arXiv:2302.03449v1 [q-bio.PE] 7 Feb 2023

Leslie-Gower 捕食者-猎物模型中的图灵斑图

预印本

F. Capone[a*]
fcapone@unina.it

R. De Luca[a]
roberta.deluca@unina.it

I. Torcicollo[b]
i.torcicollo@iac.cnr.it

[a]"R. Caccioppoli"数学与应用系
那不勒斯费德里科二世大学
Via Cintia，Monte S. Angelo，80126 那不勒斯
意大利

[b]"Mauro Picone"计算应用研究所，意大利国家研究委员会
Via Pietro Castellino，80129 那不勒斯 意大利

2023年2月8日

摘要

本文提出了一种反应扩散型Leslie-Gower捕食者-猎物模型，该模型纳入了恐惧效应和猎物避难所，并采用Beddington-DeAngelis功能反应。本文对模型解进行了定性分析，并分析了共存平衡点的稳定性。针对自扩散和交叉扩散两种情形，确定了保证图灵不稳定性发生的充分条件。随着模型参数取值不同，会出现不同类型的图灵斑图，反映种群在环境中的空间再分布。

关键词 种群动力学 · 捕食者-猎物· 图灵不稳定性 · 交叉扩散 · 图灵斑图 ·反应扩散

1 引言

捕食者-猎物模型描述了两个种群之间的相互作用，其中一个物种（捕食者）通过捕食另一个物种（猎物）维持生存。自开创性的洛特卡-沃尔泰拉捕食者-猎物模型提出以来，人们提出了不同的推广模型，以克服一些关键问题，并更好地描述某些现实情形 [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8], [9, 10]。尤其是，随后提出了莱斯利-高尔模型，以引入两个种群增长的渐近极限（经典模型未能体现这一点） [11, 12, 13, 14]。该模型由两个常微分方程组成，其中捕食者的环境承载量取决于两个种群密度之比。在捕食者-猎物动力学的数学建模中，功能反应发挥着基础作用，其定义为单位时间内一只捕食者所捕食的猎物数量。功能反应取决于多种因素，例如猎物逃避攻击的能力或捕食者的搜索效率。霍林 [15] 提出了三种仅取决于猎物数量的功能反应（N）。具体而言，霍林功能反应如下：

*通讯作者。

- I型：$\mathcal{F} = mN$;
- II型：$\mathcal{F} = \dfrac{mN}{a + N}$;
- III型：$\mathcal{F} = \dfrac{mN^2}{a + N^2}$

是 a, m 常数。功能反应的选择取决于所要建模的不同捕食行为。具体而言，当捕获猎物不存在处理时间且种群密度不太高时，采用I型功能反应。II型引入了最大捕食率，用以描述食物充足时捕食者可能产生饱腹感的情形。III型则描述捕食者的搜寻活动随猎物密度增加而增强的现象。然而，在某些情况下，应采用同时取决于两种种群密度的功能反应。例如，捕食者行为会影响猎物动力学时便是如此。
Beddington-DeAngelis [16, 17] 提出了一种功能反应，它是对霍林II型功能反应的推广，并在分母中引入一个与捕食者数量有关的线性加项，以模拟捕食者之间的相互干扰。在 [18] 中，研究者引入了一种修正的Leslie-Gower模型，通过考虑Beddington-DeAngelis功能反应，并将两个重要因素纳入考量——恐惧效应和猎物避难所——来描述捕食者-猎物相互作用。恐惧可能会对生态系统产生重要影响 [19, 20, 21, 22]。例如，在 [19] 中，研究发现，一些曾频繁遭遇巢捕食的雌鸟，在随后筑巢时产卵较少。为了对这一现象建模，猎物的自然出生率乘以一个函数 $f(k,\ P)$ 该函数取决于恐惧程度 k和捕食者密度 P，例如：

1）没有恐惧或没有捕食者时，该函数等于 1，这意味着猎物的自然出生率恒定。

$$f(0, P) = 1, \qquad f(k, 0) = 1$$

2）当恐惧程度或捕食者密度很大时，函数 f 趋于零。

$$\lim_{k\to\infty} f(k, P) = 0, \qquad \lim_{P\to\infty} f(k, P) = 0$$

3）函数 f 必须随 k 和 P的增加而递减。

$$\frac{\partial f(k, P)}{\partial k} < 0, \qquad \frac{\partial f(k, P)}{\partial P} < 0.$$

在遭受捕食时，猎物可能会表现出躲藏行为 [23], [24], [25]。因此，引入参数$\eta \in [0, 1]$表示免受捕食保护的猎物比例，并用 N表示猎物数量，则 η（$1 - N$）为未受保护的猎物数量。 [18] 中提出的模型考虑了两个种群在环境中均匀混合的情形。研究确定了具有生物学意义的平衡态，并找到了保证共存平衡点线性稳定性的充分条件。

为了推广 [18],中得到的结果，本文考虑种群在环境中非均匀混合的情形，以纳入两个物种的随机运动。此类模型能更好地描述例如捕食者移动以搜寻猎物、猎物移动以躲避捕食者攻击的情形。当数学模型中纳入扩散时，在某些条件下可以观察到两个种群在空间上周期变化、在时间上保持恒定的空间分布（参见 [26] 及其中的参考文献）。事实上，可以寻找这样的条件：在不存在扩散时稳定的平衡点，在允许扩散后变得不稳定。这种扩散驱动不稳定性称为图灵不稳定性，文献中对此已有广泛研究，尤其是用于探讨图灵斑图形成（[27]）。这一方法可以扩展至具有不同功能反应的其他相互作用模型，也可应用于应用数学的其他领域，其中会考虑具有类似结构的非线性数学模型（[28, 29, 30, 31]）。最简单的扩散是线性扩散，即一个物种的时间演化受到该物种自身随机运动的影响。 [32] 介绍了一种修正的莱斯利-高尔模型。该模型假设自扩散为线性且恒定，并研究了保证图灵分岔、Hopf分岔和图灵-Hopf分岔发生的条件。然而，由于种群间的相互作用会彼此影响行为，因此可以引入更复杂的扩散项。其中，当一个物种的行为取决于两个物种的随机运动时，就会引入交叉扩散项。

本文的安排如下。第2节介绍数学模型，该模型由两个反应扩散方程组成，用于描述捕食者与猎物相互作用的演化。两个物种均采用简单的线性恒定自扩散。第3节对解进行定性分析：探讨解的有界性，以及相空间中吸收集（即正向不变集和吸引集）的存在性。随后，第4节分析具有生物学意义的平衡点是否存在。第5节讨论共存平衡点的线性不稳定性。具体而言，第5.1小节研究均匀情形下的线性不稳定性。第5.2小节考察非均匀情形，并确定了保证图灵不稳定性发生的充分条件。由于满足扩散驱动不稳定性条件的参数范围十分狭窄，第6节将第2节提出的模型推广至纳入交叉扩散，并确定了在考虑自扩散时无法观察到此类不稳定性的情形下，保证图灵不稳定性发生的条件。第7节推导振幅方程。第8节通过数值模拟探究更丰富的种群相互作用动力学，表明在某些条件下会出现空间斑图。最后，论文以结论部分（第9节）总结所有所得结果。

2 数学模型

在 [18], 一个具有 Beddington-DeAngelis功能反应、并考虑恐惧效应和猎物避难所的 Leslie-Gower捕食者-猎物模型中，已对该模型进行了分析。分别用 N 和 P 表示猎物和捕食者的数量，文献 [18] 中提出的模型为

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = \left(\dfrac{r_1}{1+kP} - qN - \dfrac{\alpha(1-\eta)P}{a+b(1-\eta)N+cP} - d \right) N, \\ \dfrac{dP}{dt} = \left(r_2 - \dfrac{\beta P}{(1-\eta)N+\gamma} \right) P \end{cases} \tag{1}$$

其中 r_1， r_2 分别为猎物和捕食者种群的出生率， q， β 分别为猎物和捕食者的竞争率； α猎物转化为捕食者的转化率， a， γ 分别为猎物和捕食者的环境保护项， b， c 为常数， d为猎物的自然死亡率， $\eta \in [0,1[$ 表示对猎物的保护程度（即 η 为免遭捕食的猎物数量）， k 为表示猎物反捕食行为的恐惧程度。式（1）中出现的所有常数均为正数。在模型（1）中，假设种群在环境中均匀混合（即忽略扩散）。为了将模型（1）推广到更重要的情形，即两个物种都能在环境中随机移动（例如，猎物可以逃离捕食风险较高的区域，或者捕食者可以四处移动以寻找食物），我们首先引入最简单的扩散形式，即线性、常数的自扩散项，得到

$$\begin{cases} \dfrac{\partial N}{\partial \tau} = \left(\dfrac{r_1}{1+kP} - qN - \dfrac{\alpha(1-\eta)P}{a+b(1-\eta)N+cP} - d \right) N + d_1 \Delta N, \\ \dfrac{\partial P}{\partial \tau} = \left(r_2 - \dfrac{\beta P}{(1-\eta)N+\gamma} \right) P + d_2 \Delta P \end{cases} \tag{2}$$

其中 d_i 为正常数（$i = 1,\ 2$），表示扩散系数，而 Δ 为空间拉普拉斯算子。下文中，我们用 Ω 表示物种能够扩散的区域，并假设 Ω 是一个正则区域，同时为（2）指定光滑的正初始数据：

$$N(\mathbf{X},0) = N_0(\mathbf{X}), \qquad P(\mathbf{X},0) = P_0(\mathbf{X}), \qquad \mathbf{X} \in \Omega \tag{3}$$

以及齐次诺伊曼边界条件（无通量）

$$\nabla N \cdot \mathbf{n} = 0, \qquad \nabla P \cdot \mathbf{n} = 0, \qquad \text{on } \partial\Omega \times \mathbb{R}^+, \tag{4}$$

是**n** t 边界 $\partial\Omega$ 的外单位法向量。引入变换（见 [18]）

$$\begin{cases} \mathbf{x} = \dfrac{\mathbf{X}}{L},\ t = r_2\tau,\ n = \dfrac{qN}{r_2},\ p = \dfrac{qP}{br_2^2},\ \mu = \dfrac{r_1}{r_2},\ \rho = \dfrac{kbr_2^2}{q}, \\ \delta = \dfrac{q}{r_2},\ \sigma = \dfrac{br_2}{aq},\ \Phi = \dfrac{\alpha br_2}{aq},\ \xi = \dfrac{bcr_2^2}{aq},\ \theta = b\beta,\ \nu = \dfrac{\gamma q}{r_2} \end{cases} \tag{5}$$

其中 L 为 Ω-直径，令 $\gamma_i = \dfrac{d_i}{r_i L^2}$，$(i = 1, 2)$，模型（2）变为

$$\begin{cases} \dfrac{\partial n}{\partial t} = \left(\dfrac{\mu}{1+\rho p} - n - \dfrac{(1-\eta)\Phi p}{1+\sigma(1-\eta)n+\xi p} - \delta \right) n + \gamma_1 \Delta n, \\ \dfrac{\partial p}{\partial t} = \left(1 - \dfrac{\theta}{(1-\eta)n+\nu} \right) p + \gamma_2 \Delta p \end{cases} \tag{6}$$

在初边值条件下

$$\begin{aligned} &n(\mathbf{x},0)=\mathbf{n}_0(\mathbf{x}), \quad p(\mathbf{x},0)=p_0(\mathbf{x}), \quad \mathbf{x}\in\Omega, \\ &\nabla n\cdot\mathbf{n}=0, \quad \nabla p\cdot\mathbf{n}=0, \quad \text{on } \partial\Omega\times\mathbb{R}^+. \end{aligned} \tag{7}$$

在下文中，我们假设，根据 [18], , $\mu>\delta$。

3 解的有界性

本节中，我们研究解的有界性以及相空间中吸收集的存在性（即正向不变且具有吸引性的集合）。用$\|\cdot\|,\|\cdot\|_\infty$ 表示 L^2 和 L^∞–范数。令 $T>0$为一个固定时刻，并令 $\Omega_T=\Omega\times(0,T]$ 为抛物柱。以下定理成立。

定理 1. 设 $(n,p)\in[C_1^2(\Omega_T)\cap C(\bar{\Omega}_T)]^2$ 为方程 *(6)-(7)* 的非负解。那么 $\forall\varphi\in\{n,p\}$， φ 在 Ω 中几乎处处有界

$$n(\mathbf{x},t)\le C_\infty^{(1)}(n_0(\mathbf{x})):=M_1, \quad p(\mathbf{x},t)\le C_\infty^{(2)}(p_0(\mathbf{x})):=M_2, \tag{8}$$

其中 C_∞^i、$(i=1,2)$ 是依赖于初始数据的正常数。

证明。 $n(\mathbf{x},t)$ 是该问题的下解

$$\begin{cases} \dfrac{\partial S_1}{\partial t}-\gamma_1\Delta S_1=(\mu-\delta-S_1)S_1, \\ \nabla S_1\cdot\mathbf{n}=0, \quad \text{on } \partial\Omega\times\mathbb{R}^+, \\ S_1(\mathbf{x},0)=S_1^0(\mathbf{x})=\max\limits_{\bar{\Omega}} n_0(\mathbf{x}). \end{cases} \tag{9}$$

由于

$$(\mu-\delta-S_1)S_1\le\frac{3}{2}S_1^2+\frac{(\mu-\delta)^2}{2}, \tag{10}$$

根据 [33], 定理 1 可知，记 $\tau_1(S_1^0)$ 为解的最大存在时间$S_1(\mathbf{x},t)$ （9），由于——根据对初始数据的连续依赖性——存在正常数 $C_1(S_1^0)$ 使得

$$\|S_1(\cdot,t)\|\le C_1(S_1^0),\ \forall t\in(0,\tau_1(S_1^0)), \tag{11}$$

the 解 $S_1(\mathbf{x},t)$ 对所有时间都存在，且存在正常数 $C_\infty^{(1)}$ 使得 t

$$\|S_1(\cdot,t)\|_\infty\le C_\infty^{(1)}(S_1^0),\ \forall t>0. \tag{12}$$

类似地， $p(\mathbf{x},t)$ 是该问题的下解

$$\begin{cases} \dfrac{\partial S_2}{\partial t}-\gamma_2\Delta S_2=\left(1-\dfrac{\theta}{(1-\eta)M_1+\nu}\right)S_2, \\ \nabla S_2\cdot\mathbf{n}=0, \quad \text{on } \partial\Omega\times\mathbb{R}^+, \\ S_2(\mathbf{x},0)=S_2^0(\mathbf{x})=\max\limits_{\bar{\Omega}} p_0(\mathbf{x}). \end{cases} \tag{13}$$

由于

$$\left(1-\frac{\theta}{(1-\eta)M_1+\nu}\right)S_2\le\left(1-\frac{\theta}{(1-\eta)M_1+\nu}\right)^2\frac{S_2^2}{2}+\frac{1}{2}, \tag{14}$$

根据 [33], 定理 1 可知，记 $\tau_2(S_2^0)$ 为解$S_2(\mathbf{x},t)$ 的最大存在时间，其中该解是方程（13的解。由于初始数据的连续依赖性，存在正常数 $C_2(S_2^0)$ 使得

$$\|S_2(\cdot,t)\|\le C_2(S_2^0),\ \forall t\in(0,\tau_2(S_2^0)), \tag{15}$$

解 $S_2(\mathbf{x},t)$ 对所有时间均存在，并且存在正常数 $C_\infty^{(2)}$ 使得

$$\|S_2(\cdot,t)\|_\infty\le C_\infty^{(2)}(S_2^0),\ \forall t>0 \tag{16}$$

至此，定理得证。

定理 2. $\forall \varepsilon > 0$ 流形

$$\Sigma_\varepsilon = \left\{ (n,p) \in [\mathbf{R}^+]^2 : \|n\|^2 + \|p\|^2 \le (1+\varepsilon)\frac{\bar{a}}{\delta} \right\} \tag{17}$$

with

$$\bar{a} = 2|\Omega| \left[(\sigma+1)M^2{}_1 + M_1 C_\infty^2 (1+\alpha C_\infty) \right], \tag{18}$$

是系统（6）的一个吸收集。

证明。 将（6）$_1$ 乘以 n，（6）$_2$ 乘以 p，将所得方程相加并在 Ω 上积分，依据散度定理和边界条件（7）$_2$ 和（8），可得

$$\frac{1}{2}\frac{d(\|n\|^2 + \|p\|^2)}{dt} \le -\delta(\|n\|^2 + \|p\|^2) + \tilde{a}, \tag{19}$$

其中 $\tilde{a} = \left(M_1^3 + (1-\eta)\Phi M_1^2 M_2 + \mu M_1^2 \beta + \frac{\theta}{2} M_2^2 + (1+\delta) M_2^2 \right) |\Omega|$。然后，令 $E = \|n\|^2 + \|p\|^2$,，可得

$$\frac{dE}{dt} \le -2\delta E + 2\bar{a}. \tag{20}$$

按照 [34], 中的步骤，可以证明 Σ 是一个吸收集。

4 Bio逻辑上有意义的平衡点：存在性与先验估计

具有生物学意义的平衡态是系统的正解

$$\begin{cases} \left(\dfrac{\mu}{1+\rho p} - n - \dfrac{(1-\eta)\Phi p}{1+\sigma(1-\eta)n + \xi p} - \delta \right) n + \gamma_1 \Delta n = 0, \\ \left(1 - \dfrac{\theta}{(1-\eta)n + \nu} \right) p + \gamma_2 \Delta p = 0. \end{cases} \tag{21}$$

以下定理成立。

定理 3. 设 $0 < \gamma \le$ 最小值$\{\gamma_1, \gamma_2\}$。则存在正常数 $C_i(\gamma)\,(i = 1,2)$ 它们依赖于 *(6)* 中出现的正常数以及 Ω，使得任意 *(21)* 的正解均满足：

$$\begin{aligned} &\max_{\bar{\Omega}} n(\mathbf{x}) \le M_1, \quad \max_{\bar{\Omega}} p(\mathbf{x}) \le M_2, \\ &\frac{\max_{\bar{\Omega}} n(\mathbf{x})}{\min_{\bar{\Omega}} n(\mathbf{x})} \le C_1(\gamma), \quad \frac{\max_{\bar{\Omega}} p(\mathbf{x})}{\min_{\bar{\Omega}} p(\mathbf{x})} \le C_2(\gamma). \end{aligned} \tag{22}$$

证明。 不等式 $(22)_1$, $(22)_2$ 可由 (8) 轻易推出。由 Harnack 不等式可得 $(22)_3$, $(22)_4$。

令 α_1 为该谱问题的最小正特征值

$$\begin{cases} \Delta\varphi = -\alpha\varphi, & \text{in } \Omega \\ \nabla\varphi \cdot \mathbf{n} = 0, & \text{on } \partial\Omega \times \mathbb{R}^+ \end{cases} \tag{23}$$

and

$$\bar{\varphi} = \frac{1}{|\Omega|}\int_\Omega \varphi \, d\Omega, \qquad \forall \varphi \in \{n, p\}. \tag{24}$$

下述定理给出了方程（21）不存在非恒定解的充分条件。**定理 4**。若

$$\begin{cases} \gamma_1 \ge \dfrac{C_1(\gamma)}{2\alpha_1} \left\{ \mu\rho + (1-\eta)\Phi + \sigma(1-\eta)^2 \Phi \left[M_1 + M_2 \right] \right\}, \\ \gamma_2 \ge \dfrac{C_2(\gamma)\theta(1-\eta)}{4\mu^2\alpha_1} \left\{ \mu\rho + (1-\eta)\Phi + \sigma(1-\eta)^2 \Phi M_1 + 1 \right\}, \end{cases} \tag{25}$$

成立时，系统（21）不具有任何正的非恒定解。

证明。 设 (n,p) 是（21）的一个正解。将（21）$_1$ 乘以 $\binom{n-\bar{n}}{n}$，将（21）$_2$ 乘以 $\beta\binom{p-\bar{p}}{p}$，在 Ω 上积分并将所得方程相加，利用散度定理和边界条件（7）$_2$

$$\begin{aligned}
&\gamma_1\int_\Omega \bar{n}\frac{(\nabla n)^2}{n^2}d\Omega+\beta\gamma_2\int_\Omega \bar{p}\frac{(\nabla p)^2}{p^2}d\Omega=-\mu\rho\int_\Omega\frac{(n-\bar{n})(p-\bar{p})}{(1+\rho p)(1+\rho\bar{p})}d\Omega\\
&-\|n-\bar{n}\|^2-(1-\eta)\Phi\int_\Omega\frac{(n-\bar{n})(p-\bar{p})}{[1+\sigma(1-\eta)n+\xi p]\,[1+\sigma(1-\eta)\bar{n}+\xi\bar{p}]}d\Omega\\
&-\sigma(1-\eta)^2\Phi\bar{n}\int_\Omega\frac{(n-\bar{n})(p-\bar{p})}{[1+\sigma(1-\eta)n+\xi p]\,[1+\sigma(1-\eta)\bar{n}+\xi\bar{p}]}d\Omega\\
&+\sigma(1-\eta)^2\Phi\bar{p}\int_\Omega\frac{(n-\bar{n})^2}{[1+\sigma(1-\eta)n+\xi p]\,[1+\sigma(1-\eta)\bar{n}+\bar{p}]}d\Omega\\
&+\theta\beta(1-\eta)\int_\Omega\frac{(n-\bar{n})(p-\bar{p})}{[(1-\eta)n+\nu]\,[(1-\eta)\bar{n}+\nu]}d\Omega.
\end{aligned}\tag{26}$$

应用庞加莱不等式和（22）$_3$-（22）$_4$, 可得

$$\gamma_1\int_\Omega \bar{n}\frac{(\nabla n)^2}{n^2}d\Omega+\beta\gamma_2\int_\Omega \bar{p}\frac{(\nabla p)^2}{p^2}d\Omega\geq\frac{\alpha_1\gamma_1}{C_1(\gamma)}\|n-\bar{n}\|^2+\frac{\alpha_1\beta\gamma_2}{C_2(\gamma)}\|p-\bar{p}\|^2.\tag{27}$$

将（27）代入（26），根据（22）$_1$-（22）$_2$, 取 $\beta=\frac{2\nu^2}{\theta}(1-\eta)$，可得

$$\begin{aligned}
&\frac{\alpha_1\gamma_1}{C_1(\gamma)}\|n-\bar{n}\|^2+\frac{\alpha_1\beta\gamma_2}{C_2(\gamma)}\|p-\bar{p}\|^2\leq\\
&\leq\left[\mu\rho+(1-\eta)\Phi+\sigma(1-\eta)^2\Phi M_1+2\sigma(1-\eta)^2\Phi M_2\right]\frac{\|n-\bar{n}\|^2}{2}\\
&+\left[\mu\rho+(1-\eta)\Phi+\sigma(1-\eta)^2\Phi M_1+2\right]\frac{\|p-\bar{p}\|^2}{2}
\end{aligned}\tag{28}$$

当（25）成立时，这是不可能的。
下文假设（25）成立，因此（6）仅存在 [18],中找到的常数稳态，即:

- $E_0=(0,0)$，表示两个物种均灭绝；
- $E_1=(\mu-\delta,0)$，仅有猎物的平衡态；
- $E_2=(0,\nu/\theta)$，仅有捕食者的平衡态；
- $E_*=(n_*,p_*)$，共存平衡点，其中 $p_*=(1-\eta)\frac{n_*+\nu}{\theta}$ 和 n_* 为正解

$$U_1n_*^3+U_2n_*^2+U_3n_*+U_4=0,\tag{29}$$

其中

$$\begin{aligned}
&U_1=\rho(1-\eta)^2(\xi+\sigma\theta),\\
&U_2=(1-\eta)\rho\nu(2\xi+\sigma\theta)+(1-\eta)\left\{(1-\eta)\left[\delta\rho\theta+\delta\rho\xi+\Phi\rho(1-\eta)\right]+\right.\\
&\left.+\sigma\theta^2+\rho\theta+\xi\theta\right\}>0,\\
&U_3=\nu^2\rho\xi+\nu\left\{(1-\eta)\left[\delta\rho\sigma\theta+2\delta\rho\xi+2\Phi\rho(1-\eta)\right]+\theta\rho+\theta\xi\right\}+\\
&+\theta\left\{(1-\eta)\left[(\xi+\sigma\theta)(\delta-\mu)+\delta\rho\right]+\Phi(1-\eta)^2+\theta\right\},\\
&U_4=\nu^2\rho\left[\delta\xi+\Phi(1-\eta)\right]+\theta\nu\left[\xi(\delta-\mu)+\Phi(1-\eta)+\delta\rho\right]+\theta^2(\delta-\mu).
\end{aligned}\tag{30}$$

我们注意到，根据笛卡尔符号法则，若 $U_4<0$，则至少存在一个共存平衡点。特别地:

- 若$\{U_3>0,U_4>0\}$，(6) 不存在任何共存平衡点；
- 若$\{U_3>0,U_4<0\}$ 或$\{U_3<0,U_4<0\}$，(6) 存在唯一的共存平衡点；
- 若 $\{U_3<0,\ U_4>0\}$，（6）存在两个共存平衡点。

5 线性不稳定性

在本节中，我们研究共存平衡点的线性不稳定性。具体而言，我们寻找这样的条件：在没有扩散时保证稳定性，而由扩散驱动不稳定性（图灵不稳定性）。在这一分析中，我们表明， a_{11} 的符号起着 fundamental 作用。事实上， $a_{11} > 0$ 是此类不稳定性发生的必要条件。

5.1 无扩散时的线性不稳定性

在 E_* 处计算的雅可比矩阵为

$$\mathcal{L}^0 = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & -1 \end{pmatrix} \tag{31}$$

with

$$\begin{cases} a_{11} = -n_* + \dfrac{(1-\eta)^2\sigma\Phi n_* p_*}{\left[1+\sigma(1-\eta)n_* + \xi p_*\right]^2}, \quad a_{21} = \dfrac{\theta(1-\eta)p_*^2}{\left[(1-\eta)n_* + \nu\right]^2} > 0 \\ a_{12} = -\dfrac{\mu\rho n_*}{(1+\rho n_*)^2} - \dfrac{\left[1+\sigma(1-\eta)n_*\right](1-\eta)\Phi n_*}{\left[1+\sigma(1-\eta)n_* + \xi p_*\right]^2} < 0. \end{cases} \tag{32}$$

在 [18] 中，已证明 $a_{11} < 0$ 意味着 E_*的线性稳定性。然而，这只是线性稳定性的充分条件。事实上，令

$$I_1^0 = \mathrm{tr}\mathcal{L}^0 = a_{11} - 1, \quad I_2^0 = \det\,\mathcal{L}^0 = -a_{11} - a_{12}a_{21} \tag{33}$$

其解为$\mathcal{L}^0$–特征值的特征方程为

$$\lambda^2 - I_1^0\lambda + I_2^0 = 0. \tag{34}$$

因此

$$a_{11} < \min\{1, -a_{12}a_{21}\}, \tag{35}$$

可确保$\{I_1^0 < 0, \quad I_2^0 > 0\}$，即劳斯-赫尔维茨条件成立，是确保式（34）的所有根实部均为负的充要条件（[35]）。

5.2 扩散存在时 E* 的线性不稳定性

令

$$U_1 = n - n^*, \qquad U_2 = p - p^*, \tag{36}$$

控制扰动场 E_* 演化的线性系统为

$$\frac{\partial \mathbf{U}}{\partial t} = \mathcal{L}^0\mathbf{U} + \mathcal{D}\mathbf{U}, \tag{37}$$

其中 $\mathbf{U} = (U_1, U_2)^T$, $\mathcal{L}^0$ 由式（31）给出，且 $\mathcal{D} = \begin{pmatrix} \gamma_1 & 0 \\ 0 & \gamma_2 \end{pmatrix}$。关于特征值的色散关系 λ 用波数 k 表示为

$$\lambda^2 - T_k\lambda + h(k^2) = 0, \tag{38}$$

其中

$$\begin{cases} T_k = \mathrm{tr}(\mathcal{L}^0) - k^2\mathrm{tr}\mathcal{D} = \mathtt{I}_1^0 - k^2(\gamma_1 + \gamma_2), \\ h(k^2) = \det\mathcal{D}k^4 + k^2(\gamma_1 - a_{11}\gamma_2) + \det\mathcal{L}^0 = \gamma_1\gamma_2 k^4 + k^2(\gamma_1 - a_{11}\gamma_2) + \mathtt{I}_2^0. \end{cases} \tag{39}$$

我们注意到，如果

$$a_{11} < \min\left\{1, -a_{12}a_{21}, \frac{\gamma_1}{\gamma_2}\right\}, \tag{40}$$

or

$$\begin{cases} 0 < a_{11} < \min\left\{1, -a_{12}a_{21}\right\}, \ \gamma_1 < a_{11}\gamma_2, \\ (\gamma_1 - a_{11}\gamma_2)^2 - 4\gamma_1\gamma_2\mathtt{I}_2^0 < 0, \end{cases} \tag{41}$$

那么， $T_k < 0$, $h(k^2) > 0$, $\forall k$，也就是说， E_* ——在没有扩散的情况下稳定——在存在扩散时也仍然保持稳定。

From (35) and (40)，条件 $a_{11} < 0$ 意味着系统在无扩散和有扩散的情况下均稳定 f diff散。

因此，如果我们要寻找能够保证扩散驱动不稳定性的条件，就必须研究 $0 < a_{11} < \min\{1, -a_{12}a_{21}\}$情况下的动力学。由于 $\mathtt{I}_1^0 < 0 \Rightarrow T_k < 0, \ \forall k$，要发生图灵不稳定性，只需 $h(k^2)$取某个负值（即其最小值为负）。鉴于

$$\frac{\partial h(k^2)}{\partial k^2} = 2\gamma_1\gamma_2 k^2 + \gamma_1 - a_{11}\gamma_2, \tag{42}$$

事实证明， $h(k^2)$ 的最小值在以下情况下取得

$$(k^2)_{\min} = \frac{a_{11}\gamma_2 - \gamma_1}{2\gamma_1\gamma_2}. \tag{43}$$

由 k^2 的正定性可知，图灵不稳定性发生的一个必要条件是

$$\frac{\gamma_1}{\gamma_2} < a_{11}. \tag{44}$$

显然，(44) 要求 $a_{11} > 0$ 才能得到满足。
$h(k^2)$ 的最小值为

$$(h(k^2))_{\min} = \mathtt{I}_2^0 - \frac{(a_{11}\gamma_2 - \gamma_1)^2}{4\gamma_1\gamma_2}. \tag{45}$$

因此，当 $\mathtt{I}_2^0 < (a_{11}\gamma_2 - \gamma_1)^2_{4\gamma_1\gamma_2}$ 时， $h(k^2)$ 会取某个负值。综上，

$$\begin{cases} 0 < a_{11} < \min\{1, -a_{12}a_{21}\}, \quad \gamma_1 < a_{11}\gamma_2, \\ \mathtt{I}_2^0 < \dfrac{(a_{11}\gamma_2 - \gamma_1)^2}{4\gamma_1\gamma_2}, \end{cases} \tag{46}$$

这保证了图灵不稳定性的发生。
对于该分岔，$(\mathtt{I}_{2i})\min = 0$。令 $\gamma = \dfrac{\gamma_1}{\gamma_2}$，可得分岔处 γ 的临界值为

$$\gamma_c = (2\mathtt{I}_2^0 + a_{11})^2 - 2\sqrt{\mathtt{I}_2^0(\mathtt{I}_2^0 + a_{11})} \tag{47}$$

且临界波数为

$$k_c^2 = \frac{a_{11} - \gamma_c}{2\gamma_1}. \tag{48}$$

对于 $\gamma > \gamma_c$，不稳定性对应的波数范围为

$$k_-^2 < k^2 < k_+^2, \tag{49}$$

with

$$\begin{cases} k_-^2 = \dfrac{-(\gamma_1 - a_{11}\gamma_2) - \sqrt{\Delta}}{2\gamma_1\gamma_2}, \ k_+^2 = \dfrac{-(\gamma_1 - a_{11}\gamma_2) + \sqrt{\Delta}}{2\gamma_1\gamma_2}, \\ \Delta = (\gamma_1 - a_{11}\gamma_2)^2 - 4\gamma_1\gamma_2\mathtt{I}_2^0. \end{cases} \tag{50}$$

研究表明，满足（46）的具有生物学意义的参数集合并非空集，但范围较小。因此，为了更好地探究最重要情形 $a_{11} < 0$下的斑图形成，需要对模型（2）进行推广。为此，在下一节中，我们将研究线性交叉扩散项对种群动力学的影响。

6 交叉扩散驱动的不稳定性

引入线性自扩散项和交叉扩散项后，线性系统（37）可改写如下

$$\frac{\partial \mathbf{U}}{\partial t} = \mathcal{L}^0\mathbf{U} + \mathcal{D}'\Delta\mathbf{U}, \tag{51}$$

其中

$$\mathcal{L}^0 = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathcal{D}' = \begin{pmatrix} \gamma_{11} & \gamma_{12} \\ \gamma_{21} & \gamma_{22} \end{pmatrix}, \tag{52}$$

$\gamma_{11}=\gamma_1$， $\gamma_{22}=\gamma_2$ 以及 $\mathtt{d}et\mathcal{D}'>0$。色散关系（38）给出了特征值 λ 关于波数 k 的关系：

$$\lambda^2-\mathtt{T}_k'\lambda+\mathtt{h}'(k^2)=0, \tag{53}$$

其中

$$\begin{cases}\mathtt{T}_k'=\mathtt{t}r(\mathcal{L}^0)-k^2\mathtt{t}r(\mathcal{D}')=\mathtt{I}_1^0-k^2(\gamma_{11}+\gamma_{22})=\mathtt{T}_k,\\ \mathtt{h}'(k^2)=\mathtt{d}et\mathcal{D}'k^4+q'k^2+\mathtt{d}et\mathcal{L}^0=(\gamma_{11}\gamma_{22}-\gamma_{12}\gamma_{21})k^4+q'k^2+\mathtt{I}_2^0,\\ q'=\gamma_{11}-a_{11}\gamma_{22}+a_{12}\gamma_{21}+a_{21}\gamma_{12}.\end{cases} \tag{54}$$

我们寻找满足 $h'(k^2)<0.$ 的模态 $k\neq 0$。对于 $h'(k^2)<0$，唯一的可能性是要求 $q'<0$。在某个 $k^2=k_{cr}^2$ 处达到边际稳定性的条件为 $\min(h'(k_{cr}^2))=0$，且 h' 的最小值在 $k_{cr}^2=-\frac{q'}{2detD'}$. 处取得。此外， $h'(k_{cr}^2)<0$ 得到 $q'^2-4\mathtt{I}_2^0\mathtt{d}etD'>0.$

系统 (51),(7) 在均匀稳态附近发生交叉扩散驱动不稳定性的条件E_* 可总结如下

$$\begin{cases}a_{11}-1<0, \qquad -a_{11}-a_{12}a_{21}>0,\\ a_{21}\gamma_{12}+a_{12}\gamma_{21}+\gamma_{11}-a_{11}\gamma_{22}<0,\\ \gamma_{11}\gamma_{22}-\gamma_{12}\gamma_{21}>0,\\ (a_{21}\gamma_{12}+a_{12}\gamma_{21}+\gamma_{11}-a_{11}\gamma_{22})^2+4(a_{11}+a_{12}a_{21})(\gamma_{11}\gamma_{22}-\gamma_{12}\gamma_{21})>0.\end{cases} \tag{55}$$

上述不等式 (55) 界定了共存平衡点 E* 不稳定的区域。选择 γ_{12} 作为分岔参数，并将 $\gamma_{12}=\gamma_{12}^{cr}$ 作为图灵阈值，分岔发生于临界值

$$\gamma_{12}^{cr}=\frac{A+\sqrt{B}}{a_{21}^2} \tag{56}$$

其中

$$A=a_{21}(a_{12}\gamma_{21}+a_{11}\gamma_{22}-\gamma_{11})+2a_{11}\gamma_{21} \tag{57}$$

$$\begin{aligned}B=&2a_{21}^2(-2\gamma_{11}a_{12}\gamma_{21}+a_{12}a_{11}\gamma_{21}]\gamma_{22}-2a_{11}\gamma_{11}\gamma_{22}-2a_{12}a_{21}\gamma_{11}\gamma_{22})+4a_{11}^2\gamma_{21}^2\\ &-4a_{21}(a_{11}\gamma_{11}\gamma_{21}-a_{12}a_{11}\gamma_{21}^2-a_{11}^2\gamma_{22}\gamma_{21})\end{aligned} \tag{58}$$

对应于临界波数

$$k_{cr}^2=\sqrt{-\frac{a_{11}+a_{12}a_{21}}{\gamma_{11}\gamma_{22}-\gamma_{12}\gamma_{21}}}\neq 0 \tag{59}$$

对于 $\gamma_{12}>\gamma_{12}^{cr}$，不稳定波数位于根 k_-^2， k_+^2 以及 $h'(k^2)=0.$ 的根之间

7 振幅方程与空间斑图的稳定性

为了获得不同类型空间斑图对应的控制参数区间——这些区间提供了整个区域内两个种群非均匀分布的信息——我们需要通过多尺度分析推导并分析振幅方程。众所周知的振幅方程可通过标准方法得到。这里给出主要步骤。我们考虑以下系统，并取 γ_{12} 为图灵分岔参数

$$\begin{aligned}\begin{pmatrix}\frac{\partial n}{\partial t}\\ \frac{\partial p}{\partial t}\end{pmatrix}=&L(\gamma_{12})\begin{pmatrix}n\\ p\end{pmatrix}+\frac{1}{2}\begin{pmatrix}f_{nn}n^2+2f_{np}np+f_{pp}p^2\\ g_{nn}n^2+2g_{np}np+g_{pp}p^2\end{pmatrix}\\ &+\frac{1}{6}\begin{pmatrix}f_{nnn}n^3+3f_{nnp}n^2p+f_{npp}np^2+f_{ppp}p^3\\ g_{nnn}n^3+3g_{nnp}n^2p+g_{npp}np^2+g_{ppp}p^3\end{pmatrix},\end{aligned} \tag{60}$$

其中我们取线性算子

$$L(\gamma_{12})=\begin{pmatrix}a_{11}+\gamma_{11}\Delta & a_{12}+\gamma_{12}\Delta\\ a_{21}+\gamma_{21}\Delta & a_{22}+\gamma_{22}\Delta\end{pmatrix} \tag{61}$$

的表达式 a_{ij} 见（32）和

$$\begin{aligned}
&f_{nn}=-2-\frac{-2n^2(1+an^\alpha)^3+n^\alpha p\alpha(1-\alpha+an^\alpha(1+\alpha))}{n^2(1+an^\alpha)^3},\ f_{pp}=0,\\
&f_{np}=-\frac{n^{-1+\alpha}\alpha}{(1+an^\alpha)^2},\quad g_{pp}=g_{ppp}=g_{npp}=0,\quad g_{np}=\frac{n^{-1+\alpha}\alpha\gamma}{(1+an^\alpha)^2},\\
&g_{nn}=-\frac{n^{-2+\alpha}\alpha p(1-\alpha+an^\alpha(1+\alpha))\gamma}{(1+an^\alpha)^3},\quad g_{nnn}=\frac{1}{(1+an^\alpha)^4},\\
&g_{nnp}=\frac{n^{-2+\alpha}\alpha(1-\alpha+an^\alpha(1+\alpha))}{(1+an^\alpha)^3},\ f_{nnn}=-\frac{1}{(1+an^\alpha)^4},\\
&f_{ppp}=f_{npp}=0,\quad f_{nnp}=\frac{n^{-2+\alpha}\alpha(1-\alpha+an^\alpha(1+\alpha))}{(1+an^\alpha)^3}.
\end{aligned}\tag{62}$$

在图灵不稳定性发生之初，我们的问题的解可以展开为

$$\mathbf{X}=\mathbf{X}_s+\sum_{j=1}^{3}\mathbf{X}_0[A_j\exp(i\mathbf{k}_j\cdot\mathbf{r})+\bar{A}_j\exp(-i\mathbf{k}_j\cdot\mathbf{r})]\tag{63}$$

其中 $\mathbf{X}_s$ 表示均匀稳态，$\mathbf{X}_0$ 表示特征模态的方向，而 A_j, A_j 表示与模态 $\mathbf{k}j$、 $-\mathbf{k}j\cdot$ 相关的振幅。引入额外的小参数 ϵ后，在图灵临界值 γ_{12}^{cr} 附近，我们沿着 n扰动分岔参数 γ_{12}， p， t

$$\begin{aligned}
&\gamma_{12}=\gamma_{12}^{cr}+\epsilon\gamma_{12}^{(1)}+\epsilon^2\gamma_{12}^{(2)}+\epsilon^3\gamma_{12}^{(3)}+...\\
&n=\epsilon n_1+\epsilon^2 n_2+\epsilon^3 n_3+...\\
&p=\epsilon p_1+\epsilon^2 p_2+\epsilon^3 p_3+...\\
&t=t_0+\epsilon t_1+\epsilon^2 t_2+...
\end{aligned}\tag{64}$$

这将得到

$$L(\gamma_{12}(\epsilon))=L^{cr}+\epsilon\gamma_{12}^{(1)}\begin{pmatrix}0&\Delta\\0&0\end{pmatrix}+\epsilon^2\gamma_{12}^{(2)}\begin{pmatrix}0&\Delta\\0&0\end{pmatrix}+o(\epsilon^2),\tag{65}$$

其中

$$L^{cr}=\begin{pmatrix}a_{11}+\gamma_{11}\Delta & a_{12}+\gamma_{12}^{cr}\Delta\\ a_{21}+\gamma_{21}\Delta & a_{22}+\gamma_{22}\Delta\end{pmatrix},\tag{66}$$

为应用多尺度法，我们引入 $t_0=t,\quad t_1=\epsilon t,\quad t_2=\epsilon^2 t$，并得到

$$\frac{\partial}{\partial t}=\frac{\partial}{\partial t_0}+\epsilon\frac{\partial}{\partial t_1}+\epsilon^2\frac{\partial}{\partial t_2}+o(\epsilon^2)\tag{67}$$

由(60)并令 ϵ^j 的系数平衡，可得一阶结果

$$L^{cr}\begin{pmatrix}n_1\\p_1\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}0\\0\end{pmatrix}\tag{68}$$

二阶结果

$$\begin{aligned}
L^{cr}\begin{pmatrix}n_2\\p_2\end{pmatrix}&=\frac{\partial}{\partial t_1}\begin{pmatrix}n_1\\p_1\end{pmatrix}-\begin{pmatrix}0&\gamma_{12}^{(1)}\\0&0\end{pmatrix}+\Delta\begin{pmatrix}n_1\\p_1\end{pmatrix}\\
-\frac{1}{2}&\begin{pmatrix}f_{nn}n_1^2+2f_{np}n_1p_1+f_{pp}p_1^2\\ g_{nn}n_1^2+2g_{np}n_1p_1+g_{pp}p_1^2\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}F_n\\F_p\end{pmatrix}
\end{aligned}\tag{69}$$

在三阶时

$$\begin{aligned}
L^{cr}\begin{pmatrix}n_3\\p_3\end{pmatrix}=&\begin{pmatrix}\frac{\partial n_2}{\partial t_1}+\frac{\partial n_1}{\partial t_2}\\ \frac{\partial p_2}{\partial t_1}+\frac{\partial p_1}{\partial t_2}\end{pmatrix}-\begin{pmatrix}0&\gamma_{12}^{(1)}\\0&0\end{pmatrix}\Delta\begin{pmatrix}n_2\\p_2\end{pmatrix}-\begin{pmatrix}0&\gamma_{12}^{(1)}\\0&0\end{pmatrix}\Delta\begin{pmatrix}n_1\\p_1\end{pmatrix}\\
&-\begin{pmatrix}f_{nn}n_1n_2+f_{np}(n_1p_2+n_2p_1)+f_{pp}p_1p_2\\ g_{nn}n_1n_2+g_{np}(n_1p_2+n_2p_1)+g_{pp}p_1p_2\end{pmatrix}\\
-\frac{1}{6}&\begin{pmatrix}f_{nnn}n_1^3+3f_{nnp}n_1^2p_1+3f_{npp}n_1p_1^2+f_{ppp}p_1^3\\ g_{nnn}n_1^3+3g_{nnp}n_1^2p_1+3g_{npp}n_1p_1^2+g_{ppp}p_1^3\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}G_n\\G_p\end{pmatrix}
\end{aligned}\tag{70}$$

求解（68）可得

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ p_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \phi \\ 1 \end{pmatrix} \left(\sum_{j=1}^{3} W_j \exp(i\mathbf{k}_j \cdot \mathbf{r}) + c.c. \right), \tag{71}$$

其中，c.c. 表示前面各项的复共轭， W_j 是模态 $\exp(i\mathbf{k}j \cdot \mathbf{r})$（j=1,2,3）的振幅，且 $\phi = \dfrac{a_{12} - \gamma_{12}^{cr} k_{cr}^2}{\gamma_{11} k_{cr}^2 - a_{11}}$。

根据 Fredholm 可解性条件，方程(69右端的函数必须与¯零特征值对应的特征向量正交， L_T 它是 L_T. 的伴随算子。算子 $\bar{L}_T$的特征向量为 $\begin{pmatrix} 1 \\ \psi \end{pmatrix} \exp(-i\mathbf{k}j \cdot \mathbf{r}) + c.c.(j = 1,2,3)$，其中 $\psi = \dfrac{a_{12} - \gamma_{12}^{cr} k_{cr}^2}{\gamma_{22} k_{cr}^2 + 1}$.

正交条件为

$$(1, \psi) \begin{pmatrix} F_n^j \\ F_p^j \end{pmatrix} = 0, \quad (j = 1, 2, 3)$$

其中， F_n^j和 F_p^j给出了 $\exp(i\mathbf{k}j \cdot \mathbf{r})$ 在 F_n和 F_p中的系数。由此关系可得

$$\begin{cases} (\phi + \psi) \dfrac{\partial W_1}{\partial t_1} = -k_{cr}^2 \gamma_{12}^{(1)} W_1 + (f_2 + \psi g_2) \bar{W}_2 \bar{W}_3, \\ (\phi + \psi) \dfrac{\partial W_2}{\partial t_1} = -k_{cr}^2 \gamma_{12}^{(1)} W_2 + (f_2 + \psi g_2) \bar{W}_3 \bar{W}_1, \\ (\phi + \psi) \dfrac{\partial W_3}{\partial t_1} = -k_{cr}^2 \gamma_{12}^{(1)} W_3 + (f_2 + \psi g_2) \bar{W}_1 \bar{W}_2, \end{cases} \tag{72}$$

其中

$$\begin{cases} f_2 = f_{nn}\phi^2 + 2f_{np}\phi + f_{pp}, \\ g_2 = g_{nn}\phi^2 + 2g_{np}\phi + g_{pp}. \end{cases} \tag{73}$$

按照类似的步骤处理（69），其解的形式为

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} n_2 \\ p_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_0 \\ P_0 \end{pmatrix} + \sum_{j=1}^{3} \begin{pmatrix} N_j \\ P_j \end{pmatrix} \exp(i\mathbf{k}_j \cdot \mathbf{r}) + \sum_{j=1}^{3} \begin{pmatrix} N_{jj} \\ P_{jj} \end{pmatrix} \exp(2i\mathbf{k}_j \cdot \mathbf{r}) \\ + \sum_{j=1}^{3} \begin{pmatrix} N_{12} \\ P_{12} \end{pmatrix} \exp(i(\mathbf{k}_1 - \mathbf{k}_2) \cdot \mathbf{r}) + \sum_{j=1}^{3} \begin{pmatrix} N_{23} \\ P_{23} \end{pmatrix} \exp(i(\mathbf{k}_2 - \mathbf{k}_3) \cdot \mathbf{r}) \\ + \sum_{j=1}^{3} \begin{pmatrix} N_{31} \\ P_{31} \end{pmatrix} \exp(i(\mathbf{k}_3 - \mathbf{k}_1) \cdot \mathbf{r}) + c.c. \end{aligned} \tag{74}$$

代入（69），分别取 $\exp(0)$、$\exp(i\mathbf{k}j \cdot \mathbf{r})$、$\exp(2i\mathbf{k}j \cdot \mathbf{r})$、$\exp(i(\mathbf{k}_1 - \mathbf{k}_2) \cdot \mathbf{r})$ 的系数（并交换下标，还可得到对应于 $\exp(i(\mathbf{k}_2 - \mathbf{k}_3) \cdot \mathbf{r})$、$\exp(i(\mathbf{k}_3 - \mathbf{k}_1) \cdot \mathbf{r})$ 的系数），记为

$$\mathcal{M}_k = \begin{pmatrix} a_{11} - \gamma_{11} k^2 & a_{12} - \gamma_{12}^{cr} k^2 \\ a_{21} - \gamma_{21} k^2 & -1 - \gamma_{22} k^2 \end{pmatrix} \tag{75}$$

可得，对于 $N_j = \phi P_j, \quad j = 1, 2, 3$

$$\begin{pmatrix} N_0 \\ P_0 \end{pmatrix} = \mathcal{M}_0^{-1} \begin{pmatrix} -f_2 \\ -g_2 \end{pmatrix} (|W_1|^2 + |W_2|^2 + |W_3|^2) = \begin{pmatrix} Z_{n0} \\ Z_{p0} \end{pmatrix} (|W_1|^2 + |W_2|^2 + |W_3|^2),$$

$$\begin{pmatrix} N_{11} \\ P_{11} \end{pmatrix} = \mathcal{M}_{2k_{cr}}^{-1} \begin{pmatrix} -\frac{f_2}{2} \\ -\frac{g_2}{2} \end{pmatrix} W_1^2 = \begin{pmatrix} Z_{n1} \\ Z_{p1} \end{pmatrix} W_1^2,$$

$$\begin{pmatrix} N_{12} \\ P_{12} \end{pmatrix} = \mathcal{M}_{\sqrt{3}k_{cr}}^{-1} \begin{pmatrix} -f_2 \\ -g_2 \end{pmatrix} W_1 \bar{W}_2 = \begin{pmatrix} Z_{n2} \\ Z_{p2} \end{pmatrix} W_1 \bar{W}_2.$$

在三阶时，收集$(G_n^1, G_p^1)^T$关于 $\exp(i\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r})$ 在式（70）中的系数，可得

$$\begin{pmatrix} G_n^1 \\ G_p^1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \phi(\frac{\partial P_1}{\partial t_1} + \frac{\partial W_1}{\partial t_2}) \\ \frac{\partial P_1}{\partial t_1} + \frac{\partial W_1}{\partial t_2} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 & \gamma_{12}^{(1)} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \phi P_1 \\ -k_{cr}^2 P_1 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 & \gamma_{12}^{(2)} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \phi W_1 \\ -k_{cr}^2 W_1 \end{pmatrix}$$

$$-\begin{pmatrix} [(f_{nn}\phi+f_{np})(Z_{n0}+Z_{n1})+(f_{np}\phi+f_{pp})(Z_{p0}+Z_{p1})]|W_1|^2+[(f_{nn}\phi+f_{np})(Z_{n0}+Z_{n2}) \\ +(f_{np}\phi+f_{pp})(Z_{p0}+Z_{p2})(|W_2|^2+|W_3|^2)]W_1+f_2(\bar{W}_2\bar{P}_3+\bar{W}_3\bar{P}_2) \\ ((g_{nn}\phi+g_{np})(Z_{n0}+Z_{n1})+(g_{np}\phi+g_{pp})(Z_{p0}+Z_{p1}))|W_1|^2+[(g_{nn}\phi+g_{np})(Z_{n0}+Z_{n2}) \\ +(g_{np}\phi+g_{pp})(Z_{p0}+Z_{p2})(|W_2|^2+|W_3|^2)]W_1+g_2(\bar{W}_2\bar{P}_3+\bar{W}_3\bar{P}_2) \end{pmatrix}$$
$$-\begin{pmatrix} (|W_1|^2+|W_2|^2+|W_3|^2)(f_{nnn}\phi^3+3f_{nnp}\phi^2+3f_{npp}\phi+f_{ppp} \\ (|W_1|^2+|W_2|^2+|W_3|^2)(g_{nnn}\phi^3+3g_{nnp}\phi^2+3g_{npp}\phi+g_{ppp} \end{pmatrix} W_1 \tag{76}$$

类似地，对 W和 P的下标进行置换，可得到其他系数 $(G_n^2,G_p^2)^T,(G_n^3,G_p^3)^T$.由 Fredholm 可解性条件 $(\mathbf{1},\psi)\begin{pmatrix} G_n^j \\ G_p^j \end{pmatrix}=0,\quad j=1,2,3$ 可知

$$\begin{cases} (\phi+\psi)(\dfrac{\partial W_1}{\partial t_2}+\dfrac{\partial P_1}{\partial t_1})=-k_{cr}^2(\gamma_{12}^{(1)}P_1+\gamma_{12}^{(2)}W_1) \\ \qquad +h_1(\bar{W}_2\bar{P}_3+\bar{W}_3\bar{P}_2)-(G_1|W_1|^2+G_2(|W_2|^2+|W_3|^2))W_1 \\ (\phi+\psi)(\dfrac{\partial W_2}{\partial t_2}+\dfrac{\partial P_2}{\partial t_1})=-k_{cr}^2(\gamma_{12}^{(1)}P_2+\gamma_{12}^{(2)}W_2) \\ \qquad +h_1(\bar{W}_3\bar{P}_1+\bar{W}_1\bar{P}_3)-(G_1|W_2|^2+G_2(|W_3|^2+|W_1|^2))W_2 \\ (\phi+\psi)(\dfrac{\partial W_3}{\partial t_2}+\dfrac{\partial P_3}{\partial t_1})=-k_{cr}^2(\gamma_{12}^{(1)}P_3+\gamma_{12}^{(2)}W_3) \\ \qquad +h_1(\bar{W}_1\bar{P}_2+\bar{W}_2\bar{P}_1)-(G_1|W_3|^2+G_2(|W_1|^2+|W_2|^2))W_3 \end{cases} \tag{77}$$

with

$$\begin{aligned} h_1&=f_2+\psi g_2 \\ G_1&=-[(f_{nn}\phi+f_{np}+\psi(g_{nn}\phi+g_{np}))(Z_{n0}+Z_{n1}) \\ &\quad +(f_{np}\phi+f_{pp}+\psi(g_{np}\phi+g_{pp}))(Z_{p0}+Z_{p1})+f_3+\psi g_3] \\ G_2&=-[(f_{nn}\phi+f_{np}+\psi(g_{nn}\phi+g_{np}))(Z_{n0}+Z_{n2}) \\ &\quad +(f_{np}\phi+f_{pp}+\psi(g_{np}\phi+g_{pp}))(Z_{p0}+Z_{p2})+f_3+\psi g_3] \\ f_3&=f_{nnn}\phi^3+3f_{nnp}\phi^2+3f_{npp}\phi+f_{ppp} \\ g_3&=g_{nnn}\phi^3+3g_{nnp}\phi^2+3g_{npp}\phi+g_{ppp} \end{aligned} \tag{78}$$

记 A_j 为振幅，并按如下方式展开

$$A_j=\epsilon W_j+\epsilon^2V_j+o(\epsilon^2)$$

from

$$\frac{\partial A_j}{\partial t}=\epsilon\frac{\partial A_j}{\partial t_1}+\epsilon^2\frac{\partial A_j}{\partial t_2}+o(\epsilon^2). \tag{79}$$

我们得到振幅方程

$$\begin{cases} \tau_0\dfrac{\partial A_1}{\partial t}=\mu A_1+h\bar{A}_2\bar{A}_3-(b_1|A_1|^2+b_2(|A_2|^2+|A_3|^2))A_1 \\ \tau_0\dfrac{\partial A_2}{\partial t}=\mu A_2+h\bar{A}_3\bar{A}_1-(b_1|A_2|^2+b_2(|A_3|^2+|A_1|^2))A_2 \\ \tau_0\dfrac{\partial A_3}{\partial t}=\mu A_3+h\bar{A}_1\bar{A}_2-(b_1|A_3|^2+b_2(|A_1|^2+|A_2|^2))A_3 \end{cases} \tag{80}$$

其中

$$\tau_0=-\frac{(\phi+\psi)}{k_{cr}^2\gamma_{12}^{cr}},\ \mu=\frac{\gamma_{12}-\gamma_{12}^{cr}}{\gamma_{12}^{cr}},\ h=-\frac{h_1}{k_{cr}^2\gamma_{12}^{cr}},\ b_1=-\frac{G_1}{k_{cr}^2\gamma_{12}^{cr}},\ b_2=-\frac{G_2}{k_{cr}^2\gamma_{12}^{cr}}$$

每个振幅均可表示为一个模态 $\rho_j=|A_j|$ 及相应的相位角 θ_j 的形式：$A_j=\rho_j\exp(i\theta_j)\quad j=1,2,3$。将其代入式（80），并分离实部和虚部，可得

$$\begin{cases} \tau_0\dfrac{\partial\theta}{\partial t}=-h\dfrac{\rho_1^2\rho_2^2+\rho_1^2\rho_3^2+\rho_2^2\rho_3^2}{\rho_1\rho_2\rho_3}\sin\theta \\ \tau_0\dfrac{\partial\rho_1}{\partial t}=\mu\rho_1+h\rho_2\rho_3\cos\theta-b_1\rho_1^3-b_2(\rho_2^2+\rho_3^2)\rho_1 \\ \tau_0\dfrac{\partial\rho_2}{\partial t}=\mu\rho_2+h\rho_3\rho_1\cos\theta-b_1\rho_2^3-b_2(\rho_3^2+\rho_1^2)\rho_2 \\ \tau_0\dfrac{\partial\rho_3}{\partial t}=\mu\rho_3+h\rho_1\rho_2\cos\theta-b_1\rho_3^3-b_2(\rho_1^2+\rho_2^2)\rho_3 \end{cases} \tag{81}$$

与 $\theta=\theta_1+\quad\theta_2+\theta_3$。上述动力系统具有以下不同类型的解：

参数	δ	ϕ	σ	ξ	θ	ν	η
数值	0.5	2	2	3	0.95	0.1	0.2

表1：部分模型参数的固定值

- 由下式表示的均匀稳态

$$\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = 0 \tag{82}$$

其在 $\mu < \mu_2 = 0$ 时稳定，在 $\mu > \mu_2 = 0.$时不稳定

- 条纹斑图表示为

$$\rho_1 = \sqrt{\frac{\mu}{b_1}} \neq 0, \qquad \rho_2 = \rho_3 = 0, \tag{83}$$

当 $b_1 < b_2$ 和 $\mu > \mu_3 = \frac{b_1 h^2}{(b_2 - b_1)^2}$时稳定

- 六边形斑图表示为

$$\rho_1 = \rho_2 = \rho_3 = \rho_H^{\pm} = \frac{|h| \pm \sqrt{h^2 + 4(b_1 + 2b_2)\mu}}{2(b_1 + 2b_2)}; \tag{84}$$

当 $2(b_1+2b_2) > 0$和 $\mu > \mu_H = -\frac{h^2}{4(b_1 + 2b_2)}$时，六边形存在且稳定。因此，对于 $\rho_H = \rho_H^+$，当 $\mu < \mu_{H2} = (2b_1 + b_2)h^2 (b_2 - b_1)^2$时，六边形稳定；而对于解 $\rho_H = \rho_H^-$，六边形结构不稳定。

- 混合态表示为

$$\rho_1 = \frac{|h|}{b_2 - b_1}, \quad \rho_2 = \rho_3 = \sqrt{\frac{\mu - b_1\rho_1^2}{b_1 + b_2}} \tag{85}$$

当 $\mu > b_1\rho_1^2$ 和 $b_2 > b_1$ 时，它总是不稳定。

8 数值模拟

为了评估交叉扩散的影响，我们为许多模型参数指定了常数值（如表1所示），固定了 γ_{11}、γ_{21}、γ_{22} 的值，并假设 γ_{12} 为分岔参数。根据（56），可以确定使图灵不稳定性发生的最小值 γ_{12}^{cr}。图1展示了不同分岔参数 γ_{12}取值下，按（54）定义的 $h'(k^2)$曲线图$_2$。在这个具体示例中，我们假设 $\gamma_{11} = 3$、$\gamma_{21} = 11$、$\gamma_{22} = 4$，因此 $\gamma_{12}^{cr} \approx 1.0748.$。此外，根据（55）$_4$，可以估算出一个上限 $\gamma_{12}^{up} \approx 1.0909$，超过该值后条件（55）$_4$不再成立；还可以根据（55）$_5$ 估算出一个下限 $\gamma_{12}^{low} \approx 1.0748$，高于该值时（55）$_5$ 成立。同一图的右侧面板展示了这些曲线图的局部放大图。可以看出，当 $\gamma_{12} < 1.0748$ 时，曲线不与水平轴相交，因此不存在不稳定模态。随着 γ_{12} 增大，不稳定模态的范围也随之增大。同样，随着分岔参数增大，相应特征值的实部变为正值（见图2）。

我们还研究了恐惧水平和猎物避难所对不稳定模态的影响。如图 3所示，一旦参数 γ_{12} 固定下来，就可以发现，较高的恐惧水平 ρ 会导致不稳定模态区域变小。因此，正如后续实验将展示的那样，当所选的 γ_{12} 与其取值相差较大时，较低的恐惧水平主要会加速斑图的出现，并增强系统的不稳定性 γ_{12}^{low}.

图 4 表明，当 γ_{12} 取固定值时，可以发现，较高的猎物避难所η 会导致不稳定模态区域增大。此外，较高的猎物避难等级意味着不稳定性增强，且当所选的 γ_{12} 与其取值相差较大时，斑图的出现会加快 γ_{12}^{low}。

本节余下部分将对二维空间域上的系统（51）进行一些数值模拟，展示不同取值下猎物种群和捕食者种群最终形成的稳定斑图

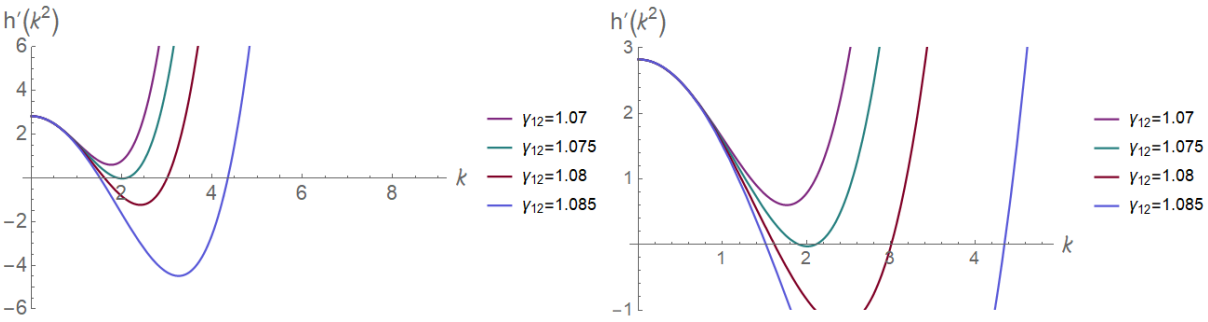


图1：左图： $h'(k^2)$ 关于波数 k 的曲线图，展示不同分岔参数 γ_{12}取值下的情况；右图为相同曲线图的细节。这里 $\gamma_{11}=3$， $\gamma_{21}=11$， $\gamma_{22}=4$，其他参数值如表1

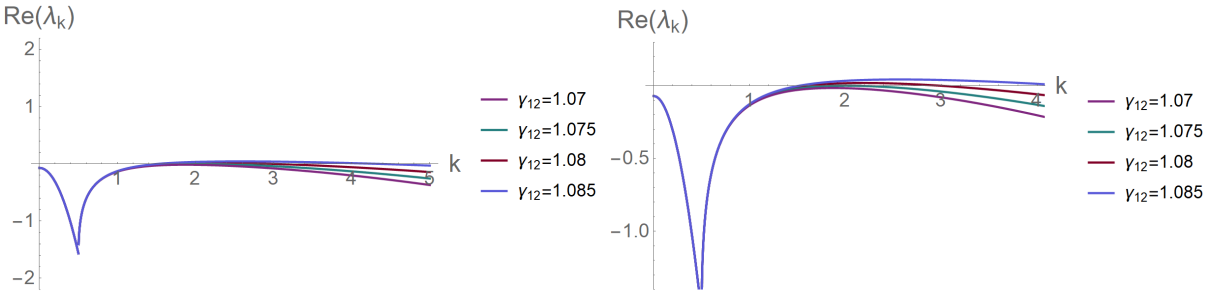


图2：左图：特征值 λ（53）解的实部关于波数 k 的曲线图，展示不同分岔参数 γ_{12}取值下的情况；右图为相同曲线图的细节。这里仍有 $\gamma_{11}=3$， $\gamma_{21}=11$， $\gamma_{22}=4$，其他参数值如表1

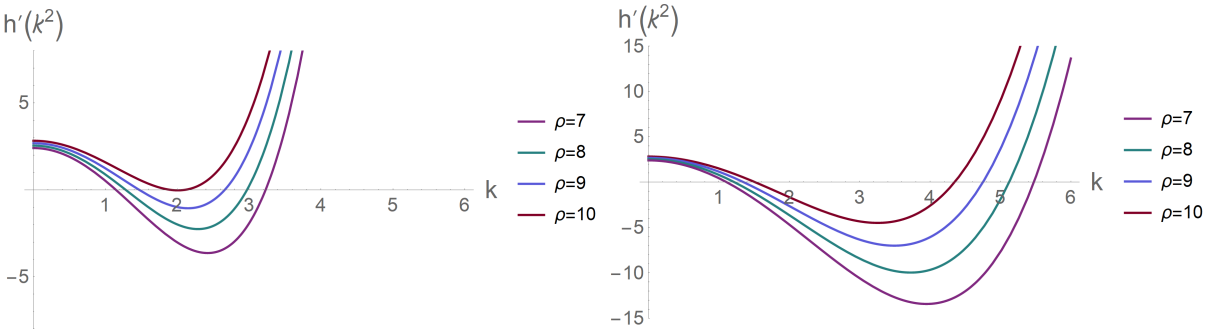


图3： $h'(k^2)$ 关于波数 k 的曲线图，展示不同恐惧水平 ρ 和$\gamma_{11}=3$； $\gamma_{22}=4$， $\gamma_{21}=11$。左图中，$\gamma_{12}=1.075$；右图中 $\gamma_{12}=1.085$。其他参数值如表1

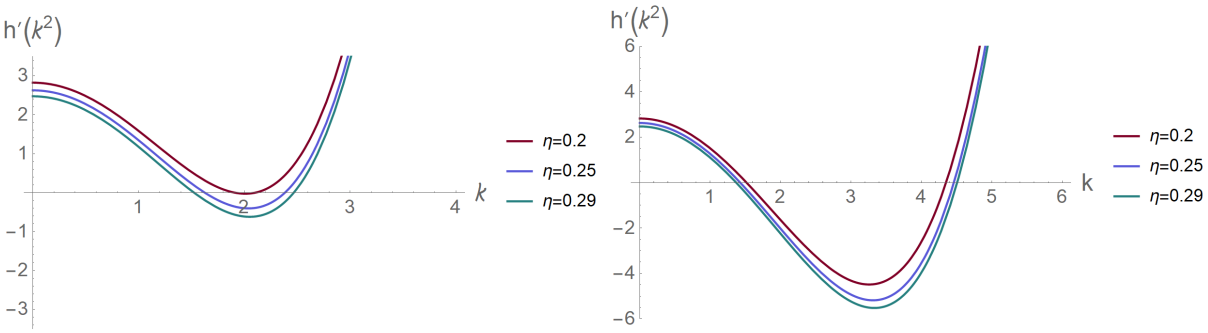


图4: $h'(k^2)$ 随波数 k 变化的曲线图，其中猎物避难等级 η和 $\gamma_{11}=3$取不同值； $\gamma_{22}=4$， $\gamma_{21}=11$。左图中， $\gamma_{12}=1.075$；右图中 $\gamma_{12}=1.085$。其他参数取值同表1

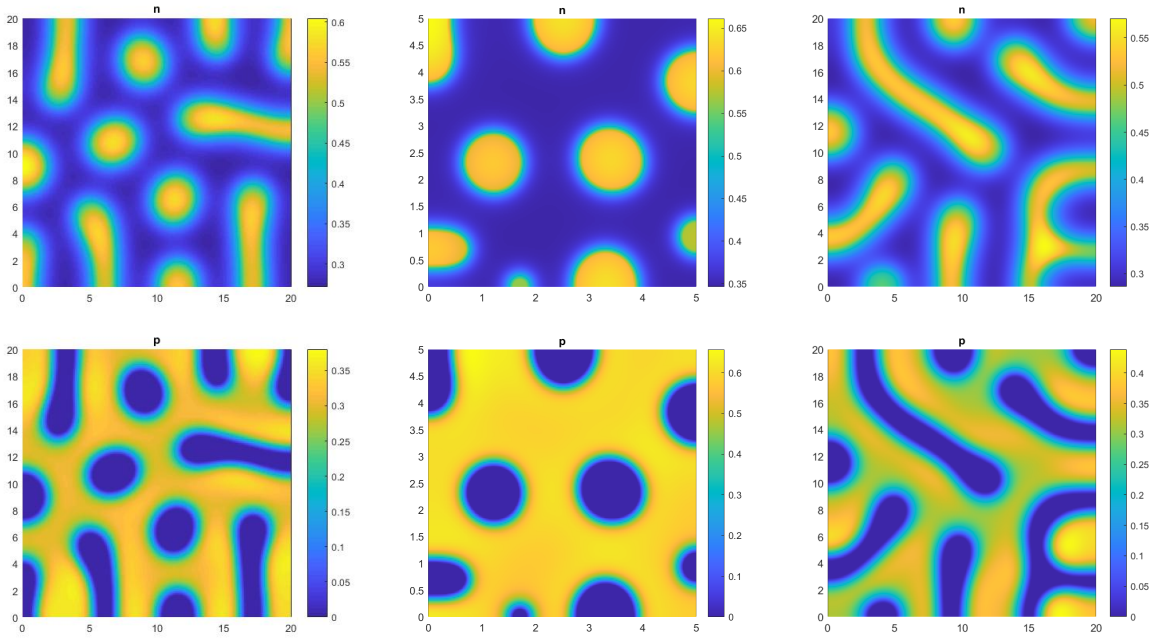


图5：扩散系数和 $\rho=10$ 取不同值时斑图形成的快照。第一列： $\mu=2$， $\gamma_{11}=3$， $\gamma_{22}=4$， $\gamma_{21}=13$， $\gamma_{12}=0.6915$. 时的猎物和捕食者种群分布。第二列： $\mu=3$， $\gamma_{11}=3$， $\gamma_{22}=4$， $\gamma_{21}=11$， $\gamma_{12}=1.08$. 时的猎物和捕食者种群分布。第三列： $\mu=2$， $\gamma_{11}=4$， $\gamma_{22}=4$， $\gamma_{21}=15.5$， $\gamma_{12}=0.7735$. 时的猎物和捕食者种群分布。其他参数均取表1中的值。

扩散系数。数值模拟采用有限差分法进行空间离散化，步长为 $\Delta h=0.025$（区域 $[0,5]\times[0,5]$），而时间离散化采用显式欧拉法，时间步长为 $\Delta t=10^{-6}$. 对于满足图灵条件的不同扩散系数取值，我们获得了代表猎物和捕食者物种分布的不同类型图灵斑图。在每种斑图中，蓝色表示物种的低密度，黄色表示物种的高密度。通过各种数值模拟，我们观察到猎物主要以斑点图样分布。从生物学角度看，蓝色背景上的黄色斑点表示猎物种群在彼此隔离的区域内以高密度分布，这是由于恐惧促使它们聚集，以更好地防御捕食。具体而言，如图5的各列所示，从上到下分别表示猎物和捕食者的分布，其中猎物呈现出六边形结构（对应斑点）、斑点和条纹。数值模拟结果与振幅方程的理论分析结果高度一致。

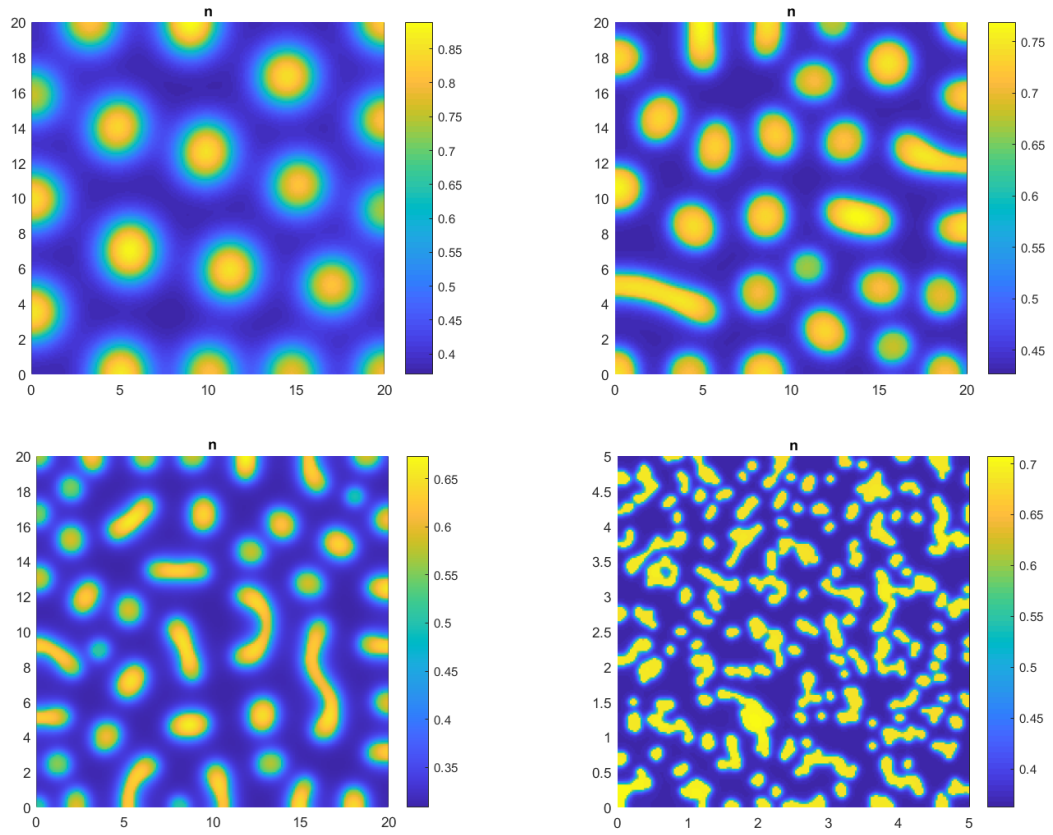


图6：不同恐惧程度和扩散系数下猎物斑图形成的快照。第一行，从左到右：($\rho = 5, \eta = 0.1, \gamma_{11} = 4, \gamma_{12} = 0.77, \gamma_{22} = 3, \gamma_{21} = 15.5$); ($\rho = 5, \eta = 0.1, \gamma_{11}$ =6, $\gamma_{12} = 1.11, \gamma_{22} = 3, \gamma_{21} = 15.5$)。第二行，从左到右：($\rho = 15$, $\eta = 0.4, \gamma_{11} = 2, \gamma_{12} = 0.65, \gamma_{22}$ =3.5, $\gamma_{21} = 15.5$); ($\rho = 18, \eta = 0.5, \gamma_{11} = 2, \gamma_{12} = 0.99, \gamma_{22} = 5, \gamma_{21} = 10$)。 $\mu = 3$ 以及其他参数值同表1。

图6描绘了猎物分布的稳定斑图，这些斑图通过选择 ρ 和 η 的值，进而选择扩散系数的值（满足（55））而产生，代表以下情景。具体而言，第一幅和第二幅图表示猎物种群的分布，此时恐惧和避难所水平均较低（$\rho = 5, \eta = 0.1$），因此猎物更倾向于在区域内扩散，以寻找食物，并 consequently 承受较高的捕食压力（分别为$\gamma_{11} = 4, \gamma_{12} = 0.77, \gamma_{21} = 15.57, \gamma_{22} = 3$和 $\gamma_{11} = 6, \gamma_{12} = 1.11, \gamma_{21} = 15.57, \gamma_{22} = 3$ ）。第三幅和第四幅图表示猎物分布，此时恐惧和避难所水平较高（分别为$\rho = 15$, $\eta = 0.4$ 和 $\rho = 18$, $\eta = 0.5$ ），因此猎物不太可能扩散到环境中（$\gamma_{11} = 2, \gamma_{12} = 0.65, \gamma_{22} = 3.5, \gamma_{21} = 15.5$ 和$\gamma_{11} = 2, \gamma_{12} = 0.99, \gamma_{22} = 5$, $\gamma_{21} = 10$）。

9 结论

本文提出了一种广义 Leslie-Gower 模型，用于描述猎物种群与捕食者种群之间的相互作用。特别是，模型允许两个物种进行随机运动：首先，考虑两个物种都进行简单的自扩散；随后，分析更一般的情形，即一个物种的扩散取决于另一个物种的运动（交叉扩散系统）。本文对解的有界性、相空间中吸收集的存在性以及非恒定稳态的不存在性进行了定性分析，并研究了共存平衡点（若存在）的线性不稳定性分析。特别是，确定了自扩散诱导的不稳定性和交叉扩散诱导的不稳定性的发生条件。本文还展示了所得结果的数值模拟。特别是，通过改变模型参数的取值，出现了图灵斑图，代表了

环境中种群的空间重新分布。这些结果在生态学以及促进生态系统中物种共存的生物防治方面可能具有广泛应用。

声明

- **资助** 本文未获得任何资助
- **利益冲突** 我们声明不存在任何竞争利益
- **伦理审批** 不适用
- **参与同意** 不适用
- **发表同意** 所有作者均已最终批准发表，并同意对其中所完成的工作承担责任

- **数据和材料可用性** 本文没有额外数据
- **代码可用性** 不适用
- **作者贡献** 所有作者对本文各部分的贡献相同。经共同协商，他们提出并深入讨论了本文的主要思想、数学模型和结果。所有作者均详细完成了证明和计算

致谢

本文是在 INdAM 下属 GNFM 的支持下完成的。

参考文献

[1] F. Capone、R. De Luca 和 S. Rionero. 关于非自治受扰 Lotka-Volterra 模型的稳定性. 应用数学与计算, 219(12):6868–6881, 2013.[2] F. Capone、MF. Carfora、R. De Luca 和 I. Torcicollo. 关于一个种内集团捕食者–猎物模型的动力学. 数学与计算机模拟, 149:17–31, 2018.[3] F. Capone、M. F. Carfora、R. De Luca 和 I. Torcicollo. 对协同捕猎建模的反应扩散系统中的图灵斑图. 数学与计算机模拟, 165:172–180, 2019.[4] F. Capone、M. F. Carfora、R. De Luca 和 I. Torcicollo. 对捕食者阿利效应建模的反应扩散系统的非线性稳定性与数值模拟.《国际非线性科学与数值模拟杂志》, 23(5):751–760, 2022.[5] M. F. Carfora 和 I. Torcicollo. 恐惧和群体防御下捕食者-猎物系统中的交叉扩散驱动的不稳定性.《数学》, 8(8):1244, 2020.[6] B.D. Dalziel、E. Thomann、J. Medlock 和 P. De Leenheer. 捕食者搜索率可变的捕食者–猎物模型的全局分析.《数学生物学杂志》, 81:159–183, 2020.[7] R. De Luca. 具有相互干扰的非自治捕食者-猎物模型的长期动力学.《数学研究》, 61(2):275–290, 2012.[8] S. Deeptajyoti、S. Ghorai、M. Banerjee 和 A. Morozov. 捕食者具有阿利效应的捕食者–猎物模型的分岔分析.《数学生物学杂志》, 84(7), 2022.[9] J.D. Murray.《数学生物学 *I*：导论》, 第17卷. 跨学科应用数学；施普林格：纽约，NY，美国，施普林格版，2002.[10] J.D. Murray.《数学生物学 *II*：空间模型与生物医学应用》, 第18卷. 跨学科应用数学；施普林格：纽约，NY，美国，施普林格版，2003.[11] F. Chen、L. Chen 和 X. Xie. 关于一个包含猎物避难所的莱斯利–高尔捕食者–猎物模型.《非线性分析：现实世界应用》, 10(5):2905–2908, 2009.[12] S. Yu. 具有 Beddington-DeAngelis功能反应的修正的Leslie-Gower模型的全局稳定性.《差分方程进展》, 2014(1):1–14, 2014.[13] R. Gupta 和 P. Chandra. 具有米氏型猎物捕获的修正莱斯利–高尔捕食者–猎物模型的分岔分析.《数学分析与应用杂志》, 398(1):278– 295, 2013.

[14] A. Korobeinikov. 莱斯利-高尔捕食者-猎物模型的一个李雅普诺夫函数. 应用数学快报, 14:697–699, 2001.[15] C. Holling. 捕食者对猎物密度的功能反应及其在拟态和种群调节中的作用. 加拿大昆虫学会回忆录, 97(S45):5–60, 1965.[16] J. R. Beddington. 寄生虫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, 44:331–340, 1975.[17] D.L. DeAngelis、R. A. Goldstein 和 R.V. O'Neill. 一个营养级相互作用模型. 生态学, 56:881–892, 1975.[18] A. L. Firdiansyah. 具有 Beddington-DeAngelis功能反应并纳入猎物避难所的莱斯利-高尔捕食者-猎物模型中的恐惧效应. 国际计算科学与应用数学杂志, 7(2):56–62, 2021.[19] W. Cresswell. 鸟类种群中的捕食. 鸟类学杂志, 152(1):251–263, 2011.[20] X. Wang、L. Zanette 和 X. Zou. 捕食者–猎物相互作用中的恐惧效应建模. 数学生物学杂志, 73:1179–1204, 2016.[21] Y. Huang、Z. Zhu 和 Z. Li. 对纳入猎物避难所的捕食者–猎物系统中的阿利效应和恐惧效应进行建模. 差分方程进展, 2020(321), 2020.[22] Z. Zhu、R. Wu、L. Lai 和 X. Yu. 恐惧效应对捕食者拥有其他食物资源的 Lotka–Volterra 捕食者–猎物系统的影响. 差分方程进展, 2020(237), 2020.[23] J. Ghosh、B. Sahoo 和 S. Poria. 猎物避难所为捕食者提供额外食物时的猎物-捕食者动力学. 混沌、孤子与分形, 96:110–119, 2017.[24] A. Sih. 猎物避难所与捕食者-猎物系统的稳定性. 理论种群生物学, 31(1):1–12, 1987.[25] A. A. Thirthar、S. J. Majeed、M. A. Alqudah、P. Panja 和 T. Abdeljawad. 含额外食物、猎物避难所和超级捕食者捕获的捕食者-猎物模型中的恐惧效应. 混沌、孤子与分形, 159:1–12, 2022.[26] R. S. Cantrell 和 C. Cosner. 通过反应扩散方程研究空间生态学. John Wiley and Sons Ltd., 2003.[27] A. M. Turing. 形态发生的化学基础. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci., 237:37–72, 1952.[28] I. Torcicollo. 关于具有恒定猜测变分的连续双寡头模型的非线性稳定性. Int J Non-Linear Mech, 81:268–273, 2016.[29] S. Rionero 和 I. Torcicollo. 关于非线性反应扩散双寡头模型的动力学. Int J Non-Linear Mech, 99:105–111, 2018.[30] M. F. Carfora 和 I. Torcicollo. 流行病学模型的识别：也门霍乱暴发案例研究. Applicable Analysis, 101(10):3744–3754, 2020.[31] A. R. M. Jamil 和 R. K. Naji. 对包含非线性猎物避难所的已捕获修正莱斯利-高尔模型中恐惧影响的建模与分析. 数学, 10(16), 2022.[32] H. Chen 和 C. Zhang. 具有恐惧效应和比率依赖型霍林 III 功能反应的莱斯利–高尔型捕食者–猎物系统的动力学分析. Nonlinear Analysis: Modelling and Control, 27(5):1244, 2022.[33] L. Dung. 一类拟线性抛物型系统的耗散性与全局吸引子. Commun. Partial Diff. Eqns., 22:213–433, 1997.[34] J. Flavin 和 S. Rionero. 偏微分方程的定性估计：导论. 博卡拉顿，CRC Press Inc. 版，1996.[35] D.R. Merkin. 稳定性理论导论，第24卷. 施普林格，《应用数学文本》，1997.