中国科学: 数学 2015 年 第 45 卷 第 10 期: 1619～1634
www.scichina.com math.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

综 述

空间生态学中的一些反应扩散方程模型

楼元[①②]

① 中国人民大学数学科学研究院, 北京 100872;
② Department of Mathematics, Ohio State University, Columbus, OH 43210, USA
E-mail: lou@math.ohio-state.edu

收稿日期: 2015-07-02; 接受日期: 2015-08-12
千人计划、统筹支持一流大学和一流学科建设、美国自然科学基金 (批准号: DMS-1411476) 资助项目

摘要 本文旨在介绍反应扩散方程模型在生物学中的应用, 重点考虑空间非均匀环境对种群动力学、物种进化和疾病传播的影响. 一方面通过建立并分析一系列反应扩散方程模型, 把空间生态学、物种进化和疾病传播这些方面有机融合起来, 试图了解各种生物过程以及机制. 另一方面通过建立新的数学模型、提出新的数学问题、发展一些新的数学方法, 促进反应扩散方程基础理论的发展. 讨论内容包括非均匀空间中的单个物种数量、非均匀环境对竞争物种的影响、扩散和移流在物种生存和竞争中的作用、非均匀环境中的物种进化、单个或多个浮游植物的生存和竞争、河流中的物种扩散、非均匀空间中的疾病传播和变异等问题.

关键词 生物数学 反应扩散方程 空间生态学 物种进化
MSC (2010) 主题分类 35K57, 92D25, 92D40

1 引言

由于生命科学实验技术的快速发展, 大量数据需用数学、统计和计算的方法来模拟和分析, 以求深刻了解生物过程的实质性机制和原理, 因而, 近 10 年来生物数学发展迅速, 成为应用数学领域较活跃的研究方向之一. 生物数学的研究通常包括两个方面, 一方面通过建立、分析数学模型去了解和预测生物过程的机制; 另一方面则是通过这些模型发现新的数学问题、探索新的数学研究方向、发展新的数学方法. 生物数学的发展所牵涉的数学工具几乎遍布数学的所有分支. 三位享有盛誉的数学家 Guckenheimer, Laubenbacher 和 Stumfels 在美国数学生物研究所组织举办了题为 Mathematical Developments Arising from Biology 的会议, 展示生物数学和动力系统、组合学、微分方程、概率、统计、拓扑、代数几何等数学分支的紧密关系. 在文献 [1] 中, 世界著名数学家、美国科学院院士 Friedman 教授探讨了生物数学中一些挑战性的问题, 其中提到的一个重要数学工具是偏微分方程. 偏微分方程是数学领域内最有活力的方向之一, 例如, Perelman 解决 Poincaré 猜测, 用的主要数学工具就是几何偏微分方程. 著名的 Navier-Stokes 方程, 其适定性问题是克雷研究所 7 大问题之一. 目前, 偏微分方程的研究由于生物数学的迅猛发展而进入了新的一页.

本文以空间生态学中的一些问题为例, 通过介绍相应的反应扩散方程模型, 来了解和研究物种在非均匀空间环境中的扩散以及相应的种群动力学. 目前种群动力学研究的一个重要趋势是, 与生物学

英文引用格式: Lou Y. Some reaction diffusion models in spatial ecology (in Chinese). Sci Sin Math, 2015, 45: 1619–1634, doi: 10.1360/N012015-00233

其他方向的深入融合, 如物种进化、疾病传播、细胞生物学、癌症研究、抗药性研究等方面. 本文试图通过建立和分析一系列反应扩散方程模型, 把空间生态学、空间中的疾病传播、进化博弈理论这些方面有机融合起来, 探讨在这个方向的进一步研究, 并试图说明对生物学的研究确实会带来一些基本的并且有趣的数学问题. 希望通过本文能吸引青年学者、研究生来参与生物数学这个交叉方向的研究, 也期望抛砖引玉, 能有生物数学和偏微分方程方面的专家学者来更系统、更深入地介绍这个方向的工作.

2 非均匀环境中的单个种群数量

对于种群来说, 其总数量 (total biomass) 是一个重要的标志. 如果数量过低, 面临灭绝的可能性就会较大, 尤其是遭遇突发的灾难性事件的时候. 如果物种数量过高, 会造成资源短缺, 种群内个体之间的竞争压力过大, 也有可能会造成种群系统的不稳定. 空间生态学里一个有趣的问题是, 种群的扩散速度如何影响它的数量? 为说明这个问题, 我们考虑以下模型:

$$\begin{cases} u_t = d\Delta u + u(m-u), & (x,t) \in \Omega \times (0,T), \\ \dfrac{\partial u}{\partial \nu} = 0, & (x,t) \in \partial\Omega \times (0,T), \\ u(x,0) = u_0(x), & x \in \Omega, \end{cases} \tag{2.1}$$

这里 $u(x,t)$ 代表物种在空间位置 x 时间 t 的密度, 故只有非负的函数 u 才有生物意义; d 是物种的扩散系数, 我们假设 d 是一个正的参数;

$$\Delta = \sum_{i=1}^{n} \frac{\partial^2}{\partial x_i^2}$$

是 $\mathbb{R}^n$ 中的 Laplace 算子, 代表物种个体在空间中的扩散, 这意味着物种在任何方向的转移概率都是相同的; $m(x)$ 是物种的生长率; Ω 是 $\mathbb{R}^n$ 中的一个有界开区域; $\partial\Omega$ 是 Ω 的光滑边界; 而 ν 是边界上的单位外法向量; u 的边界条件表明物种不会越过边界, 即该系统是封闭的.

为方便叙述, 除非特别指出, 我们将在本文中假设 m 是二次连续可微的严格正的函数. 在这些条件下, 可以证明方程 (2.1) 有唯一的二次连续可微的正平衡解[2], 记为 θ, 即 θ 满足

$$\begin{cases} d\Delta\theta + \theta(m-\theta) = 0, & x \in \Omega, \\ \dfrac{\partial \theta}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega. \end{cases} \tag{2.2}$$

如果 m 是正常数, 那么对任何扩散系数, 该正解均是同一常数. 如果假设 m 是一个非常数函数, 即物种的资源分布在空间中是不均匀的, 那么 θ 是关于扩散系数的一个光滑函数, 但不再是一个常数. 一个自然的问题是, 物种的总数量, 即 $\int_\Omega \theta(x)\,dx$, 如何依赖于扩散系数 d? 一个很粗略的回答如下:

引理 2.1 [3] 对所有 $d > 0$, $\int_\Omega \theta > \int_\Omega m$ 均成立, 且

$$\lim_{d\to 0+} \int_\Omega \theta = \lim_{d\to\infty} \int_\Omega \theta = \int_\Omega m.$$

从该结果我们得知, 物种数量是关于扩散系数 d 的一个非单调函数, 且最小值在扩散系数为零或无穷处达到. 这个结果同时说明, 物种数量的最大值在某个中间值达到. 有例子表明, 物种数量作为扩散系数 d 的函数, 可以有多个局部最大值[4].

美国 Miami 大学的生物学家 DeAngelis 对这些数学理论结果产生了兴趣. 他和合作者张波、倪维明等人利用一种植物 (duckweed) 设计了两次实验, 试图来验证这些理论结果 (参见文献 [5]). 在实验中, 他们用了 5 个容器, 容器里装了 duckweed 和养料. 第一个实验中每个容器的养料分布都是相同的 (等同于 $m(x)$ 是常数的情形), 第二个实验中每个容器的养料分布不相同 (等同于 $m(x)$ 是非常数). 他们在固定的时间段内从每个容器中挪出一部分 duckweed, 各分一半到左右的容器里, 挪出的数量多少相当于描述了 duckweed 扩散系数的大小. 他们的实验结果显示, 不管挪出的数量多少 (即不管扩散系数多少), 在第二个实验中得到的 duckweed 数量总是大于第一次实验得到的数量, 这恰恰与数学理论结果吻合. 对于第二个实验, 他们的结果还表明, 每次挪出数量在 6%–8% 时, 最终得到的 duckweed 数量最大, 这点也与模型 (2.2) 的数值模拟结果相似.

从引理 2.1 我们得知,

$$\int_\Omega \theta > \int_\Omega m,$$

而且这个下界是最佳的. 倪维明教授对模型 (2.2) 中物种数量的上界做了这么一个有趣的猜测:

猜测 2.1 存在一个只依赖于空间维数 n 的常数 $C(n)$ 使得 $\int_\Omega \theta / \int_\Omega m \leqslant C(n)$, 且 $C(1) = 3$.

这个猜测在生物和数学两个方面看来都非常有意思: 如果成立的话, 它将说明物种数量和总资源的上下比例最多只与空间维数相关. 我们甚至可以对多个物种的模型提出类似的问题, 如捕食和被捕食者模型. 最近, Bai 等人[6] 证明了 $C(1) = 3$, 但高维的时候尚不清楚是否存在这样的常数. 倪维明教授的这个猜测, 与单个物种数量的最优化问题有密切的联系[7]:

问题 2.1 (最优化问题) 固定 $\alpha, \kappa \in (0, \infty)$. 考虑所有满足条件

$$\int_\Omega m = \alpha|\Omega|, \quad 0 \leqslant m \leqslant \kappa$$

的可测函数 $m(x)$. 什么样的 m 可以使得 $\int_\Omega \theta$ 极大化?

我们猜测答案是 bang-bang 分布, 即

$$m = \kappa \chi_E,$$

这里 χ_E 是某个可测集 E 的特征函数. 倪维明教授的猜测似与 κ 趋于无穷有关. 从生物学的观点来看, 我们可以把集合 E 看成是一个保护区, 而条件 $\int_\Omega m = \alpha|\Omega|$ 意味着总资源是固定的. 也就是说, 在总资源固定的情形下, 让物种数量最大化的办法是把资源全部放在保护区里, 且在保护区里均匀地分配资源. 这里一个更具挑战性的问题是如何确定保护区 E, 即使在空间一维的时候该问题似还没有得到彻底解决.

我们也可考虑相应抛物方程 (2.1) 的最优化问题. 例如, 假设初始值为常数, 即每年到达的物种密度 (如到南方过冬的鸟类) 在区域里分布是均匀的, 一个自然的问题是, 如何安排 $m(x)$ 使得 $\int_\Omega u(x, T)\, dx$ 最大? 也就是说, 如何分配资源使得鸟群在离开的时候数量能达到最大? 前面椭圆方程 (2.2) 的最优化问题等价于 $T = \infty$. 从物种保护的角度出发, 考虑有限时间 T 可能更具有实际意义.

一个更一般的模型是

$$\begin{cases} d\Delta u + r(x)u\left(1 - \dfrac{u}{K(x)}\right) = 0, & x \in \Omega, \\ \dfrac{\partial u}{\partial \nu} = 0, & x \in \partial\Omega, \end{cases} \tag{2.3}$$

这里 $r(x)$ 是增长率, $K(x)$ 是环境容纳量. 是否可以对 r 和 K 找到一般的充分条件使得物种数量的最大值在扩散系数的某个中间值达到? 最近, 倪维明教授和他的合作者们首先提出并考虑了这个问题, 得到了很有意义的结果 (参见文献 [8]).

令人惊奇的是, 单个物种的数量问题与两个竞争物种系统的动态性质有着密切的关系, 这在下面一节中将谈到.

3 非均匀环境中的竞争物种

空间生态学中的一个重要问题是, 空间非均匀环境 (spatially inhomogeneous environment) 对物种入侵和竞争有何影响? 这里空间非均匀环境指的是各种环境条件在空间中的非均匀分布. 例如, 海洋或湖泊中的浮游植物, 它们所需要的光在垂直方向的强度依赖于深度, 所以是非均匀分布的. 一个新的物种能成功入侵, 常常是因为它有某种竞争优势. 然而在非均匀环境中, 我们发现即使物种没有明显的竞争优势, 但如有扩散的帮助, 依然有入侵的可能. 为说明这种现象, 我们先考虑以下古典的 (均匀环境中的) Lotka-Volterra 竞争模型:

$$\begin{cases} u_t = d_1\Delta u + u(a_1 - b_1u - c_1v), & (x,t) \in \Omega \times (0,\infty), \\ u_t = d_2\Delta v + v(a_2 - b_2u - c_2v), & (x,t) \in \Omega \times (0,\infty), \\ \dfrac{\partial u}{\partial \nu} = \dfrac{\partial u}{\partial \nu} = 0, & (x,t) \in \partial\Omega \times (0,\infty), \\ u(x,0) = u_0(x), \quad v(x,0) = v_0(x), & x \in \Omega, \end{cases} \tag{3.1}$$

这里 $u(x,t)$ 和 $v(x,t)$ 分别代表两个竞争物种在空间位置 x 时间 t 的密度, d_1 和 d_2 是它们的扩散系数, a_1 和 a_2 是两个物种的生长率, b_1 和 c_2 描述同个物种之间的竞争, 而 b_2 和 c_1 则描述不同物种之间的竞争强度. 我们暂假设 d_i, a_i, b_i, c_i, $i = 1, 2$ 都是正的常数, 即空间环境是均匀的.

关于模型 (3.1), 如果空间环境是均匀的, 且系数满足弱竞争条件

$$\frac{b_1}{b_2} > \frac{a_1}{a_2} > \frac{c_1}{c_2}, \tag{3.2}$$

则模型 (3.1) 有唯一的正常数平衡解, 记为 (u^*, v^*). 简单的计算表明,

$$u^* = \frac{a_1c_2 - a_2c_1}{b_1c_2 - b_2c_1}, \quad v^* = \frac{a_2b_1 - a_1b_2}{b_1c_2 - b_2c_1}. \tag{3.3}$$

一个熟知的结果 (参见文献 [9]) 如下:

定理 3.1 假设空间环境是均匀的, 且不等式 (3.2) 成立, 那么 (u^*, v^*) 是全局渐近稳定的, 即对任何非负、不恒为零的初值, 模型 (3.1) 的解在 $C(\bar{\Omega})$ 中满足

$$\lim_{t\to\infty} u(x,t) = u^*, \quad \lim_{t\to\infty} v(x,t) = v^*.$$

也就是说, 如果空间环境是均匀的, 当两个物种之间的竞争属于弱竞争时, 那么不管初值如何, 两个物种都可以共存.

一个自然的问题是, 定理 3.1 在非均匀环境中是否依然成立? 很显然, 当 a_i, b_i 和 c_i 不再是常数时, 由方程 (3.3) 给出的 u^* 和 v^* 一般不再是常数, 从而不再是模型 (3.1) 的正平衡解. 但是我们依然可以问: 如果不等式 (3.2) 在 Ω 上点点成立, 那么模型 (3.1) 是否还是有唯一的正平衡解, 且是全局渐近稳定的? 让人感到惊讶的是, 即使 (3.2) 在 Ω 上点点成立, 但如果两个物种有适当的扩散系数, 那么对任何初始条件, 其中一个物种会最终灭绝. 从数学的角度来看, 相应的常微分方程组在空间中任何一个位置都有一个全局稳定的正平衡解, 而相对应的偏微分方程组的全局吸引子则是一个半平凡的平

衡解, 即其中一个物种密度恒为正, 另一个恒为零. 显而易见, 非均匀环境在这里起到了关键作用. 为了解这种现象发生的原因, 我们考虑以下简化的竞争模型:

$$\begin{cases} u_t = d\Delta u + u(m-u-bv), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ v_t = D\Delta v + v(m-cu-v), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ \dfrac{\partial u}{\partial\nu} = \dfrac{\partial v}{\partial\nu} = 0, & (x,t)\in\partial\Omega\times(0,\infty),\\ u(x,0)=u_0(x), \quad v(x,0)=v_0(x), & x\in\Omega, \end{cases} \tag{3.4}$$

这里 $m(x)$ 代表两个物种共同的资源, 而弱竞争条件 (3.2) 则等价于 $0<b,c<1$. 如果 m 是正的光滑函数, 那么对任何 $d>0$, (3.4) 有两个半平凡的平衡解, 记为 $(u^*,0)$ 和 $(0,v^*)$, 这里 u^* 是模型 (2.2) 的唯一正解. 我们发现在非均匀环境下, 这些半平凡平衡解的稳定性发生了变化. 例如, $(u^*,0)$ 的稳定性是由以下问题的最小特征值 (记为 λ_1) 的符号所决定,

$$\begin{cases} D\Delta\varphi + (m-cu^*)\varphi + \lambda\varphi = 0, & x\in\Omega,\\ \dfrac{\partial\varphi}{\partial\nu} = 0, & x\in\partial\Omega. \end{cases} \tag{3.5}$$

如果 $\lambda_1>0$, 那么 $(u^*,0)$ 是稳定的; 如果 $\lambda_1<0$, 那么 $(u^*,0)$ 是不稳定的. 当 m 为常数的时候, 在弱竞争的条件下, 对任何的扩散系数 d 和 D, 简单计算表明 $\lambda_1<0$, 即 $(u^*,0)$ 始终是不稳定的. 当 m 是非常数的时候, 情形变得复杂而有趣. 首先, 有关特征值的变分原理告诉我们, λ_1 关于扩散系数 D 严格单调上升. 当 D 趋于零的时候, λ_1 趋于函数 cu^*-m 的最小值. 由于 $m-u^*$ 必须变号, 如果 $c<1$ (事实上只需要 $c\leqslant 1$), cu^*-m 的最小值必然为负. 这说明当 D 充分小的时候, λ_1 为负. 当 D 充分大的时候, 我们知道

$$\lim_{D\to\infty}\lambda_1 = \frac{1}{|\Omega|}\left(c\int_\Omega u^* - \int_\Omega m\right).$$

这说明单个物种的数量 $\int_\Omega u^*$ 在 $(u^*,0)$ 的稳定性中将起到重要作用. 如果定义

$$c_* = \inf_{d>0}\frac{\int_\Omega m}{\int_\Omega u^*},$$

从第 1 节的讨论中我们得知 $c_*\in(0,1)$, 并且不难发现, 如果 $c<c_*$, 对任何扩散系数 d 和 D, $(u^*,0)$ 是不稳定的. 有趣的是, 当 $c\in(c_*,1)$ 的时候, 我们能找到某个非空的开集 Σ 使得如果 $(d,D)\in\Sigma$, 那么 $(u^*,0)$ 是稳定的; 如果 $(d,D)\notin\bar{\Sigma}$, 那么 $(u^*,0)$ 是不稳定的. 也就是说, 我们可以把集合 Σ 定义为所有的 (d,D) 使得半平凡解 $(u^*,0)$ 是线性稳定的 (从而也是局部稳定的). 不难发现, 对任何 $c\in(c^*,1)$, Σ 始终是集合 $\{(d,D):0<d<D\}$ 的一个子集.

最近, He 和 Ni [10] 证明了一个令人惊讶的结果: 对于一类竞争模型, 如果一个半平凡解或正解是局部稳定的, 那么它一定是全局稳定的. 下面的定理作为他们一般性结果的推论, 彻底解决了文献 [3,11] 里的一个猜测:

定理 3.2 假设 $0<b\leqslant 1$, $c\in(c_*,1)$. 如果 $(d,D)\in\Sigma$, 则 $(u^*,0)$ 是全局稳定的; 当 $(d,D)\notin\bar{\Sigma}$ 并且 $d<D$, 模型 (3.4) 有唯一的正平衡解, 并且该正解是全局稳定的.

定理 3.2 表明, 即使物种的竞争系数在空间中任何一处都满足弱竞争条件, 对某些扩散系数, 其中一个物种将趋于灭亡. 特别需要指出的是 $b=1$, $c_*<c<1$ 的情形. 当空间环境是均匀的时候 (即 m 为常数), 那么平衡解 $(0,m)$ 是全局稳定的. 也就是说, 不管初值如何, 物种 u 最终将会消失. 但是定理 3.2

说明, 如果空间是非均匀的, 那么对适当的扩散系数, 不管初值如何, 两个物种的命运颠倒了: 物种 v 最终将会消失.

一个有趣的问题是, 当 $b=1$ 且系数 c 趋近于 1 的时候, 模型 (3.4) 的动态性质会发生什么变化? 答案是下面这样一个结果:

定理 3.3 假设 $b=c=1$. 如果 $d<D$, 则 $(0,v^*)$ 不稳定, 而 $(u^*,0)$ 是全局稳定的. 反之, 如果 $d>D$, 那么 $(0,v^*)$ 是全局稳定的.

从数学的角度来看, 当系数 c 趋近于 1 的时候, 集合 Σ 的边界将趋近于两条直线: $d=D$ 和 $d=0$. 或等价地说, 集合 Σ 本身将趋近于集合 $\{(d,D):0<d<D\}$. 这个结果的生物意义是, 在非均匀空间环境中, 扩散较慢的物种将会代替扩散较快的物种. 从进化的观点来看, 如果我们把物种 u 看成是物种 v 的变异, 那么竞争过后我们将观察到的物种只有物种 u, 即新的 "统治者" 的扩散速度变慢了: 通过不断地变异和竞争, 新物种的扩散速度将变得越来越小. 这个结果首先由 Hastings [12] 发现, 定理 3.3 属于 Dockery 等人[13]. 这个结果对时空非均匀环境是不对的, 参见文献 [14].

通过上面这些讨论, 读者也许可以感觉到非常系数的偏微分方程模型的动态性质与相应的常系数模型有着本质的差别: 在非均匀空间环境中, 扩散会有神奇而有趣的作用. 需要指出, 即使针对两个竞争物种, 仍然有许多问题的答案是未知的, 读者可参见文献 [15–17]. 对一般的资源分布, 模型 (3.1) 的半平凡平衡解的稳定性是一个复杂的问题. 一个遗留的问题是, 寻找关于物种资源分布的某些条件, 使得模型 (3.1) 的半平凡平衡解的局部稳定性可以被精确刻画. 答案依赖于如何给出一个充分条件, 使得单个物种数量作为其扩散系数的函数只有唯一的局部极大值 (从而也是唯一的全局最大值).

在模型 (3.1) 中, 如果 a_i,b_i 和 c_i 都是空间的函数, 同时在每一点满足弱竞争条件, 即

$$\frac{b_1(x)}{b_2(x)}>\frac{a_1(x)}{a_2(x)}>\frac{c_1(x)}{c_2(x)} \tag{3.6}$$

对所有的 $x\in\bar{\Omega}$ 成立, 那么模型 (3.1) 的动态性质将会是如何?

对其他模型, 如捕食 - 食饵模型, 我们也可以探讨类似的问题, 如非均匀环境对捕食 - 食饵模型的动态性质有什么影响? 对于竞争模型, 在弱竞争的条件下, 如果一个物种的扩散系数落在适当范围内, 可使得剩余的平均资源是负的 (这与单个物种数量大于资源总量的现象密切相关). 因此, 如果入侵物种的扩散系数非常大, 那么它所能使用的资源分布在空间中近似于一个负数, 因而无法入侵. 可以利用类似的思想考虑一般的捕食者模型, 研究空间非均匀性如何影响捕食者与食饵之间的关系. 初步研究表明, 非均匀空间中的捕食 - 食饵模型比竞争模型复杂, 光了解物种数量与资源总量之间的关系远远不够, 还牵涉到其他问题, 如单个物种的最大密度对扩散系数的依赖关系.

这些讨论表明, 对非常系数的偏微分方程模型的研究, 不但可能发现新的生物现象, 也会带来新的、有趣的数学问题. 在下一节, 我们将继续同样的话题, 但会将注意力集中到非均匀空间环境中移流对物种的影响.

4 非均匀环境中的移流 (advection)

Belgacem 和 Cosner 指出, 在非均匀环境中, 物种的运动除了随机扩散之外, 也应包含移流, 如沿着食物分布梯度方向的移流. 为此, 他们提出了以下单个物种的动力学模型[18]:

$$\begin{cases} u_t=\nabla\cdot[d\nabla u-\alpha u\nabla m]+u(m-u), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ \dfrac{\partial u}{\partial\nu}-\alpha u\dfrac{\partial m}{\partial\nu}=0, & (x,t)\in\partial\Omega\times(0,\infty),\\ u(x,0)=u_0(x), & x\in\Omega. \end{cases} \tag{4.1}$$

在该模型里, 物种的流量包含两项: $d\nabla u$ 和 $\alpha u\nabla m$, 其中第二项代表物种沿着食物分布梯度方向的移流, α 是一个正的参数, 它描述了移流的强度. Belgacem 和 Cosner 的结果以及随后的文献 [19] 表明, 对单个物种来讲, 沿着物种食物分布的梯度方向的移流, 一般将有助于该物种的生存. 特别地, 只要函数 m 在某个区域内是正的, 如果移流系数足够大的话, 那么物种一定能够生存, 其原因是, 物种可以利用移流而集中在食物较充足的地方. 这与没有移流的情形较为不同, 那时物种并非能集中在食物较充足的地方.

一个自然的问题是, 沿着食物分布梯度方向的移流是否能给物种带来竞争优势? 为此, Cantrell 等人[20] 提出了以下包含移流的竞争模型:

$$\begin{cases} u_t = \nabla\cdot[d\nabla u - \alpha u\nabla m] + u(m-u-v), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ v_t = D\Delta v + v(m-u-v), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ d\dfrac{\partial u}{\partial\nu} - \alpha u\dfrac{\partial m}{\partial\nu} = \dfrac{\partial v}{\partial\nu} = 0, & (x,t)\in\partial\Omega\times(0,\infty),\\ u(x,0)=u_0(x),\quad v(x,0)=v_0(x), & x\in\Omega. \end{cases} \tag{4.2}$$

Cantrell 等人[21] 证明了, 如果区域 Ω 是凸集, $d=D$, 只要移流系数充分小, 那么半平凡平衡解 $(u^*,0)$ 是全局稳定的. 也就是说, 如果两个物种唯一的差别在于它们的运动中是否包含移流, 那么拥有少许的移流对物种是有利的. Cantrell 等人[21] 同时也证明了对某些非凸的区域和适当的函数 $m(x)$, 相反的结论成立: 在某些非凸区域里, 少许的移流反而会对物种的竞争不利.

如果物种 u 的移流系数很大, 那么它是否更有竞争优势? 下面的结果第一眼看来似乎有点出人意料 (参见文献 [21]):

定理 4.1 假设函数 $m\in C^2(\bar\Omega)$, 非常数, $\int_\Omega m\geqslant 0$. 当 α 充分大的时候, 半平凡平衡解 $(u^*,0)$ 和 $(0,v^*)$ 存在但均不稳定, 同时模型 (4.2) 至少有一个稳定的正平衡解.

定理 4.1 说明, 当物种 u 的移流系数很大的时候, 两个物种将会共存. 这个结论显然不同于移流系数较小的情形. 为什么大的移流反而没有给物种 u 带来竞争优势呢? 一系列的研究结果表明, 当物种 u 的移流系数很大的时候, 物种 u 会集中分布在资源函数 m 的某些局部最大值的附近 (参见文献 [21–25]). 也就是说, 物种 u 只利用了最好的资源, 而物种 v 使用所有可能的资源. 通俗但也许不是很恰当地说, 富人有富人的活法, 穷人有穷人的办法.

值得指出, 模型 (4.2) 揭示了两个物种可以使用不同的扩散和移流方式而达到共存的可能, 从而为两个或多个物种的共存提供了一类新的办法. Lou 和 Munther [26] 用类似的思想讨论了三个物种竞争系统使用不同的扩散和移流方式而达到共存的可能. 当然, 对于三个物种模型的分析远比两个物种的情形困难, 一个原因是, 两个物种竞争系统属于单调动力系统[27], 但三个物种竞争系统则不是. 三个或更多物种的竞争模型一直是困难的、有趣的问题, 不管是常微分方程或偏微分方程模型.

我们前面提到, 物种 u 只是集中在 m 的某些局部最大值附近. 文献 [24,25] 精确地表明, 物种 u 集中的位置, 不但是 m 的局部最大值, 同时也必须是函数 $m-v^*$ 为正的地方. 我们注意到 m 是物种 u 和 v 的共同资源, 而 $m-v^*$ 则是在物种 v 达到平衡后, 物种 u 所拥有的真正资源. 文献 [25] 指出, 即使在 m 正的局部最大值附近, $m-v^*$ 有可能是负的. 也就是说, 某些表面布满鲜花的地方对物种 u 来讲, 其实是一个个危险的陷阱. 这提示我们在考虑竞争问题的时候, 不但要看表面的资源, 也要看竞争对手相互密度分布的情形.

前面的结果说明, 当移流系数 α 充分小的时候, 两个物种无法共存, 移流可以给物种 u 带来竞争优势; 当移流系数大的时候, 两个物种可以共存. 那么一般移流系数的情形是什么样的? 例如, 假设

$d > D$, 让移流系数 α 从零变到无穷, 系统 (4.2) 的全局动态是如何变化的? 当 $\alpha = 0$ 的时候, Dockery 等人[13] 的结果告诉我们, 半平凡解 $(0, v^*)$ 是全局稳定的. 定理 4.1 则告诉我们, 当 α 充分大的时候, 半平凡平衡解 $(u^*, 0)$ 和 $(0, v^*)$ 都不稳定, 且两个物种可以共存. 一个大胆的猜测是, 存在某个临界值 $\alpha^* > 0$ 使得当 $\alpha < \alpha^*$ 的时候, $(0, v^*)$ 是全局稳定的, 而当 $\alpha > \alpha^*$ 的时候, 系统 (4.2) 有唯一的正平衡解, 并且是全局稳定的. 可是这个猜测是错误的. 最近, 文献 [28] 表明, 在对区域和 $m(x)$ 作出一定的假设下, 存在某个函数 $f(x) : [0, \infty) \to [0, \infty)$, $f(0) = 0$, $0 < f(x) < x$, 使得以下三种情形发生:

情形 1 如果 $D < f(d)$, 存在某个临界值 $\alpha_1 > 0$ 使得当 $\alpha < \alpha_1$ 的时候, $(0, v^*)$ 是稳定的但 $(u^*, 0)$ 是不稳定的; 而 $\alpha > \alpha_1$ 的时候, $(u^*, 0)$ 和 $(0, v^*)$ 都是不稳定的, 系统 (4.2) 有正平衡解. 从分歧理论的观点来看, 有一正平衡解的分支 (记为 Γ_1) 在 $\alpha = \alpha_1$ 的时候从 $(0, v^*)$ 分叉出来, 且在 α 方向上一直可延拓到无穷. 目前不清楚的是, 当 $\alpha < \alpha_1$ 的时候, $(0, v^*)$ 是否全局稳定; 当 $\alpha > \alpha_1$ 的时候, 正平衡解是否唯一 (如果唯一, 必然是全局稳定的).

情形 2 如果 $f(d) < D < d$, 存在 3 个临界值 $0 < \alpha_1 < \alpha_2 < \alpha_3$ 使得当 $\alpha < \alpha_1$ 的时候, $(0, v^*)$ 是稳定的但 $(u^*, 0)$ 是不稳定的; 当 $\alpha_2 < \alpha < \alpha_3$ 的时候, $(u^*, 0)$ 是稳定的但 $(0, v^*)$ 不稳定; 当 $\alpha \in (\alpha_1, \alpha_2) \cup (\alpha_3, \infty)$ 的时候, $(u^*, 0)$ 和 $(0, v^*)$ 都不稳定, 系统 (4.2) 有正平衡解. 同样地, 从分歧的观点来看, 有一正平衡解的分支 (记为 Γ_2) 在 $\alpha = \alpha_1$ 的时候从 $(0, v^*)$ 分叉出来, 但不同的是, 该分支在 α 方向上无法延拓到无穷, 而是在 $\alpha = \alpha_2$ 的时候和 $(u^*, 0)$ 连接. 有趣的是, 当 α 落在区间 (α_2, α_3) 的时候, $(u^*, 0)$ 是稳定的, 这说明这个范围的移流强度对物种可以是有利的. 当移流系数为 α_3 的时候, 正平衡解的分支 (记为 Γ_3) 在 $\alpha = \alpha_3$ 的时候从 $(u^*, 0)$ 分叉出来, 且在 α 方向上一直可延拓到无穷. 我们猜测当 $\alpha < \alpha_1$ 的时候, $(0, v^*)$ 全局稳定; 当 $\alpha_2 < \alpha < \alpha_3$ 的时候, $(u^*, 0)$ 全局稳定; 当 $\alpha \in (\alpha_1, \alpha_2) \cup (\alpha_3, \infty)$ 的时候, 系统 (4.2) 有唯一的正平衡解.

情形 3 如果 $D > d$, 存在某个临界值 $\alpha_1 > 0$ 使得当 $\alpha < \alpha_1$ 的时候, $(u^*, 0)$ 是稳定的, 而 $\alpha > \alpha_1$ 的时候, 系统 (4.2) 有一个正平衡解. 从分歧的观点来看, 有一个正平衡解的分支 (记为 Γ_4) 在 $\alpha = \alpha_1$ 的时候从 $(u^*, 0)$ 分叉出来, 且在 α 方向上一直可延拓到无穷. 我们猜测当 $\alpha < \alpha_1$ 的时候, $(u^*, 0)$ 全局稳定的, 而 $\alpha > \alpha_1$ 的时候, 系统 (4.2) 有唯一的正平衡解.

一个令人好奇的问题是, 当扩散系数 D 增加的时候, Γ_1 是如何变成 Γ_2 和 Γ_3, 最后又变成 Γ_4? Averill 等人的结果表明, Γ_1 在 $D = f(d)$ 的时候, 会和半平凡解 $(u^*, 0)$ 在某个 α^* 相接触, 而一旦 $D > f(d)$, α^* 会分裂成两个值 α_2 和 α_3, 即 Γ_1 分裂成了 Γ_2 和 Γ_3. 当 $D < d$ 但趋近于 d 的时候, 曲线 Γ_2 会趋近于 $\alpha = 0$ 而消失, 同时 Γ_3 则变为了 Γ_4.

我们用上面这么长的篇幅来详细描述系统 (4.2) 动态的变化, 一方面是为了试图说明在多参数的时候, 还是有办法利用分歧理论的方法来刻画平衡解的结构. 当然, 彻底刻画系统 (4.2) 的全局动态是困难的, 还有许多未解决的数学问题, 参见文献 [28]. 另外一方面, 我们也试图说明适当的移流可以有助于物种的竞争. 事实上, 在下一节我们将利用进化博弈理论进一步说明适当的移流可以是一种进化稳定的策略.

5 非均匀环境中的物种进化: 奇异策略、进化稳定策略

这里采用 Nash 均衡点的观点来考虑物种的进化问题. 为此必须提到 Smith 和 Price 提出的进化稳定策略 (evolutionarily stable strategy, 简称为 ESS): 一种策略被认为是进化稳定的, 指的是如果原居民采取了该策略, 那么变异者将无法利用别的策略而成功入侵[29]. 进化稳定策略 (ESS) 是一个非常一般性的概念. 这里试图将它和前面提到的半平凡平衡解的局部稳定性紧密联系起来. 对于模型 (4.2),

我们想了解的一个问题是, 如果把沿着资源梯度方向的移流系数作为一种策略, 那么什么样的移流系数将会是进化稳定的? 为回答这个问题, 我们考虑如下模型:

$$\begin{cases} u_t = \nabla\cdot[d\nabla u - \alpha u\nabla m] + u(m-u-v), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ v_t = \nabla\cdot[d\nabla v - \beta v\nabla m] + v(m-u-v), & (x,t)\in\Omega\times(0,\infty),\\ d\dfrac{\partial u}{\partial\nu} - \alpha u\dfrac{\partial m}{\partial\nu} = d\dfrac{\partial v}{\partial\nu} - \beta u\dfrac{\partial m}{\partial\nu} = 0, & (x,t)\in\partial\Omega\times(0,\infty),\\ u(x,0)=u_0(x),\quad v(x,0)=v_0(x), & x\in\Omega. \end{cases} \tag{5.1}$$

在模型 (5.1) 中, u 和 v 分别是原居民和变异者的密度, 它们之间的唯一差别是移流系数不同. 我们考虑模型 (5.1) 的半平凡解 $(u^*,0)$ 的稳定性, 其中 u^* 是以下单个物种方程的唯一正解,

$$\begin{cases} \nabla\cdot[d\nabla u - \alpha u\nabla m] + u(m-u) = 0, & x\in\Omega,\\ d\dfrac{\partial u}{\partial\nu} - \alpha u\dfrac{\partial m}{\partial\nu} = 0, & x\in\partial\Omega. \end{cases} \tag{5.2}$$

如果 $(u^*,0)$ 是稳定的, 那么变异者 v 则无法入侵; 如果 $(u^*,0)$ 是不稳定的, 那么变异者 v 将能入侵. 一个有趣的问题是, 是否存在某个 $\alpha^*>0$ 使得只要 $\alpha=\alpha^*$, $\beta\neq\alpha^*$, 那么 $(u^*,0)$ 必然是稳定的. 这样的 α^*, 就是前面提到的进化稳定策略 (ESS). 那么如何来寻找这样神奇的策略呢? 不难知道, $(u^*,0)$ 的稳定性是由下面问题的最小特征值 (记为 Λ_1) 的符号决定的,

$$\begin{cases} \nabla\cdot[d\nabla\varphi - \beta\varphi\nabla m] + \varphi(m-u^*) + \lambda\varphi = 0, & x\in\Omega,\\ d\dfrac{\partial\varphi}{\partial\nu} - \beta\varphi\dfrac{\partial m}{\partial\nu} = 0, & x\in\partial\Omega. \end{cases} \tag{5.3}$$

容易证明 (5.3) 所有的特征值都是实的, 最小特征值 Λ_1 是简单的, 其对应的特征函数在区域 Ω 里不变号. 我们注意到当 $\alpha=\beta$ 的时候, Λ_1 恒为零, 且 u^* 是相应的特征函数.

可以看出, $\Lambda_1=\Lambda_1(\alpha,\beta)$ 是参数 α 和 β 的光滑函数. 当然, Λ_1 也依赖于 d, Ω 和 m 等, 但这里主要强调 Λ_1 对 α 和 β 的依赖. 偏微分方程理论告诉我们, 如果 $\Lambda_1>0$, 那么 $(u^*,0)$ 是稳定的; 反之, 如果 $\Lambda_1<0$, 那么 $(u^*,0)$ 是不稳定的. 这说明如果 α^* 存在的话, 对任何的 β, $\Lambda_1(\alpha^*,\beta)\geqslant 0$ 必然成立. 因为 $\Lambda_1(\alpha^*,\alpha^*)=0$, 所以, α^* 是进化稳定的一个必要条件是

$$\left.\frac{\partial\Lambda_1}{\partial\beta}\right|_{\alpha=\beta=\alpha^*} = 0. \tag{5.4}$$

如果 (5.4) 成立, 一般我们说 α^* 是一个奇异策略, 即进化稳定策略必然是奇异策略. 关于奇异策略的存在性, 最近, Lam 和 Lou [30] 证明了如下结果:

定理 5.1 假设 $m\in C^2(\bar\Omega)$, m 在 $\bar\Omega$ 上是严格正的, 且 $\max_{\bar\Omega} m/\min_{\bar\Omega} m\leqslant 3+2\sqrt{2}$. 对任何 $A>1/\min_{\bar\Omega} m$, 如果 d 充分小, 那么在区间 $(0,dA)$ 里有唯一的奇异策略.

当 d 充分小的时候, 如果把条件 $\max_{\bar\Omega} m/\min_{\bar\Omega} m\leqslant 3+2\sqrt{2}$ 去掉, 定理 5.1 不再成立. 如果 d 充分小并且 $\max_{\bar\Omega} m/\min_{\bar\Omega} m\leqslant 3+2\sqrt{2}$ 成立, 我们猜测在整个区间 $(0,\infty)$ 上有唯一的奇异策略. 对于一般的 d, 即使是充分大的 d, 我们尚无法证明奇异策略的唯一性. 对一般的 d, 我们猜测任何奇异策略 $\alpha^*=\alpha^*(d)$ 都满足以下估计:

$$\min_{\bar\Omega} m < \frac{d}{\alpha^*} < \max_{\bar\Omega} m. \tag{5.5}$$

这个估计如果成立, 将说明移流系数作为一种策略比较好的选择是, 与散达成某种平衡的关系. 下面这个结果表明, 事实确实如此 (参见文献 [30]).

定理 5.2 假设 $m \in C^2(\bar{\Omega})$, m 在 $\bar{\Omega}$ 上是严格正的, Ω 是凸的, 且

$$\|\nabla(\ln m)\|_{L^\infty(\Omega)} \leqslant \frac{\alpha_0}{\mathrm{diam}(\Omega)},$$

这里 α_0 是接近于 0.8 的一个常数, $\mathrm{diam}(\Omega)$ 是区域 Ω 的直径, 那么当 d 充分小的时候, 定理 5.1 中的 α^* 是一个局部的进化稳定策略, 即存在充分小的正常数 δ, 使得对所有的 $\beta \in (\alpha^* - \delta, \alpha) \cup (\alpha, \alpha^* + \delta)$, $\Lambda_1(\alpha^*, \beta) > 0$ 均成立.

近期一些工作也考虑了模型 (5.1) 以及与其相关的一些模型, 例如, 文献 [31] 讨论了在移流环境中扩散系数的进化问题. 有兴趣的读者可进一步参见文献 [32–39].

我们想进一步知道 α^* 是否是一个全局的进化稳定策略. 这牵涉到了一个更困难的问题:

$$\Lambda_1 = \Lambda_1(\alpha, \beta)$$

的零点集结构是什么样的? 对本文讨论的偏微分方程模型来讲, 彻底确定特征值 $\Lambda_1(\alpha, \beta)$ 的零点集结构尚缺乏好办法. 为此, 下一节将讨论 Λ_1 的一些渐近行为, 以便对 $\Lambda_1(\alpha, \beta)$ 的零点集有进一步的了解.

6 非均匀环境中的一些特征值问题

上一节讨论了 Λ_1 对一些参数的依赖情形, 其中定理 5.1 和 5.2 提供了部分信息. 我们想了解有关 Λ_1 的更多信息, 如 $\Lambda_1 = \Lambda(\alpha, \beta)$ 的零点集结构, 以便对扩散和移流的作用有更深刻的理解. 当然, 这种全局性的问题在理论上是非常困难的. 所以, 一方面需要通过数值模拟来进一步了解, 另外也需要我们去发展一些新的数学理论工具. 例如, 对每个固定的 α, 当 β 充分大的时候, Λ_1 的渐近行为是什么? 为回答这个问题, 我们令 (5.3) 中的 $\varphi := \mathrm{e}^{(\beta/d)m}\psi$, 那么 ψ 满足以下线性方程:

$$\begin{cases} d\Delta\psi + \beta V \cdot \nabla\psi - c(x)\psi + \Lambda_1\psi = 0, & x \in \Omega, \\ \nabla\psi \cdot \nu = 0, & x \in \partial\Omega, \end{cases} \tag{6.1}$$

其中

$$V = \nabla m, \quad c(x) = u^*(x) - m(x).$$

我们在文献 [22] 中证明了以下结果:

定理 6.1 假设 $V = \nabla m$, $m \in C^2(\bar{\Omega})$, 且所有 m 的临界点都是非退化的, 那么,

$$\lim_{\beta\to\infty} \Lambda_1 = \min_{x\in\mathcal{M}} c(x),$$

其中 $\mathcal{M}$ 是函数 $m(x)$ 所有局部最大点的集合.

作为定理 6.1 对 (5.3) 的一个应用, 我们得到

$$\lim_{\beta\to\infty} \Lambda_1 = \min_{x\in\mathcal{M}} [u^*(x) - m(x)].$$

通过对 u^* 的进一步分析, 我们发现, 当 α 较小的时候, $\min_{x\in\mathcal{M}}[u^*(x) - m(x)]$ 为负, 而当 α 较大的时候, $\min_{x\in\mathcal{M}}[u^*(x) - m(x)]$ 为正. 为叙述简单起见, 我们考虑一种特殊的 $m(x)$ 并得到如下结果: 假设 $V = \nabla m$, $m \in C^2(\bar{\Omega})$, m 只有唯一的局部最大值, 且是非退化的, 落在 Ω 中间. 那么当 $\alpha < d/\max_{\bar{\Omega}} m$

的时候, 对充分大的 β, $\Lambda_1<0$; 当 $\alpha>d/\min_{\bar{\Omega}} m$ 的时候, 对充分大的 β, $\Lambda_1>0$. 这个结果告诉我们, 当 β 充分大的时候, Λ_1 作为 α 的函数, 它的零点必然落在区间 $\alpha\in(d/\max_{\bar{\Omega}} m, d/\min_{\bar{\Omega}} m)$ 内, 与猜测 (5.5) 吻合.

对一般的向量场 V, 方程 (6.1) 可能有复的特征值, 但一定存在一个主特征值 (仍记为 Λ_1) 使得它是实的、简单的, 而且在所有特征值里有最小的实部. Berestycki 等人[40] 对不可压缩的向量场证明了如下结果:

定理 6.2 假设 $V\in C^1$, $\nabla\cdot V=0$ 在 Ω 里成立, $V\cdot\nu=0$ 在 $\partial\Omega$ 上成立, 那么,

$$\lim_{\beta\to\infty}\Lambda_1=\inf_{\varphi\in\mathcal{S}}\frac{\int_\Omega(d|\nabla\varphi|^2+c\varphi^2)}{\int_\Omega\varphi^2},$$

这里

$$\mathcal{S}=\{\varphi\in H^1:\nabla\varphi\cdot\mathrm{V}=0\ \text{a.e. x}\in\Omega\}.$$

一个与定理 6.2 相关的问题是, 假设 $V\in C^1$, $\nabla\cdot V=0$ 在 Ω 里成立, $V\cdot\nu=0$ 在 $\partial\Omega$ 上成立, 那么对 $\alpha>0$, 主特征值 Λ_1 是 α 的单调上升函数吗? 容易证明, Λ_1 是 α 的对称函数, 在 $\alpha=0$ 达到极小, 在 $\alpha=+\infty,-\infty$ 达到极大.

对一般的向量场 V, 由比较原理易知,

$$\min_{\bar{\Omega}} c\leqslant\Lambda_1\leqslant\max_{\bar{\Omega}} c,$$

故 Λ_1 关于扩散和移流系数都是一致有界的. 但是对一般的 V, 并不清楚极限 $\lim_{\beta\to\infty}\Lambda_1$ 是否存在. Chen 和 Lou [41] 讨论了极限 $\lim_{d\to0}\Lambda_1$ 的存在性, 在 $V=\nabla m$ 的情形下得到了部分结果. 当 V 在 Ω 中满足 $\nabla\cdot V=0$, 在 $\partial\Omega$ 上满足 $V\cdot\nu=0$ 的条件时, 现今对极限 $\lim_{d\to0}\Lambda_1$ 仍没有好的了解.

7 非均匀环境中的藻类生长、河流中的物种进化、疾病传播

在空间生态学、物种进化、传染病传播等问题的研究中, 还会产生许许多多的偏微分方程模型. 这些模型既有一些本身的特点, 也有不少相通之处. 我们在这里简要描述非均匀环境中的藻类生长、河流中的物种进化、疾病传播中的一些问题, 希望能引起读者的兴趣.

浮游植物处于地球食物链的最底端, 它的分布密度关系到大气中二氧化碳的含量, 因此对它的研究一直是生物学家关注的问题. 在对浮游植物的研究中, 一个令人困惑的问题是, 浮游植物的生长需要光, 但是大部分浮游植物比水重, 所以会沉入湖底或海底, 而湖底或海底的光线强度很弱, 无法满足生长的需要, 那么, 这些浮游植物是如何生存的呢? 生物学家认为, 湖水或海水中的湍流 (turbulence) 可以使得浮游植物扩散到离湖面或离海面较近的位置, 从而得到所需要的光线强度. 因此, 他们引进了一系列的反应扩散方程模型, 包括单个浮游植物模型和多个浮游植物竞争模型[42–44]. 对这些模型的理论分析, 参见文献 [45–52]. 文献 [53] 对单个浮游植物模型的研究结论不但印证了以前的数值模拟结果, 且得到了浮游植物能够生长的充分必要条件, 其中一个条件是浮游植物垂直下沉的速度小于某个临界值. 单个浮游植物模型有许多简化的假设, 例如, 浮游植物的死亡率是一个常数. 一个有意思的问题是, 考虑浮游植物的死亡率和空间位置相关的情形, 初步结果表明, 该情形和常数死亡率的情形有很大不同, 例如, 在适当条件下, 单个浮游植物生长的充分必要条件是它垂直方向下沉速度落在某个有界区间内, 而不是单单依赖于一个临界值. 在浮游植物的研究中, 两个或多个浮游植物的共存是一

个重要的问题. 一方面, 实际生活中, 我们常常观察到两个或多个浮游植物可以在湖泊中共存. 另一方面, 经典的竞争理论告诉我们, 只有竞争能力最强的浮游植物可以存活下来. 这两者之间似乎有矛盾. 原因是经典的竞争理论一般建立在常微分方程模型上, 即假设所有浮游植物的扩散系数都很大, 从而可以考虑它们在空间中的平均密度. 一个自然的问题是, 如果浮游植物的扩散系数不大, 那么是否能增加共存的可能? 可以先考虑两种相似的浮游植物, 发现它们可以共存的充分条件. 如果两种浮游植物除了垂直方向的下沉速度不同外, 所有其他系数都相同, 我们猜测垂直方向下沉速度较小的将获胜. 从进化的观点来看, 物种的不断变异会使得占据竞争优势的浮游植物的垂直方向下沉速度变得越来越小, 即浮游植物的密度和水的密度越来越接近. 也就是说, 在环境允许的情形下, 自然选择可能会对密度与水接近的浮游植物有利.

无独有偶, 生态学家曾为一个类似的问题所困惑: 河流中的物种如何避免被河水冲走而存活下来? 这个问题在河流下游生存环境恶劣的时候尤其突出, 物种如被河水冲到下游, 生存的机会就会大大降低. Speirs 和 Gourney [54] 认为关键在于物种的扩散, 所以, 他们引进了一个反应扩散方程模型来回答这个问题. 他们把河流当作一段区间, 并假设河流下端边界条件为零边值. 他们的答案是单个物种能够生存的充分必要条件是物种的扩散系数必须落在某个区间内: 如果物种的扩散系数太小, 那么物种就会被河水冲到下游而无法生存; 如果物种扩散系数太大, 由于下游的边界条件为零, 物种同样会趋于灭亡. Speirs 和 Gourney 模型假设下游端的边界条件为零边值, 近来的系列文献 [55, 56] 将该结果推广到了一般边界条件, 证明单个物种生存的充分必要条件是河水流速小于某个临界值. 在 Speirs 和 Gourney 模型中, 该临界值是扩散系数的非单调函数, 而在其他一些边界条件下则是扩散系数的单调递减函数. 这就引出一个自然的进化问题: 对单个物种来说, 是扩散系数大有利, 还是扩散系数小有利? 这里采用对策论来考虑这个问题, 即把扩散系数看成是一种策略. 文献 [55, 57] 证明了对一大类边值条件 (但不包括零边值条件), 如果两个物种之间的唯一差别是它们的扩散系数, 那么扩散系数大的物种总是能入侵系数小的物种, 并且将之消灭. 从进化的观点来看, 这种情形下, 物种扩散系数将由于不断的变异, 会随着时间逐步变大. 对 Speirs 和 Gourney 模型而言, 零边值条件意味着大的扩散系数对物种不利, 因为大的扩散系数会把更多的个体送到边界而使得物种无法生存. 但是小的扩散系数也对物种不利, 因为河水会将物种冲到河流的下端, 同样导致物种的死亡. 关于 Speirs 和 Gourney 模型, 我们猜测存在某个扩散系数是进化稳定的 (ESS), 证明该问题里 ESS 的存在性并非是件平凡的事情, 在移流系数较小的时候也许可借用最近在文献 [30, 31] 中发展的一些办法. 关于物种在河流中的生存和竞争的一些相关文献, 参见文献 [58–63].

非均匀空间环境对疾病传播有什么样的影响? 为此我们提出并研究了非均匀空间中的 Susceptible-Infected-Susceptible (SIS) 各类模型 [64–66], 包括反应扩散方程模型 [65], 其中假设易感者和感染者在空间中均可自由移动, 且感染率和康复率在空间中不是常数. 我们对此模型定义了基本再生数, 该定义对于非均匀空间中种群的意义是比较新颖的, 而且与再生矩阵和再生算子理论定义相符 [67–69]. 我们证明基本再生数不但与易感者的扩散系数无关, 且是感染者扩散系数的单调递减函数, 即感染者减少扩散会增加基本再生数, 故只限制感染者的活动未必能遏制疾病的传播. 我们证明当基本再生数小于 1 时, 无病平衡点是全局渐近稳定的; 当基本再生数大于 1 时, 无病平衡点不稳定, 且存在唯一的地方病平衡点. 有趣的是, 如果减低易感者扩散系数, 会造成感染者的密度在空间中非常小. 这个结果表明, 如果环境空间可以化成低危区 (如通过接种疫苗和治疗)、易感者的移动可以被局部限制 (如通过隔离), 则疾病有可能被消除. 现已有很多以此模型为基础的后续研究 (参见文献 [70–73]). 研究空间因素包括感染率和康复率的空间非均匀性, 对基本再生数的影响是有现实意义的, 近期关于登革热 [69] 的研究发现, 感染率和康复率在空间上的非均匀性对疾病动力学起着重要的作用, 通过空间平均化得到的

常微分方程系统可能很大程度地低估疾病的危险. 另外, 空间非均匀性如何影响多种传染病之间的竞争? 很多疾病都呈现为多样的株型 (如结核病、HIV) 或多样的血清型 (如登革热、流感). 确定在哪些条件下某个株型 (或血清型) 的适应性优于野生型是一个重要的进化问题. Bremermann 和 Thieme [74] 指出, 对于一个宿体和不同的病原体 SIR 模型, 除了使基本再生数最优化的病原体, 其他病原体都会灭绝. 近期有研究指出, 对于一些非自治的多株型模型, 即使感染率和康复率随时间周期变化, 多个株型也不能共存, 即时间上的非均匀性不一定能引起多个病原体的共存. Tuncer 和 Martcheva [75] 引进了两个株型的偏微分方程模型, 研究空间上的非均匀性如何影响多个病原体的竞争和共存, 关心的问题是什么时候会发生竞争排斥? 竞争最终结果怎样依赖于每个株型各自的基本再生数? 如果两个株型的感染率和康复率相同, 但移动速率不同, 我们猜测, 若株型 1 的扩散系数小于株型 2 的扩散系数, 则株型 1 将致使株型 2 灭绝. 如果两个株型的移动速率和康复率相同, 但康复率不同, 我们猜测如果株型 1 康复率的空间变化程度大于株型 2 康复率的空间变化程度, 则株型 1 将致使株型 2 灭绝. 也就是说, 空间变化的康复率较大的株型最终会被选择.

8 结束语

本文试图通过对空间生态学、物种进化、疾病传播等方面的一些反应扩散方程模型的介绍, 进一步探索各种生物过程以及机制, 同时也提出一些基本并且有趣的数学问题、发展一些新的数学方法, 如特征值渐近理论和空间相关的进化稳定策略理论. 特别希望青年学生能从中受到一些启发, 来参与生物数学这个交叉方向的研究, 更希望他们能独立思考, 青出于蓝而胜于蓝, 逐步培养提出问题、解决问题的能力. 生物数学的发展非常迅速, 所牵涉的数学工具也遍及数学的各个分支, 我们希望能抛砖引玉, 期待着生物数学和偏微分方程方面的专家们来更完整、更全面地介绍这个领域的工作.

致谢 感谢两位审稿人、林经洋博士和崔仁浩博士提出的宝贵建议和帮助.

参考文献

1 Friedman A. What is mathematical biology and how useful is it? Notices Amer Math Soc, 2010, 57: 851–857
2 Cantrell R S, Cosner C. Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. Chichester: John Wiley and Sons, 2003
3 Lou Y. On the effects of migration and spatial heterogeneity on single and multiple species. J Differential Equations, 2006, 223: 400–426
4 Liang S, Lou Y. On the dependence of the population size on the dispersal rate. Discrete Contin Dyn Syst Ser B, 2012, 17: 2771–2788
5 Zhang B, Liu X, DeAngelis D, et al. Effects of dispersal on total biomass in a patchy heterogeneous system: Analysis and experiment. Math Biosci, doi: 10/1016/j mbs, 2015
6 Bai X L, He X Q, Li F. An optimization problem and its application in population dynamics. Submitted
7 Ding W, Finotti H, Lenhart S, et al. Optimal control of growth coefficient on a steady-state population model. Nonlinear Anal Real World Appl, 2010, 11: 688–704
8 DeAngelis D, Ni W M, Zhang B. Dispersal and spatial heterogeneity: Single species. J Math Biol, doi: 10.1007/s00285-015-0879-y, 2015
9 Hsu S B. Limiting behavior for competing species. SIAM J Appl Math, 1978, 34: 760–763
10 He X Q, Ni W M. Global dynamics of the Lotka-Volterra competition-diffusion system: Diffusion and spatial heterogeneity I. Comm Pure Appl Math, doi: 10.1002/cpa.21596, 2015
11 Lou Y. Some challenging mathematical problems in evolution of dispersal and population dynamics. In: Lecture Notes in Mathematics vol. 1922. Berlin: Springer, 2007, 171–205
12 Hastings A. Can spatial variation alone lead to selection for dispersal? Theor Popul Biol, 1983, 24: 244–251

13 Dockery J, Hutson V, Mischaikow K, et al. The evolution of slow dispersal rates: A reaction-diffusion model. J Math Biol, 1998, 37: 61–83
14 Hutson V, Mischaikow K, Poláčik P. The evolution of dispersal rates in a heterogeneous time-periodic environment. J Math Biol, 2001, 43: 501–533
15 He X Q, Ni W M. The effects of diffusion and spatial variation in Lotka-Volterra competition-diffusion system I: Heterogeneity vs homogeneity. J Differential Equations, 2013, 254: 528–546
16 He X Q, Ni W M. The effects of diffusion and spatial variation in Lotka-Volterra competition-diffusion system II: The general case. J Differential Equations, 2013, 254: 4088–4108
17 Lam K Y, Ni W M. Uniquenss and complete dynamics of the Lotka-Volterra competition diffusion system. SIAM J Appl Math, 2012, 72: 1695–1712
18 Belgacem F, Cosner C. The effects of dispersal along environmental gradients on the dynamics of populations in heterogeneous environment. Can Appl Math Q, 1995, 3: 379–397
19 Cosner C, Lou Y. Does movement toward better environments always benefit a population? J Math Anal Appl, 2003, 277: 489–503
20 Cantrell R S, Cosner C, Lou Y. Movement towards better environments and the evolution of rapid diffusion. Math Biosci, 2006, 240: 199–214
21 Cantrell R S, Cosner C, Lou Y. Advection-mediated coexistence of competing species. Proc Roy Soc Edinburgh Sect A, 2007, 137: 497–518
22 Chen X F, Lou Y. Principal eigenvalue and eigenfunctions of an elliptic operator with large advection and its application to a competition model. Indiana Univ Math J, 2008, 57: 627–657
23 Lam K Y. Concentration phenomena of a semilinear elliptic equation with large advection in an ecological model. J Differential Equations, 2011, 250: 161–181
24 Lam K Y. Limiting profiles of semilinear elliptic equations with large advection in population dynamics II. SIAM J Math Anal, 2012, 44: 1808–1830
25 Lam K Y, Ni W M. Limiting profiles of semilinear elliptic equations with large advection in population dynamics. Discrete Contin Dyn Syst, 2010, 28: 1051–1067
26 Lou Y, Munther D. Dynamics of a three species competition model. Discrete Contin Dyn Syst, 2012, 32: 3099–3131
27 Smith H. Monotone Dynamical Systems Mathematical Surveys and Monographs 41. Providence: Amer Math Soc, 1995
28 Averill I, Lam K Y, Lou Y. The role of advection in a two-species competition model: A bifurcation approach. Mem Amer Math Soc, in press, 2014
29 Smith J M, Price G. The logic of animal conflict. Nature, 1973, 246: 15–18
30 Lam K Y, Lou Y. Evolution of dispersal: ESS in spatial models. J Math Biol, 2014, 68: 851–877
31 Lam K Y, Lou Y. Evolutionarily stable and convergent stable strategies in reaction-diffusion models for conditional dispersal. Bull Math Biol, 2014, 76: 261–291
32 Averill I, Lou Y, Munther D. On several conjectures from evolution of dispersal. J Biol Dyn, 2012, 6: 117–130
33 Chen X F, Hambrock R, Lou Y. Evolution of conditional dispersal, a reaction-diffusion-advection model. J Math Biol, 2008, 57: 361–386
34 Chen X F, Lam K Y, Lou Y. Dynamics of a reaction-diffusion-advection model for two competing species. Discrete Contin Dyn Syst, 2012, 32: 3841–3859
35 Cosner C. Beyond diffusion: Conditional dispersal in ecological models. In: Infinite Dimensional Dynamical Systems. New York: Springer, 2013, 305–317
36 Cosner C. Reaction-diffusion-advection models for the effects and evolution of dispersal. Discrete Contin Dyn Syst, 2014, 34: 1701–1745
37 Gejji R, Lou Y, Munther D, et al. Evolutionary convergence to ideal free dispersal strategies and coexistence. Bull Math Biol, 2012, 74: 257–299
38 Hambrock R, Lou Y. The evolution of conditional dispersal strategy in spatially heterogeneous habitats. Bull Math Biol, 2009, 71: 1793–1817
39 Ni W M. The Mathematics of Diffusion. Philadelphia: SIAM, 2011
40 Berestycki H, Hamel F, Nadirashvili N. Elliptic eigenvalue problems with large drift and applications to nonlinear propagation phenomena. Comm Math Phys, 2005, 253: 451–480
41 Chen X F, Lou Y. Effects of diffusion and advection on the smallest eigenvalue of an elliptic operators and their applications. Indiana Univ Math J, 2012, 60: 45–80
42 Huisman J, Arrayas M, Ebert U, et al. How do sinking phytoplankton species manage to persist? Am Nat, 2002, 159:

245–254
43 Huisman J, van Oostveen P, Weissing F J. Species dynamics in phytoplankton blooms: Incomplete mixing and competition for light. Am Nat, 1999, 154: 46–67
44 Huisman J, Thi N N P, Karl D K, et al. Reduced mixing generates oscillations and chaos in oceanic deep chlorophyll. Nature, 2006, 439: 322–325
45 Du Y H, Hsu S B. On a nonlocal reaction-diffusion problem arising from the modeling of phytoplankton growth. SIAM J Math Anal, 2010, 42: 1305–1333
46 Du Y H, Mei L F. On a nonlocal reaction-diffusion-advection equation modelling phytoplankton dynamics. Nonlinearity, 2011, 24: 319–349
47 Du Y H, Hsu S B, Lou Y. Multiple steady-states in phytoplankton population induced by photoinhibition. J Differential Equations, 2015, 258: 2408–2434
48 Ebert U, Arrayas M, Temme N, et al. Critical condition for phytoplankton blooms. Bull Math Biol, 2001, 63: 1095–1124
49 Ishii H, Takagi I. Global stability of stationary solutions to a nonlinear diffusion equation in phytoplankton dynamics. J Math Biol, 1982, 16: 1–24
50 Kolokolnikov T, Ou C H, Yuan Y. Phytoplankton depth profiles and their transitions near the critical sinking velocity. J Math Biol, 2009, 59: 105–122
51 Shigesada N, Okubo A. Analysis of the self-shading effect on algal vertical distribution in natural waters. J Math Biol, 1981, 12: 311–326
52 Zagaris A, Doelman A, Thi N N P, et al. Blooming in a nonlocal, coupled phytoplankton-nutrient model. SIAM J Appl Math, 2009, 69: 1174–1204
53 Hsu S B, Lou Y. Single phytoplankton species growth with light and advection in a water column. SIAM J Appl Math, 2010, 70: 2942–2974
54 Speirs D C, Gurney W S C. Population persistence in rivers and estuaries. Ecology, 2001, 82: 1219–1237
55 Lou Y, Zhou P. Evolution of dispersal in advective homogeneous environments: The effect of boundary conditions. J Differential Equations, 2015, 259: 141–171
56 Vasilyeva O, Lutscher F. Population dynamics in rivers: Analysis of steady states. Can Appl Math Q, 2011, 18: 439–469
57 Lou Y, Lutscher F. Evolution of dispersal in advective environments. J Math Biol, 2014, 69: 1319–1342
58 Lam K Y, Lou Y, Lutscher F. Evolution of dispersal in closed advective environments. J Biol Dyn, 2015, 9: 188–212
59 Lou Y, Xiao D M, Zhou P. Qualitative analysis for a Lotka-Volterra competition system in advective homogeneous environment. Discrete Contin Dyn Syst, 2016, 36: 953–969
60 Lutscher F, Pachepsky E, Lewis M A. The effect of dispersal patterns on stream populations. SIAM Rev, 2005, 47: 749–772
61 Lutscher F, McCauley E, Lewis M A. Effects of heterogeneity on spread and persistence in rivers. Bull Math Biol, 2006, 68: 2129–2160
62 Vasilyeva O, Lutscher F. Competition of three species in an advective environment. Nonlinear Anal Real World Appl, 2012, 13: 1730–1748
63 Vasilyeva O, Lutscher F. Competition in advective environments. Bull Math Biol, 2012, 74: 2935–2958
64 Allen L, Bolker B, Lou Y, et al. Asymptotic profile of the steady states for an SIS epidemic patch model. SIAM J Appl Math, 2007, 67: 1283–1309
65 Allen L, Bolker B, Lou Y, et al. Asymptotic profile of the steady states for a spatial SIS epidemic disease reaction-diffusion model. Discrete Contin Dyn Syst, 2008, 21: 145–164
66 Allen L, Lou Y, Nevai A. Spatial patterns in a discrete-time SIS patch model. J Math Biol, 2009, 58: 339–375
67 Diekmann O, Heesterbeek J A P, Metz J A J. On the definition and the computation of the basic reproduction ratio in models for infectious diseases in heterogeneous populations. J Math Biol, 1990, 28: 365–382
68 van den Driessche P, Watmough J. Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartment mocels of disease transmission. Math Biosci, 2000, 180: 29–48
69 Wang W, Zhao X Q. A nonlocal and time-delayed reaction-diffusion model of dengue transmission. SIAM J Appl Math, 2011, 71: 147–168
70 Peng R. Asymptotic profiles of the positive steady state for an SIS epidemic reaction-diffusion model I. J Differential Equations, 2009, 247: 1096–1119
71 Peng R, Liu S. Global stability of the steady states of an SIS epidemic reaction-diffusion model. Nonlinear Anal, 2009, 71: 239–247

72 Peng R, Zhao X Q. A reaction-diffusion SIS epidemic model in a time-periodic environment. Nonlinearity, 2012, 25: 1451–1471
73 Peng R, Yi F. Asymptotic profile of the positive steady state for an SIS epidemic reaction-diffusion model: Effects of epidemic risk and population movement. Phys D, 2013, 259: 8–25
74 Bremermann H, Thieme H. A competitive exclusion principle for pathogen virulence. J Math Biol, 1989, 27: 179–190
75 Tuncer N, Martcheva M. Analytical and numerical approaches to coexistence of strains in a two-strain SIS model with diffusion. J Biol Dyn, 2012, 6: 406–439

Some reaction diffusion models in spatial ecology

LOU Yuan

Abstract The goal of this survey is to introduce applications of reaction diffusion equations in biology, focusing on the effect of environmental spatial heterogeneity on population dynamics, evolution, and disease spread. On one hand we develop and analyze a series of reaction diffusion models which integrate spatial ecology, evolution and disease spread, hoping to understand the underlying biological processes and mechanisms. On the other hand we propose new mathematical models, raise new mathematical questions, develop some new mathematical techniques, and hope to stimulate further research in theories of reaction diffusion equations. The topics covered include total biomass of a single population in heterogeneous habitat, effect of spatial heterogeneity on competing species, role of diffusion and advection in persistence and competition of populations, evolution of population in heterogeneous environment, persistence and competition of single or multiple phytoplankton species, transport of organisms in rivers, and spatial spread and evolution of disease in heterogeneous environment.

Keywords **mathematical biology, reaction diffusion equation, spatial ecology, evolution**

MSC(2010) **35K57, 92D25, 92D40**

doi: 10.1360/N012015-00233