Advances in Applied Mathematics 应用数学进展, 2022, 11(1), 537-545
Published Online January 2022 in Hans. http://www.hanspub.org/journal/aam
https://doi.org/10.12677/aam.2022.111061

Lotka-Volterra 反应扩散平流系统的动力学研究

汪建俏

浙江师范大学数学系，浙江 金华

收稿日期：2021 年 12 月 26 日；录用日期：2022 年 1 月 21 日；发布日期：2022 年 1 月 28 日

摘 要

我们研究两个竞争对手在不同扩散策略下的 **Lotka-Volterra** 反应 -扩散 -平流模型。一种是通过扩散和向更有利自己的环境定向移动来扩散，另一种是通过扩散和向逃离更有利于竞争对手的环境定向移动来扩散。我们表明：在适当的条件下，具有逃离更有利于竞争对手生存环境能力的物种可能不具有竞争优势，即使它扩散得比其竞争对手要慢。我们将通过研究系统的主特征值如何依赖于这些速率，来检验扩散速率 μ 和 d 以及有向运动速率 α 和 β 对竞争系统动力学的影响。我们的方法是对主特征值进行扰动分析。

关键词

Lotka-Volterra 反应扩散平流竞争模型，主特征值，特征值扰动

Dynamics of Lotka-Volterra Reaction-Diffusion Advection System

Jianqiao Wang

Department of Mathematics, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Dec. 26^{th}, 2021; accepted: Jan. 21^{st}, 2022; published: Jan. 28^{th}, 2022

文章引用: 汪建俏. Lotka-Volterra 反应扩散平流系统的动力学研究 [J]. 应用数学进展, 2022, 11(1): 537-545.
DOI: 10.12677/aam.2022.111061

Abstract

We study a reaction-diffusion-advection model for two competitors under different diffusion strategies. One is by diffusion together with directed movement toward more favorable environments, the other by diffusion together with directed movement away from an environment more conducive to competitors. We show that, under the right conditions, a species with the ability to escape from an environment more conducive to its competitors may not have a competitive advantage, even if it diffusivity is more slowly than its competitors. We will examine the effects of the diffusion rates μ and d and the rate of directed movement α and β on the dynamics of the competition model by studying how the principal eigenvalues in model depend on those rates. The mathematical approach is a perturbation analysis of principal eigenvalues.

Keywords

Lotka-Volterra Reaction Diffusion Advection Competition Model, Principal Eigenvalues, Eigenvalue Perturbation

1. 引言

扩散对种群生态和进化的影响已经从不同的角度得到了广泛的研究; 参见文献 [1–7] 和那些著作中引用的参考文献. 确定哪一种扩散模式可以被期望赋予某种选择性或生态优势的问题已经被许多研究人员用各种建模方法研究过, (例如: McPeek 和 Holt [2], Holt 和 McPeek [4], Dockery 等人 [5], Hutson 等人 [6], Belgacem 和 Cosner [8], Cosner 和 Lou [9]). Cosner 和 Lou [9] 认为, 扩散与沿着资源梯度向上的定向移动相结合是条件分散的一个例子, 因为分散方向的偏差取决于资源的空间分布. 此外, 文献 [8, 9] 中还表明, 扩散与沿资源梯度向上的定向移动相结合的条件扩散有时 (但不总是) 可以使持久性更有可能. 这种有向运动在描述扩散方程中引入了平流项. Lou 等

人在 [10] 中研究了以下的模型

$$
\begin{cases}
\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot [\mu \nabla u - \alpha u \nabla m] + u(m-u-v), \ in\ \Omega \times (0,+\infty), \\
\frac{\partial v}{\partial t} = \nabla \cdot [v \nabla v] + v(m-u-v), \qquad in\ \Omega \times (0,+\infty), \\
\mu \frac{\partial u}{\partial \vec{n}} - \alpha u \frac{\partial m}{\partial \vec{n}} = v \frac{\partial v}{\partial \vec{n}} = 0, \qquad on\ \partial\Omega \times (0,+\infty), \\
u_0(x) \geq, \not\equiv 0, v_0(x) \geq, \not\equiv 0, \qquad in\ \Omega.
\end{cases} \tag{1}
$$

他们的研究表明：在适当的条件下，向有利环境移动的竞争对手可能具有竞争优势.

本文是研究如下的一种情况：即两个竞争对手在资源利用方面在生态上是相同的，但它们的模式不同. 我们将对两个竞争对手的分散模式做出不同的假设，具体来说，我们将假设两个竞争对手的分布都具有随机扩散，但当资源以空间异质性的方式分布时，其中一个竞争对手有沿着资源梯度向上移动的趋势，而另一个竞争对手也有沿着资源梯度向上移动的趋势但方向是逃离有利于另一个竞争对手生长的环境，分析扩散与沿着资源梯度向上移动的定向运动相结合的运动对竞争系统的联合影响. 假设初始函数 $u_0, v_0 \in C(\bar{\Omega})$，并且令 $a_{ij} = 1, m_1 = m_2 = m$.

$$
\begin{cases}
\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot [\mu \nabla u - \alpha u \nabla m] + u(m-u-v), \ in\ \Omega \times (0,+\infty), \\
\frac{\partial v}{\partial t} = \nabla \cdot [d \nabla v + \beta u \nabla m] + v(m-u-v), \ in\ \Omega \times (0,+\infty), \\
\mu \frac{\partial u}{\partial \vec{n}} - \alpha u \frac{\partial m}{\partial \vec{n}} = d \frac{\partial v}{\partial \vec{n}} + \beta v \frac{\partial m}{\partial \vec{n}} = 0, \qquad on\ \partial\Omega \times (0,+\infty), \\
u_0(x) \geq, \not\equiv 0, v_0(x) \geq, \not\equiv 0, \qquad in\ \Omega,
\end{cases} \tag{2}
$$

其中 $\alpha, \beta > 0$，加号代表的是物种 v 从有利于物种 u 生存的环境中逃离的方向. 其中 u, v 分别代表两个物种在位置为 x，时间为 t 的情况下的种群密度，$m_i(x) \in C^2(\Omega)$ 表示非均匀资源的密度，非负函数 $a_{ij}(x) \in C^2(\Omega)$ 是两物种在位置为 x 处的强度. 这里的扩散系数 μ, d 和平流率 α, β 分别代表的是物种 u，v 在位置 x 处的随机扩散率和平流速率. 集合 $\Omega \subset \mathbb{R}^N$ 代表的是封闭环境同时有光滑的边界条件 $\partial\Omega$. $\vec{n}$ 为边界 $\partial\Omega$ 上的单位外法向量. 无通量边界条件表明，该系统是自包含的，且跨越边界的总体通量为零.

我们通过对系统在平衡解周围线性化，对主特征值进行扰动分析来确定物种平衡解的稳定性(即不可入侵性). 我们的结论是在适当的条件下，具有逃离更有利于竞争对手生存环境能力的物种可能不具有竞争优势，即使它扩散得比其竞争对手要慢. Cosner 和 Lou [9] 已经表明：沿着资源梯度向上移动并不总是对单个种群有利，即使是在封闭的环境中. 只有在对单一物种有利的情况下，条件扩散才有望赋予竞争优势. 当底层空间环境是凸形时，沿着资源梯度向上移动总是有益的，关于这一点的进一步讨论请参见 [9]. 我们采取的方法是在封闭但空间变化的环境中建立了两个竞争对手的 Lotka-Volterra 扩散模型，然后通过改变一个物种的扩散速率和引入平流项，同时改变另一个物种的扩散速率和引入反向的平流项来干扰模型. 在本文的第二部分，我们回顾了它们分析所需的预备知识. 在第三部分，我们给出了主要结论并进行了证明.

2. 预备知识

定义 1. 令 $(\tilde{u},0)$, $(0,\tilde{v})$ 分别为模型 (2) 的半平凡平衡解，其中 $\tilde{u}$, $\tilde{v}$ 分别为下列方程的唯一解

$$\begin{cases}\nabla\cdot[\mu\nabla\tilde{u}-\alpha\tilde{u}\nabla m]+\tilde{u}(m-\tilde{u})=0,\ in\ \Omega,\\ \mu\frac{\partial\tilde{u}}{\partial\vec{n}}-\alpha\tilde{u}\frac{\partial m}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega,\end{cases}\tag{3}$$

$$\begin{cases}\nabla\cdot[d\nabla\tilde{v}+\beta\tilde{v}\nabla m]+\tilde{v}(m-\tilde{v})=0,\ in\ \Omega,\\ d\frac{\partial\tilde{v}}{\partial\vec{n}}+\beta\tilde{v}\frac{\partial m}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega.\end{cases}\tag{4}$$

系统 (2) 的一部分行为是由系统的平衡解及其稳定性决定的. 我们将简要回顾一些关于两种竞争模型的动力学如何受到其平衡解的影响的标准结果. 有关更完整和详细的讨论，参见 [7] 或 [11].

类似文献 [10] 的 logistic 模型的行为分析，系统 (2) 的行为很大程度上依赖于半平凡平衡解 $(\tilde{u},0)$ 和 $(0,\tilde{v})$ 的稳定性. 如果 $(\tilde{u},0)$ 不稳定，系统 (2) 的初始解 (u,v) 接近 $(\tilde{u},0)$ 并将收敛于 (2) 的某个平衡解 (u^*,v^*)，而且 $\tilde{u^*}<\tilde{u}$，$v^*>0$. 因此在这种情况下，当 u 已经建立了平衡状态 $\tilde{u}$ 时，物种 v 的少量个体仍可以入侵系统. 类似地，如果 $(0,\tilde{v})$ 是不稳定的，那么当 v 建立了平衡状态，系统仍将被 u 入侵. 由于上述性质，可以合理地得出结论: 当 $(\tilde{u},0)$ 是稳定的且 $(0,\tilde{v})$ 是不稳定的，u 比 v 具有竞争优势; 类似地，如果情况反过来，v 比 u 更有优势. $(\tilde{u},0)$ 和 $(0,\tilde{v})$ 的稳定性是由 (2) 对 $(\tilde{u},0)$ 和 $(0,\tilde{v})$ 进行线性化后的主特征值的符号决定的.

特别地，如果问题 (5) 的主特征值是负的，则说明 $(\tilde{u},0)$ 是稳定的；若是正的，则 $(\tilde{u},0)$ 是不稳定的.

$$\begin{cases}\nabla\cdot(d\nabla\varphi+\beta\varphi\nabla m)+(m-\tilde{u})\varphi=\sigma\varphi,\ on\ \Omega,\\ d\frac{\partial\varphi}{\partial\vec{n}}+\beta\varphi\frac{\partial m}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega,\end{cases}\tag{5}$$

同样，如果问题 (6) 的主特征值是负的，则说明 $(0,\tilde{v})$ 是稳定的；若是正的，则 $(0,\tilde{v})$ 是不稳定的.

$$\begin{cases}\nabla\cdot(\mu\nabla\phi-\alpha\phi\nabla m)+(m-\tilde{v})\phi=\tau\phi,\ on\ \Omega,\\ \mu\frac{\partial\phi}{\partial\vec{n}}-\alpha\phi\frac{\partial m}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega,\end{cases}\tag{6}$$

通过令 $\Psi=e^{\frac{\beta}{d}m}\varphi$，$\Phi=e^{-\frac{\alpha}{\mu}m}\phi$，(5) 和 (6) 可以改写为

$$\begin{cases}d\nabla^2\Psi-\beta\nabla m\cdot\nabla\Psi+(m-\tilde{u})\Psi=\sigma\Psi,\ on\ \Omega,\\ \frac{\partial\Psi}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega,\end{cases}\tag{7}$$

和

$$\begin{cases}\mu\nabla^2\Phi+\alpha\nabla m\cdot\nabla\Phi+(m-\tilde{v})\Phi=\tau\Phi,\ on\ \Omega,\\ \frac{\partial\Phi}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega,\end{cases}\tag{8}$$

我们将通过研究 (7) 和 (8) 中的主特征值如何依赖于这些速率，来检验扩散速率 μ 和 d 以及有向

运动速率 α 和 β 对竞争模型 (2) 动力学的影响.

本文的主要结果将基于对 (5) 和 (6) 的主特征值的扰动分析. 该扰动分析基于以下引理:

引理 1. 假定 $\mu_0>0$ 和 $\alpha_0\geq 0,\beta_0\geq 0$，令 $\sigma_0(\mu,d,\alpha,\beta)$ 和 $\tau_0(\mu,d,\alpha,\beta)$ 分别为 (5) 和 (6) 的主特征值；然后在 (μ,d,α,β) 的邻域 $(\mu_0,\mu_0,\alpha_0,\beta_0)$ 附近，$\sigma_0(\mu,d,\alpha,\beta)$ 和 $\tau_0(\mu,d,\alpha,\beta)$ 是可微的并依赖于 μ,d,α 和 β. 对应的归一化特征函数在 $(\mu_0,\mu_0,\alpha_0,\beta_0)$ 的邻域内也是可微的，也依赖于 μ,d,α,β.

引理 2. 若 $\Omega\subseteq\mathbb{R}$ 是一个区间或者 $\Omega\subseteq\mathbb{R}^{\mathbb{N}}$ 是凸的，则积分 $\int_\Omega\theta\nabla\theta\nabla mdx$ 是正的.

在 [10] 中给出了引理 1 和引理 2 的证明. 相关结果也在文献 [1, 8, 12, 13] 中进行了讨论.

3. 主要结果及证明

为了评估扩散和定向运动对系统的影响，本节的主要目的是了解这些主特征值对 μ,d 和 α,β 的依赖关系. 我们将考察当 $\mu_0>0$ 时，(2) 中的参数从 $(\mu_0,\mu_0,0,0)$ 到 (μ,d,α,β) 的扰动结果. 当 $\mu=d=\mu_0$ 和 $\alpha=0,\beta=0$ 时，(3) 中的物种平衡解 $\tilde{u}$ 和 (4) 中的物种平衡解 $\tilde{v}$ 分别定义为 $\tilde{u}=\tilde{v}=\theta$，且 θ 是下面方程的唯一正解

$$\begin{cases}\mu_0\nabla^2\theta+(m-\theta)\theta=0,\ in\ \Omega,\\ \frac{\partial\theta}{\partial\vec{n}}=0,\ on\ \partial\Omega.\end{cases}\tag{9}$$

令 $(\mu,d,\alpha,\beta)=(\mu(s),d(s),\alpha(s),\beta(s))$, 此时 $\mu(s),d(s),\alpha(s)$ 和 $\beta(s)$ 是光滑函数且 $\mu(0)=d(0)=\mu_0$ 和 $\alpha(0)=0,\beta(0)=0$. 当 $\mu(0)=d(0)=\mu_0$ 和 $\alpha(0)=0,\beta(0)=0$，对于任何正 P_0，我们可以在 (7) 中选择 $\Psi=P_0\theta>0$，$\sigma=0$，在 (8) 中选择 $\Phi=P_0\theta>0$，$\tau=0$. 因此，我们有 $\sigma_0=(\mu_0,\mu_0,0,0)=\tau_0=(\mu_0,\mu_0,0,0)=0$，我们将得到 $P_0=(\frac{1}{\int_\Omega\theta^2dx})^{\frac{1}{2}}$，并要求特征函数 Ψ_0 和 Φ_0 分别于 σ_0 和 τ_0 相一致，且

$$\int_\Omega(e^{-\frac{\beta}{d}m}\Psi_0)^2dx=1,\qquad\int_\Omega(e^{\frac{\alpha}{\mu}m}\Phi_0)^2dx=1.$$

根据引理 1 和对 $(\mu(s),d(s),\alpha(s),\beta(s))$ 的假设，我们可以将参数 μ,d,α,β，平衡解 $\tilde{u},\tilde{v}$，Ψ_0,Φ_0 归一化的形式以及主特征值 σ_0,τ_0 写成

$$\begin{aligned}&\mu=\mu_0+s\mu_1+o(s),\quad d=\mu_0+sd_1+o(s),\\&\alpha=\alpha_1s+o(s),\qquad\beta=\beta_1s+o(s),\\&\tilde{u}=\theta+u_1s+o(s),\quad\tilde{v}=\theta+v_1s+o(s),\\&\Psi_0=P_0\theta+\Psi_1s+o(s),\quad\Phi_0=P_0\theta+\Phi_1s+o(s),\\&\sigma_0=\sigma_1s+o(s),\quad\tau_0=\tau_1s+o(s).\end{aligned}$$

因此，在 $(\mu,d_1,\alpha_1,\beta_1)$ 方向上 $(\mu_0,\mu_0,0,0)$ 的微扰，σ_0 和 τ_0 的符号与 σ_1 和 τ_1 的符号相同.

定理 1. 假定 $\Omega\subseteq\mathbb{R}$ 是一个区间，或者 $\Omega\subseteq\mathbb{R}^{\mathbb{N}}$ 是凸的，使得

$$\int_\Omega\theta\nabla\theta\nabla mdx>0.$$

令 $(\mu, d, \alpha, \beta) = (\mu_0 + s\mu_1 + o(s), \mu_0 + sd_1 + o(s), \alpha_1 s + o(s), \beta_1 s + o(s)$. 如果

$$\alpha_1 + \beta_1 > (\mu_1 - d_1)(\frac{\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx}{\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx}),$$

则当 $s > 0$ 足够小的时，我们有

$$\sigma_0(\mu, d, \alpha, \beta) < 0 < \tau_0(\mu, d, \alpha, \beta)$$

和

$$\tau_1 = -\sigma_1 = \frac{(d_1 - \mu_1)\int_\Omega |\nabla\theta|^2 + (\alpha_1 + \beta_1)\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m}{\int_\Omega \theta^2}.$$

证明. 如果我们将这些表达式代入 (2)，(7) 和 (8)，S 中 0 阶项去掉了，S 阶项满足以下关系: 对于 $(\tilde{u})$

$$\mu_1\triangle\theta + \mu_0\triangle u_1 - \nabla(\alpha_1\theta\nabla m) + (m - 2\theta)u_1 = 0, \ on\ \Omega, \tag{10}$$

对于 $(\tilde{v})$

$$d_1\triangle\theta + \mu_0\triangle v_1 + \nabla(\beta_1\theta\nabla m) + (m - 2\theta)v_1 = 0, \ on\ \Omega, \tag{11}$$

对于 (Ψ_0 和 σ_0)

$$d_1 P_0\triangle\theta + \mu_0\triangle\Psi_1 - \beta_1 P_0\nabla\theta\nabla m + (m - \theta)\Psi_1 - u_1 P_0\theta = \sigma_1 P_0\theta, \ on\ \Omega, \tag{12}$$

对于 (Φ_0 和 τ_0)

$$\mu_1 P_0\triangle\theta + \mu_0\triangle\Phi_1 + \alpha_1 P_0\nabla\theta\nabla m + (m - \theta)\Phi_1 - v_1 P_0\theta = \tau_1 P_0\theta, \ on\ \Omega. \tag{13}$$

在 (10)-(13) 表示状态变量的项 $(\theta, u_1, v_1, \Phi_1, \Psi_1)$ 满足边界条件:

$$\begin{cases} \frac{\partial\theta}{\partial\vec{n}} = \frac{\partial v_1}{\partial\vec{n}} = \frac{\partial\Phi_1}{\partial\vec{n}} = \frac{\partial\Psi_1}{\partial\vec{n}} = 0, \\ \mu_0\frac{\partial u_1}{\partial\vec{n}} - \alpha_1\theta\frac{\partial m}{\partial\vec{n}} = 0, \ on\ \partial\Omega, \\ \mu_0\frac{\partial v_1}{\partial\vec{n}} + \beta_1\theta\frac{\partial m}{\partial\vec{n}} = 0, \ on\ \partial\Omega. \end{cases} \tag{14}$$

为了分析 σ_0 是如何依赖扰动的，我们将 (12) 写成

$$\mu_0\triangle\Psi_1 + (m - \theta)\Psi_1 + d_1 P_0\nabla\theta - u_1 P_0\theta - \beta_1 P_0\nabla\theta\nabla m = \sigma_1 P_0\theta, \tag{15}$$

然后将其乘以 θ，并在 Ω 处进行积分. 根据散度定理和 (14)

$$\int\theta\triangle\Psi_1 dx = \int(\triangle\theta)\Psi_1 dx, \ \int_\Omega\theta\triangle\theta dx = -\int_\Omega|\nabla\theta|^2 dx, \tag{16}$$

所以在使用 (9) 后，(15) 中的前两个项就消失了. 将其除以 P_0，得到

$$-d_1\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx - \beta_1\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx - u_1\int_\Omega \theta^2 dx = \sigma_1\int_\Omega \theta^2 dx. \tag{17}$$

为了计算 (17) 中的第二个积分，我们可以将 (10) 写成

$$\mu_0\triangle u_1 + (m-\theta)u_1 + \mu_1\triangle\theta - \nabla(\alpha_1\theta\nabla m) = \theta u_1. \tag{18}$$

将 (18) 乘以 θ，在 Ω 处进行积分，应用散度定理，并使用 (9) 得到

$$\int_{\partial\Omega}\mu_0\theta\frac{\partial u_1}{\vec{n}}ds - \mu_1\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx + \alpha_1\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx - \int_{\partial\Omega}\alpha_1\theta^2\frac{\partial m}{\partial\vec{n}}ds = \int_\Omega u_1\theta^2 dx. \tag{19}$$

通过在 u_1 上的边界条件 (14)，(19) 中左边的第一项和最后一项消去，使得

$$-\mu_1\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx + \alpha_1\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx = \int_\Omega u_1\theta^2 dx. \tag{20}$$

将 (20) 代入 (17) 得到 σ_1

$$\sigma_1 = \frac{(\mu_1 - d_1)\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx + (-\alpha_1 - \beta_1)\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx}{\int_\Omega \theta^2 dx}. \tag{21}$$

τ_0 与 σ_0 的分析结果基本一致. 将 (13) 乘以 θ，应用散度定理积分，用 (9) 消去一些项，

$$-\mu_1\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx + \alpha_1\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx - \int_\Omega v_1\theta^2 dx = \tau_1\int_\Omega \theta^2 dx. \tag{22}$$

将 (21) 乘以 θ，积分并使用 (9) 得到

$$\mu_0\triangle v_1 + (m-\theta)v_1 + d_1\triangle\theta + \nabla(\beta_1\theta\nabla m) = \theta v_1. \tag{23}$$

类似以上内容，我们得到

$$\tau_1 = \frac{(d_1 - \mu_1)\int_\Omega |\nabla\theta|^2 dx + (\alpha_1 + \beta_1)\int_\Omega \theta\nabla\theta\nabla m dx}{\int_\Omega \theta^2 dx}.$$

定理证毕.

注. 当 $\mu_1 > d_1$，因此扰动使第一个竞争者的扩散速率大于第二个，如果 $\beta_1 > 0$ 足够大，由 (21) 知 $\sigma_1 < 0$，$\tau_1 > 0$，则第一个竞争者仍然可以获得优势.

4. 结论

在文献 [10] 中，物种 u 是通过扩散和向更有利的环境定向移动, 物种 v 只有简单的扩散. 在适当的条件下，向更有利的环境移动的竞争对手可能具有竞争优势，即使它扩散得比其他竞争对手

更快. 而本文与文献 [10] 的不同之处在于：一种是通过扩散和向更有利自己的环境定向移动来扩散，另一种是通过扩散和向逃离更有利于竞争对手的环境定向移动来扩散. 在适当的条件下，具有逃离更有利于竞争对手生存环境能力的物种可能不具有竞争优势，即使它扩散得比其竞争对手要慢.

参考文献

[1] Okubo, A. and Levin, S.A. (2001) Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4978-6

[2] McPeek, M.A. and Holt, R.D. (1992) The Evolution of Dispersal in Spatially and Temporally Varying Environments. *The American Naturalist*, **140**, 1010-1027. https://doi.org/10.1086/285453

[3] Murray, J.D. (1993) Mathematical Biology, Biomathematics Texts 19. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.

[4] Holt, R.D. and McPeek, M.A. (1996) Chaotic Population Dynamics Favors the Evolution of Dispersal. *The American Naturalist*, **148**, 709-718. https://doi.org/10.1086/285949

[5] Dockery, J., Hutson, V., Mischaikow, K. and Pernarowski, M. (1998) The Evolution of Slow Dispersal Rates: A Reaction-Diffusion Model. *Journal of Mathematical Biology*, **37**, 61-83. https://doi.org/10.1007/s002850050120

[6] Hutson, V., Mischaikow, K. and Polacik, P. (2001) The Evolution of Dispersal Rates in a Heterogeneous Time-Periodic Environment. *Journal of Mathematical Biology*, **43**, 501-533. https://doi.org/10.1007/s002850100106

[7] Cantrell, R.S. and Cosner, C. (2003) Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. Wiley, Chichester. https://doi.org/10.1002/0470871296

[8] Belgacem, F. and Cosner, C. (1995) The Effects of Dispersal along Environmental Gradients on the Dynamics of Populations in Heterogeneous Environments. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, **3**, 379-397.

[9] Cosner, C. and Lou, Y. (2003) Does Movement toward Better Environments Always Benefit a Population? *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **277**, 489-503. https://doi.org/10.1016/S0022-247X(02)00575-9

[10] Cantrell, R.S., Cosner, C. and Lou, Y. (2006) Movement toward Better Environments and the Evolution of Rapid Diffusion. *Mathematical Biosciences*, **24**, 199-214. https://doi.org/10.1016/j.mbs.2006.09.003

[11] Hess, P. (1991) Periodic-Parabolic Boundary Value Problems and Positivity. Pitman Research Notes in Mathematics 247. Longman, Harlow.

[12] Cantrell, R.S. and Cosner, C. (1987) On the Steady-State Problem for the Volterra-Lotka Competition Model with Diffusion. *Houston Journal of Mathematics*, **13**, 337-352.

[13] Cantrell, R.S., Cosner, C. and Lou, Y. (2004) Multiple Reversals of Competitive Dominance in Ecological Reserves via External Habitat Degradation. *Journal of Dynamics and Differential Equations*, **16**, 973-1010. https://doi.org/10.1007/s10884-004-7831-y