兼具阿利效应和恐惧效应的 Lotka-Volterra 竞争模型的动力学分析

Shangming Chen[1],Fengde Chen[1], Vaibhava Srivastava[2], Rana D. Parshad[2*]

1) School of Mathematics and Statistics, Fuzhou University,Fuzhou, Fujian, 350108, P. R. China2) Department of Mathematics, Iowa State University,Ames, IA 50011, USA.

arXiv:2303.04919v1 [q-bio.PE] 8 Mar 2023

摘要

种群生态学理论中充斥着密度制约过程。然而，性状介导或行为介导的间接相互作用既可能增强，也可能抵消密度制约效应。本文首次提出了包含两个物种的竞争常微分方程和偏微分方程系统，其中同时存在阿利效应（这是一种密度制约过程）和恐惧效应（这是一种非消耗性行为效应）。本文运用常微分方程定性理论，对平衡点的稳定性进行了分析讨论。研究发现，阿利效应和恐惧效应会改变系统的灭绝动力学及正平衡点的数量，但不会影响正平衡点的稳定性。我们还观察到，通过改变阿利效应参数或恐惧参数，系统会出现引发分岔的特殊动力学现象。有趣的是，在恐惧效应较弱的情况下，阿利效应与恐惧效应共同作用，能够使仅有恐惧效应时系统的动力学行为发生若干定性变化。也就是说，恐惧参数较小时，阿利效应可能使系统从竞争排斥转变为强竞争，也可能使系统从弱竞争转变为双稳态。然而，在恐惧效应较强的情况下，阿利效应会增强恐惧效应所驱动的动力学。本文还分析了相应的空间显式模型，并运用抛物型偏微分方程的比较原理。本文的结论对保护生物学、生物防治以及生物多样性保护具有重要意义。

关键词：竞争模型、阿利效应、恐惧效应、稳定性、分岔、反应扩散系统

1. 引言

竞争、非消耗性效应或性状介导的间接相互作用，以及阿利效应等密度制约效应的机制，是种群生态学理论的核心原则。它们塑造了动力学

*通讯作者*Email addresses:* 210320019@fzu.edu.cn (Shangming Chen[1]), fdchen@fzu.edu.cn (Fengde Chen[1]), vaibhava@iastate.edu(Vaibhava Srivastava[2]), rparshad@iastate.edu (Rana D.Parshad[2])

许多生态系统 [1, 2, 3, 4, 5]。通常认为，物种相互作用受各自种群密度支配。然而，一个物种可能会因另一物种的存在而改变自身表型或行为，进而影响另一物种的种群密度或适合度。因此，这类性状介导或行为介导的间接相互作用既可能强化，也可能抵消密度制约效应 [6, 7], ，并对群落生态学和食物链动力学产生重大影响。本文提出并分析了首个将聚焦于恐惧效应的性状介导间接相互作用与密度制约效应（此处为阿利效应）联系起来的两物种竞争模型。我们的分析表明：（1）在小恐惧效应情形下，阿利效应与恐惧效应相互抵消；（2）在大恐惧效应情形下，阿利效应会强化恐惧效应。本文将探讨并阐述这两种机制如何协同作用，从而产生这些新颖的动力学特征。

我们首先明确阿利效应的概念，这对接下来的分析至关重要。生态学家阿利[8] 于1931年发现，种群增长率与种群密度相关——也就是说，种群数量稀少可能会带来适合度成本，导致种群数量下降。他还指出，“聚集”有利于种群增长和存活，而过度稀疏和过度拥挤则会阻碍增长并对繁殖产生负面影响，因此每个物种都有其最适密度。1953年，另一位生态学家 Odum [9], 为这一现象引入了“阿利效应”这一术语。阿利效应可分为三种类型：物种规模效应、结构效应和行为效应。物种规模效应指的是，当种群规模低于某个阈值时，种群的繁殖和维持会受到影响，从而使种群灭绝的可能性显著增加。具有阿利效应的单物种模型可由以下常微分方程描述，

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)(x - m), \tag{1.1}$$

称为具有乘性阿利效应的单物种模型。 r 是该物种的内禀增长率，K是环境容纳量，而（$x-m$）是阿利效应。如果 $0 < m < K$，我们认为该物种受到强阿利效应的影响。当物种规模低于阈值 m时，种群的内禀增长率为负，存在灭绝风险。如果 $-K < m \leq 0$，该物种受到弱阿利效应的影响。此时，物种的增长速度会减缓，但不存在灭绝风险。

关于阿利效应的研究对物种多样性的保护具有重要意义。根据(1.1)，Zhu等人 [10]提出了一个具有强阿利效应和反馈控制的单物种逻辑斯蒂模型：

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = rx\left(1 - \dfrac{x}{k}\right)(x - m) - axu \\ \dfrac{du}{dt} = -bu + cx \end{cases} \tag{1.2}$$

作者的研究结果表明，如果反馈控制变量和阿利效应足够强，物种就会灭绝。此外，作者还研究了鞍结分岔、超临界和亚临界

随参数变化而发生的 Hopf分岔。通过计算尖点附近的通用展开，可以得出结论：系统 (1.2) 存在余维为 2 的 Bogdanov-Takens分岔。关于乘性阿利效应的更多相关研究，请参见 [11, 12]。阿利效应也可能较为弱，此时增长率始终为正，但在低密度时表现得不那么明显 [13, 14]。研究发现，种群规模极小时，以及性别比例存在偏差时，阿利效应会十分显著 [15, 16]。研究人员 [17, 15] 发现，圣劳伦斯湾南部的大西洋鳕（$Gadus\ morhua$）灭绝以及北海大西洋鲱（$Clupea\ harengus$）种群数量锐减，都是由捕食驱动的阿利效应所致，从而增加了种群灭绝的风险。

捕食者-猎物模型的研究也是生态学和进化生物学的核心课题之一 [18]。人们曾普遍认为，捕食者只能通过直接捕食猎物来影响猎物种群。然而，即使捕食者仅仅存在，也可能改变猎物的行为和生理状况。猎物会感知捕食风险，并通过一系列反捕食反应作出回应，例如改变栖息地选择和觅食行为 [2, 19]。这些变化以不同形式最终可能影响猎物种群的整体繁殖率。我们将这种特殊的生物现象称为“恐惧”效应。Zanette等人首次开展了关于物种恐惧效应的实验 [20]。他们通过主动消除直接捕食，在野生歌带鸦种群中分离出感知到的捕食风险所产生的影响，并通过播放捕食者叫声和其他声音来操控感知到的风险。研究表明，仅受恐惧效应影响，该物种每年繁殖的后代数量就减少了 40%。

2016年，Wang等人 [21] 基于经典的双物种 Lotka-Volterra 捕食者-猎物模型，首次考虑了恐惧效应：

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = rxf(k,y) - dx - ax^2 - g(x)y, \\ \dfrac{dy}{dt} = -my + cg(x)y, \end{cases} \tag{1.3}$$

其中，a 表示猎物因种内竞争导致的死亡率，$g(x)$表示捕食者的功能性捕食率，而 $f(k,y) = \dfrac{1}{1+ky}$ 表示猎物因恐惧捕食者而产生的反捕食反应，即恐惧效应函数。研究人员发现，在满足 Hopf分岔条件时，随着猎物出生率相应增加，恐惧水平的提高可能使 Hopf分岔方向由超临界转变为亚临界。数值模拟还表明，随着捕食者攻击率的提高，动物的反捕食防御也会增强。

根据（1.3），Sasmal等人 [22] 首次提出了一个具有乘性

阿利效应和恐惧效应的捕食者-猎物系统，其中猎物物种受到这两种效应的影响。模型如下所示：

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = rx\left(1-\dfrac{x}{k}\right)(x-\theta)\dfrac{1}{1+fy} - axy, \\ \dfrac{dy}{dt} = a\alpha xy - my. \end{cases} \tag{1.4}$$

作者的研究表明，恐惧效应不会改变平衡点的稳定性。然而，恐惧效应增强时，捕食者的最终种群密度会降低。乘法型阿利效应会使系统（1.4）发生亚临界 Hopf 分岔，从而产生稳定极限环。更多相关研究见 [23, 24, 25, 26, 27, 28, 29]。值得注意的是，竞争系统中的阿利效应也已得到研究。这方面的研究始于 Wang 的工作 [30]。在该研究中，弱阿利效应被建模为同时影响两个竞争者。Jang 对两个竞争者中的强阿利效应进行了建模 [31]。此外，Desilva 和 Jang 建立了一个双物种竞争系统模型，其中一个竞争者具有强阿利效应，并考虑了放流效应。这些研究主要关注平衡分析，而非分岔分析。

恐惧对捕食者-猎物系统的影响已得到广泛研究，但在竞争系统中，恐惧却很少被纳入考量。然而，有充分证据表明，在不存在捕食效应的纯竞争系统中，或捕食效应可以忽略不计的系统中，恐惧同样存在 [32, 33, 1]。横斑林鸮（*Strix varia*）是一种原产于北美东部的鸮科物种。在上个世纪，它们的分布范围向西扩展，并被视为入侵北美西部生态系统。目前，其分布范围与斑点林鸮（*Strix occidentalis*）重叠。斑点林鸮原产于北美西北部和西部，这导致两个物种之间展开了激烈的竞争 [34]。横斑林鸮对斑点林鸮具有强烈的负面影响，野外观察报告称，横斑林鸮经常攻击斑点林鸮 [35]。另有证据表明，横斑林鸮会主动且单方面地将斑点林鸮驱逐出共享栖息地 [33]。此外，近期还有其他非常有力的实证证据支持此类研究。在 [32] 一系列为期 6 年的实验中，研究者在多个加勒比群岛开展研究，旨在反驳适应性捕食理论——该理论认为，捕食者会减少优势竞争者，从而防止竞争排斥，并增强食物网中的共存。然而，非消耗性效应，例如对捕食的恐惧，可能产生强烈影响 [32, 36, 2, 37]。 [32] 开展了一系列实验，研究两种竞争性蜥蜴物种：栖息于树干上的棕安乐蜥（*Anolis sagrei*）和栖息于树冠中的绿安乐蜥（*Anolis smaragdinus*）。实验表明，这两个物种通常能够共存——原因在于它们之间存在明显的生态位分化。然而，引入一种栖息于地面的种间捕食者卷尾蜥（*Leiocephalus carinatus*）后，会产生（非消耗性的）恐惧驱动效应。棕安乐蜥由于害怕可能遭受捕食（因为树干下半部处于卷尾蜥的攻击范围内）而向上移动到树冠中，而树冠正是绿安乐蜥的栖息地。在此，种间竞争加剧，导致共存丧失。然而，这项研究中最为关键的是，对卷尾蜥粪便的分析显示，在 51 个样本中仅有 2 个样本的食性包含棕安乐蜥

经检验。因此，棕安乐蜥新的扩散模式以及“避难所竞争”主要由非消耗性恐惧效应驱动，而非消耗性效应驱动。因此，棕安乐蜥和卷尾蜥确实是竞争者，因为它们在多种昆虫的食性生态位上存在高度重叠。然而，棕安乐蜥显然害怕卷尾蜥 [32]。此外，还有证据表明，在竞争性蚜虫物种之间，以及以蚜虫为食的竞争者之间，也存在恐惧等非消耗性效应 [38, 39]。竞争与捕食之间的这种相互作用已得到研究 [1], 研究提出，在许多生态过程中，竞争与捕食彼此相互关联，并且取决于生态位重叠程度，其中一种作用将占据主导地位，从而驱动底层动力学。

这些证据促使我们在一个纯竞争型双物种模型中考虑恐惧效应，其中一个竞争者会使另一个竞争者产生恐惧。因此，Srivastava等人 [40] 考虑了经典的双种群 Lotka-Volterra 竞争模型，其中只有一个竞争者会使另一个竞争者产生恐惧:

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} = a_1 u - b_1 u^2 - c_1 uv, \\ \dfrac{dv}{dt} = \dfrac{a_2 v}{1+ku} - b_2 v^2 - c_2 uv. \end{cases} \tag{1.5}$$

他们发现，恐惧的存在会对经典竞争情景产生若干有趣的动力学效应。也就是说，1.5）能够产生鞍结分岔和跨临界分岔等动力学现象，而这些现象会改变经典竞争系统中的动力学行为。值得注意的是，在某些恐惧水平范围内，会出现新颖的双稳态动力学。近期也在 [41]中观察到了这种动力学。此外，在空间显式情形下，研究了若干空间异质性恐惧函数的影响。特别是，在恐惧函数满足某些积分约束的情况下，弱竞争情形可能转变为竞争排斥。

受上述研究思路的启发，我们提出一个新颖的 Lotka-Volterra 竞争模型，其中第一物种受到乘性强阿利效应的影响，而第二物种则对第一物种产生恐惧效应，

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x_1}{\mathrm{d}\tau} = x_1(r_1 - \alpha_1 x_1)(x_1 - m)\dfrac{1}{1+kx_2} - \beta_1 x_1 x_2, \\ \dfrac{\mathrm{d}x_2}{\mathrm{d}\tau} = x_2(r_2 - \alpha_2 x_2 - \beta_2 x_1). \end{cases} \tag{1.6}$$

其中 $0 < m < \frac{r_1}{\alpha_1}$ 本文的创新之处如下：

1. 这是首个在两物种洛特卡–沃尔泰拉竞争模型中同时考虑强阿利效应和恐惧效应对物种密度影响的模型。还需注意，设定 $m = 0$ 时，我们处于弱阿利效应情形。

2. 阿利效应参数和恐惧效应参数会影响常微分方程模型中正平衡点的存在性和数量。

3. 阿利效应参数和恐惧效应参数会影响系统（1.6）的灭绝状态，但不会改变正平衡点的稳定性。4. 改变恐惧参数会导致系统（1.6）发生若干分岔。5. 在偏微分方程情形下，推导出了阿利阈值与恐惧参数之间的限制条件，这些条件将导致 u发生竞争排斥，其中该竞争者受到阿利效应和恐惧效应的影响。6. 在偏微分方程情形下，还推导出了相关限制条件，以给出使系统依赖初始条件地吸引至（u^*，0）或（0，v^*）的条件。

本文其余部分安排如下：第 2 节证明系统 (1.6) 解的正性与有界性。第 3 节和第 4 节考察所有平衡点的存在性与稳定性。第 5 节分析系统在正平衡点附近的分岔。第 6 节分析空间显式模型，即偏微分方程情形。最后，本文以讨论与结论作结。

2. 预备知识

根据逻辑斯蒂生长规律，两种物种的内禀增长率分别为 r_1， r_2，环境承载量分别为 r_1/α_1和 r_2/α_2。我们将系统 (1.6) 改写为如下形式：

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x_1}{\mathrm{d}\tau} = r_1 x_1 (1 - \dfrac{x_1}{k_1})(x_1 - m)\dfrac{1}{1 + kx_2} - \beta_1 x_1 x_2, \\ \dfrac{\mathrm{d}x_2}{\mathrm{d}\tau} = r_2 x_2 (1 - \dfrac{x_2}{k_2}) - \beta_2 x_1 x_2. \end{cases} \tag{2.1}$$

为减少系统 (2.1) 的参数，对模型系统 (2.1) 进行无量纲化时采用以下无量纲量：

$$t = r_1 k_1 \tau, \quad \frac{x_1}{k_1} = x, \quad \frac{x_2}{k_2} = y, \quad \frac{m}{k_1} = p, \quad k k_2 = q, \quad \frac{\beta_1 k_2}{r_1 k_1} = a, \quad \frac{r_2}{r_1 k_1} = b, \quad \frac{\beta_2 k_1}{r_2} = c,$$

于是，系统 (2.1) 化为如下系统：

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = x\left[(1 - x)(x - p)\dfrac{1}{1 + qy} - ay\right] = xf(x, y) \equiv F(x, y), \\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = by\,(1 - y - cx) = yg(x, y) \equiv G(x, y). \end{cases} \tag{2.2}$$

系统（2.2）中的所有参数均为正，且 $0 < p < 1$。基于生物学考虑，系统（2.2）的初始条件满足

$$x(0) > 0, \quad y(0) > 0. \tag{2.3}$$

命题2.1. 系统(2.2) 的所有解均为正。

证明. 由于

$$x(t) = x(0)\exp\left[\int_0^t f(x(s), y(s))\mathrm{d}s\right] > 0,$$

and

$$y(t) = y(0)\exp\left[\int_0^t g(x(s), y(s))\mathrm{d}s\right] > 0.$$

因此，系统 (2.2) 在初始条件 (2.3) 下的所有解均为正。 □

引理 2.2。 *[42]* 若 $a, b > 0$ 和 $x'(t) \leq (\geq) x(t)(a - bx(t))$ 满足 $x(0) > 0$，则

$$\limsup_{t\to+\infty} x(t) \leq \frac{a}{b}(\liminf_{t\to+\infty} x(t) \geq \frac{a}{b}).$$

命题 2.3。 系统 (2.2) 的解有界。

证明。 关于 $y(t)$ 的有界性，根据系统 (2.2) 的第二个方程，

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = by\,(1 - y - cx) \leq y(b - by),$$

将引理 2.2 应用于上述不等式，可得

$$\limsup_{t\to+\infty} y(t) \leq \frac{b}{b} = 1.$$

接下来，我们讨论 $x(t)$ 的有界性。对于任意 $x(0) > 1$,

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = x\left[(1 - x)(x - p)\frac{1}{1 + qy} - ay\right] < 0$$

只要 $x > 1$。此外，对于 $x = 1$，我们有

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = -ay < 0.$$

显然，在区域 $\{(x,\ y) \mid x > 1,\ y \geq 0\}$中不存在平衡点。因此，任意正解均满足$x(t) \leq$最大值 $\{x(0)\ 1\} = x$（设）对所有 $t \geq 0$成立。因此，结合上述分析，系统（2.2）的解是有界的。

□

命题 **2.4.** 如果 $0 < x(0) \leq p,\ \ y(0) \geq 0$ 且 $(x(0)\ y(0)) \neq (p,\ 0)$，则 $\lim_{t\to\infty}(x(t)\ y(t)) = (0,\ 0\ )$.

证明。 证明过程与 [43], 中的定理 2.1类似，这里省略详细步骤 . □

3. 平衡点的存在性

显然，系统（2.2）有一个常数平衡点 $E_0(0,\ 0)$ 和三个边界平衡点 $E_1(1,\ 0)$，$E_2(p,\ 0)$，$E_3(0,\ 1)$。下面讨论正平衡点的存在性。

两条等倾线的交点 $f(x,\ y)\ =\ 0$，$g(x,\ y)\ =\ 0$ 位于第一象限，是正平衡点。将系统(2.2)的正平衡点记为 $E_{i*}(x_i,\ y_i)$（i=1，2），由 $f(x,\ y)\ =\ g(x,\ y)$，可得

$$A_1x^2 + A_2x + A_3 = 0, \tag{3.1}$$

其中

$$A_1 = ac^2q + 1 > 0,$$

$$A_2 = -(2acq + ac + p + 1) < 0,$$

$$A_3 = a + aq + p > 0.$$

将(3.1)的判别式记为 $\Delta(q) = A_2^2 - 4A_1A_3$。当 $\Delta > 0$时，(3.1)有两个实根，可表示如下：

$$x_1 = \frac{-A_2 - \sqrt{\Delta}}{2A_1}, \quad x_2 = \frac{-A_2 + \sqrt{\Delta}}{2A_1}.$$

(3.1)的实根为 x_i 和 $y_i = 1 - cx_i$。根据命题2.1和2.3，我们知道 $0 < x(t) < 1$ 以及$0 < y(t) < 1$，由此给出以下定理。

定理 3.1. 系统 *(2.2)* 的正平衡点如下所示：

情形 I：$\Delta > 0$

1. $2A_1 + A_2 > 0$

   (a) 当 $0 < c <$ 1i. 系统 (2.2) 存在两个正平衡点 E_{1*} 且 E_{2*}*(图 3(a))*。

   (b) 当 $c = 1$

   i. 系统 (2.2) 仅存在一个正平衡点 E_{1*}*(图 3(b))*。

   (c) 当 $1 < c \leq \frac{1}{q^-}$ + 1i. 系统 (2.2) 仅存在一个正平衡点 E_{1*} 若 $0 < p < \frac{1}{c}$ *(图 3(c))*。

2. $2A_1 + A_2 < 0$

   (a) 对于 $1 < c < \frac{1}{q} + 1$

   i. 系统 (2.2) 仅存在一个正平衡点 E_{1*} 当 $0 < p <$ $\frac{1}{c}$ *(图 3(d))*。

3. $2A_1 + A_2 = 0$

   (a) 对于 $c > 1$

i. 系统 (2.2) 仅存在一个正平衡点 E_{1*} 当 $0 < p < \frac{1}{c}$ （图 *3(e)*） 。

情形 *II*: $\Delta = 0$

1. $2A_1 + A_2 > 0$

(a) 对于 $0 < c < 1$i. 系统 (2.2) 仅存在一个正平衡点 E_{3*}*(*图 *3(f))*。

证明。对于情形 *I*，我们知道 $0 < x_1 < x_2$。当条件 $2A_1 + A_2 > 0$ 满足时， $0 < x_1 < 1$ 始终成立。接下来，我们讨论 x_2。如果 $0 < x_2 < 1$，简单计算可知，参数 c 必须满足$0 < c < 1$ 或 $c > \frac{1}{q} + 1$。对于 $0 < c < 1$，$y_2 = 1 - cx_2$ 显然满足 $0 < y_2 < 1$。对于 $c > \frac{1}{q} + 1$，如果 $0 < y_2 < 1$成立，则系统 *(2.2)* 的参数还必须满足 $2 + c(-ac - p - 1) > 0$ 和 $cp > 1$。然而，上述两个条件不能同时成立，因此 $c > \frac{1}{q} + 1$ 也不成立。相反，如果$qx_2 \geq 1$，则可得 $1 \leq c \leq \frac{1}{q} + 1$。当 $c = 1$时，我们可以保证平衡点 E_{1*} 必定是一个正平衡点。如果 $1 < c \leq \frac{1}{q} + 1$，通过计算 $0 < \bar{y_1} < 1$ 可知，只有当 $0 < p < 1$时，平衡点E_{1*} 才可能位于第一象限。c

当条件 $2A_1 + A_2 < 0$ 满足时， $x_2 > 1$ 总是成立。我们来讨论 $0 < x_1 < 1$ 成立的条件。不等式表明，参数 c 需要满足 $1 < c < \frac{1}{q} + 1$，但 E_{1*}可能位于第一象限或第四象限。因此，我们令 $0 < p < \frac{1}{c}$，使平衡点 E_{1*} 成为正平衡点。

当条件 $2A_1 + A_2 = 0$ 满足时， $0 < x_1 < 1 < x_2$ 总是成立。若 $0 < c < 1$，根据$2A_1 + A_2 = 0$ 可得 $a = \frac{p-1}{c}(2cq - 2q - 1) \triangleq a_*$。将 $a = a_*$ 代入 Δ，得到

$$\Delta = -\frac{4(-1 + (c-1)q)(-1 + (-2 + (p+1)c)q)(c-1)(p-1)}{(2cq - 2q - 1)^2 c} < 0.$$

因此， $2A_1 + A_2 = 0$ 和 $\Delta > 0$ 不能同时成立，即 $c \notin (0, 1)$。而若 $c > 1$，还需同时满足 $0 < p < 1$。令 $c = 1$，计算可知 $2A_1 + A_2 = 0$ 也会使 Δ 等于$c0$。所得结果与先前的假设矛盾，即 $c \neq 1$。

对于情形 *II*，要使 $0 < x_3 < 1$ 成立，则 $2A_1 + A_2 > 0$ 必须满足。 E_{1*} 是系统(2.2) 在 $0 < c < 1$时的一个正平衡点。反之，当 $c > 1$时，为满足 $y_3 > 0$，系统(2.2) 的参数也需要满足 $ac^2 + cp + c - 2 < 0$。由 $\Delta = 0$ 可得

$$q = \frac{a^2c^2 + (-4 + (2p+2)c)a + (p-1)^2}{4a(c-1)(cp-1)} \triangleq q_*.$$

将 $q = q_*$ 代入 $2A_1 + A_2$，得到

$$\frac{(ac - p + 1)\left(a\,c^2 + cp + c - 2\right)}{2(cp - 1)}.$$

若上述方程大于 0，则必须满足条件 $0 < cp < 1$。但在 $0 < cp < 1$ 条件下，我们得到 $q = q_* < 0$。综上，$c \notin (1, +\infty)$。令 $c = 1$，计算可得 $\Delta = 0$ 也会使 $2A_1 + A_2$ 等于 0。结果与先前的假设相矛盾，即 $c \neq 1$。

□

4. 平衡点的稳定性

4.1. 边界平衡点的稳定性

系统 (2.2) 的雅可比矩阵为

$$J(E) = \begin{bmatrix} \dfrac{(1-x)(x-p)}{qy+1} - ay + x\left(-\dfrac{x-p}{qy+1} + \dfrac{1-x}{qy+1}\right) & x\left(-\dfrac{(1-x)(x-p)\,q}{(qy+1)^2} - a\right) \\ -bcy & b(-cx - y + 1) - by \end{bmatrix}. \tag{4.1}$$

E_0处的雅可比矩阵 (0，0) 为

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} -p & 0 \\ 0 & b \end{bmatrix}.$$

$J(E_0)$ 的两个特征值为 $\lambda_{10} = -p < 0$ 和 $\lambda_{20} = b > 0$，因此 E_0 是一个鞍点。

E_3处的雅可比矩阵(0,1)为

$$J(E_3) = \begin{bmatrix} -\dfrac{p}{q+1} - a & 0 \\ -bc & -b \end{bmatrix}.$$

$J(E_3)$的两个特征值为 $\lambda_{13} = -\dfrac{p}{q+1} - a < 0$ 和 $\lambda_{23} = -b < 0$，因此 E_3 是一个稳定结点。接下来，我们讨论边界平衡点 E_1(1,0)、$E_2(p, 0)$的稳定性。

定理 4.1。边界平衡点 E_1 的稳定性如下所示：

1. 若 $c > 1$, E_1 是稳定结点（图*1(a)*）。2. 若 $0 < c < 1$, E_1 是鞍点（图*1(b)*）。3. 若 $c = 1$,(a) E_1 是吸引鞍结点，且当 $p < 1 - a$时，抛物扇区位于下半平面（图*1(c)*）。

(b) E_1 是吸引鞍结点，且当 $p > 1 - a$时，抛物扇区位于上半平面（图*1(d)*）。

(c) E_1 在 $p = 1 - a$ 时是一个非双曲鞍点（图*1(e)*）。

证明。 E_1(1,0) 处的雅可比矩阵为

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} -1+p & -a \\ 0 & b(-c+1) \end{bmatrix}.$$

$J(E_1)$ 的两个特征值为 $\lambda_{11} = -1+p < 0$ 和 $\lambda_{21} = b(-c+1)$。当 $\lambda_{21} = b(-c+1) < 0$，即 $c > 1$ 时， E_1 是一个稳定结点。当 $\lambda_{21} = b(-c+1) > 0$，即 $0 < c < 1$ 时， E_1 是一个鞍点。当 $\lambda_{21} = b(-c+1) = 0$，即 $c = 1$ 时，我们进行如下讨论。

通过变换，将平衡点 E_1 移至原点：$(X, Y) = (x - 1, y)$，并在原点处进行泰勒展开，则系统 (2.2) 变为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = (p-1)X - aY + (-2+p)X^2 - (qp+a-q)YX - X^3 - q(-2+p)YX^2 + (p-1)q^2XY^2 + P_0(X,Y), \\ \dfrac{\mathrm{d}Y}{\mathrm{d}t} = -bXY - bY^2, \end{cases}$$

其中， $P_i(X, Y)$ 是关于 (X, Y) 的幂级数，其项满足 $I + J \geq 4$ （下同）。

接下来，我们对上述系统进行如下变换

$$\begin{bmatrix} X \\ Y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & \dfrac{a}{p-1} \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X_1 \\ Y_1 \end{bmatrix},$$

并令 $\tau = (p-1)t$，为简化记号，我们仍用 t 表示 τ，于是得到

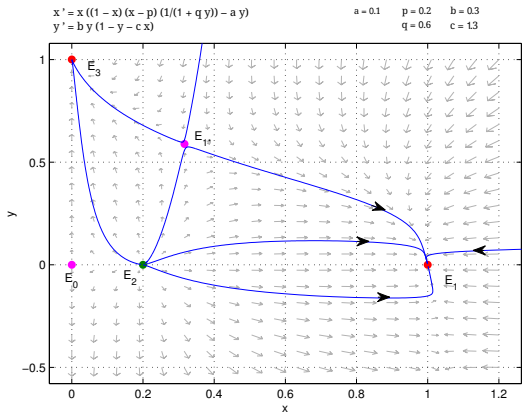
$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X_1}{\mathrm{d}t} = X_1 + a_{11}X_1Y_1 + a_{20}X_1^2 + a_{02}Y_1^2 + a_{30}X_1^3 + a_{03}Y_1^3 + a_{21}X_1^2Y_1 + a_{12}X_1Y_1^2 + P_1(X_1, Y_1), \\ \dfrac{\mathrm{d}Y_1}{\mathrm{d}t} = b_{02}Y_1^2 + b_{11}X_1Y_1, \end{cases} \tag{4.2}$$

其中

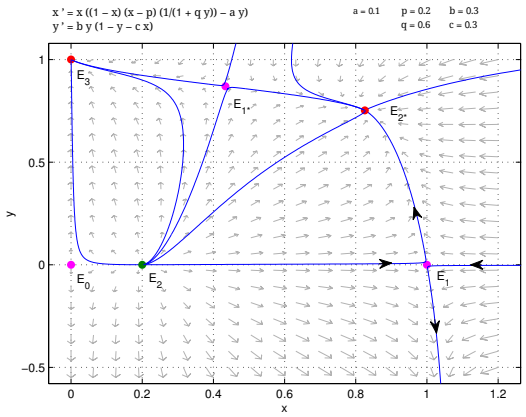
$$a_{11} = \frac{-p^2q + ab + ap + 2pq - 3a - q}{(p-1)^2}, \quad a_{20} = \frac{-2+p}{p-1}, \quad a_{02} = \frac{a\left(-p^2q + ab + bp + 2pq - a - b - q\right)}{(p-1)^3},$$

$$a_{30} = -\frac{1}{p-1}, \quad a_{21} = -\frac{p^2q - 3pq + 3a + 2q}{(p-1)^2}, \quad a_{12} = -\frac{-p^3q^2 + 2a\,p^2q + 3p^2q^2 - 6apq - 3pq^2 + 3a^2 + 4aq + q^2}{(p-1)^3},$$

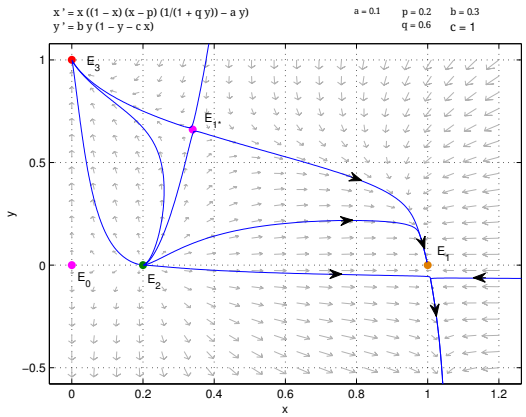
$$a_{03} = -\frac{a(-pq + a + q)\left(p^2q - 2pq + a + q\right)}{(p-1)^4}, \quad b_{11} = -\frac{b}{p-1}, \quad b_{02} = -\frac{b(a+p-1)}{(p-1)^2}.$$



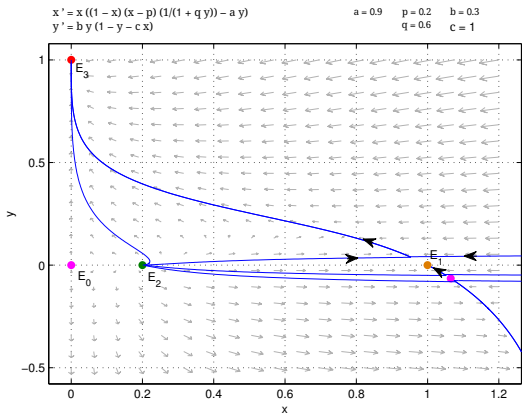
(a)



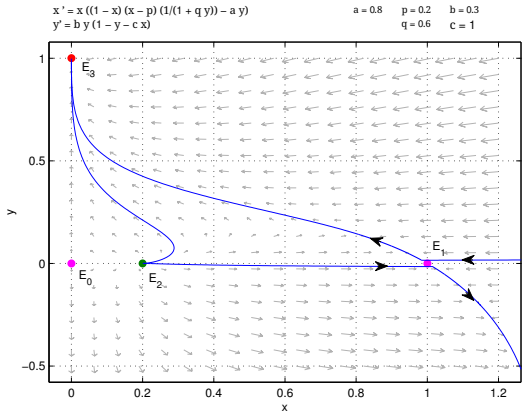
(b)



(c)



(d)



(e)

图 1：红色、绿色、粉色和橙色点分别表示稳定结点、不稳定结点（源点）、鞍点和鞍结点。(a) $c > 1$。(b) $0 < c < 1$。(c) $c = 1$ 和 $p < 1 - a$。(d) $c = 1$ 和 $p > 1 - a$。(e) $c = 1$ 和 $p = 1 - a$。

因此，根据 [44], 中的第 2 章定理 7.1，若 $b_{02} > 0$，即 $p < 1 - a$， E_1 是吸引鞍结点，且抛物扇区位于下半平面。若 $b_{02} < 0$，即 $p > 1 - a$， E_1 是吸引鞍结点，且抛物扇区位于上半平面。若 $b_{02} = 0$，即 $p = 1 - a$，系统（4.2）化为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X_1}{\mathrm{d}t} = X_1 + a_{11}X_1Y_1 + a_{20}X_1^2 + a_{02}Y_1^2 + a_{30}X_1^3 + a_{03}Y_1^3 + a_{21}X_1^2Y_1 + a_{12}X_1Y_1^2 + P_1(X_1, Y_1), \\ \dfrac{\mathrm{d}Y_1}{\mathrm{d}t} = b_{11}X_1Y_1. \end{cases} \tag{4.3}$$

利用系统（4.3）的第一个方程，可得隐函数

$$X_1 = -a_{02}Y_1^2 + (a_{11}a_{02} - a_{03})Y_1^3 + \cdots\cdots$$

and

$$\frac{\mathrm{d}Y_1}{\mathrm{d}t} = -a_{02}b_{11}Y_1^3 + \cdots\cdots,$$

其中

$$-a_{02}b_{11} = \frac{ab\left[-q(p-1)^2 - a\right]}{(p-1)^4} < 0.$$

再次根据定理 7.1， E_1 是一个非双曲鞍点。 □

定理 4.2。 边界平衡点 E_2 的稳定性如下所示:

1. 若 $0 < p < \dfrac{1}{c}$, E_2 是不稳定结点（图 *2(a)*）。2. 若 $p > \dfrac{1}{c}$, E_2 是鞍点（图 *2(b)*）。3. 若 $p = \dfrac{1}{c}$, E_2 是排斥鞍结点（图 *2(c)*）。

证明。 $E_2(p, 0)$处的雅可比矩阵为

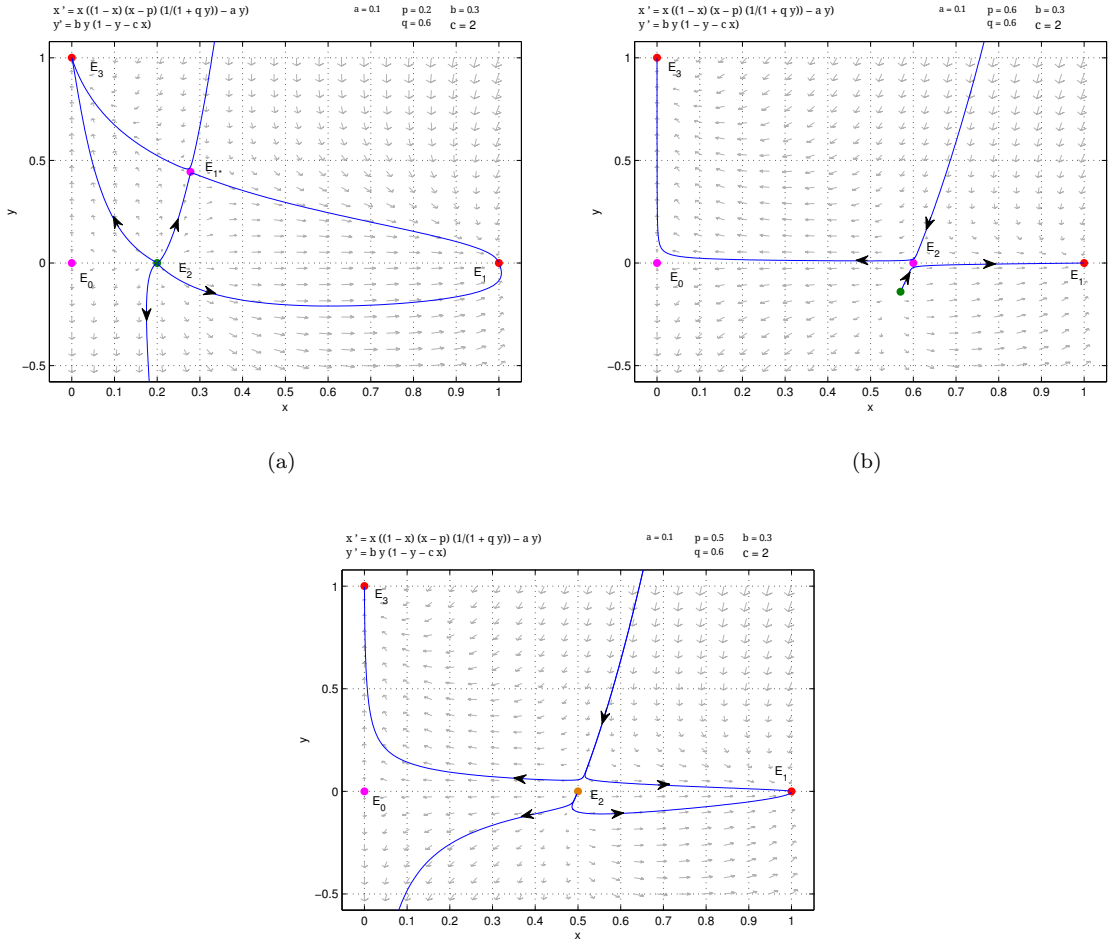
$$J(E_2) = \begin{bmatrix} p(1-p) & -pa \\ 0 & b(-cp+1) \end{bmatrix}.$$

$J(E_2)$的两个特征值为 $\lambda_{12} = p(1-p) > 0$ 和 $\lambda_{22} = b(-cp+1)$。当$\lambda_{22} = b(-cp+1) > 0$时， E_2 为不稳定结点，即 $0 < p < \dfrac{1}{c}$。当 $\lambda_{22} = b(-cp+1) < 0$时， E_2为鞍点，即 $p > \dfrac{1}{c}$。对于 $\lambda_{22} \equiv b(-cp+1) = 0$，即 $p = \dfrac{1}{c}$，我们进行如下讨论。

我们移动平衡点 嗯 E_2 通过变换 $(X, Y) = (x - p, y)$ 将其移至原点，并进行泰勒展开 n

在原点附近，此时系统（2.2）变为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = -p(p-1)X - paY - (2p-1)X^2 - \left(-p^2q + pq + a\right)YX - X^3 \\ \qquad\qquad + q(2p-1)YX^2 - p(p-1)q^2XY^2 + P_2(X,Y), \\ \dfrac{\mathrm{d}Y}{\mathrm{d}t} = -\dfrac{bYX}{p} - bY^2. \end{cases}$$



(a) (b)

(c)

图2：红色、绿色、粉色和橙色点分别表示稳定结点、不稳定结点（源点）、鞍点和鞍结点。(a) $0 < p <$ 。(b) $p >$ 。(c) $p =$.

c $c-$ $c-$ $-$

接下来，我们对上述系统进行如下变换

$$\begin{bmatrix} X \\ Y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & \dfrac{a}{1-p} \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X_1 \\ Y_1 \end{bmatrix},$$

并令 $\tau = -p(p-1)t$，为简化记号，我们将保留 t 表示 τ，得到

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X_1}{\mathrm{d}t} = X_1 + c_{11}X_1Y_1 + c_{20}X_1^2 + c_{02}Y_1^2 + c_{30}X_1^3 + c_{03}Y_1^3 + c_{21}X_1^2Y_1 + c_{12}X_1Y_1^2 + P_3(X_1, Y_1), \\ \dfrac{\mathrm{d}Y_1}{\mathrm{d}t} = d_{02}Y_1^2 + d_{11}X_1Y_1, \end{cases} \tag{4.4}$$

其中

$$c_{11} = \frac{-p^4q + 2p^3q - 3ap^2 - p^2q + ab + pa}{p^2(p-1)^2}, \quad c_{20} = \frac{2p-1}{p(p-1)}, \quad c_{02} = -\frac{a\left(-p^4q + 2p^3q - a\,p^2 - b\,p^2 - p^2q + ab + bp\right)}{(p-1)^3p^2},$$
$$c_{30} = \frac{1}{p(p-1)}, \quad c_{21} = -\frac{2p^2q - 3pq + 3a + q}{p(p-1)^2}, \quad c_{12} = \frac{p^4q^2 - 3p^3q^2 + 4a\,p^2q + 3p^2q^2 - 6apq - p\,q^2 + 3a^2 + 2aq}{p(p-1)^3},$$
$$c_{03} = -\frac{a\left(p^2q - pq + a\right)\left(p^2q - 2pq + a + q\right)}{(p-1)^4p}, \quad d_{11} = \frac{b}{p^2(p-1)}, \quad d_{02} = -\frac{b\left(-p^2 + a + p\right)}{p^2(p-1)^2}.$$

由于 $-p(p-1) > 0$ 且 $d_{02} < 0$，E_2 是一个排斥鞍结点。 □

注1。通过分析系统 (2.2)的边界平衡点，我们发现阿利效应参数 p 显著影响物种的灭绝。这一结论与强阿利效应的生态学含义一致。上述理论分析对环境多样性的保护具有指导意义。

4.2. 正平衡点的稳定性

将系统正平衡点的雅可比矩阵 E_{i*} （2.2）转化为

$$\begin{bmatrix} x_*\dfrac{\partial f}{\partial x_*} & x_*\dfrac{\partial f}{\partial y_*} \\ y_*\dfrac{\partial g}{\partial x_*} & y_*\dfrac{\partial g}{\partial y_*} \end{bmatrix} \triangleq \begin{bmatrix} B_1 & B_2 \\ B_3 & B_4 \end{bmatrix}, \tag{4.5}$$

其中

$$B_1 = \frac{x_*\left(-2x_* + p + 1\right)}{qy_* + 1},$$
$$B_2 = x_*\left(-\frac{(1-x_*)(x_*-p)\,q}{(qy_*+1)^2} - a\right) < 0,$$
$$B_3 = -bcy_* < 0,$$
$$B_4 = -by_* < 0.$$

首先考虑 $\det(J(E_*))$。根据系统 (2.2)，可得

$$y_*^{(f)} = \frac{\sqrt{4(1-x_*)(x_*-p)\,q + a} - \sqrt{a}}{2\sqrt{a}\,q},$$

$$y_*^{(g)} = 1 - cx_*.$$

利用隐函数可微性定理，可得以下表达式

$$\det(J(E_*)) = \left[x_* y_* \frac{\partial f}{\partial y_*} \frac{\partial g}{\partial y_*} \left(\frac{\mathrm{d}y_*^{(g)}}{\mathrm{d}x_*} - \frac{\mathrm{d}y_*^{(f)}}{\mathrm{d}x_*} \right) \right], \tag{4.6}$$

其中，$\mathrm{d}y_*^{(g)}\mathrm{d}x_*$ 和$\mathrm{d}y_*^{(f)}\mathrm{d}x_*$ 表示两条等倾线在 E_* 处的切线斜率大小。接下来，我们研究函数 $y_*^{(f)}$的单调性。首先，我们可以得到

$$\frac{\mathrm{d}y_*^{(f)}}{\mathrm{d}x_*} = \frac{p - 2x + 1}{\sqrt{4\,(1-x)\,(x-p)\,q + a}\,\sqrt{a}}.$$

当两条等倾线在第一象限有两个交点时，函数 $y_*^{(f)}$在区间（p，$\frac{p+1}{2}$）上单调递增，在区间（$\frac{p+1}{2}$，1）上单调递减。又因为当$x_* \in$（p，1）时，$y_*^{(f)}$是连续函数，所以结合图像分析（图3），我们可以得到

$$\left. \frac{\mathrm{d}y_*^{(g)}}{\mathrm{d}x_*} - \frac{\mathrm{d}y_*^{(f)}}{\mathrm{d}x_*} \right|_{(x_*,y_*)=(x_1,y_1)} < 0,$$

$$\left. \frac{\mathrm{d}y_*^{(g)}}{\mathrm{d}x_*} - \frac{\mathrm{d}y_*^{(f)}}{\mathrm{d}x_*} \right|_{(x_*,y_*)=(x_2,y_2)} > 0.$$

因此，我们可以确定正平衡点 E_{1*} 是一个鞍点。对于 E_{2*}，我们有

$$\begin{aligned} \det(J(E_{2*})) &= \left[x_* y_* \frac{\partial f}{\partial y_*} \frac{\partial g}{\partial y_*} \left(\frac{\mathrm{d}y_*^{(g)}}{\mathrm{d}x_*} - \frac{\mathrm{d}y_*^{(f)}}{\mathrm{d}x_*} \right) \right] \Bigg|_{(x_*,y_*)=(x_2,y_2)} \\ &= B_1 B_4 - B_2 B_3 |_{(x_*,y_*)=(x_2,y_2)} \\ &> 0. \end{aligned}$$

由此我们可以得出 $B_1 B_4 > B_2 B_3$。由于 B_2、 B_3和 B_4 的符号已确定，因此我们可以得知 $B_1 < 0$。最后，根据上述分析，我们可以确定tr（J（E_{2*}））$= B_1 + B_4 < 0$。由det（J（E_{2*}））> 0、tr（J（E_{2*}））< 0可知， E_{2*} 是一个稳定结点。

根据定理 3.1，当判别式 $\Delta = 0$ （3.1）时，正平衡点 E_{1*} 和 E_{2*} 将合并为一个新点 E_{3*}。下面，我们讨论 E_{3*}的稳定性。

如果 $\Delta = 0$，则有

$$q = \frac{a^2c^2 + 2acp + 2ac + p^2 - 4a - 2p + 1}{4a\,(c^2p - cp - c + 1)} \triangleq q_*.$$

代入 $q = q_*$， $x = x_3$， $y = 1 - cx_3$到（4.1）中，我们得到 det($J(E_{3*})) = 0$。因此，正平衡点 E_{3*} 是一个退化平衡点，我们将在下一步中对其进行更详细的分析。

通过变换将平衡点 E_{3*} 移至原点：（X， Y） $=(x-x_3,\ y-y_3)$，并在原点处进行泰勒展开，然后系统（2.1）变为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = e_{10}X + e_{01}Y + e_{11}XY + e_{20}X^2 + e_{02}Y^2 + e_{30}X^3 + e_{03}Y^3 + e_{21}X^2Y + e_{12}XY^2 + P_4(X,Y), \\ \dfrac{\mathrm{d}Y}{\mathrm{d}t} = f_{10}X + f_{01}Y + f_{11}XY + f_{02}Y^2, \end{cases} \tag{4.7}$$

其中 $f_{11}=-bc$， $f_{02}=-b$，其余参数请参见附录 A。我们对系统（4.7）作如下变换

$$\begin{bmatrix} X \\ Y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \dfrac{(ca+2cp-p-1)\,a\left(cap+ca+p^2-2a-2p+1\right)}{(a^2c^2-p^2+2p-1)\,b\,(c^2p-cp-c+1)} & -\dfrac{1}{c} \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X_1 \\ Y_1 \end{bmatrix},$$

并令 $\tau = m_1 t$，其中

$$m_1 = \frac{2a^2b\,c^4p+2a^2\,(p+1)\,(2p+a-b)\,c^3+\left((4a-2b)\,p^3+(-8a+4b)\,p^2+\left(-16a^2+4a-2b\right)p-4a^3+2b\,a^2\right)c^2}{(-2+ac^2+(p+1)\,c)\,(ca+p-1)\,(ca-p+1)} + \frac{4\,(p+1)\left(\left(-\frac{a}{2}+\frac{b}{2}\right)p^2+(a-b)\,p+a^2-\frac{a}{2}+\frac{b}{2}\right)c-2b\,(p-1)^2}{(-2+ac^2+(p+1)\,c)\,(ca+p-1)\,(ca-p+1)},$$

对于这一点，为了简化记号，我们仍用 t 表示 τ。得到

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X_1}{\mathrm{d}t} = X_1 + 0\cdot Y_1 + \cdots\cdots, \\ \dfrac{\mathrm{d}Y_1}{\mathrm{d}t} = 0\cdot X_1 + 0\cdot Y_1 + g_{02}Y_1^2 + \cdots\cdots, \end{cases} \tag{4.8}$$

其中

$$g_{02} = \frac{(ca+2cp-p-1)\left(a\,c^2+cp+c-2\right)^3 ab\left(a^2c^2-p^2+2p-1\right)}{4\left(a^2b\,c^4p+a^2\,(p+1)\,(2p+a-b)\,c^3+((2a-b)\,p^3+(-4a+2b)\,p^2+(-8a^2+2a-b)\,p-2a^3+b\,a^2)\,c^2+N\right)^2 c},$$

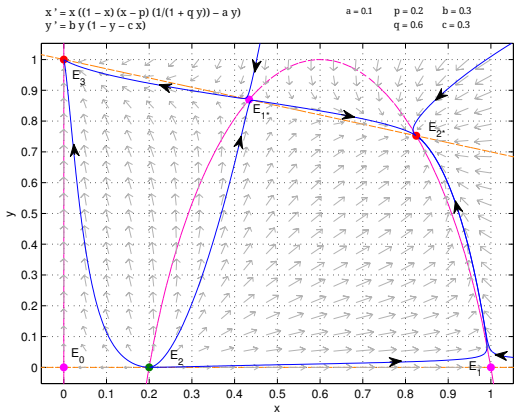
$$N = 2\,(p+1)\left(\left(-\frac{a}{2}+\frac{b}{2}\right)p^2+(a-b)\,p+a^2-\frac{a}{2}+\frac{b}{2}\right)c-b\,(p-1)^2.$$

根据定理 3.1，当正平衡点 E_{3*} 存在时，系统（2.2）满足条件 $\Delta=0$， $2A_1+A_2>0$。将 $q=q*$ 代入 $2A_1+A_2>0$ 并化简，得到（$ac-p+1$） $\left(ac^2+cp+c-2\right)$ >0。由 $0<c<1$，可确定 $ac^2+cp+c-2<0$。

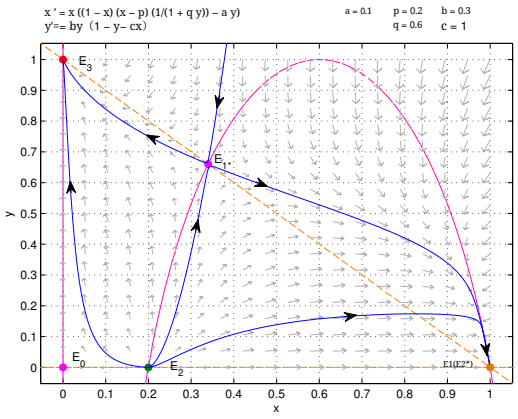
$2cp-2$

若 $a^2c^2-p^2+2p-1=0$，可整理得到 $a=\dfrac{1-p}{}\triangleq a_{*\circ}$ 将 a_* 代入 $2A_1+A_2$ 以化简c，得到 $2A_1+A_2=-2(p-1)q(c-1)\le 0$，即 $a^2c^2-p^2+2p-1\ne 0$。

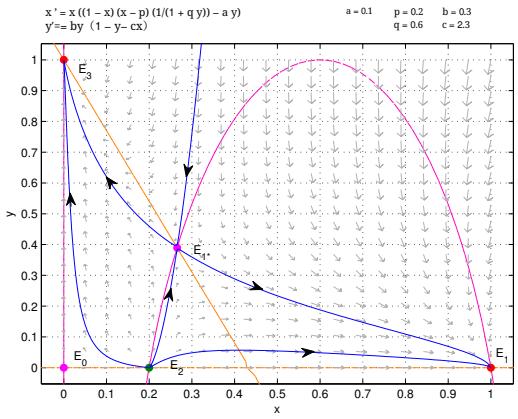
对于 $ca+2cp-p-1$，若 $a=\dfrac{-2cp+p+1}{}\triangleq a_{**}$ 成立，则分别将 $q=q_*$ 和 $a=a_{**}$ 代入 A_1、 A_2、c和 A_3。经检验， $A_1=(c-1)(cp-1)$、 $A_2=0$和 $A_3=0$不符合



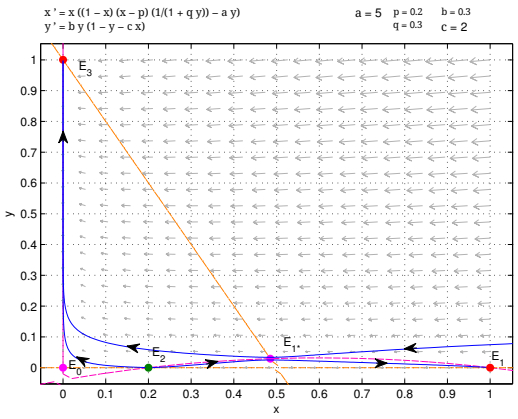
(a)



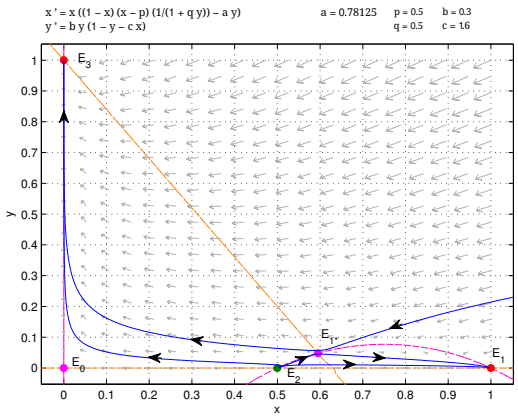
(b)



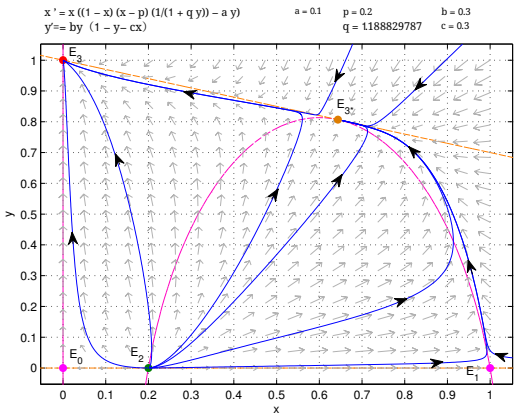
(c)



(d)



(e)



(f)

图 3：红色、绿色、粉色和橙色的点分别表示稳定结点、不稳定结点（源点）、鞍点和鞍结点。粉色和橙色的线分别表示等倾线 $y^{(f)}$, $y^{(g)}$。

参数　　假设满足上一节中的条件。由此，我们知道 $ca + 2cp - p - 1 \neq 0$。

根据上述分析，我们可以确定参数 $g02 \neq 0$。因此，根据 [44]中的 E_{3*} 第 2 章的定理 7.1，是一个鞍结点。总之，我们得到以下定理。

定理 4.3。正平衡点的稳定性如下所示：

1. E_{1*} 是一个鞍点。2.
E_{2*} 是一个稳定结点。
3. E_{3*} 是一个鞍结点。

5. 分岔分析

5.1. 跨临界分岔

在证明定理 3.1 和 4.1 时，我们发现了一个有趣的现象：当 $c = 1$时，正平衡点 E_{2*} 将与边界平衡点 E_1 合并。此外，当参数 c 分别处于不同区间 $(0, 1)$ 和 $(1, +\infty)$ 时，边界平衡点 E_1 的稳定性将发生变化。由此，我们猜想系统 (2.2) 在 E_1 附近经历跨临界分岔，并将 c 视为分岔参数（图 4）。下面给出严格证明。

定理 5.1. 系统 (2.2) 在分岔参数阈值 E_1 附近发生跨临界分岔，阈值为 $c_{TR} = 1$，当 $p \neq 1 - a$时。

证明。 根据定理 4.1，我们知道，当 $c = c_{TR} = 1$时， $J(E_1)$ 的特征值为 $\lambda_{11} = -1 + p$, $\lambda_{21} = 0$。现在，令 $\mathbf{V_1} = (v_1, v_2)^T$ 和 $\mathbf{W_1} = (w_1, w_2)^T$ 分别为与 $\lambda_{21} = 0$ 对应的 $J(E_1)$ 和 $J^T(E_1)$ 的特征向量。计算可得

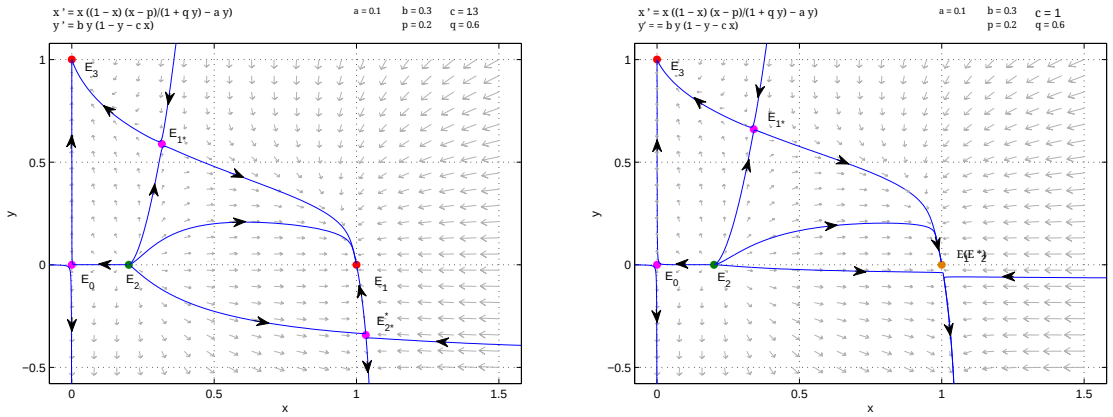
$$\mathbf{V_1} = \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \dfrac{a}{p-1} \\ 1 \end{bmatrix}, \mathbf{W_1} = \begin{bmatrix} w_1 \\ w_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix}. \tag{5.1}$$

我们假设

$$Q(x,y) = \begin{bmatrix} F(x,y) \\ G(x,y) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x\left[(1-x)(x-p)\dfrac{1}{1+qy} - ay\right] \\ by\,(1-y-cx) \end{bmatrix}.$$

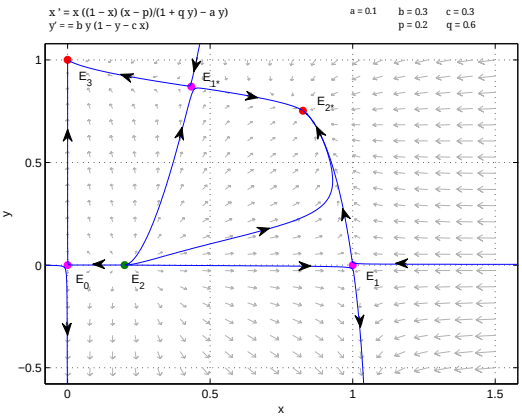
此外，

$$Q_c(E_1; c_{TR}) = \begin{bmatrix} \dfrac{\partial F}{\partial c} \\ \dfrac{\partial G}{\partial c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix},$$



(a)

(b)



(c)

图 4：红色、绿色、粉色和橙色点分别表示稳定结点、不稳定结点（源点）、鞍点和鞍结点。系统（2.2）在 E_1 附近发生跨临界分岔。

$$DQ_c(E_1;c_{TR})\mathbf{V_1} = \left[\begin{array}{cc} 0 & 0 \\ -by & -bx \end{array}\right]\Bigg|_{(E_1;c_{TR})} \left[\begin{array}{c} \dfrac{a}{p-1} \\ 1 \end{array}\right] = \left[\begin{array}{c} 0 \\ -b \end{array}\right],$$

$$D^2Q(E_1;c_{TR})(\mathbf{V_1},\mathbf{V_1}) = \left[\begin{array}{c} \dfrac{\partial^2 F}{\partial x^2}v_1^2 + 2\dfrac{\partial^2 F}{\partial x\partial y}v_1v_2 + \dfrac{\partial^2 F}{\partial y^2}v_2^2 \\ \dfrac{\partial^2 G}{\partial x^2}v_1^2 + 2\dfrac{\partial^2 G}{\partial x\partial y}v_1v_2 + \dfrac{\partial^2 G}{\partial y^2}v_2^2 \end{array}\right]\Bigg|_{(E_1;c_{TR})} = \left[\begin{array}{c} -\dfrac{2\left((p-1)^2q+a\right)a}{(p-1)^2} \\ \dfrac{2b\,(a+p-1)}{1-p} \end{array}\right].$$

因此，我们有

$$\mathbf{W_1}^T Q_c(E_1;c_{TR}) = 0,$$

$$\mathbf{W_1}^T \left[DQ_c(E_1;c_{TR})\mathbf{V_1}\right] = -b \neq 0,$$

$$\mathbf{W_1}^T \left[D^2 Q(E_1; c_{TR})(\mathbf{V_1}, \mathbf{V_1})\right] = \frac{2b\,(a+p-1)}{1-p} \neq 0.$$

根据*Sotomayor* 定理 [45], , 系统（2.2）满足发生跨临界分岔的所有横截条件，因此系统（2.2）在 E_1 分岔参数阈值 $c_{TR} = 1$附近发生跨临界分岔。

□

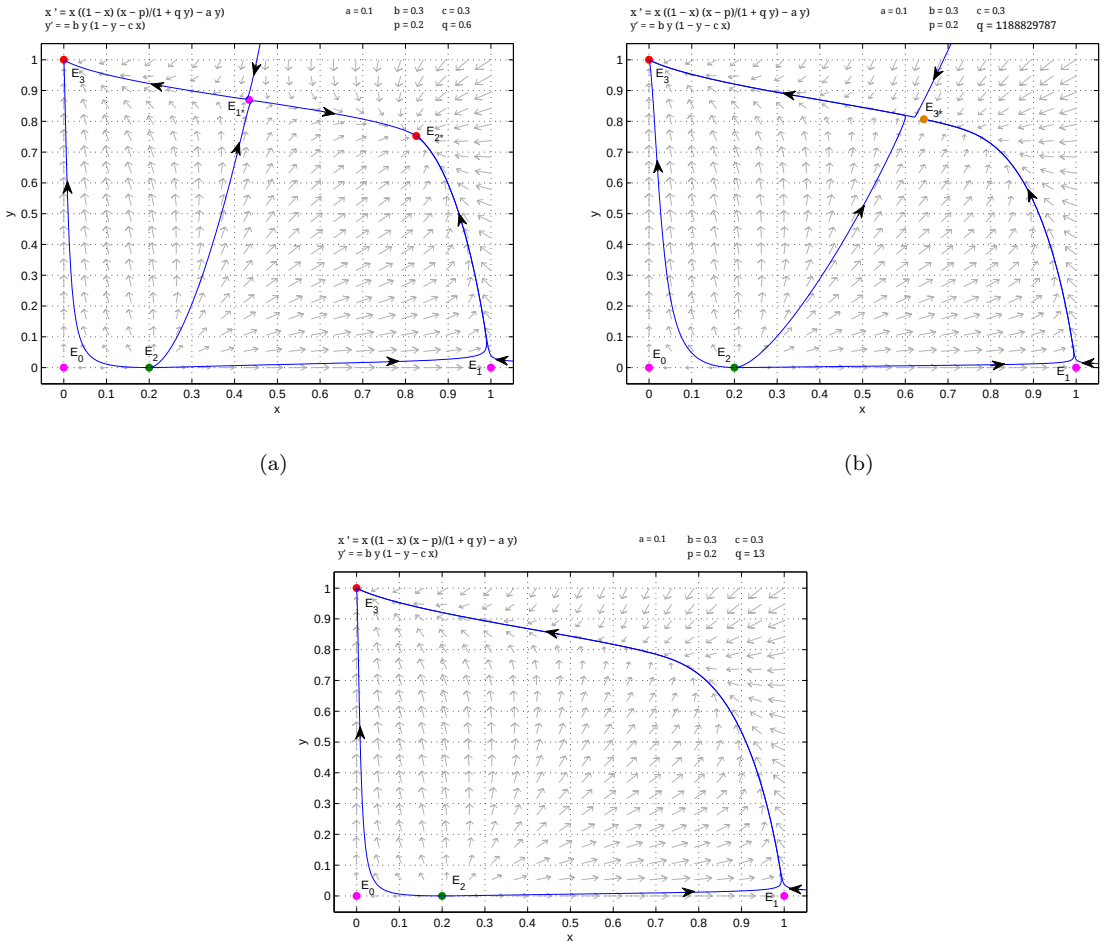


图 5：红色、绿色、粉色和橙色点分别表示稳定结点、不稳定结点（源点）、鞍点和鞍结点。系统（2.2）在 E_{3*}附近发生鞍结分岔。

5.2. 鞍结分岔

在条件 $2A_1 + A_2 > 0$ 和 $0 < c < 1$下，我们注意到，当 $\Delta < 0$时， $\Delta = 0$且 $\Delta > 0$时，系统 (2.2) 分别有 0、1 和 2 个正平衡点。因此，我们考虑系统 (2.2) 在正平衡点 E_{3*}附近发生鞍结分岔。我们选取恐惧效应参数 q 作为分岔参数。通过计算 $\Delta = 0$，得到分岔参数阈值

$q = \dfrac{a^2c^2 + 2acp + 2ac + p^2 - 4a - 2p + 1}{4a\ \ c^2p - cp - c + 1}$ () $\triangleq q_*$。接下来，我们使用 *Sotomayor* 定理 [45] 验证鞍结分岔的横截条件是否满足。

定理 5.2. 系统 (2.2) 在分岔参数阈值 E_{3*} 附近，当 $q_{SN} = q_*$ 且 $2A_1 + A_2 > 0$ 时 $0 < c < 1$，发生鞍结分岔。

证明。由（6.0.1），可知正平衡点 E_{3*} 的雅可比矩阵可表示为以下形式，其中一个特征值为 $\lambda = 0$。

$$J(E_{3*}) = \left[\begin{array}{cc} x\left(-\dfrac{x-p}{qy+1} + \dfrac{1-x}{qy+1}\right) & x\left(-\dfrac{(1-x)(x-p)q}{(qy+1)^2} - a\right) \\ -byc & -by \end{array}\right]\Bigg|_{(E_{3*};q_{SN})}$$

现在，令 $\mathbf{V_2} = (v_3,\ v_4)^T$ 和 $\mathbf{W_2} = (w_3,\ w_4)^T$ 分别为与 $\lambda = 0$ 对应的 $J(E_{3*})$ 和 $J^T(E_{3*})$ 的特征向量。经计算可得

$$\mathbf{V_2} = \begin{bmatrix} v_3 \\ v_4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ -c \end{bmatrix}, \mathbf{W_2} = \begin{bmatrix} w_3 \\ w_4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ \dfrac{x(-2x+p+1)}{(cqx-q-1)bc(cx-1)} \end{bmatrix}. \tag{5.2}$$

此外，

$$Q_q(E_{3*}; q_{SN}) = \begin{bmatrix} \dfrac{\partial F}{\partial q} \\ \dfrac{\partial G}{\partial q} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\dfrac{x_3(1-x_3)(x_3-p)y_3}{(q_*y_3+1)^2} \\ 0 \end{bmatrix},$$

$$D^2Q(E_{3*}; q_{SN})(\mathbf{V_2}, \mathbf{V_2}) = \left[\begin{array}{c} \dfrac{\partial^2 F}{\partial x^2}v_3^2 + 2\dfrac{\partial^2 F}{\partial x \partial y}v_3v_4 + \dfrac{\partial^2 F}{\partial y^2}v_4^2 \\ \dfrac{\partial^2 G}{\partial x^2}v_3^2 + 2\dfrac{\partial^2 G}{\partial x \partial y}v_3v_4 + \dfrac{\partial^2 G}{\partial y^2}v_4^2 \end{array}\right]\Bigg|_{(E_{3*};q_{SN})} = \begin{bmatrix} H \\ 0 \end{bmatrix},$$

其中

$$H = \frac{-6x_3 + 2p + 2}{q_*y_3 + 1} + \frac{2c\left(a\,q_*^2y^2 + \left(2ay_3 - 3x_3^2 + (2p+2)x_3 - p\right)q_* + a\right)}{(q_*y_3+1)^2} + \frac{2c^2x_3(1-x_3)(x_3-p)q_*^2}{(q_*y_3+1)^3}.$$

因此，我们有

$$\mathbf{W_2}^T Q_q(E_{3*}; q_{SN}) = -\frac{x_3(1-x_3)(x_3-p)y_3}{(q_*y_3+1)^2} \neq 0,$$

$$\mathbf{W_2}^T\left[D^2Q(E_{3*}; q_{SN})(\mathbf{V_2}, \mathbf{V_2})\right] = H \neq 0.$$

根据*Sotomayor* 定理 [45], 系统（2.2）发生鞍结分岔所需的所有横截条件均得到满足，因此系统（2.2）在 E_{3*} 附近发生鞍结分岔

参数阈值 $q_{SN} = q_{*}$。 □

注 2。本节讨论系统(2.2)的所有可能分岔。上述分析表明，阿利效应参数 p 决定系统(2.2) 是否可能发生跨临界分岔。此外，恐惧效应参数 q 的变化会导致系统(2.2)发生鞍结分岔。因此，我们可以得出结论：阿利效应和恐惧效应都会使经典 *Lotka-Volterra* 竞争模型产生复杂的动力学行为。

6. 偏微分方程情形

6.0.1. 记号与初步观察

我们回顾若干预备知识，以便证明方程 (6.4) 的解的整体存在性。为此，只需对 (6.4) 右端的 $\mathbb{L}^p$ 范数导出一致估计，其中 $p > \frac{n}{2}$。随后，经典理论将给出整体存在性， [46]。空间 $\mathbb{L}^p(\Omega)$、 $\mathbb{L}^\infty(\Omega)$ 和 $\mathbb{C}(\Omega)$ 中的常用范数分别记为

$$\|u\|_p^p = \int_\Omega |u(x)|^p \, dx, \ \|u\|_\infty = ess \sup_{x\in\Omega} |u(x)| \, . \tag{6.1}$$

为此，我们采用标准技巧 [47]。首先回顾保证解的非负性以及局部和整体存在性的经典结果 [48, 47]:

引理 6.1。 考虑以下 $m \times m$-反应扩散系统：对所有 $i = 1, ..., m$,

$$\partial_t u_i - d_i \Delta u_i = f_i(u_1, ..., u_m) \ in \ \mathbb{R}_+ \times \Omega, \ \partial_\nu u_i = 0 \ on \ \partial\Omega, u_i(0) = u_{i0}, \tag{6.2}$$

其中 $d_i \in (0, \ +\infty)$, $f = (f_1, \ ....., \ f_m)$: $\mathbb{R}^m \to \mathbb{R}^m$ 是 $C^1(\Omega)$ 且 $u_{i0} \in L^\infty(\Omega)$。那么存在一个 $T > 0$，并且方程 *(6.2)* 在 $[0, T)$上有唯一的经典解。若 T^* 表示这些 $T's$中的最大值，则

$$\left[\sup_{t\in[0,T^*), 1\le i\le m} ||u_i(t)||_{L^\infty(\Omega)} < +\infty \right] \implies [T^* = +\infty].$$

如果非线性项 $(f_i)_{1\le i\le m}$ 还具有拟正性，也就是说

$$\forall i = 1, ..., m, \ \ \forall u_1, ..., u_m \ge 0, \ \ f_i(u_1, ..., u_{i-1}, 0, u_{i+1}, ..., u_m) \ge 0,$$

then

$$[\forall i = 1, ..., m, u_{i0} \ge 0] \implies [\forall i = 1, ..., m, \ \forall t \in [0, T^*), u_i(t) \ge 0].$$

引理 6.2. 使用引理 *6.1*中的相同记号和假设，此外，假设 f 至多具有多项式增长，并且存在 $\mathbf{b} \in \mathbb{R}^m$ 以及一个可逆下三角矩阵 P，其元素均为非负数，使得

$$\forall r \in [0,+\infty)^m, \quad Pf(r) \leq \left[1+\sum_{i=1}^{m} r_i\right]\mathbf{b}.$$

那么，对于 $u_0 \in L^\infty(\Omega\ \mathbb{R}^m_+)$，系统 *(6.2*存在强全局解。

在这些假设下，以下局部存在性结果众所周知，参见 D. Henry [46]。

定理 6.3。 系统 *(6.2)* 存在唯一的经典解 $(u,\ v)$ 在 $[0,T_{\max}]\times\Omega$上。如果 $T_{\max}<\infty$ 那么

$$\lim_{t\nearrow T_{\max}}\left\{\|u(t,.)\|_\infty+\|v(t,.)\|_\infty\right\}=\infty, \tag{6.3}$$

其中，$T_{\max}$ 表示 $\mathbb{L}^\infty(\Omega)$ 中最终发生爆破的时间。

下一个结果可由标准理论 [49] 得出。

定理 6.4。 考虑反应扩散系统 *(6.2)*。对于空间齐次初值 $u_0\equiv c$，$v_0\equiv d$，且 c，$d>0$，那么，当 $d_1=d_2=0$ 在 *(6.2)* 中时，系统 *(6.2)* 的动力学及其相应的动力学（常微分方程）系统是等价的。

我们的目标现在是考虑恐惧函数在空间上可能存在异质性的情形。这一问题的动机来自若干生态学和社会学场景。例如，猎物通常在靠近捕食者巢穴时会非常恐惧，但在避难区域 [50], 或因群体防御而密度较高的区域中，恐惧程度则较低 [51]。为此，恐惧系数 q 可能并非常数，而是在空间区域 Ω 中实际变化，即 $q=q(x)$, 并可根据具体应用采取不同形式。这也符合 LOF 概念 [52]。因此，我们考虑（1.6）的以下空间显式形式，其中恐惧函数 $q(x)$ 具有异质性，同时还包含阿利效应，从而得到以下反应扩散系统:

$$\begin{cases} u_t = d_1\Delta u + u\left[(1-u)(u-p)\dfrac{1}{1+q(x)v} - av\right], & x\in\Omega, \\ v_t = d_2\Delta v + (1-v-cu) & x\in\Omega, \\ \dfrac{\partial u}{\partial \nu}=\dfrac{\partial v}{\partial \nu}=0, \quad \text{on} \quad \partial\Omega. \\ u(x,0)=u_0(x)\equiv c>0, \quad v(x,0)=v_0(x)\equiv d>0, \end{cases} \tag{6.4}$$

其中 $\Omega\subset\mathbb{R}^n$.

此外，我们对恐惧函数 $q(x)$施加以下限制，

$$
\begin{aligned}
&(i) \quad q(x) \in C^1(\Omega),\\
&(ii) \quad q(x) \geq 0,\\
&(iii) \quad \text{If } q(x) \equiv 0 \text{ on } \Omega_1 \subset \Omega, \text{ then } |\Omega_1| = 0.\\
&(iv) \quad \text{If } q(x) \equiv 0 \text{ on } \cup_{i=1}^{n} \Omega_i \subset \Omega, \text{ then } \Sigma_{i=1}^{n} |\Omega_i| = 0.
\end{aligned} \tag{6.5}
$$

注3. 如果 $q(x) \equiv 0$ 在 $\Omega_1 \subset \Omega$上，且 $|\Omega_1| > \delta > 0$，或者 $q(x) \equiv 0$ 在 $\cup_{i=1}^{n}\Omega_i \subset \Omega$上，且 $\Sigma_{i=1}^{n}|\Omega_i| > \delta > 0$，也就是说，在区域的非平凡部分上，分析会异常困难，因为此时处理的是一个 退化 问题。关于该问题的结果，请参见 *[53, 54]* 。这种情形不在本文的研究范围之内。

由于 (6.2) 的非线性右端项在 $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$上连续可微，因此对于 $\mathbb{C}(\Omega)$ 或 $\mathbb{L}^p(\Omega)$ $p \in (1, +\infty)$ 中的任意初始数据，都可以通过估计解的 $\mathbb{L}^p$–范数来推导出整体存在性，这是标准做法。即使在采用真正的恐惧函数 $k(x)$ 的情况下，标准理论仍然适用，因为根据我们对 k形式的假设，标准比较论证仍然适用 [55]。因此，运用上述经典方法，并结合定理6.3以及引理6.1-6.2，可以陈述以下引理：

引理 6.5。考虑反应扩散系统(6.4)，其中 $q(x)$满足以下假设(6.5)。若解(6.4) 以正初始条件为初值，则其始终非负。

引理 *6.6.* 考虑反应扩散系统 *(6.4)*。对于满足假设 *(6.5)* 的 $q(x)$，*(6.4)* 的解是经典解。也就是说，对于 $(u_0, v_0) \in \mathbb{L}^\infty(\Omega)$，$(u, v) \in C^1(0, T; C^2(\Omega))$，$\forall T$。

本节旨在研究（6.4）的动力学。我们将运用比较技巧，并将其与经典竞争的常微分方程情形或常数恐惧函数情形进行比较；这些情形的动力学已广为人知。

注4. 本节的分析主要聚焦于空间均匀（平坦）初始数据的选择。

我们来定义一些偏微分方程组，

$$
\begin{aligned}
\overline{u}_t &= d_1 \overline{u}_{xx} + \overline{u}\Big[(1-\overline{u})(\overline{u}-p) - a\overline{v}\Big],\\
\overline{v}_t &= d_2 \overline{v}_{xx} + (1 - \overline{v} - c\overline{u}),
\end{aligned} \tag{6.6}
$$

$$
\begin{aligned}
\widehat{u}_t &= d_1\widehat{u}_{xx} + \widehat{u}\Big[(1-\widehat{u})(\widehat{u}-p)\frac{1}{1+\widehat{\mathbf{q}}\widehat{v}} - a\widehat{v}\Big],\\
\widehat{v}_t &= d_2\widehat{v}_{xx} + (1-\widehat{v}-c\widehat{u}),
\end{aligned}
\tag{6.7}
$$

$$
\begin{aligned}
\widetilde{u}_t &= d_1\widetilde{u}_{xx} + \widetilde{u}\Big[(1-\widetilde{u})(\widetilde{u}-p)\frac{1}{1+\widetilde{\mathbf{q}}\widetilde{v}} - a\widetilde{v}\Big],\\
\widetilde{v}_t &= d_2\widetilde{v}_{xx} + (1-\widetilde{v}-c\widetilde{u}),
\end{aligned}
\tag{6.8}
$$

$$
\begin{aligned}
\tilde{u}_t &= d_1\tilde{u}_{xx} + \tilde{u}\Big[(1-\tilde{u})(\tilde{u}-p)\frac{1}{1+\widetilde{\mathbf{q}}} - a\tilde{v}\Big],\\
\tilde{v}_t &= d_2\tilde{v}_{xx} + (1-\tilde{v}-c\tilde{u}),
\end{aligned}
\tag{6.9}
$$

其中

$$
\widehat{\mathbf{q}} = \min_{x\in\Omega} q(x), \qquad \widetilde{\mathbf{q}} = \max_{x\in\Omega} q(x). \tag{6.10}
$$

我们对所有反应扩散系统（6.6）–（6.9）假设采用 Neumann边界条件。此外，在每个系统中，我们规定空间齐次（平坦）的初始条件 $u(x,0) = u_0(x) \equiv c > 0$, $v(x,0) = v_0(x) \equiv d > 0$.

定理6.7。对于具有恐惧函数 $q(x)$ 的阿利效应反应扩散系统（*6.4*），以及反应扩散系统（*6.6*）-（*6.9*），有如下逐点比较关系成立：

$$
\tilde{u} \le \widetilde{u} \le u \le \widehat{u} \le \overline{u}.
$$

证明。由反应扩散系统（6.7）-（6.9）的解的正性，并通过将（6.4）与逻辑斯蒂方程进行比较，可得到第二物种的上界，即 $v \le 1$。因此，我们有

$$
\frac{1}{1+\widetilde{\mathbf{q}}} \le \frac{1}{1+\widetilde{\mathbf{q}}\widetilde{v}} \le \frac{1}{1+q(x)v} \le \frac{1}{1+\widehat{\mathbf{q}}\widehat{v}} \le 1, \quad x\in\Omega.
$$

因此，根据标准比较理论 [56]，结论成立。 □

回顾一下记号：将3.1的判别式记为

$$
\Delta = A_2^2 - 4A_1A_3, \tag{6.11}
$$

其中

$$A_1 = ac^2q + 1, \quad A_2 = -(2acq + ac + p + 1), \quad A_3 = a + aq + p.$$

定理6.8。 对于具有恐惧函数 $q(x)$且满足参数限制的阿利效应反应扩散系统（6.4）

$$\Big(2ac\mathbf{q} + ac + p + 1\Big)^2 < 4\Big(ac^2\mathbf{q} + 1\Big)\Big(a + a\mathbf{q} + p\Big) \tag{6.12}$$

当 $\mathbf{q} = \hat{\ }\mathbf{q}\ \tilde{\ }\mathbf{q}$ 时，解 (u, v) 对于（6.4）一致收敛到空间均匀态 $(0,1)$，当$t \to \infty$ 对任意平坦初始数据均成立。

证明。 在给定的参数限制下，当$\mathbf{q} = \hat{\ }\mathbf{q}\ \tilde{\ }\mathbf{q}$时，显然判别式 $\Delta < 0$，因此不存在实数内部平衡点。此外，根据零流线的几何关系，有 $\mathrm{d}u\ \mathrm{d}t \overset{<}{\ } \mathrm{d}v\ \mathrm{d}t$。因此，我们有

$$(\widehat{u}, \widehat{v}) \to (0, 1) \quad \& \quad (\widetilde{u}, \widetilde{v}) \to (0, 1).$$

此外，利用引理 6.7 可得：

$$\widetilde{v} \le v \le \overline{v},$$

由此可得：

$$\lim_{t\to\infty}(\widetilde{u}, \widetilde{v}) \le \lim_{t\to\infty}(u, v) \le \lim_{t\to\infty}(\widehat{u}, \widehat{v}),$$

随后，

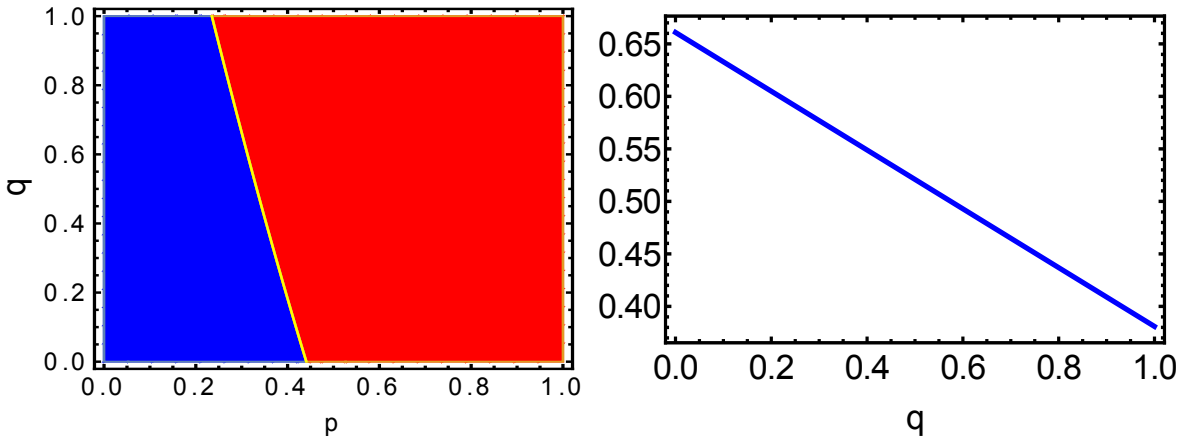
$$(0, 1) \le \lim_{t\to\infty}(u, v) \le (0, 1).$$

现在利用夹逼论证，在 $t \to \infty$ 的极限下，方程（6.4）的解一致收敛，即

$$(u, v) \to (0, 1)$$

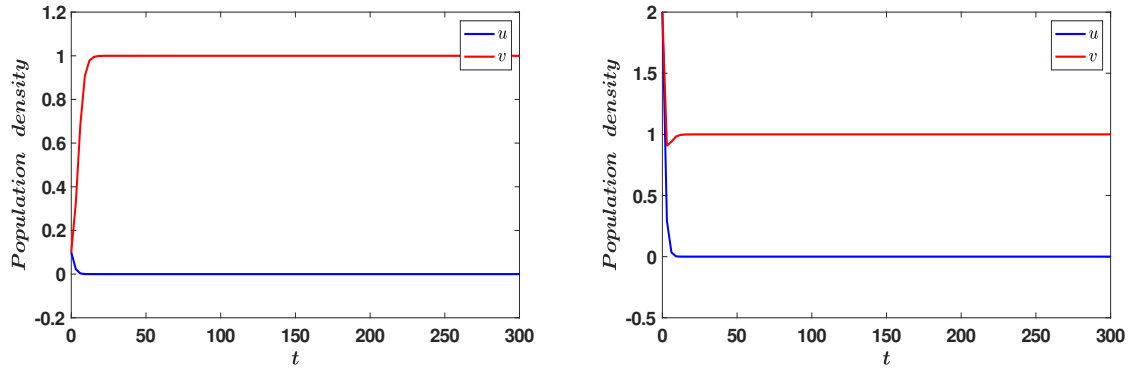
当 $t \to \infty$ 时。 □

注 5. 竞争态 $(0,1)$ 的全局稳定性对于强阿利效应和弱阿利效应两种情况均成立，这意味着定理 6.8 对于这两种阿利效应也同样成立（见图 [7 ,8]）。



(a) (b)

图6：通过区域图和线图展示了 $\Delta(p,q)$（由方程（6.11）定义）。这些图展示了参数 p 和 q 之间的关系，它们分别衡量了方程（6.4）所描述的反应扩散系统中的阿利效应和恐惧效应。 a、 b和 c 的值分别设为0.1、0.7和0.3。在区域图中，红色区域表示竞争排斥态（0,1）对任意初始数据均为全局稳定，而蓝色区域表示动力学取决于初始数据的选择。线图具体表示阿利效应较弱的情形（$p=0$）。



(a) (b)

图7：在空间区域$\Omega=[0,1]$上，对方程（6.4）所给出的反应扩散系统进行模拟时，竞争排斥且具有恐惧函数 $q\ x\ =\ \ \ 4x\ \ \ \

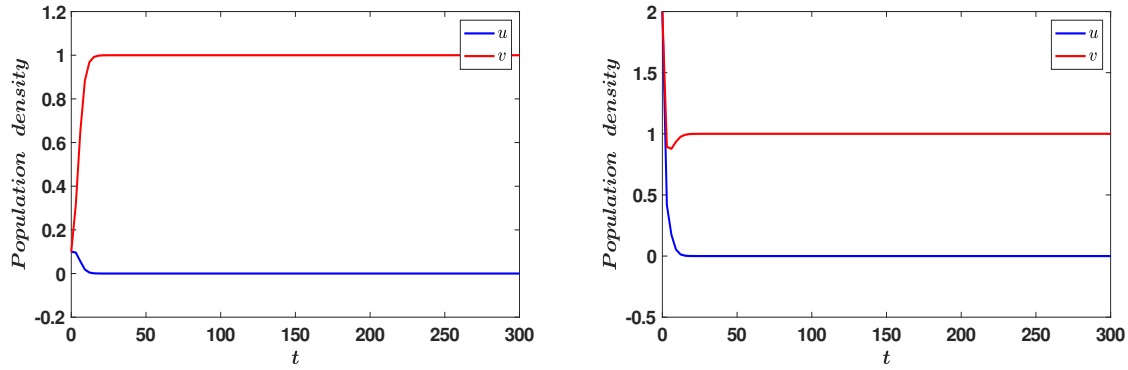


图8：在竞争排斥情形下，对空间区域 $\Omega = [0,1]$ 上的反应扩散系统（6.4）进行模拟时所采用的参数，其中恐惧函数为 $q\ x\ =\ 4x$ $d_1 = 1\ d_2 = 1$ $b = ()\sin^2$ $0.5\ c = 0.5$ $p = 0$ $[u_0, v_0] = [0.2, 0.6]$ $[u_0, v_0] = [1, 0.1]$ ()，且存在弱阿利效应：，$a = 0.5$，和 。使用了两组不同的初始数据：(a) 和 (b)。需要注意的是，这些参数满足定理 6.8中规定的参数约束。
.

对于初始数据，$(u_0(x)\ v_0(x)) \in L^{\infty}(\Omega)$。

证明。 证明过程沿用定理 6.8的证明。我们可以通过比较原理证明，方程（6.4）的解由方程（6.6）的解所界定。根据零流线几何和参数限制，方程（6.6）的解由经典洛特卡-沃尔泰拉模型的解所界定，且采用相同的参数限制，只是不含阿利项。接下来我们可以构造一个李雅普诺夫函数，

$$E(u,v) = \int_{\Omega} \left(|u|^2 + |v-1|^2\right) dx, \tag{6.14}$$

对于经典洛特卡-沃尔泰拉模型。通过标准方法 [57] ，我们可知，对于所考虑的参数限制，$\frac{d}{dt}E(u,\ v) \leq 0$，因此 $(u,\ v) \rightarrow (0,\ 1)$ 当 $t \to \infty$时成立。这是竞争排斥的经典情形。现在，利用零流线几何和参数限制，通过直接比较可知 $(\tilde{u},\ \tilde{v}) \to (0,\ 1)$ 当$t \to \infty$时成立，其中 $(\tilde{u},\ \tilde{v})$ 是方程 (6.4) 的解。

□

定理6.10。 对于强阿利效应下带有恐惧函数 $q(x)$且满足参数限制的反应扩散系统（6.4）

$$\Delta > 0, \quad , \quad 2A_1 + A_2 > 0, \quad 1 \leq c \leq \frac{1}{\mathbf{q}} + 1, \quad and \quad 0 < p < \frac{1}{c} \tag{6.15}$$

对于 $q\ = \hat{}q\ \tilde{}q$，存在充分小的初始数据 $[u_0(x)\ v_0(x)]$，使得方程（6.4）的解 (u, v) 在 $t \to \infty$ 时一致收敛于空间均匀态 $(1, 0)$；同时，也存在充分大的初始数据 $[u_1(x)\ v_1(x)],$，使得方程（6.4）的解 (u, v) 一致收敛于空间均匀

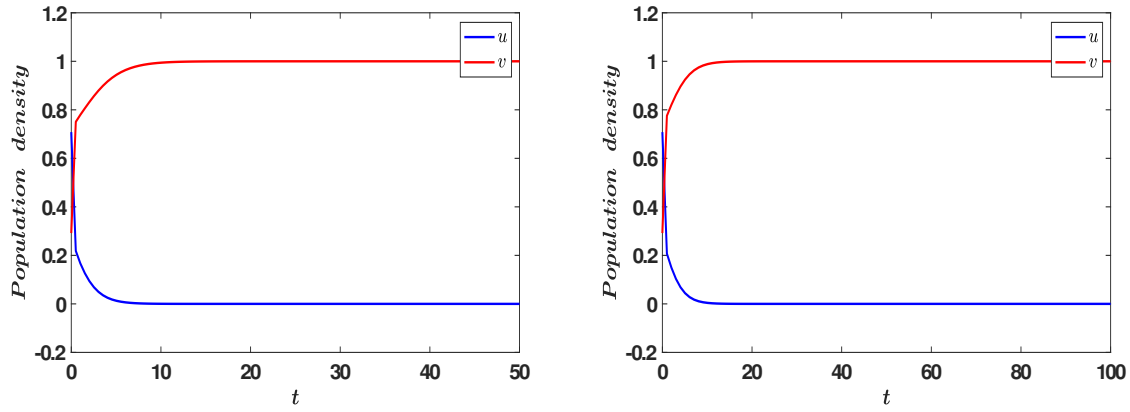


图9：在竞争排斥情形下，对空间区域 $\Omega = [0,1]$ 上的反应扩散系统 (6.4) 进行模拟时所设定的参数为 $d_1 = 1, d_2 = 1, a = 0.5, b = 0.5$, $c = 0.5$ 和 $[u_0(x)\ v_0(x)] = [sin^2(x)\ cos^2(x)]$，其恐惧函数为 $q(x) = 0.8 + \sin^2(4x)$。（a）强阿利效应 $p = 0.5$ 和（b）弱阿利效应 $p = 0$。需要指出的是，这些参数满足推论6.9中规定的参数约束

.

态 $(0,\ 1)$ 于 $t \to \infty$。

证明。考虑反应扩散系统 (6.7)。由于 $\hat{q}$ 满足参数限制，根据定理 3.1(c)和定理 4.3，动力学（常微分方程）系统 (6.7) 存在一个内部鞍点平衡态 E_{1*}。利用稳定流形定理 [45],，即 $\exists\ W_s^1(E_{1*}) \in \mathcal{C}^1$ 分界曲线，对于上述选取的初始数据 $(\widehat{u}_0, \widehat{v}_0)$，若其位于 $W_s^1(E_{1*})$ 上方，则解 $(\widehat{u}, \widehat{v})$ 收敛于 (0, 1)；对于选取在 $W_s^1(E_{1*})$ 下方的初始数据 $(\widehat{u}, \widehat{v})$，解收敛于 (1, 0)。

此外，注意到 $\frac{1}{1+\tilde{q}v} \leq \frac{1}{1+\hat{q}v}$，对于动力学（常微分方程）系统 (6.8)，我们仍处于强竞争情形；再次借助标准理论，$\exists\ W_s(E_{1**}) \in \mathcal{C}^1$ 分界曲线，使得对于如上所选、位于 $W_s(E^{1**})$ 上方的初始数据 $(\widetilde{u}_0, \widetilde{v}_0)$，解 $(\widetilde{u}, \widetilde{v}) \to (0, 1)$；而对于位于 $W_s(E_{1**})$ 下方所选的初始数据，$(\widetilde{u}, \widetilde{v}) \to (1, 0)$。这里，$E^{1**}$ 是系统 (6.8) 的动力学（常微分方程）系统的内部鞍点平衡态。

现在，由于 $\frac{1}{1+\tilde{q}v} \leq \frac{1}{1+\hat{q}v}$，$u$ 分量大于 u 分量。利用分界曲线 $W_s^1(E_{1*})$ $W_s(E_{1**})$ 的 $\mathcal{C}^1$ 性质，可知存在一个楔形区域 $\mathbb{V}$，从E_{1*}出发，使得在 $\mathbb{V}$ 内有 $W_s^1(E_{1*}) \leq W_s(E_{1**})$。注意，根据引理 6.7，我们有 $\widetilde{u} \leq u \leq \widehat{u}$。考虑足够小且位于 $\mathbb{V}$ 内的正初始数据 (u_0, v_0)，使得 $(u_0, v_0) < W_s^1(E_{1*}) \leq W_s(E_{1**})$，则有

$$\Big\{(1,0)\Big\} \leq \Big\{(u,v)\Big\} \leq \Big\{(1,0)\Big\}.$$

另一方面，对于足够大的初始数据 (u_1, v_1)，通过类似的构造，我们将得到

$$\Big\{(0,1)\Big\} \leq \Big\{(u,v)\Big\} \leq \Big\{(0,1)\Big\}.$$

这就证明了该定理。 □

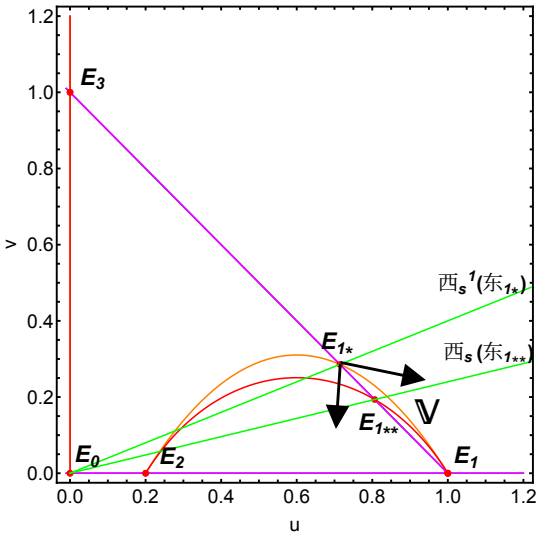


图 10：在区域 $\Omega = [0,1]$ 内，物种 v 恐惧物种 u 时，Allee 竞争偏微分方程情形的数值模拟。参数取为 $a = 0.5$、$b = 0.5$、$c = 1$ 和 $p = 0.2$。平衡点： $E_{1*} = (0.7142, 0.2857)$ $E_{1**} = (0.8064, 0.1935)$ $E_2 = (0.2, 0)$ $E_1 = (1, 0)$ $E_3 = (0, 1)$ 和 $E_0 = (0, 0)$。 $W_s^1(E_{1*})$（$q = 0.1$）和 $W_s(E_{1**})(q = 1.1)$ 是分别经过 E_{1*} 和 E_{1**} 的两条分离曲线。分离曲线 $W_s^1(E^{1*}, W_s(E_{1**})$ 的 C^1 性质表明，存在一个从 E_{1*} 发出的楔形区域 V，使得在 V 内有 $W_s(E^{1**} \geq W_s^1(E_{1*})$。当 $q = 0.1$ 时，u零流线为橙色；当 $q = 1.1$ 时，为红色。当 $q = 0.1$ 时，v零流线为洋红色，并且 $q = 1.1$。

上述定理也可表述为适用于弱阿利效应模型，其证明与定理6.10的论证相同。

定理6.11。对于具有强阿利效应的反应扩散系统（*6.4*，其恐惧函数为 $q(x)$且满足参数限制

$$\Delta > 0, \quad , \quad 2A_1 + A_2 > 0, \quad and \quad c = 1 \tag{6.16}$$

对于 $q = \hat{} q \tilde{} q$。则存在充分大的初始数据 $[u_0(x)\ v_0(x)]$，使得方程（*6.4*）的解 (u, v) 当 $t \to \infty$ 时一致收敛到空间均匀态 $(0, 1)$；同时，也存在充分小的数据 $[u_1(x)\ v_1(x)],$，使得方程（*6.4*）的解 (u, v) 当 $t \to \infty$ 时一致收敛到空间均匀态 $(1,0)$。

注6。对于具有强阿利效应的反应扩散系统（*6.4*，其恐惧函数为 $q(x)$ 且满足参数限制

$$\Delta > 0 \quad \& \quad c > 1 \tag{6.17}$$

对 $\mathbf{q} = \hat{} \mathbf{q} \tilde{} \mathbf{q}$成立。因此，存在充分小的初始数据 $[u_0(x)\ v_0(x)],$，使得解 (u, v) 对方程（*6.4*）收敛至空间均匀态 $(1,0)$，且收敛是一致的，当 $t \to \infty$时。

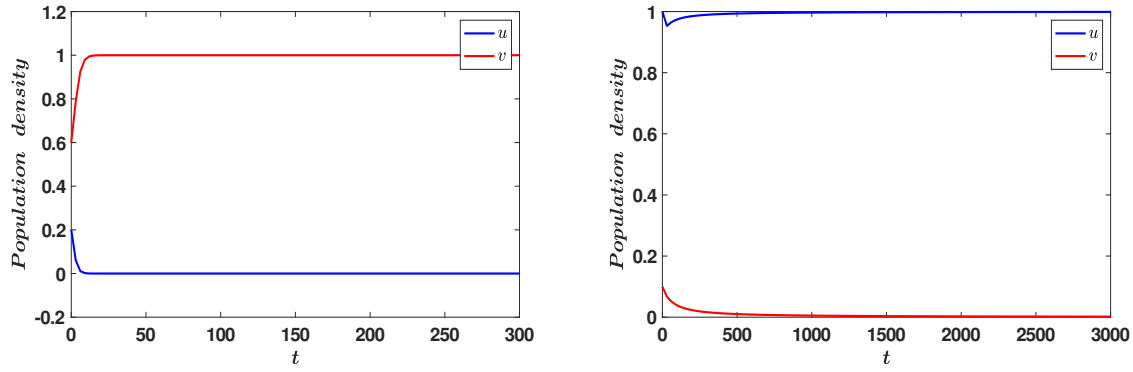


图11：对空间区域 $\Omega = [0,1]$ 上具有恐惧函数 $q(x) = 0.1 + \sin^2(4x)$ 和强阿利效应的强竞争情形下，模拟反应扩散系统（6.4）所采用的参数为 $d_1 = 1$， $d_2 = 1$， $a = 0.5$， $b = 0.5$， $c = 1$，以及 $p = 0.2$。采用了两组不同的初始数据：(a) $[u_0, v_0] = [0.2, 0.6]$ 和 (b) $[u_0, v_0] = [1, 0.1]$。需要注意的是，这些参数满足定理6.10中规定的参数约束。

记 q_c 为从全局稳定的竞争排斥态 $(0, v^*)$ 转变到另一种动力学情形所需的临界恐惧量，即对于任意 $c \in (0,1)$ 且 $\mathbf{q} \in [0, q_c]$，有

$$\Delta(\mathbf{q}) > 0 \quad \& \quad 2A_1 + A_2 > 0.$$

定理6.12。对于阿利效应（强阿利效应和弱阿利效应）且具有恐惧函数 $q_\epsilon(x)$的反应扩散系统（*6.4*），其中 $(0 < \epsilon \ll 1)$，满足参数限制

$$\Delta > 0, \qquad 2A_1 + A_2 > 0, \quad and \quad 0 < c < 1 \tag{6.18}$$

对 $\tilde{q}_\epsilon$ *and* $q(x) \equiv 0$成立。于是，对于某些初始数据 $[u_0(x)\ v_0(x)]$，方程 *(6.4)* 的解 (u, v) 当 $t \to \infty$ 时一致收敛于 (u^*, v^*)；而对于某种初始数据 $[u_1(x)\ v_1(x)]$,，方程 *(6.4)* 的解 (u, v) 当 $t \to \infty$ 时一致收敛于空间均匀态 *(0,1)*。

证明。给定 ϵ 使得 $0 < \epsilon \ll 1$，我们总能构造一个恐惧函数 $q_\epsilon(x)$，使得$q_c - \epsilon \le \mathbf{q}_\epsilon$ 且$\tilde{\mathbf{q}}_\epsilon \le q_c + \epsilon$。因此，由6.7可得 $\tilde{u} \le u_\epsilon \le u$。

现在，考虑反应扩散系统 (6.6)。由于 $q(x) \equiv 0$ 满足参数限制，根据定理 3.1(a)和定理 4.3，动力学（常微分方程）系统 (6.6) 存在一个内部鞍点平衡态 E_{1*} 和一个内部稳定平衡态 E_{2*}。利用稳定流形定理，即 $\exists\ W_s^1(E_{1*}) \in \mathcal{C}^1$ 分界曲线，使得对于取在 $W_s^1(E_{1*})$上方的初始数据 (u_0, v_0)，解 $(u, v) \to (0, 1)$；而对于取在 $W_s^1(E_{1*})$下方的初始数据 (u, v)，$(\to, u^*, v^*)$ 随着 $t \to \infty$。

此外，对于反应扩散系统（6.8），由于 q_ϵ 满足参数限制，根据定理3.1（a）和定理4.3，存在一个内部鞍点平衡态 E_{1**} 和一个内部稳定平衡态

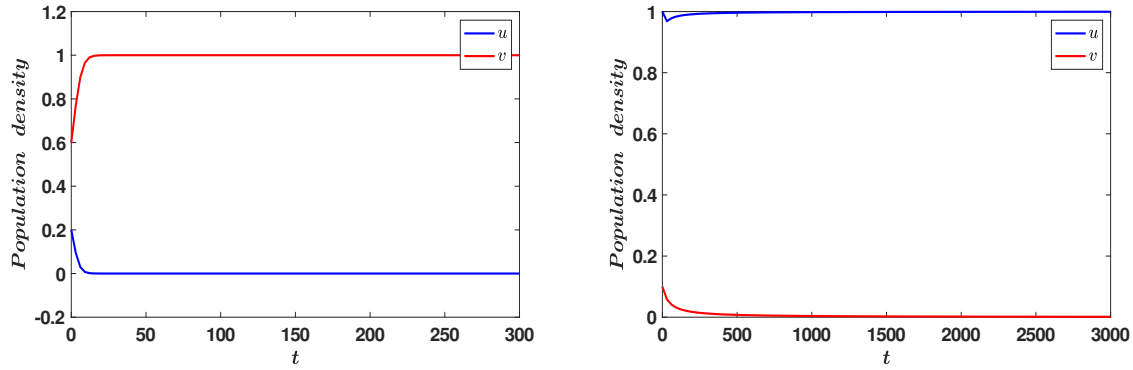


图12：在空间区域 $\Omega = [0,1]$ 上，强竞争且恐惧函数为 $q(x) = 0.1 + \sin^2(4x)$ 并具有弱阿利效应时，对式（6.4）所示反应扩散系统进行模拟所用的参数为 $d_1 = 1$， $d_2 = 1$， $a = 0.5$， $b = 0.5$， $c = 1$，以及 $p = 0$。使用了两组不同的初始数据：(a) $[u_0, v_0] = [0.2, 0.6]$ 和 (b) $[u_0, v_0] = [1, 0.1]$。需要指出的是，这些参数满足定理 6.11中给出的参数约束。

.

E_{2**} 到动力学（常微分方程）系统。再次利用标准理论，存在 $\exists$ W_s（E_{1**}） $\in \mathcal{C}^1$ 分界曲线，使得对于上方选取的初始数据（$\widetilde{u}_0$， $\widetilde{v}_0$） W_s（E^{1**}），解（$\widetilde{u}$， $\widetilde{v}$） $\to$ （0， 1），而对于下方选取的初始数据 W_s（E_{1**}），（$\widetilde{u}$， $\widetilde{v}$） $\to$ （u^{**}， v^{**}）当 $t \to \infty$.

现在，由于 $\frac{1}{1+\tilde{}}$ $\mathfrak{q}v \overset{\leq}{} \frac{}{1+\hat{}\mathfrak{q}v}$， u 分量大于 E_{1*}的 u 分量。利用分界线 $W_s^1(E_{1*})$ $W_s(E_{1**})$ 的$\mathcal{C}^1$ 性质，我们可知存在一个从 E_{1*} 发出的楔形区域 $\mathbb{V}_1$，使得在 $\mathbb{V}_1$ 内有 $W_s^1(E_{1*}) \leq W_s(E_{1**})$。类似地，由于 E_{1*} 的 v 分量高于E_{1**}的 v 分量，因此存在一个从 E_{1*} 发出的楔形区域 $\mathbb{V}_2$，使得在 $\mathbb{V}_2$ 内有 $W_s^1(E_{1*}) \geq W_s($ $E_{1**})$。考虑选取得足够小的正初始数据 (u_0, v_0)，且位于 $\mathbb{V}_1$ 内，使得 $(u_0, v_0) < W_s^1(E_{1*}) < W_s(E_{1**})$，则有 $(u, v) \to (u^*, v^*)$，且 $(\widetilde{u}, \widetilde{v}) \to (u^{**}, v^{**})$。注意，空间均匀解可能不同。因此，根据夹逼论证，我们可取 $\epsilon \to 0$，从而得到解的一致收敛，即，

$$\lim_{\epsilon \to 0} \lim_{t \to \infty} (u, v) \to (u^*, v^*).$$

另一方面，考虑足够大的正初始数据（u_1， v_1），满足 $\mathbb{V}_2$ 当且仅当（u_1， v_1） $> W_s^1(E_{1*}) \geq W_s(E_{1**})$ 时，我们将有（u， v） $\to$ (0， 1) 且（$\widetilde{u}$， $\widetilde{v}$）$\longrightarrow$ (0， 1)，即，

$$\Big\{(0,1)\Big\} \leq \Big\{(u,v)\Big\} \leq \Big\{(0,1)\Big\}.$$

这证明了该定理。 □

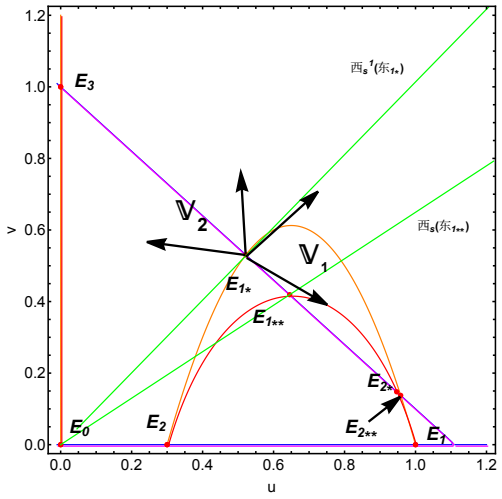


图13：在 $\Omega = [0,1]$ 中，物种 v 对物种 u 产生恐惧效应时，Allee 竞争偏微分方程情形的数值模拟。参数取为 $a = 0.2$、$b = 0.9$、$c = 0.9$ 和 $p = 0.3$。平衡点：$E_{1*} = (0.5218, 0.5303)$ $E_{1**} = (0.6453, 0.4191)$ $E_{2*} = (0.9581, 0.1376)$ $E_{2**} = (0.9468, 0.1478)$ $E_2 = (0.3, 0)$ $E_1 = (1, 0)$ $E_3 = (0, 1)$ 和 $E_0 = (0, 0)$。 $W_s^1(E_{1*})$ $(q = 0)$ 和 $W_s(E_{1**})$ $(q = 1.1)$ 是分别经过 E_{1*} 和 E_{1**} 的两条分离曲线。分离曲线 $W_s^1(E^{1*}$, $W_s(E_{1**})$ 的 C^1 性质表明，楔形区域 $\mathbb{V}_1$ 和 $\mathbb{V}_2$ 均从 E_{1*} 发出，使得在 $\mathbb{V}_1$ 中有 $W_s(E^{1**} \geq W_s^1(E_{1*})$，而在 $\mathbb{V}_2$ 中有 $W_s(E^{1**} \leq W_s^1(E_{1*})$。当 $q = 0$ 时，u零流线为橙色；当 $q = 1.1$ 时为红色。v零流线在 $q = 0$ 时为洋红色，在 $q = 1.1$ 时为洋红色。

该 数值模拟（见图（14）和（15）），促使我们提出一个猜想 ：

猜想 6.1. 对于具有阿利效应（强效应和弱效应均包括在内）的反应扩散系统*(6.4)*，若其恐惧函数为 $q(x)$ 且参数限制

$$\Delta > 0, \qquad 2A_1 + A_2 > 0, \quad and \quad 0 < c < 1 \tag{6.19}$$

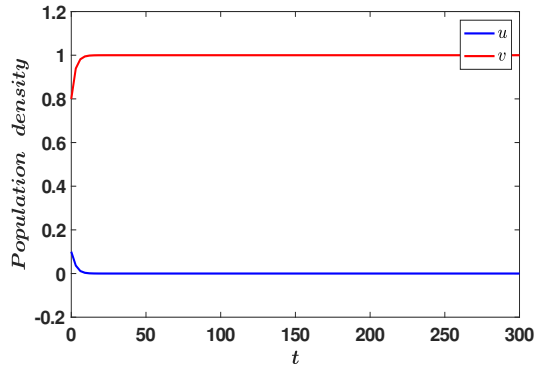
对 $\hat{}q$ 和 $\tilde{}q$ 均成立。则存在某些初始数据 $[u_0(x)\ v_0(x)]$，使得方程 *(6.4)* 的解 (u, v) 当 $t \to \infty$ 时一致收敛于 (u^*, v^*)；同时，对于某些初始数据 $[u_1(x)\ v_1(x)]$,，方程 *(6.4)* 的解 (u, v) 当 $t \to \infty$ 时一致收敛于空间均匀态 *(0, 1)*。

L让我们对空间均匀情形作一些观察。接下来陈述 t,

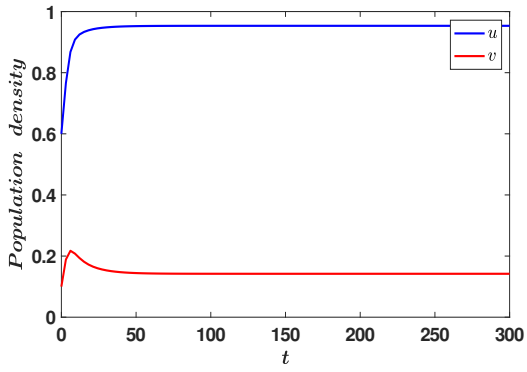
定理 6.13. 对于反应扩散系统 (6.4)，对于具有恐惧函数 $q(x) \equiv q > 0$，其中 q 为纯常数的阿利效应情形，该系统在任何参数范围或扩散系数组合下均不存在扩散驱动不稳定性。

证明。 正内部平衡点的雅可比矩阵，记作 E_{i*}，对于反应扩散系统（6.4）可表示如下：

$$J(u^*, v^*) = \begin{bmatrix} u^* \dfrac{\partial f}{\partial u_*} & u^* \dfrac{\partial f}{\partial v_*} \\ v_* \dfrac{\partial g}{\partial u_*} & v_* \dfrac{\partial g}{\partial v_*} \end{bmatrix} \triangleq \begin{bmatrix} B_1 & B_2 \\ B_3 & B_4 \end{bmatrix},$$



(a)



(b)

图14：对空间区域 Ω = [0, 1] 中具有两个正内部平衡点、恐惧函数为 $a =$ $() = 0.1 +$ 正弦$^2(4x)$，且具有强阿利效应的 0.2 $b = 0.9$ $c = 0.9$ $p = 0.3$ $[u_0, v_0] = [0.1, 0.8]$ $[u_0, v_0] = [0.6, 0.2]$ 反应扩散系统（6.4）进行模拟所用的参数为 $d_1 = 1$，$d_2 = 1$，，，以及 。使用了两组不同的初始数据：（a）和（b）。需要指出的是，这些参数满足定理 6.1中指定的参数约束

.

其中

$$B_1 = \frac{u_*\left(-2u_* + p + 1\right)}{qv_* + 1}, \quad B_2 = u_*\left(-\frac{\left(1 - u_*\right)\left(u_* - p\right)q}{\left(qv_* + 1\right)^2} - a\right) < 0,$$

$$B_3 = -bcv_* < 0, \quad \& \quad B_4 = -bv_* < 0.$$

显然， 对于 $i \in \{2, 3, 4\}.$，B_i的符号为负。注意，$(u^*,\ v^*)$ 在动力学上是稳定的，且 d

$$\begin{aligned}\det(J(E_{i*})) &= \left[u_*v_*\frac{\partial f}{\partial v_*}\frac{\partial g}{\partial v_*}\left(\frac{\mathrm{d}v_*^{(g)}}{\mathrm{d}u_*} - \frac{\mathrm{d}v_*^{(f)}}{\mathrm{d}u_*}\right)\right]\Bigg|_{(u_*, v_*)} \\ &= B_1B_4 - B_2B_3|_{(u_*, v_*)} \\ &> 0.\end{aligned}$$

因此， B_1 为负，由此可得 $B_1B_4 > 0$。这违反了图灵不稳定性的必要判据。因此，标准理论 [58] 表明，对于任何参数范围或扩散系数，都不会出现扩散驱动不稳定性。

□

7. 数值模拟

使用 MATLAB R2021b 软件对包含阿利效应并考虑空间异质性恐惧函数 $q(x)$ 的反应扩散系统进行了偏微分方程模拟。使用 pdepe函数求解一维空间中的初边值问题。模拟在一台搭载 Apple M1 Pro芯片、配备 8 核中央处理器的工作站上运行；当单位区间

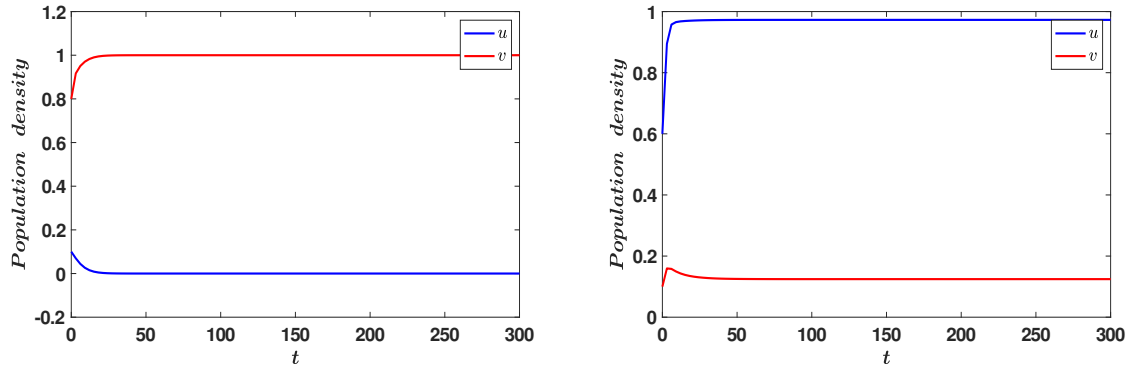


图15：在空间区域 $\Omega = [0,1]$ 上，对具有两个正内部平衡点、恐惧函数 $a =$ 0.2 $b = 0.9$ $c = 0.9$ $p = 0$ $[u_0, v_0] = [0.1, 0.8]$ $[u_0, v_0] = [0.6, 0.2]$ () $= 0.1 + \sin^2(4x)$ 和弱阿利效应的反应扩散系统（见（6.4））进行模拟时所采用的参数为 $d_1 = 1$，$d_2 = 1$、、、和。采用了两组不同的初始数据：（a）和（b）。需要注意的是，这些参数满足定理6.1中规定的参数约束。

[0,1] 被用作空间区域，并划分为 1000 个子区间。

我们针对空间显式情形得出的理论结果和猜想，已通过数值模拟进行验证：在满足定理参数约束的参数条件下，对较长时间段开展了时间序列分析。我们利用空间显式情形下的标准比较理论，确定了恐惧函数 $q(x)$ 的逐点限制；由此，具有空间异质性恐惧函数和阿利效应（弱或强）的反应扩散系统呈现出竞争排斥、强竞争和多重平衡类型的动力学。定理6.8、6.10、6.11和6.12，以及猜想6.1 阐明了这些结果；图 [7,8,11,12,14,15]则用于验证数值结果。

我们通过采用多种异质性恐惧函数进行数值模拟，验证了理论结果；图注中注明了数值模拟所用的全部参数及相关定理。根据模型及与逻辑斯蒂方程的比较原理可知，任何物种的种群数量都不会超过 1，因此所有参数均选取在范围 [0,1] 内。

8. 讨论与结论

在本文中，我们研究了一个竞争系统，其中第一个物种同时受到阿利效应和恐惧效应的影响。首先，我们可以确定系统 (2.2) 始终具有四个边界平衡点。令 $f(x, y) = g(x, y)$ 以得到二次方程 (3.1)，其中 (3.1) 的实根是平衡点的横坐标。为了符合生物学意义，我们只研究正平衡点。根据命题2.1和2.3，我们知道系统 (2.2) 的解需要满足 $0 < x(t) < 1$ 以及 $0 < y(t) < 1$。因此，我们得到了系统 (2.2) 在存在所有正平衡点时其参数需要满足的条件。

接下来，我们分析平衡点的稳定性。将边界平衡点代入系统 (2.2) 的雅可比矩阵进行验证，发现边界平衡点 E_1 和 E_2 在某些条件下可能是退化平衡点。我们利用 [44] 中的章的定理 7.1 来确定并获得 E_1 和E_2 在不同条件下的稳定性。因此，可以得出结论：阿利效应参数 p 的变化也会导致系统 (2.2) 中灭绝情况的变化。对于正平衡点 E_{1*} 和 E_{2*}，我们将系统 (2.2) 的雅可比矩阵转换为形式 (6.0.1)。通过比较两条等倾线在交点处切线斜率绝对值之间的关系，我们可以确定 E_{1*} 始终是鞍点，而 E_{2*}是稳定结点。通过改变恐惧效应参数 q，E_{1*} 和 E_{1*} 重新组合为 E_{3*}，当$q = q_*$时。通过计算 $J(E_{3*})$，发现 E_{3*} 是一个退化平衡点。同样地，我们将E_{3*} 平移至原点，并对其进行泰勒展开，利用 [44]中的章的定理 7.1，发现 E_{3*}是一个鞍结点。

在研究平衡点的存在性时，我们发现正平衡点 E_{2*} 与边界平衡点 E_1 在 $c = 1$时重合。我们认为，系统（2.2）在 E_1处发生跨临界分岔。我们选择 c_{TR} 作为分岔参数，并运用 *Sotomayor* 定理 证明系统（2.2）发生跨临界分岔所需的横截条件。同样，我们还发现，正平衡点 E_{1*} 和 E_{2*} 在 E_{3*} 时会合并为 $q = q_*$。通过选择 q_{SN} 作为分岔参数，并运用 *Sotomayor* 定理，我们证明系统（2.2）在 E_{3*}附近发生鞍结分岔。

总之，当 $0 < q < q_*$、$2A_1 + A_2 > 0$ 和 $0 < c < 1$ 时，存在一个稳定的正平衡点 E_{2*}，即在此条件下，两种物种能够维持共存关系。本文对物种多样性的保护具有一定的指导意义。

值得探讨的是，加入阿利效应在多大程度上改变了 [40], 中所述模型的动力学特征；也就是说，该模型中仅存在恐惧效应。我们从经典的竞争排斥、弱竞争和强竞争情形来讨论这一问题，见附录 B。在弱竞争型情形中，经典情况下存在一个全局吸引的内部平衡点。恐惧对物种 u的影响，在恐惧参数较小时不会改变这一动力学情形，此时仍有一个全局吸引的内部平衡点。然而，中等程度的恐惧可能导致出现两个内部平衡点，而较强的恐惧则可能形成竞争排斥型情形，此时 $(0, v^*)$ 成为全局吸引点。不过，加入弱阿利效应后，即使恐惧程度较低，也始终会出现两个内部平衡点，见图 16；根据定理 4.3，其中一个是稳定点，另一个是鞍点。这会形成双稳态：对于某些初始条件，系统会趋向一个内部平衡点，而对于其他某些初始条件，则会趋向 $(0, v^*)$——对比图 16中的 (b) 和 (d) 可见这一现象。近期，在经典竞争模型的变体中也观察到了这种单调性破缺行为 [41]。注意，若恐惧程度较高，则同样可能形成竞争排斥型情形，此时 $(0, v^*)$ 成为全局吸引点。存在强阿利效应时也会出现类似的动力学。需要注意的是，当阿利阈值或恐惧效应足够大时，两个内部平衡点可能发生碰撞，并通过

鞍结分岔消失，导致不存在内部平衡点。在这种情况下，会出现竞争排斥型情形，其中 $(0, v^*)$ 是全局吸引点。因此，阿利阈值与恐惧参数的组合会导致与仅存在恐惧效应时定性不同的动力学，尤其是在恐惧效应较弱时。

在竞争排斥型情形下，若（u^*，0）是全局吸引的，则 u中的恐惧效应足够强时，会出现一个内部平衡点，且该点为鞍点，从而形成双稳态情形。恐惧效应较小时则不会出现这种影响。然而，加入弱阿利效应后，无论恐惧效应大小，始终会出现一个内部平衡点，见图 17。注意，加入强阿利效应后，无论恐惧效应大小如何，始终存在一个阿利阈值，使竞争排斥可以转变为强竞争型情形：对于某些初始数据，（0，v^*）变为吸引的，而对于其他某些初始数据，（u^*，0）则是吸引的，见图 17。

这些动力学对生物防治具有重要的应用价值。假设某种入侵物种／害虫种群 u 试图通过引入捕食者种群 v 加以控制，但入侵物种不允许引入物种建立种群（因此观察到 v 的竞争排斥），那么，即使了解到 u存在弱阿利效应，也不足以证明投资于 $v's$以引发恐惧是合理的——相反，应通过直接的消耗效应进行控制。原因在于，任何程度的恐惧都不足以根除u，如图 17 （d）、（e）所示。然而，如果 u存在强阿利效应，管理者可以考虑如何操纵或提高该阈值——这可能会“几乎”逆转竞争排斥，并在大多数初始条件下根除u [5]——（u^*，0）仍会局部吸引，见上文。或者，如果入侵物种与引入物种共存，那么无论阿利效应的类型如何，投资于在 u中引发足够强烈的恐惧，都可能取得成效并使其灭绝，见图 17 （g）。因此，生物防治应用的一个关键理论方向，是研究竞争系统中的生态机制，使定理4.3 发生变化，从而使内部平衡点的稳定性发生改变——或许是因为平衡点从正象限移至负象限。这可能形成这样的动力学结构：全局吸引的情形转变为一个物种被竞争排斥的情形，或者双稳态（强竞争）情形转变为全局吸引的情形。总之，在小恐惧水平下，无论阿利效应是弱还是强，它都会抵消恐惧效应，因为它会使动力学定性地偏离纯粹由恐惧导致的情形。然而，在大恐惧水平下，阿利效应会增强恐惧效应。因此，我们认为，如果存在阿利效应，量化引入的捕食者／竞争者所引发的恐惧水平，是设计有效生物防治策略的关键步骤。

9. 附录 A

$$e_{10} = \frac{2\left(a\left(p+1\right)c + p^2 - 2a - 2p + 1\right)c\left(\left(a+2p\right)c - p - 1\right)a}{\left(a^2c^2 - p^2 + 2p - 1\right)\left(a\,c^2 + cp + c - 2\right)}$$

$$e_{01} = \frac{2\left(a\left(p+1\right)c + p^2 - 2a - 2p + 1\right)\left(\left(a+2p\right)c - p - 1\right)a}{\left(a^2c^2 - p^2 + 2p - 1\right)\left(a\,c^2 + cp + c - 2\right)}$$

$$e_{20} = \frac{2\left(a\left(p+1\right)c^2 + \left(p^2 - 3a - 4p + 1\right)c + p + 1\right)a}{a^2c^2 - \left(p-1\right)^2}$$

$$e_{11} = -\frac{\left(a\left(p+1\right)c + p^2 - 2a - 2p + 1\right)}{\left(ac + p - 1\right)^2\left(ac - p + 1\right)^2\left(-1+c\right)\left(cp-1\right)}e_{110}$$

$$e_{110} = \left(a^3c^4 + 3\left(\frac{4p}{3} + a\right)\left(p+1\right)a\,c^3 + e_{1100} + \left(-3p^3 + 3p^2 + \left(4a+3\right)p + 4a - 3\right)c + 2\left(p-1\right)^2\right)a$$

$$e_{1100} = \left(4p^3 + \left(-a-8\right)p^2 + \left(-14a+4\right)p - 6a^2 - a\right)c^2$$

$$e_{02} = -\frac{\left(\left(a+2p\right)c - p - 1\right)\left(a^2c^2 + 2a\left(p+1\right)c + p^2 - 4a - 2p + 1\right)^2 a}{2\left(ac + p - 1\right)^2\left(ac - p + 1\right)^2\left(-1+c\right)\left(cp-1\right)}$$

$$e_{30} = -\frac{2a\left(-2 + a\,c^2 + \left(p+1\right)c\right)}{a^2c^2 - \left(p-1\right)^2}$$

$$e_{21} = -\frac{\left(a\left(p+1\right)c^2 + \left(p^2 - 3a - 4p + 1\right)c + p + 1\right)\left(a^2c^2 + 2a\left(p+1\right)c + p^2 - 4a - 2p + 1\right)a\left(-2 + a\,c^2 + \left(p+1\right)c\right)}{\left(ac + p - 1\right)^2\left(ac - p + 1\right)^2\left(-1+c\right)\left(cp-1\right)}$$

$$e_{12} = \frac{\left(a^2c^4p - 2a\left(p+1\right)\left(p+a\right)c^3 + \left(-3p^3 + 6p^2 + \left(8a-3\right)p + 3a^2\right)c^2 - 2\left(p+1\right)\left(-p^2 + a + 2p - 1\right)c - \left(p-1\right)^2\right)e_{120}}{2\left(ac + p - 1\right)^3\left(ac - p + 1\right)^3\left(-1+c\right)^2\left(cp-1\right)^2}$$

$$e_{120} = -\left(a^2c^2 + 2a\left(p+1\right)c + p^2 - 4a - 2p + 1\right)^2 a\left(-2 + a\,c^2 + \left(p+1\right)c\right)$$

$$e_{03} = \frac{\left(\left(a+2p\right)c - p - 1\right)\left(a^2c^2 + 2a\left(p+1\right)c + p^2 - 4a - 2p + 1\right)^3 a\left(-2 + a\,c^2 + \left(p+1\right)c\right)}{4\left(ac + p - 1\right)^3\left(ac - p + 1\right)^3\left(-1+c\right)^2\left(cp-1\right)^2}$$

$$f_{10} = \frac{2b\left(-1+c\right)\left(cp-1\right)c}{a\,c^2 + cp + c - 2}$$

$$f_{01} = \frac{2\left(cp-1\right)\left(-1+c\right)b}{a\,c^2 + cp + c - 2}$$

10. 附录 B

考虑在阿利效应和恐惧效应影响下的两物种洛特卡–沃尔泰拉竞争模型:

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = x\left[(e-x)\dfrac{p(x)}{q(y)} - ay\right] = xf(x,y) \equiv F(x,y), \\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = by\left(f - y - cx\right) = yg(x,y) \equiv G(x,y). \end{cases} \tag{10.1}$$

通过设定 $p(x) \equiv 1$ 和 $q(y) \equiv 1$，我们可以推导出经典的 Lotka–Volterra 常微分方程竞争模型，其中

涉及两个竞争物种，分别记为 x 和 y:

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = ex - x^2 - axy, \\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = bfy - by^2 - bcxy. \end{cases} \tag{10.2}$$

内禀（单位个体）增长率分别用 e 和 bf表示，而种内竞争率分别用 1 和 b表示，种间竞争率则分别用 a 和 bc 表示。所有参数均为正。该系统的动力学已得到充分研究 [59]。下面简要回顾一下，

简要回顾　经典双物种 Lotka-Volterra 常微分方程竞争模型的动力学，

- $E_0 = (0, 0)$ 始终不稳定。

若 $\dfrac{e}{bf} > \max\left\{\dfrac{1}{bc}, \dfrac{a}{b}\right\}$，则 • $E_x = (e, 0)$ 全局渐近稳定。在此情况下，x 被称为竞争性排斥 y。

若 $\dfrac{e}{bf} < \min\left\{\dfrac{1}{a}, \dfrac{a}{bc}\right\}$，则 • $E_y = (0, f)$ 全局渐近稳定。在此情况下，y被称为竞争性排斥 x。

- $E^* = \left(\frac{e-fa}{1-ac}, \frac{f-ce}{1-ac}\right)$ 在 $b - abc \neq 0$ 时存在。当 $bc < \frac{bf}{e} < \frac{b}{a}$ 时，该平衡点为正；当 $b(1 - ac) > 0$ 时，它是全局渐近稳定的。这种情况称为弱竞争。

• 若 $b(1 - ac) < 0$，则 $E^* = \left(\frac{e-fa}{1-ac}, \frac{f-ce}{1-ac}\right)$ 是不稳定的鞍点。在这种情况下，吸引性取决于初始条件，解会趋向于 $E_x(e, 0)$ 或 $E_y(0, f)$。这属于强竞争情形。

同样，令 $p(x) \equiv 1$ 且 $q(y) = 1 + py$，即可得到描述两个竞争物种的 Lotka-Volterra 竞争模型，其中物种 y 害怕物种 x [40]。另一方面，若令 $q(y) \equiv 1$ 且 $p(x) = p - x$，则可得到受阿利效应影响的双物种 Lotka–Volterra 常微分方程竞争模型。

参考文献

参考文献

[1] P. Chesson, J. J. Kuang，捕食与竞争之间的相互作用，Nature 456 (7219) (2008) 235–238。

[2] B. L. Peckarsky, P. A. Abrams, D. I. Bolnick, L. M. Dill, J. H. Grabowski, B. Luttbeg, J. L. Orrock, S. D. Peacor, E. L. Preisser, O. J. Schmitz 等，重温经典：在捕食者—猎物相互作用的教科书示例中考量非消耗性效应，Ecology 89 (9) (2008) 2416–2425。

[3] P. A. Stephens, W. J. Sutherland，《阿利效应对行为、生态学和保护的影响》，《生态学与进化趋势》14 (10) (1999) 401–405。

[4] P. Chesson, 《维持物种多样性的机制》, 《生态学与系统学年评》（2000）343–366。[5] F. Courchamp, L. Berec, J. Gascoigne, 《生态学与保护中的阿利效应》, 牛津大学出版社, 2008。[6] E. E. Werner, S. D. Peacor, 《生态群落中性状介导的间接相互作用综述》, 《生态学》84 (5) (2003) 1083–1100。[7] O. J. Schmitz, V. Krivan, O. Ovadia, 《营养级联：性状介导的间接相互作用居于首要地位》, 《生态学快报》7 (2) (2004) 153–163。[8] W. Allee, E. S. Bowen, 《动物聚集研究：金鱼群体对胶体银的集体防护》, 《实验动物学杂志》61 (2) (1932) 185–207。[9] E. P. Odum, G. W. Barrett 等, 《生态学基础》, 第 3 卷, 费城桑德斯出版社, 1971。[10] Z. Zhu, M. He, Z. Li, F. Chen, 《具有阿利效应和反馈控制的逻辑斯蒂模型的稳定性与分岔》, International Journal of Bifurcation and Chaos 30 (15) (2020) 2050231。[11] P. Ye, D. Wu, 《强阿利效应和合作捕猎对 Leslie-Gower 捕食者-猎物系统的影响》, 《中国物理学刊》68 (2020) 49–64。[12] G. A. Van Voorn, L. Hemerik, M. P. Boer, B. W. Kooi, 《异宿轨道表明具有强阿利效应的捕食者–猎物系统存在过度开发》, 《数学生物科学》209 (2) (2007) 451–469。[13] F. Courchamp, T. Clutton-Brock, B. Grenfell, 《逆密度依赖与阿利效应》, 《生态学与进化趋势》14 (10) (1999) 405–410。[14] P. A. Stephens, W. J. Sutherland, 《阿利效应对行为、生态学和保护的影响》, 《生态学与进化趋势》14 (10) (1999) 401–405。[15] T. Per¨al¨a, A. Kuparinen, 《海洋鱼类中阿利效应的检测：数据可用性和模型选择造成的分析偏差》, 《英国皇家学会学报B辑：生物科学》284 (1861) (2017) 20171284。[16] C. Wedekind, 《保护实践中的种群性别比管理：方法与原因》, 《保护生物学专题》（2012）81–96。[17] R. D. Neuenhoff, D. P. Swain, S. P. Cox, M. K. McAllister, A. W. Trites, C. J. Walters, M. O. Hammill, 《由于捕食驱动的阿利效应，大西洋鳕（Gadus morhua）崩溃种群持续下降》, 《加拿大渔业与水生科学杂志》76 (1) (2019) 168–184。[18] P. A. Abrams, 《捕食者-猎物相互作用的演化：理论与证据》, 《生态学与系统学年评》（2000）79–105。[19] G. A. Polis, C. A. Myers, R. D. Holt, 《种内集团捕食的生态学与演化：相互捕食的潜在竞争者》, 《生态学与系统学年评》（1989）297–330。[20] L. Y. Zanette, A. F. White, M. C. Allen, M. Clinchy, 《感知到的捕食风险会减少鸣禽每年繁殖的后代数量》, 《科学》334 (6061) (2011) 1398–1401。[21] X. Wang, L. Zanette, 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 (5) (2016) 1179–1204。[22] S. K. Sasmal, 《恐惧因素诱导的多重阿利效应下的种群动力学——关于猎物-捕食者相互作用的数学研究》, 《应用数学建模》64 (2018) 1–14。

[23] S. Pal, N. Pal, S. Samanta, J. Chattopadhyay，捕食者-猎物模型中合作捕猎与恐惧的影响，Ecological Complexity 39 (2019) 100770.[24] Z. Xiao, Z. Li, 等，恐惧效应下相互干扰捕食者-猎物模型的稳定性分析，Journal of Applied Science and Engineering 22 (2) (2019) 205–211.[25] X. Li, M. Zhang，具有恐惧效应的捕食者-猎物系统中的可积性与多个极限环，Journal of Function Spaces 2019 (2019).[26] H. Zhang, Y. Cai, S. Fu, W. Wang，纳入猎物避难所的猎物-捕食者模型中恐惧效应的影响，Applied Mathematics and Computation 356 (2019) 328–337.[27] S. Pal, N. Pal, S. Samanta, J. Chattopadhyay，Leslie-Gower模型中猎物的恐惧效应与捕食者间的合作捕猎，Mathematical Biosciences and Engineering 16 (5) (2019) 5146.[28] T. Liu, L. Chen, F. Chen, Z. Li，猎物具有强阿利效应、捕食者具有恐惧效应的Leslie-Gower模型稳定性分析，International Journal of Bifurcation and Chaos 32 (06) (2022) 2250082.[29] L. Lai, Z. Zhu, F. Chen，具有加性Allee效应和恐惧效应的捕食者-猎物模型的稳定性与分岔，Mathematics 8 (8) (2020) 1280.[30] G. Wang, X.-G. Liang, F.-Z. Wang，受阿利效应影响的种群竞争动力学，Ecological Modelling 124 (2-3) (1999) 183–192.[31] S. R.-J. Jang，具有阿利效应的Lotka–Volterra竞争系统，Computational and Applied Mathematics 32 (2013) 179–189.[32] R. M. Pringle, T. R. Kartzinel, T. M. Palmer, T. J. Thurman, K. Fox-Dobbs, C. C. Xu, M. C. Hutchinson, T. C. Coverdale, J. H. Daskin, D. A. Evangelista，等，捕食者引发的生态位结构与物种共存崩溃，Nature 570 (7759) (2019) 58–64.[33] J. D. Wiens, R. G. Anthony, E. D. Forsman，俄勒冈州西部北方斑点鸮与横斑林鸮之间的竞争相互作用和资源分割，Wildlife Monographs 185 (1) (2014) 1–50.[34] L. L. Long, J. D. Wolfe，横斑林鸮对斑点林鸮影响的综述，The Journal of Wildlife Management 83 (6) (2019) 1281–1296.[35] N. J. Van Lanen, A. B. Franklin, K. P. Huyvaert, R. F. Reiser II, P. C. Carlson，谁攻击谁、又对谁鸣叫？横斑林鸮与北方斑点鸮之间发生干扰竞争的可能性，Biological Conservation 144 (9) (2011) 2194–2201.[36] O. J. Schmitz，对生态竞争者的恐惧效应，Nature 570 (7759) (2019) 43–44.[37] O. Schmitz，捕食者与猎物的功能性状：理解驱动捕食者–猎物相互作用的适应机制，F1000Research 6 (2017).[38] J. Michaud, P. R. Barbosa, C. L. Bain, J. B. Torres，将“恐惧生态学”扩展到猎物之外：竞争性蚜虫捕食者之间的相互非消耗效应，Environmental entomology 45 (6) (2016) 1398–1403.[39] M. H. Bayoumy, H. S. Awadalla, D. M. Fathy, T. M. Majerus，超越捕杀：蚜虫捕食性竞争者之间的种内和种间非消耗效应，Ecological Entomology 43 (6) (2018) 794–803.[40] V. Srivastava, E. M. Takyi, R. D. Parshad，恐惧对两物种竞争的影响，arXiv预印本 arXiv:2210.10280 (2022).

[41] R. D. Parshad, K. Antwi-Fordjour, E. M. Takyi，两物种竞争的一些新结果，SIAM 应用数学杂志 81 (5) (2021) 1847–1869.[42] F. Chen，具有扩散和分布时滞的非线性非自治捕食者–猎物模型，计算与应用数学杂志 180 (1) (2005) 33–49.[43] W. Ni, M. Wang，猎物具有强阿利效应的Leslie-Gower猎物-捕食者模型的动力学性质，离散与连续动力系统 B 辑 22 (9) (2017) 3409–3420.[44] Z. Zhang，微分方程定性理论，第101卷，美国数学学会，2006.[45] L. Perko，微分方程与动力系统，第7卷，施普林格科学与商业媒体，2013.[46] D. Henry，半线性抛物型方程的几何理论，第840卷，Springer，2006.[47] J. Morgan，半线性抛物型系统的整体存在性，SIAM 数学分析杂志 20 (5) (1989) 1128–1144.[48] M. Pierre，具有质量控制的反应扩散系统的整体存在性：综述，米兰数学杂志 78 (2) (2010) 417–455.[49] K. Kishimoto, H. F. Weinberger，凸区域上某些反应扩散系统稳定平衡态的空间齐次性，微分方程杂志 58 (1) (1985) 15–21.[50] H. Zhang, Y. Cai, S. Fu, W. Wang，纳入猎物避难所的猎物-捕食者模型中恐惧效应的影响，Applied Mathematics and Computation 356 (2019) 328–337.[51] S. K. Sasmal, Y. Takeuchi，具有恐惧和群体防御的捕食者-猎物系统的动力学，数学分析与应用杂志 481 (1) (2020) 123471.[52] J. S. Brown, J. W. Laundr´e, M. Gurung，恐惧生态学：最优觅食、博弈论与营养级相互作用，哺乳动物学杂志 80 (2) (1999) 385–399.[53] Y. Du，竞争模型退化的影响：第一部分，经典与广义稳态解，微分方程杂志 181 (1) (2002) 92–132.[54] Y. Du，竞争模型退化的影响：第二部分，扰动与动力学行为，微分方程杂志 181 (1) (2002) 133–164.[55] D. Gilbarg, N. S. Trudinger，二阶椭圆型偏微分方程，第224卷，Springer，1977.[56] D. Gilbarg, N. S. Trudinger, D. Gilbarg, N. Trudinger，二阶椭圆型偏微分方程，第224卷，Springer，1977.[57] W.-M. Ni，扩散数学，工业与应用数学学会，2011.[58] J. Wei, M. Winter，生物系统中图灵斑图形成的数学方面，第189卷，施普林格科学与商业媒体，2013.[59] J. D. Murray

，数学生物学 ，Springer ，1993。

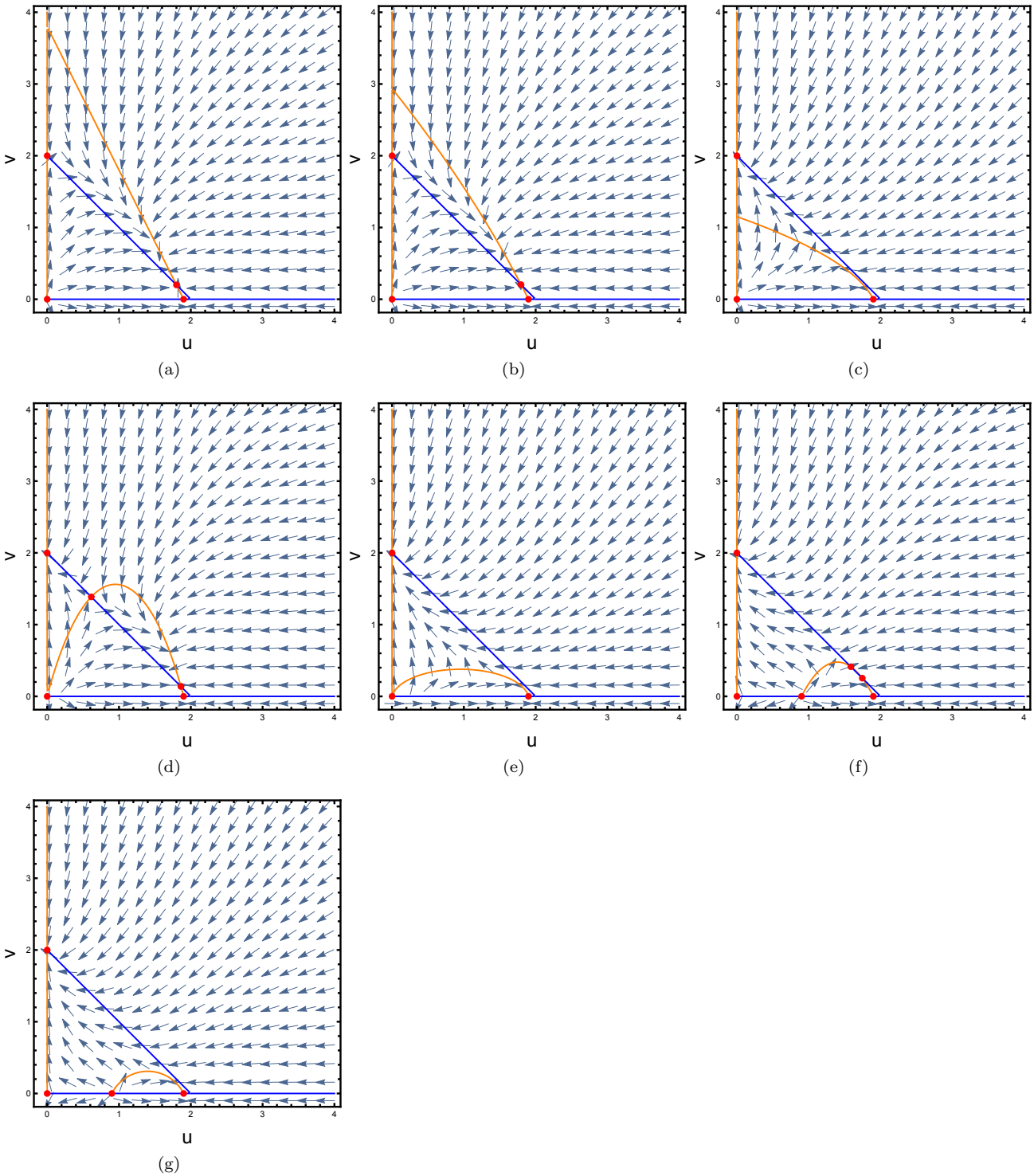


图 16：下方相图展示了阿利效应和恐惧效应影响下两物种洛特卡–沃尔泰拉竞争模型的不同动力学（10.1）。橙色曲线表示 u-零斜线，蓝色曲线表示 v-零斜线。所有情形中使用的参数为： $a = 0.5$， $b = 0.5$， $c = 1$， $e = 2.1$，以及 $f = 2$。所示情形包括：(a) 无阿利效应和恐惧效应的经典情形。(b) 无阿利效应且恐惧效应较小（$q = 0.1$）；(c) 无阿利效应且恐惧效应较大（$q = 2$）。(d) 弱阿利效应且恐惧效应较小（$q = 0.1$）。(e) 弱阿利效应且恐惧效应较大（$q = 10$）。(f) 强阿利效应（$p = 0.9$）且恐惧效应较小（$q = 0.1$）。(g) 强阿利效应（$p = 0.9$）且恐惧效应较大（$q = 2$）。

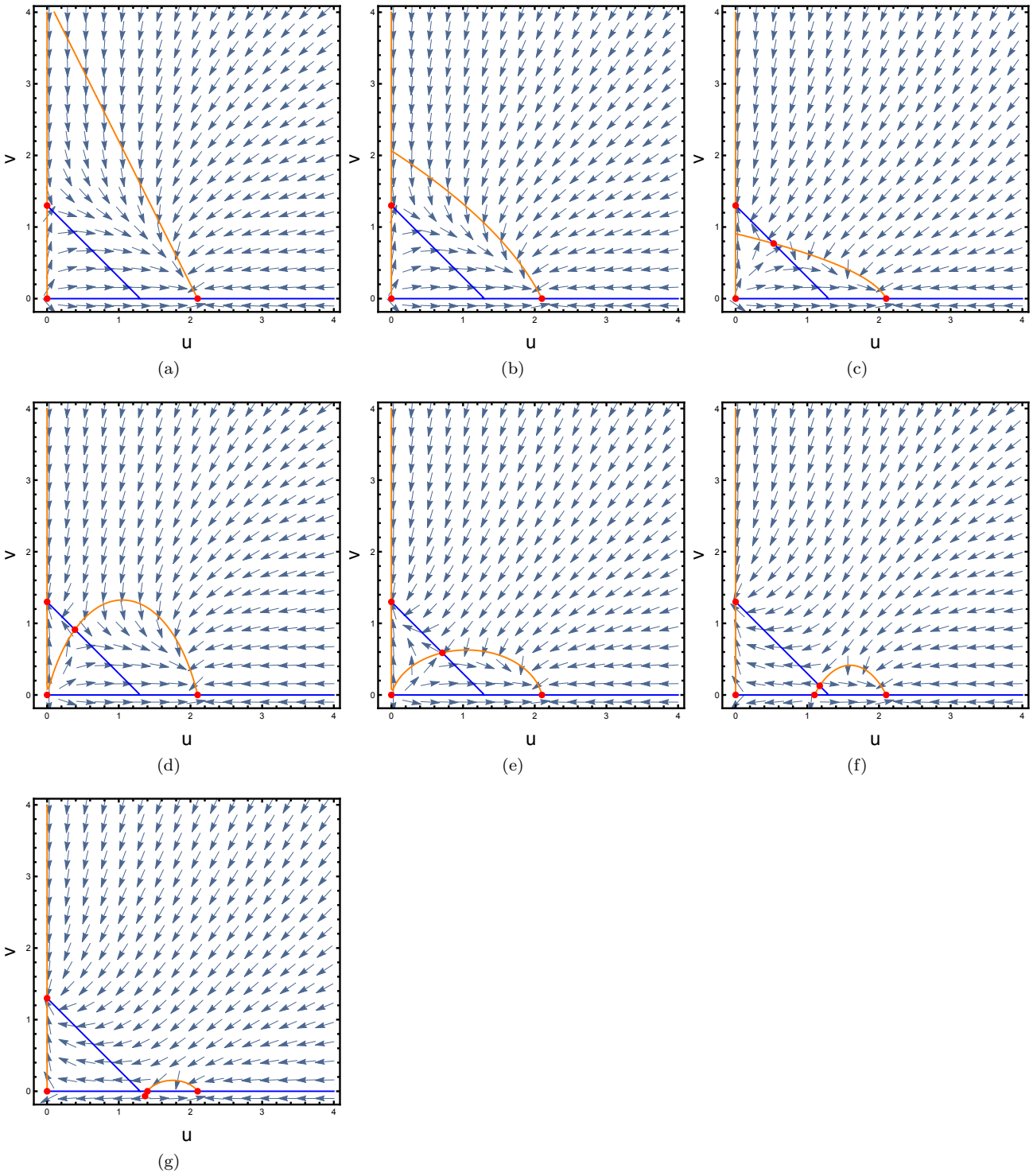


图17：下方相图展示了阿利效应和恐惧效应影响下两物种洛特卡–沃尔泰拉竞争模型的不同动力学（10.1）。橙色曲线表示 u-零增长线，蓝色曲线表示 v-零增长线。所有情形所使用的参数为： $a = 0.5$， $b = 0.5$， $c = 1$， $e = 2.1$，以及 $f = 1.3$。所展示的情形为：(a) 无阿利效应和恐惧效应的经典情形。(b) 无阿利效应和小恐惧效应（$q = 0.5$）；(c) 无阿利效应和大恐惧效应（$q = 4$）。(d) 弱阿利效应和小恐惧效应（$q = 0.5$）。(e) 弱阿利效应和大恐惧效应（$q = 4$）。(f) 强阿利效应（$p = 1.1$）和小恐惧效应（$q = 0.5$）。(g) 强阿利效应（$p = 1.4$）和大恐惧效应（$q = 4$）