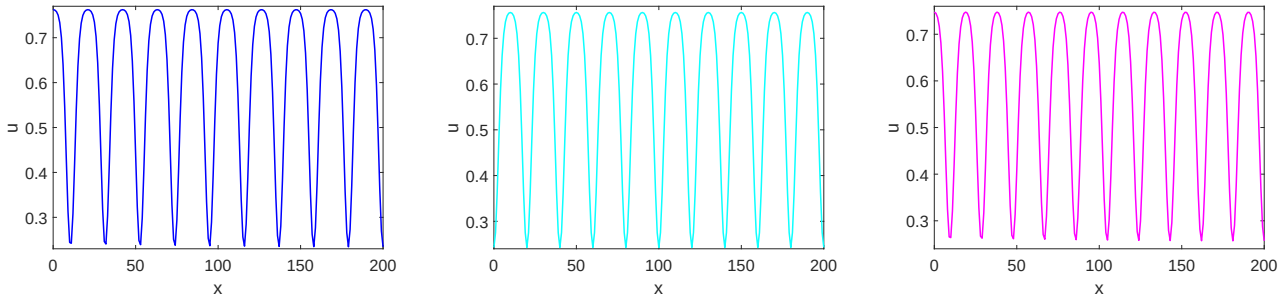
$$
\begin{aligned}
I_2 =& \frac{1}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\int_\Omega (u-\bar{u})\left(\frac{\alpha(\bar{u}\bar{v}-uv)+\beta v\bar{v}(\bar{u}-u)+u\bar{u}(\bar{v}-v)}{\alpha+u+\beta v}\right)dx \\
=& \frac{1}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\int_\Omega (u-\bar{u})\left(\frac{\bar{v}(\bar{u}-u)(\alpha+\beta v)+u(\bar{v}-v)(\alpha+\bar{u})}{\alpha+u+\beta v}\right)dx \\
\leq& \frac{(\alpha+\bar{u})}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\int_\Omega (u-\bar{u})\frac{u(\bar{v}-v)}{\alpha+u+\beta v}dx \\
\leq& \frac{u_1}{\alpha}\int_\Omega |(u-\bar{u})\,(v-\bar{v})|dx \\
\leq& \frac{u_1}{2\alpha}\int_\Omega (u-\bar{u})^2dx+\frac{u_1}{2\alpha}\int_\Omega (v-\bar{v})^2dx,
\end{aligned}
$$

and

$$
\begin{aligned}
I_3 =& \int_\Omega (v-\bar{v})\bar{v}\left(\frac{\gamma u}{\alpha+u+\beta v}-1\right)dx \\
=& \int_\Omega (v-\bar{v})\bar{v}\left(\frac{\gamma u}{\alpha+u+\beta v}-\frac{\gamma\bar{u}}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\right)dx \\
=& \frac{\gamma\bar{v}}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\int_\Omega (v-\bar{v})\frac{\alpha(u-\bar{u})+\beta(u\bar{v}-\bar{u}v)}{\alpha+u+\beta v}\,dx \\
=& \frac{\gamma\bar{v}}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\int_\Omega (v-\bar{v})\frac{\beta u(\bar{v}-v)+(u-\bar{u})(\alpha+\beta v)}{\alpha+u+\beta v}\,dx \\
\leq& \frac{\gamma\bar{v}}{\alpha+\bar{u}+\beta\bar{v}}\int_\Omega (v-\bar{v})\frac{(u-\bar{u})(\alpha+\beta v)}{\alpha+u+\beta v}\,dx \\
\leq& \frac{\gamma}{\beta}\int_\Omega (v-\bar{v})(u-\bar{u})\,dx \\
\leq& \frac{\gamma}{2\beta}\int_\Omega (u-\bar{u})^2dx+\frac{\gamma}{2\beta}\int_\Omega (v-\bar{v})^2dx.
\end{aligned}
$$

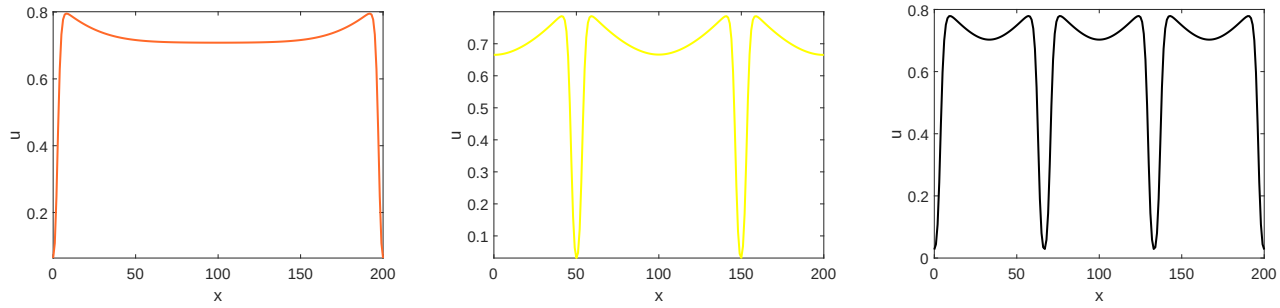
附录 B

这里展示了图11 中的19模态、20模态和30模态图灵解，以及图12中的少量局域解。



(a) (b) (c)

图11：不同模态的图灵斑图解：(a) $\sigma = 1.939$对应的19模态解，(b) $\sigma = 1.867$对应的20模态解，(c) $\sigma = 1.812$对应的21模态解。解曲线的颜色与图中所示的同色菱形点对应。3(b)。其他参数值为$\alpha = 0.07$，$\beta = 0.2$，$\gamma = 1.2$，$\eta = 0.1$和 $d = 46$.



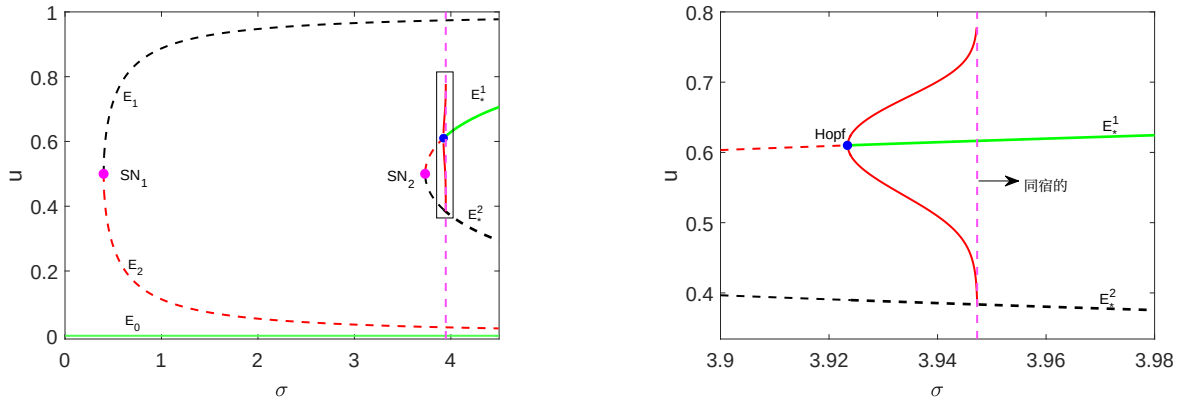
(a) (b) (c)

图12：局域斑图解，其中解曲线的颜色与图中所示的同色点对应。3(c)。其他参数值为 $\alpha = 0.07$，$\beta = 0.2$，$\gamma = 1.2$，$\sigma = 2.36$，η =0。1和 $d = 46$.

附录C

这里将我们的研究结果与其他功能反应进行了比较。假设 $\alpha = 0$，则所得的功能反应称为比率依赖型功能反应。在保持其他参数与 $\alpha = 0$相同的情况下，系统的时间动力学发生了显著变化。这里，两个共存平衡点 E_*^1 和 E_*^2 通过鞍结分岔产生，其中 E_*^2 始终是一个鞍结点，而 E_*^1 的稳定性取决于Hopf分岔阈值 σ_H. 。在 $\sigma = \sigma_H$ 处，由于亚临界Hopf分岔产生了一个不稳定极限环，该极限环随后因全局同宿分岔而消失。时间动力学总结于图13所示的单参数分岔图中。相应的时空模型展现出静态图灵斑图和局域斑图。此外，该模型还表现出动态斑图，包括多个移动脉冲解、时空混沌和行波。

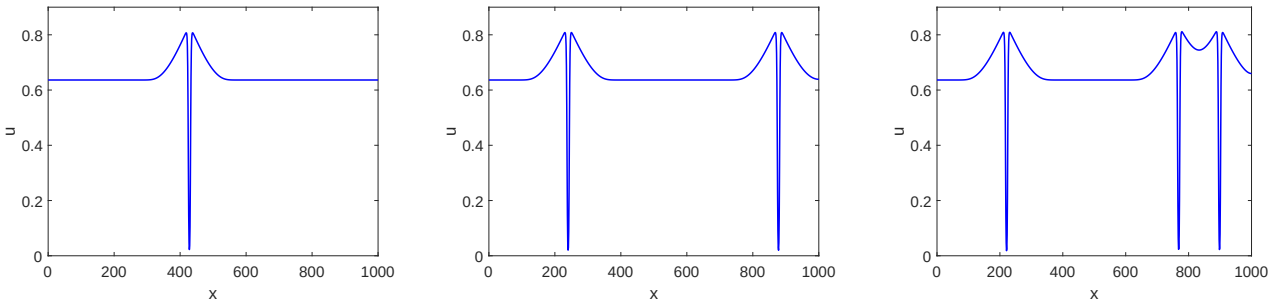
然而，当 $\beta = 0$ 时，所选的功能反应变为 Holling II型功能反应。此时，系统至多有一个共存平衡点 E_*，其可行性源于跨临界分岔。然而， E_* 的稳定性与参数 σ. 无关。若取参数 $\gamma = 1.11$，则唯一的共存平衡点 E_* 在其存在时，对 σ的所有取值均渐近稳定。尽管系统不会产生图灵斑图，但



(a) (b)

图13：（a）比率依赖型功能反应在 σ-u 平面上的分岔图。（b）图（a）关于 $\sigma \in [3.9, 3.98]$的放大图。标记为SN的点表示鞍结分岔阈值。这里，绿色实线、红色虚线和黑色虚线曲线分别表示平衡点的稳定分支、不稳定分支和鞍点分支。此外，红色实线曲线表示不稳定极限环的 u 最大值和最小值。其他参数值为 $\alpha = 0$、β =0.2、$\gamma = 1.2$ 和 $\eta = 0.1$.

它会呈现局域斑图。我们展示了扩散参数取不同值时的一些局域斑图 d，见图14。除了定常斑图外，系统还呈现动态斑图，包括多个移动脉冲解、时空混沌和行波解。



(a) (b) (c)

图14：具有Holling II型功能反应的系统（12）的局域斑图：（a）$d = 90$（b）$d = 100$（c）$d = 110$。其他参数值为 $\sigma = 2$、$\gamma = 1.11$、$\eta = 0.1$、$\alpha = 0.07$ 和$\beta = 0$.

参考文献

[1] AJ Lotka。由质量作用定律推导出的无阻尼振荡。《美国化学学会志》，42(8):1595–1599，1920。

[2] V Volterra。《共存动物种群个体数量的变化与波动》。C. Ferrari，1926。

[3] PA Stephens、WJ Sutherland 和 RP Freckleton。什么是阿利效应？Oikos，第185–190页，1999年。

[4] E Venturino 和 S Petrovskii。具有猎物群体防御的捕食者–猎物系统的时空行为。Ecological Complexity，14:37–47，2013年。[5] W Wang、Y Takeuchi、Y Saito 和 S Nakaoka。具有捕食者亲代照料的捕食者–猎物系统。Journal of theoretical biology，241(3):451–458，2006年。[6] MT Alves 和 F Hilker。捕食者的合作捕猎与阿利效应。Journal of theo- retical biology，419:13–22，2017年。[7] Y Kang 和 L Wedekin。具有广食性或专食性捕食者的域内捕食模型的动力学。Journal of mathematical biology，67(5):1227–1259，2013年。[8] S Kondo 和 R Asai。海洋神仙鱼 pomacan- thus 皮肤上的反应–扩散波。自然，376:765–768，1995年。[9] A Ducrots 和 M Langlais。一个描述捕食者–猎物相互作用的奇异反应–扩散系统：入侵波与共同灭绝波。微分方程杂志，253(2):502–532，2012年。[10] CA Klausmeier。半干旱植被中的规则与不规则图案。科学，284:1826–1828，1999年。[11] RA Cangelosi、DJ Wollkind、BJ Kealy-Dichone 和 I Chaiya。贻贝–藻类模型中图灵图案的非线性稳定性分析。数学生物学杂志，70(6):1249–1294，2015年。[12] AM Turing。形态发生的化学基础。英国皇家学会哲学汇刊，237:37–72，1952年。[13] LA Segel 和 JL Jackson。耗散结构：一种解释及一个生态学实例。J. Theor. Biol., 37(3):545–59，1972年。[14] MC Cross 和 PC Hohenberg。非平衡态下的图案形成。现代物理学评论，65(3):851，1993年。[15] M Banerjee 和 S Petrovskii。比率依赖型捕食者–猎物系统中的自组织空间图案与混沌。理论生态学，第37–53页，2011年。[16] T Hillen。具有相关随机游走的图灵模型。数学生物学杂志，35(1):49–72，1996年。[17] S Dey、M Banerjee 和 S Ghorai。广食性捕食者捕食者–猎物系统中稳态图灵图案的解析检测。自然现象数学建模，17:33，2022年。[18] LA Belyakov、L Yu Glebsky 和 LM Lerman。广义一维 Swift–Hohenberg 方程中稳定定域定常解的丰富性。Computers & Mathematics with Appli- cations，34(2-4):253–266，1997年。[19] AR Champneys。可逆系统中的同宿轨道及其在力学、流体和光学中的应用。物理学D：非线性现象，112(1-2):158–186，1998年。[20] PD Woods 和 AR Champneys。退化可逆哈密顿–霍普夫分岔展开中的异宿缠结与同宿蛇形分岔。物理学D：非线性现象，129(3-4):147–170，1999年。

[21] J Burke 和 E Knobloch。《蛇与梯子：Swift–Hohenberg方程中的局域态》。《Physics Letters A》，360(6):681–688，2007年。[22] F Al Saadi、A Champneys、C Gai 和 T Kolokolnikov。《半强相互作用区间中新型Schnakenberg模型的尖峰与局域图案》。《European Journal of Applied Mathematics》，33(1):133–152，2022年。[23] SV Petrovskii 和 H Malchow。《捕食者-猎物系统中图案形成的最简模型》。《Mathematical and Computer Modelling》，29(8):49–63，1999年。[24] M Banerjee 和 V Volpert。《Rosenzweig–MacArthur模型中的时空图案形成：非局部相互作用的影响》。《Ecological Complexity》，30:2–10，2017年。[25] M Mimura 和 JD Murray。《关于一种呈现斑块性的扩散型捕食者-被捕食者模型》。《Journal of Theoretical Biology》，75(3):249–262，1978年。[26] X Wang、Y Cai 和 H Ma。《具有捕食者阿利效应的扩散型捕食者-猎物模型的动力学》。《Discrete Dynamics in Nature and Society》，2013，2013年。[27] WC Allee。《动物聚集：一项普通社会学研究》。《芝加哥大学出版社》，芝加哥，1931年。[28] F Courchamp、L Berec 和 J Gascoigne。《生态学与保护中的阿利效应》。《牛津大学出版社》，2008年。[29] DS Boukal 和 L Berec。《阿利效应的单物种模型：灭绝边界、性别比与配偶相遇》。《Journal of Theoretical Biology》，218(3):375–394，2002年。[30] JC Gascoigne 和 RN Lipcius。《捕食驱动的阿利效应》。《Journal of Applied Ecology》，41(5):801–810，2004年。[31] M Kuussaari、I Saccheri、M Camara 和 I Hanski。《阿利效应与格兰维尔斑蝶的种群动力学》。《Oikos》，第384–392页，1998年。[32] FJ Rohlf。《聚集分布对稀疏种群的影响》。《Ecology》，50(4):716–721，1969年。[33] PK Molnar、AE Derocher、MA Lewis 和 MK Taylor。《北极熊交配系统建模：研究阿利效应的机制方法》。《Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences》，275(1631):217–226，2008年。[34] AW Stoner、MH Davis 和 CJ Booker。《阿利效应的不利影响因捕捞压力而加剧：比较渔场与海洋保护区中的女王凤螺繁殖》。《Bulletin of Marine Science》，88(1):89–104，2012年。[35] AM Kramer、B Dennis、AM Liebhold 和 JM Drake。《阿利效应的证据》。《Population Ecology》，51(3):341–354，2009年。[36] L Berec、E Angulo 和 F Courchamp。《多重阿利效应与种群管理》。《Trends in Ecology & Evolution》，22(4):185–191，2007年。[37] P Aguirre、E Gonz´alez-Olivares 和 E S´aez。《具有加性阿利效应的Leslie–Gower捕食者-被捕食者模型中的三个极限环》。《SIAM Journal on Applied Mathematics》，69(5):1244–1262，2009年。

[38] MA Lewis 和 P Kareiva。《阿利效应动力学与入侵生物的扩散》。《Theoretical Population Biology》，43(2):141–158，1993年。[39] B Dennis。《阿利效应：种群增长、临界密度与灭绝概率》。《自然资源建模》，3(4):481–538，1989年。[40] S Petrovskii、R Blackshaw 和 B Li。《阿利效应与种内竞争对不利环境条件下种群持续存在的影响》。《Bulletin of Mathematical Biology》，70(2):412–437，2008年。[41] M Jankovic 和 S Petrovskii。《时间延迟总是会导致不稳定吗？重新审视时间延迟与阿利效应的作用》。《理论生态学》，7(4):335–349，2014年。[42] N Mukherjee 和 V Volpert。《猎物动力学中存在非局部消耗的捕食者-猎物模型的图灵斑图分岔情景》。《非线性科学与数值模拟通讯》，96:105677，2021年。[43] AJ Terry。《捕食者繁殖具有组分阿利效应的捕食者-猎物模型》。《数学生物学杂志》，71(6):1325–1352，2015年。[44] GT Skalski 和 JF Gilliam。《存在捕食者干扰时的功能反应：霍林第二型模型的可行替代方案》。《Ecology》，82(11):3083–3092，2001年。[45] L Pˇribylov´a 和 L Berec。《捕食者干扰与捕食者-猎物动力学的稳定性》。《数学生物学杂志》，71(2):301–323，2015年。[46] J R Beddington。《寄生物或捕食者之间的相互干扰及其对搜索效率的影响》。《动物生态学杂志》，第331–340页，1975年。[47] D Alonso、F Bartumeus 和 J Catalan。《捕食者之间的相互干扰可能引发图灵空间图案》。《Ecology》，83(1):28–34，2002年。[48] C Skov、BB Chapman、H Baktoft、J Brodersen、C Br¨onmark、LA Hansson、K Hulth´en 和 PA Nilsson。《迁徙使部分迁徙的淡水鱼免受鸟类捕食者侵害，从而获得生存优势》。《生物学快报》，9(2):20121178，2013年。[49] J Fryxell 和 P Lundberg。《个体行为与群落动力学》，第20卷。《Springer Science & Business Media》，2012年。[50] M Banerjee 和 V Volpert。《对猎物进行非局部消耗的捕食者-猎物模型》。《《混沌：非线性科学跨学科期刊》》，26(8):083120，2016年。[51] SR Dunbar。《扩散型Lotka–Volterra方程的行波解》。《Journal of Mathematical Biology》，17(1):11–32，1983年。[52] W Huang。《研究若干类非单调反应—扩散系统行波的几何方法》。《微分方程杂志》，260(3):2190–2224，2016年。[53] S Ai、Y Du 和 R Peng。《广义霍林-坦纳捕食者-猎物模型的行波》。《微分方程杂志》，263(11):7782–7814，2017年。[54] M Banerjee、N Mukherjee 和 V Volpert。《猎物动力学中存在非局部与全局消耗的捕食者-猎物模型》。《离散与连续动力系统-S》，13(8):2109，2020年。

[55] L Perko。《微分方程与动力系统》。Springer-Verlag，纽约，2000年。[56] P Liu、J Shi 和 Y Wang。退化单特征值处分岔。《泛函分析杂志》，264(10):2269–2299，2013年。[57] CV Pao。《非线性抛物型与椭圆型方程》。Springer Science & Business Media，2012年。[58] J Smoller。《冲击波与反应—扩散方程》，第258卷。Springer Science & Business Media，2012年。[59] JK Hale。《耗散系统的渐近行为》。美国数学学会，2010年。[60] Y Lou 和 WM Ni。扩散、自扩散与交叉扩散。《微分方程杂志》，131(1):79–131，1996年。[61] PY Pang 和 M Wang。三物种捕食者—猎物模型中的策略与定常斑图。《微分方程杂志》，200(2):245–273，2004年。[62] F Al Saadi 和 A Champneys。反应—扩散系统中局域斑图的统一框架：Gray–Scott 与 Gierer–Meinhardt 情形。《皇家学会哲学汇刊 A 辑》，379(2213):20200277，2021年。[63] H Uecker、D Wetzel 和 JD Rademacher。pde2path——用于二维椭圆系统延拓与分岔的 Matlab 软件包。《数值数学：理论、方法与应用》，7(1):58–106，2014年。[64] B Ermentrout 和 A Mahajan。动力系统的模拟、分析与动画制作：面向研究人员和学生的 XPPAUT 指南。《应用力学评论》，56(4):B53–B53，2003年。[65] Y Hayase 和 T Ohta。可激发介质中的自复制脉冲与谢尔宾斯基镶嵌。《物理评论 E》，62(5):5998，2000年。[66] VB Kazantsev、VI Nekorkin、S Binczak 和 JM Bilbault。一维神经元格点中由波不稳定性产生的尖峰放电模式。《物理评论 E》，68(1):017201，2003年。[67] A Morozov、S Petrovskii 和 BL Li。具有阿利效应的捕食者—猎物系统中斑块式入侵的时空复杂性。《Journal of Theoretical Biology》，238(1):18–35，2006年。[68] RT Holmes 和 JC Schultz。森林鸟类的食物可获得性：猎物分布和丰度对鸟类觅食的影响。《加拿大动物学杂志》，66(3):720–728，1988年。[69] JM Fryxell、ARE Sinclair 和 G Caughley。《野生动物生态学、保护与管理》。John Wiley & Sons，2014年。[70] Edmund D Brodie J、BJ Ridenhour 和 ED III Brodie。捕食者对危险猎物的进化响应：袜带蛇与蝾螈协同进化的地理镶嵌中的热点与冷点。《进化》，56(10):2067–2082，2002年。[71] JT Lehman 和 CE C´aceres。捕食性无脊椎动物入侵引发的食物网响应：密歇根湖中的刺水蚤属。《湖沼学与海洋学》，38(4):879–891，1993年。[72] F Jeltsch、C Wissel、S Eber 和 R Brandl。实蝇种群的振荡扩散模式。《生态建模》，60(1):63–75，1992年。

[73] A Morozov、K Abbott、K Cuddington、T Francis、G Gellner、A Hastings、YC Lai、S Petrovskii、K Scranton 和 ML Zeeman。生态学中的长瞬态：理论与应用。Physics of Life Reviews, 32:1–40，2020年。

