

三物种竞争-扩散系统双稳行波解的波速符号*

郑景盼

(西安电子科技大学 数学与统计学院, 西安 710071)

摘要: 在双稳竞争-扩散模型中, 由于行波解的波速符号可以预测哪些物种更具有优势并最终占据整个栖息地, 因此研究行波解的波速符号具有重要的生物学意义. 首先将三物种种群 Lotka-Volterra 竞争-扩散系统转化为合作系统. 然后运用比较原理得到双稳波速与波廓方程特定上下解波速的比较原理. 最后根据比较原理以及构造合适的上下解, 得到一些判断双稳行波解波速符号的充分条件. 这些结果能够更好地预测和控制生物种群的竞争结果.

关键词: Lotka-Volterra 竞争模型; 波速符号; 行波解

中图分类号: O175.14 文献标志码: A DOI: 10.21656/1000-0887.420093

The Wave Speed Signs for Bistable Traveling Wave Solutions in 3-Species Competition-Diffusion Systems

ZHENG Jingpan

(School of Mathematics and Statistics, Xidian University,
Xi'an 710071, P.R.China)

Abstract: In the bistable competition-diffusion model, the wave speed signs for the traveling waves can predict which species are more dominant and will eventually occupy the whole habitat. Therefore, it is of great biological significance to study the speed signs for the traveling waves. Firstly, the Lotka-Volterra competition-diffusion system was transformed into a cooperative system. Under the comparison principle, the comparison theorem for the bistable wave speed and the specific upper-lower solution wave speeds of wave profile equations was obtained. Then, according to the comparison theorem and through construction of suitable upper-lower solutions, some sufficient conditions for determining the bistable traveling wave speed signs were obtained. The results help predict and control the competition results of biological populations.

Key words: Lotka-Volterra model; speed sign; traveling wave solution

引 言

本文主要研究下列三物种种群 Lotka-Volterra 竞争-扩散系统:

$$\begin{cases} \partial_t u_1(x, t) = d_1 \Delta u_1(x, t) + r_1 u_1(x, t) [1 - u_1(x, t) - b_2 u_2(x, t)], \\ \partial_t u_2(x, t) = d_2 \Delta u_2(x, t) + r_2 u_2(x, t) [1 - u_2(x, t) - b_1 u_1(x, t) - b_3 u_3(x, t)], \\ \partial_t u_3(x, t) = d_3 \Delta u_3(x, t) + r_3 u_3(x, t) [1 - u_3(x, t) - b_2 u_2(x, t)], \end{cases} \quad (1)$$

其中 $t > 0, x \in \mathbf{R}, d_i, r_i, b_i (i = 1, 2, 3)$ 都是正实数; 函数 $u_1(x, t), u_2(x, t)$ 和 $u_3(x, t)$ 分别表示在时间 t 和位

* 收稿日期: 2021-04-13; 修订日期: 2021-06-02

作者简介: 郑景盼(1993—), 男, 硕士(E-mail: 1695886501@qq.com).

引用格式: 郑景盼. 三物种竞争-扩散系统双稳行波解的波速符号[J]. 应用数学和力学, 2021, 42(12): 1296-1305.

置 x 处的物种密度; d_i 是物种的扩散系数; r_i 是种群内的增长率; b_i 是种群间的竞争系数. 对于系统(1), 可以理解为: 假设有三个物种 u_1, u_2 和 u_3 生活在同一片区域, 当只有两种不同的食物来源 X 和 Y 时, 物种 u_1 只喜欢食物 X , 物种 u_3 只喜欢食物 Y , 物种 u_2 两种食物都喜欢, 且物种 u_2 与物种 u_1 和物种 u_3 的竞争系数相同时, 可用系统(1)描述.

假设竞争系数满足双稳条件:

$$(i) b_2 > 1 > b_1 > 0, 1 > b_3 > 0; (ii) b = b_1 + b_3 > 1. \quad (2)$$

根据假设(i), 可以看出: 物种 u_2 是强竞争者, 物种 u_1 和 u_3 是两个弱竞争者, 一般情况下, u_2 最终在竞争中获胜. 然而, 当添加假设条件(ii)时, 物种 u_1 和 u_3 结合的竞争能力可能强于物种 u_2 , 导致物种 u_1 和 u_3 最终获胜, 这使得哪些物种在竞争中获胜的问题变得更加有趣. 行波解的波速符号(即行波解波速的传播方向)可以用于描述、预测以及控制物种的发展状况, 并影响物种的发展趋势和结果, 因此, 研究三物种种群 Lotka-Volterra 竞争系统行波解的波速符号具有重要意义.

目前, 有关行波解波速符号的研究越来越广泛. 文献[1-4]对二维 Lotka-Volterra 竞争-扩散系统行波解的波速符号的研究不断深入, 而且文献[5]对其相应的格动力系统的双稳行波解波速符号进行了讨论, 文献[6-7]对具有非局部扩散系统的双稳行波解波速符号进行了讨论. 然而对于三维以及更高维数的系统行波解波速符号的研究相对较少. 最近, Guo 等在文献[8]中研究了在一个物种是强竞争和两个物种是弱竞争情况下的三物种种群竞争系统行波解的波速符号, 即得到在满足 $d_2 = r_2 = 1, r_1 = d_1, r_3 = d_3$ 和 $b_1 = b_3$ 时的一些判断行波解波速符号的充分条件. 但对于一般的情况, 目前还没有任何结果, 因此本文主要研究一般情况下的三物种种群竞争系统双稳行波解的波速符号.

本文主要基于对二维竞争扩散系统双稳行波解波速符号(即文献[2,5])来研究系统(1)双稳行波解的波速符号, 更确切地说, 首先将三种群 Lotka-Volterra 竞争-扩散系统转化为合作系统. 然后, 基于比较原理以及稳定性结果, 推导出判断双稳行波解波速与波廓方程上下解波速的两个比较原理. 最后, 根据比较原理以及构造合适的上下解, 我们给出一些新的判断双稳行波解波速符号的参数范围, 这些结论能够更好地预测或控制生物竞争的结果.

为了方便, 首先令 $u(x, t) = 1 - u_1(x, t), v(x, t) = u_2(x, t)$ 和 $w(x, t) = 1 - u_3(x, t)$, 则系统(1)可转化为合作系统:

$$\begin{cases} \partial_t u(x, t) = d_1 \Delta u(x, t) + r_1(1 - u(x, t))(b_2 v(x, t) - u(x, t)), \\ \partial_t v(x, t) = d_2 \Delta v(x, t) + r_2 v(x, t)[1 - b_1(1 - u(x, t)) - v(x, t) - b_3(1 - w(x, t))], \\ \partial_t w(x, t) = d_3 \Delta w(x, t) + r_3(1 - w(x, t))(b_2 v(x, t) - w(x, t)), \end{cases} \quad (3)$$

初值满足

$$u(x, 0) = 1 - u_1(x, 0), v(x, 0) = u_2(x, 0), w(x, 0) = 1 - u_3(x, 0), \quad \forall x \in \mathbf{R}.$$

由于系统(1)与系统(3)等价, 所以可以通过研究系统(3)行波解的波速符号, 从而得到系统(1)行波解的波速符号.

在假设条件(2)下, 当初值条件满足 $(u(x, 0), v(x, 0), w(x, 0)) \in [0, 1] \times [0, 1] \times [0, 1]$ 时, 系统(3)有平衡点:

$$0 = (0, 0, 0), \alpha_1 = (1, 0, 1), \alpha_2 = (0, 0, 1), \alpha_3 = (1, 0, 0),$$

$$1 = (1, 1, 1), \alpha_4 = \frac{1}{bb_2 - 1}(b_2(b - 1), b - 1, b_2(b - 1)).$$

对于动力学系统:

$$\begin{cases} \partial_t u(x, t) = r_1(1 - u(x, t))(b_2 v(x, t) - u(x, t)), \\ \partial_t v(x, t) = r_2 v(x, t)[1 - b_1(1 - u(x, t)) - v(x, t) - b_3(1 - w(x, t))], \\ \partial_t w(x, t) = r_3(1 - w(x, t))(b_2 v(x, t) - w(x, t)), \end{cases}$$

平衡点 0 和 1 是稳定的, 平衡点 $\alpha_i (i = 1, 2, 3, 4)$ 是不稳定的.

此时引入新的变量 $\xi = x + ct$ 并定义 $(u, v, w)(x, t) = (\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\xi)$ 是系统(3)连接平衡点 0 到 1 的行

波解,则 $\phi_1(\xi)$, $\phi_2(\xi)$ 和 $\phi_3(\xi)$ 满足波廓系统:

$$\begin{cases} c\phi_1'(\xi) = d_1\phi_1''(\xi) + r_1(1 - \phi_1(\xi))(b_2\phi_2(\xi) - \phi_1(\xi)), \\ c\phi_2'(\xi) = d_2\phi_2''(\xi) + r_2\phi_2(\xi)(1 - b - \phi_2(\xi) + b_1\phi_1(\xi) + b_3\phi_3(\xi)), \\ c\phi_3'(\xi) = d_3\phi_3''(\xi) + r_3(1 - \phi_3(\xi))(b_2\phi_2(\xi) - \phi_3(\xi)), \end{cases} \quad (4)$$

并且

$$(\phi_1, \phi_2, \phi_3)(-\infty) = 0, (\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\infty) = 1,$$

其中 $b = b_1 + b_3$, $(\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\xi)$ 称为波廓, ξ 称为行波解变量, c ($c \in \mathbf{R}$) 称为行波解波速.

在本文中,由于我们主要研究系统(3)行波解的波速符号,因此这里不详细研究系统(3)行波解的存在性以及稳定性.相关理论依据可参考文献[9-17].

1 预备知识

为了决定双稳行波解波速的符号,首先定义系统(4)的上下解.

定义 1 如果一组连续函数 $(\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\xi)$ 在 \mathbf{R} 上除有限个点 ξ_i ($i = 1, 2, \dots, n$) 处都二阶可微,且满足

$$\begin{cases} c\phi_1'(\xi) \geq d_1\phi_1''(\xi) + r_1(1 - \phi_1(\xi))(b_2\phi_2(\xi) - \phi_1(\xi)), \\ c\phi_2'(\xi) \geq d_2\phi_2''(\xi) + r_2\phi_2(\xi)(1 - b - \phi_2(\xi) + b_1\phi_1(\xi) + b_3\phi_3(\xi)), \\ c\phi_3'(\xi) \geq d_3\phi_3''(\xi) + r_3(1 - \phi_3(\xi))(b_2\phi_2(\xi) - \phi_3(\xi)), \end{cases}$$

而且对于所有的 ξ_i 都有 $(\phi_1'_{-}(\xi_i), \phi_2'_{-}(\xi_i), \phi_3'_{-}(\xi_i)) \geq (\phi_1'_{+}(\xi_i), \phi_2'_{+}(\xi_i), \phi_3'_{+}(\xi_i))$, 则 $(\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\xi)$ 是系统(4)的上解.通过改变不等式的方向可得系统下解的定义.

下面,我们给出系统(4)双稳行波解稳定性的结果.

引理 1 令 $\Phi(\xi) = (\phi_1(\xi), \phi_2(\xi), \phi_3(\xi))$ 是系统(3)的一个行波解,且在 \mathbf{R} 上满足 $\mathbf{0} \leq \Phi(\xi) \leq \mathbf{1}$. 假设存在 $M > 0$ 使得初值条件

$$(u(x, 0), v(x, 0), w(x, 0)) \in \begin{cases} \Sigma_-, & x < -M, \\ \Sigma_+, & x > M, \end{cases}$$

则存在 $Q_i, A_i > 0$ ($i = 1, 2, 3$) 以及常数 ξ_1, ξ_2 , 当 $\xi_1 < \xi_2$ 时, 系统(3)的唯一解 $(u(x, t), v(x, t), w(x, t))$ 满足

$$\begin{aligned} \phi_1(x + ct + \xi_1) - Q_1 e^{-\rho t} &< u(x, t) < \phi_1(x + ct + \xi_2) + A_1 e^{-\rho t}, \\ \phi_2(x + ct + \xi_1) - Q_2 e^{-\rho t} &< v(x, t) < \phi_2(x + ct + \xi_2) + A_2 e^{-\rho t}, \\ \phi_3(x + ct + \xi_1) - Q_3 e^{-\rho t} &< w(x, t) < \phi_3(x + ct + \xi_2) + A_3 e^{-\rho t}, \end{aligned}$$

其中 Σ_- 和 Σ_+ 分别是包含 $\mathbf{0}$ 和 $\mathbf{1}$ 的矩形区域,具体定义为

$$\begin{aligned} \Sigma_- &= \left\{ (u, v, w) : 0 \leq u \leq \frac{1}{2} Q_1^-, 0 \leq v \leq \frac{1}{2} Q_2^-, 0 \leq w \leq \frac{1}{2} Q_3^- \right\}, \\ \Sigma_+ &= \left\{ (u, v, w) : 1 - \frac{1}{2} Q_1^+ \leq u \leq 1 + \frac{1}{2} Q_1^+, 1 - \frac{1}{2} Q_2^+ \leq v \leq 1 + \frac{1}{2} Q_2^+, \right. \\ &\quad \left. 1 - \frac{1}{2} Q_3^+ \leq w \leq 1 + \frac{1}{2} Q_3^+ \right\}, \end{aligned}$$

Q_i^* ($i = 1, 2, 3$) 为正常数.详细说明可参考文献[13]中的定理 2.2.

该引理的证明思路与文献[13]中定理 2.2 的证明思路类似,这里我们省略此引理的详细证明过程.

接下来,给出判断系统(4)双稳行波解波速符号的比较原理.

引理 2 如果一组连续函数 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)(\xi)$ 为系统(4)的一个非负非减上解,其波速 $\bar{c} < 0$, 使得

$$(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)(-\infty) < (1, 1, 1), (\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)(\infty) \geq (1, 1, 1),$$

则系统(3)连接平衡点 $\mathbf{0}$ 到 $\mathbf{1}$ 的双稳行波解波速为负,即 $c \leq \bar{c} < 0$.

证明 证明思路与文献[2]中的定理 3.1 和文献[18]中的定理 2.2 类似,为了读者方便,这里做一简单

证明.对于系统(3),首先选择一组连续的非减函数 $u(x,t),v(x,t),w(x,t)$ 满足初值条件:

$$\begin{aligned} (u(x,0),v(x,0),w(x,0)) &= (0,0,0), & x < -M, \\ (u(x,0),v(x,0),w(x,0)) &= (1-\nu,1-\nu,1-\nu), & x > M, \end{aligned}$$

其中 M 是正常数, $\nu \in (0,1)$ 且为正常数.通过上解的定义,可以假设

$$(u(x,0),v(x,0),w(x,0)) \leq (\bar{\phi}_2(x,0),\bar{\phi}_2(x,0),\bar{\phi}_3(x,0)), \quad x \in \mathbf{R}.$$

根据比较原理,可得

$$(u(x,t),v(x,t),w(x,t)) \leq (\bar{\phi}_1(x+\bar{c}t),\bar{\phi}_2(x+\bar{c}t),\bar{\phi}_3(x+\bar{c}t)), \quad x \in \mathbf{R}, t \geq 0. \tag{5}$$

由引理 1,可得

$$u(x,t) \geq \phi_1(x+ct+\eta) - Qe^{-\rho t}, \quad x \in \mathbf{R}, t \geq 0, \tag{6}$$

其中 η, Q, ρ 分别是正常数.由假设条件可知,存在 $\gamma = x + \bar{c}t$,使得 $\bar{\phi}_1(\gamma) < 1$.反设 $c > \bar{c}$,根据上解的非减性以及式(5)和(6),当 $t \rightarrow +\infty$ 时可得

$$\begin{aligned} \bar{\phi}_1(\gamma) &= \bar{\phi}_1(x+\bar{c}t) \geq \phi_1(x+ct+\eta) - Qe^{-\rho t} = \\ &\phi_1(\gamma + (c-\bar{c})t + \eta) - Qe^{-\rho t} \rightarrow 1. \end{aligned}$$

显然当 $t \rightarrow +\infty$ 时, $\bar{\phi}_1(\gamma) \geq 1$ 与假设 $\bar{\phi}_1(\gamma) < 1$ 矛盾,因此, $c \leq \bar{c} < 0$.证毕.

类似地,可以得到以下引理.

引理 3 如果一组连续函数 $(\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\xi)$ 为系统(4)的一个非负非减下解,其波速 $c > 0$, 使得

$$(\phi_1, \phi_2, \phi_3)(-\infty) = (0,0,0) < (\phi_1, \phi_2, \phi_3)(\infty) \leq (1,1,1),$$

则系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为正,即 $c \geq c > 0$.

为构造系统(4)的上解和下解,首先分析其特征值问题.对于系统(4)的第二个方程在平衡点 0 处的特征方程为

$$\Gamma_2(\mu) = d_2\mu^2 - c\mu - r_2(b-1) = 0.$$

通过简单计算, $\Gamma_2(\mu)$ 有两个根分别为

$$\mu_2^\pm(c) = \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4d_2r_2(b-1)}}{2d_2}, \quad \mu_2^+(c) > 0, \mu_2^-(c) < 0.$$

同理,对于系统(4)的第一、三方程分别在平衡点 1 处的特征值方程为

$$\Gamma_1(\mu) = d_1\mu^2 - c\mu - r_1(b_2-1) = 0, \Gamma_3(\mu) = d_3\mu^2 - c\mu - r_3(b_2-1) = 0,$$

且 $\Gamma_1(\mu)$ 和 $\Gamma_3(\mu)$ 分别有两个根:

$$\begin{aligned} \mu_1^\pm(c) &= \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4d_1r_1(b_2-1)}}{2d_1}, & \mu_1^+(c) > 0, \mu_1^-(c) < 0, \\ \mu_3^\pm(c) &= \frac{c \pm \sqrt{c^2 + 4d_3r_3(b_2-1)}}{2d_1}, & \mu_3^+(c) > 0, \mu_3^-(c) < 0. \end{aligned}$$

特别地,有

$$\mu_1^+(0) = \sqrt{\frac{r_1(b_2-1)}{d_1}}, \mu_2^+(0) = \sqrt{\frac{r_2(b-1)}{d_2}}, \mu_3^+(0) = \sqrt{\frac{r_3(b_2-1)}{d_3}}.$$

2 行波解的波速符号

这一节中,我们将通过构造合适的上下解得到判断系统(3)在双稳情形下行波解波速符号的相关定理.首先,给出系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为负的判断依据,也就是说行波解向右传播,这意味着物种 u_1 和 u_3 最终占据整个栖息地.

定理 1 若系统(3)存在双稳行波解,给定参数 $d_i, b_i (i = 1, 2, 3)$,如果存在一个常数 $m = 1/N (n \in \mathbf{Z}, n \geq 2)$, 使得

$$b > 1 + \frac{1}{m^2}, 1 < b_2 < 5, \quad (7)$$

则当 r_1 满足

$$\frac{2d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} < r_1 < \frac{6d_1r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2+1)} \quad \text{or} \quad \frac{6d_1r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2+1)} < r_1 < \frac{4d_1r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2-1)}, \quad (8)$$

且 r_3 满足

$$\frac{2d_3r_2m^2(b-1)}{d_2} < r_3 < \frac{6d_3r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2+1)} \quad \text{or} \quad \frac{6d_3r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2+1)} < r_3 < \frac{4d_3r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2-1)} \quad (9)$$

时,系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为负.

证明 设连续函数组 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)$ 满足

$$\begin{cases} \bar{\phi}'_2 = \mu_2(\bar{c})\bar{\phi}_2(1 - \bar{\phi}_2^m), \\ \bar{\phi}_2(-\infty) = 0, \bar{\phi}_2(\infty) = 1, \end{cases} \quad (10)$$

$$\bar{\phi}_1 = \bar{\phi}_3 = 1 - (1 - \bar{\phi}_2^m)^2, \quad (11)$$

其中 $\bar{c} = -\epsilon$, $0 < \epsilon \ll 1$. 通过计算, 易得

$$\begin{cases} \bar{\phi}''_2 = \mu_2^2(\bar{c})\bar{\phi}_2(1 - \bar{\phi}_2^m)[1 - (1 + m)\bar{\phi}_2^m], \\ \bar{\phi}'_1 = \bar{\phi}'_3 = 2m\mu_2(\bar{c})\bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2, \\ \bar{\phi}''_1 = \bar{\phi}''_3 = 2m^2\mu_2^2(\bar{c})\bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2(1 - 3\bar{\phi}_2^m). \end{cases} \quad (12)$$

将上式代入系统(4)的第二个方程得

$$\begin{aligned} d_2\bar{\phi}''_2 - \bar{c}\bar{\phi}'_2 + r_2\bar{\phi}_2(1 - b - \bar{\phi}_2 + b_1\bar{\phi}_1 + b_3\bar{\phi}_3) = \\ \bar{\phi}_2(1 - \bar{\phi}_2^m) \left[d_2\mu_2^2(\bar{c}) - \bar{c}\mu_2(\bar{c}) + r_2(1 - b) - d_2(m+1)\mu_2^2(\bar{c})\bar{\phi}_2^m + br_2\bar{\phi}_2^m + \frac{r_2(\bar{\phi}_2^m - \bar{\phi}_2)}{1 - \bar{\phi}_2^m} \right] = \\ \bar{\phi}_2^{m+1}(1 - \bar{\phi}_2^m) \left[-d_2(m+1)\mu_2^2(\bar{c}) + br_2 + \frac{r_2(1 - \bar{\phi}_2^{1-m})}{1 - \bar{\phi}_2^m} \right]. \end{aligned} \quad (13)$$

由于

$$1 - \bar{\phi}_2^{(n-1)/n} = (1 - \bar{\phi}_2^{1/n})(\bar{\phi}_2^{(n-2)/n} + \bar{\phi}_2^{(n-3)/n} + \cdots + \bar{\phi}_2^{1/n} + 1),$$

$$\mu_2(\bar{c}) = \frac{\bar{c} + \sqrt{\bar{c}^2 + 4d_2r_2(b-1)}}{2d_2} \rightarrow \sqrt{\frac{r_2(b-1)}{d_2}} (\epsilon \rightarrow 0),$$

所以当 ϵ 充分小时, 式(13)进一步计算得

$$\begin{aligned} d_2\bar{\phi}''_2 - \bar{c}\bar{\phi}'_2 + r_2\bar{\phi}_2(1 - b - \bar{\phi}_2 + b_1\bar{\phi}_1 + b_3\bar{\phi}_3) \leq \\ \bar{\phi}_2^{m+1}(1 - \bar{\phi}_2^m) \left[-r_2(m+1)(b-1) + br_2 + r_2\left(\frac{1}{m} - 1\right) \right] = \\ r_2\bar{\phi}_2^{m+1}(1 - \bar{\phi}_2^m) \left[-(m+1)(b-1) + b + \frac{1}{m} - 1 \right]. \end{aligned}$$

因此, 由假设条件(7), 当 ϵ 充分小时, 可得

$$d_2\bar{\phi}''_2 - \bar{c}\bar{\phi}'_2 + r_2\bar{\phi}_2(1 - b - \bar{\phi}_2 + b_1\bar{\phi}_1 + b_3\bar{\phi}_3) \leq 0.$$

对于系统(4)的第一个方程, 由于 $\bar{\phi}_2^{1-m} \leq \bar{\phi}_2^m$, 当 $\epsilon \rightarrow 0$ 时,

$$\begin{aligned} d_1\bar{\phi}''_1 - \bar{c}\bar{\phi}'_1 + r_1(1 - \bar{\phi}_1)(b_2\bar{\phi}_2 - \bar{\phi}_1) = \\ \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 [2d_1m^2\mu_2^2(\bar{c})(1 - 3\bar{\phi}_2^m) - 2\bar{c}m\mu_2(\bar{c}) + r_1b_2\bar{\phi}_2^{1-m} + r_1\bar{\phi}_2^m - 2r_1] \leq \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 [2d_1m^2\mu_2^2(\bar{c}) - 2\bar{c}m\mu_2(\bar{c}) - 2r_1 + (r_1b_2 + r_1 - 6d_1m^2\mu_2^2(\bar{c}))\bar{\phi}_2^m] \leq \\ & \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 \left[\frac{2d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} - 2r_1 + \left(r_1b_2 + r_1 - \frac{6d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} \right) \bar{\phi}_2^m \right]. \end{aligned} \quad (14)$$

当 $r_1 < (6d_1r_2m^2(b-1))/(d_2(b_2+1))$ 时, 由假设条件(8)的左边不等式, 可得

$$d_1\bar{\phi}_1'' - c\bar{\phi}_1' + r_1(1 - \bar{\phi}_1)(b_2\bar{\phi}_2 - \bar{\phi}_1) \leq \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 \left[\frac{2d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} - 2r_1 \right] \leq 0.$$

当 $r_1 > (6d_1r_2m^2(b-1))/(d_2(b_2+1))$ 时, 由假设条件(8)的右边不等式, 可得

$$d_1\bar{\phi}_1'' - c\bar{\phi}_1' + r_1(1 - \bar{\phi}_1)(b_2\bar{\phi}_2 - \bar{\phi}_1) \leq \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 \left[\frac{-4d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} + r_1(b_2 - 1) \right] \leq 0.$$

对于系统(4)的第三个方程, 分析方法与第一个方程类似, 这里省略详细过程. 由此, 当 ϵ 充分小时, 根据定义 1, 我们证明了 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)$ 是系统(4)的一组上解, 由引理 2 可得系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为负.

定理 2 若系统(3)存在双稳行波解, 给定参数 $d_i, b_i (i = 1, 2, 3)$, 若存在一个常数 $m = (n-1)/n (n \in \mathbf{Z}, n \geq 2)$, 使得

$$b > 1 + \frac{2}{m}, \quad 1 < b_2 < \frac{5}{3}, \quad (15)$$

则当 r_1 满足

$$\frac{2d_1r_2m^2(b-1)}{d_2(2-b_2)} < r_1 < \frac{6d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} \quad \text{or} \quad \frac{6d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} < r_1 < \frac{4d_1r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2-1)}, \quad (16)$$

且 r_3 满足

$$\frac{2d_3r_2m^2(b-1)}{d_2(2-b_2)} < r_3 < \frac{6d_3r_2m^2(b-1)}{d_2} \quad \text{or} \quad \frac{6d_3r_2m^2(b-1)}{d_2} < r_3 < \frac{4d_3r_2m^2(b-1)}{d_2(b_2-1)} \quad (17)$$

时, 系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为负.

证明 定义一组连续函数 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)$ 满足式(10)和(11), 下面将证明 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)$ 是系统(4)连接平衡点 0 到 1 的一组上解. 首先将满足式(10)和(11)的连续函数组 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)$ 代入系统(4)的第二个方程, 当 ϵ 充分小时, 通过分析和计算可得

$$\begin{aligned} & d_2\bar{\phi}_2'' - c\bar{\phi}_2' + r_2\bar{\phi}_2(1 - b - \bar{\phi}_2 + b_1\bar{\phi}_1 + b_3\bar{\phi}_3) = \\ & \bar{\phi}_2^{m+1}(1 - \bar{\phi}_2^m) \left[-d_2(m+1)\mu_2^2(\bar{c}) + br_2 + \frac{r_2(1 - \bar{\phi}_2^{1-m})}{1 - \bar{\phi}_2^m} \right] = \\ & \bar{\phi}_2^{m+1}(1 - \bar{\phi}_2^m) \left[-d_2(m+1)\mu_2^2(\bar{c}) + br_2 + \frac{r_2}{\bar{\phi}_2^{(n-2)/n} + \bar{\phi}_2^{(n-3)/n} + \dots + \bar{\phi}_2^{1/n} + 1} \right] \leq \\ & r_2\bar{\phi}_2^{m+1}(1 - \bar{\phi}_2^m) [-(m+1)(b-1) + b + 1] \leq 0. \end{aligned} \quad (18)$$

对于系统(4)的第一个方程, 当 $\epsilon \rightarrow 0$ 时, 有

$$\begin{aligned} & d_1\bar{\phi}_1'' - c\bar{\phi}_1' + r_1(1 - \bar{\phi}_1)(b_2\bar{\phi}_2 - \bar{\phi}_1) = \\ & \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 [2d_1m^2\mu_2^2(\bar{c})(1 - 3\bar{\phi}_2^m) - 2\bar{c}m\mu_2(\bar{c}) + r_1b_2\bar{\phi}_2^{1-m} + r_1\bar{\phi}_2^m - 2r_1] \leq \\ & \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 [2d_1m^2\mu_2^2(\bar{c}) + r_1b_2\bar{\phi}_2^{1-m} - 2r_1 + (r_1 - 6d_1m^2\mu_2^2(\bar{c}))\bar{\phi}_2^m] \leq \\ & \bar{\phi}_2^m(1 - \bar{\phi}_2^m)^2 \left[\frac{2d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} + r_1b_2\bar{\phi}_2^{1-m} - 2r_1 + \left(r_1 - \frac{6d_1r_2m^2(b-1)}{d_2} \right) \bar{\phi}_2^m \right]. \end{aligned} \quad (19)$$

由假设条件(15)和(16), 易得

$$d_1\bar{\phi}_1'' - c\bar{\phi}_1' + r_1(1 - \bar{\phi}_1)(b_2\bar{\phi}_2 - \bar{\phi}_1) \leq 0.$$

对于系统(4)的第三个方程,分析方法与第一个方程类似.由此,当 ϵ 充分小时,根据定义1,就证明了 $(\bar{\phi}_1, \bar{\phi}_2, \bar{\phi}_3)$ 是系统(3)连接平衡点0到1的一组上解,由引理2可得,定理2得证.

接下来,给出判断系统(3)连接平衡点0到1的双稳行波解波速为正的参数范围,也就是说行波解向左传播,这意味着物种 u_2 最终赢得竞争.

定理3 若系统(3)存在双稳行波解,给定参数 $d_i, b_i (i=1, 2, 3)$ 且满足 $b_2 > 2$,如果存在一个常数 $m \geq 2 (m \in \mathbf{Z})$,使得

$$1 < b < 1 + \frac{m}{(m-1)(2m-1)}, \quad (20)$$

则当 r_1 满足

$$\frac{2d_1r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2b_2m^2} < r_1 < \frac{d_1r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2m^2} \quad (21)$$

或

$$\frac{d_1r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2(b_2-1)m^2} < r_1 < \frac{2d_1r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2b_2m^2}, \quad (22)$$

且 r_3 满足

$$\frac{2d_3r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2b_2m^2} < r_3 < \frac{d_3r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2m^2} \quad (23)$$

或

$$\frac{d_3r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2(b_2-1)m^2} < r_3 < \frac{2d_3r_2(b-1)(m-1)^2}{d_2b_2m^2} \quad (24)$$

时,系统(3)连接平衡点0到1的双稳行波解波速为正.

证明 设连续函数组 (ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3) 满足

$$\begin{cases} \phi_2' = \mu_2(\underline{c})\phi_2(1 - \phi_2^{(m-1)/m}), \\ \phi_2(-\infty) = 0, \phi_2(\infty) = 1, \end{cases} \quad (25)$$

以及

$$\phi_1 = \phi_3 = \phi_2^{(m-1)/m}, \quad (26)$$

其中 $\underline{c} = \epsilon, 0 < \epsilon \ll 1$.通过分析,可得

$$\begin{aligned} \phi_1' &= \phi_3' = \frac{m-1}{m} \mu_2(\underline{c}) \phi_1(1 - \phi_1), \\ \phi_1'' &= \phi_3'' = \frac{(m-1)^2}{m^2} \mu_2^2(\underline{c}) \phi_1(1 - \phi_1)(1 - 2\phi_1), \\ \phi_2'' &= \mu_2^2(\underline{c}) \phi_2(1 - \phi_2^{(m-1)/m}) \left(1 - \frac{2m-1}{m} \phi_2^{(m-1)/m} \right). \end{aligned}$$

将上述表达式代入系统(4)的第二个方程,当 $\epsilon \rightarrow 0$ 时,可得

$$\begin{aligned} d_2\phi_2'' - \underline{c}\phi_2' + r_2\phi_2(1 - b - \phi_2 + b_1\phi_1 + b_3\phi_3) &= \\ \phi_2^{(2m-1)/m}(1 - \phi_2^{(m-1)/m}) \left[-d_2 \left(\frac{2m-1}{m} \right) \mu_2^2(\underline{c}) + \frac{r_2(1 - \phi_2^{1/m})}{1 - \phi_2^{(m-1)/m}} \right] &= \\ \phi_2^{(2m-1)/m}(1 - \phi_2^{(m-1)/m}) \left[-d_2 \left(\frac{2m-1}{m} \right) \mu_2^2(\underline{c}) + \frac{r_2}{\phi_2^{(m-2)/m} + \phi_2^{(m-3)/m} + \dots + \phi_2^{1/m} + 1} \right] &\geq \\ r_2\phi_2^{(2m-1)/m}(1 - \phi_2^{(m-1)/m}) \left[-\frac{(b-1)(2m-1)}{m} + \frac{1}{m-1} \right]. & \quad (27) \end{aligned}$$

由假设条件(20)易得

$$d_2 \phi_2'' - c \phi_2' + r_2 \phi_2 (1 - b - \phi_2 + b_1 \phi_1 + b_3 \phi_3) \geq 0.$$

在系统(4)的第一个方程中, 当 $\epsilon \rightarrow 0$ 时, 有

$$\begin{aligned} d_1 \phi_1'' - c \phi_1' + r_1 (1 - \phi_1) (b_2 \phi_2 - \phi_1) = \\ \phi_1 (1 - \phi_1) \left[d_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \mu_2^2(c) (1 - 2\phi_1) - r_1 - c \frac{m-1}{m} \mu_2(c) + r_1 b_2 \phi_1^{1/(m-1)} \right] \geq \\ \phi_1 (1 - \phi_1) \left[d_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \mu_2^2(c) - r_1 + \left(r_1 b_2 - \frac{2d_1(m-1)^2 \mu_2^2(c)}{m^2} \right) \phi_1 \right] \geq \\ \phi_1 (1 - \phi_1) \left[\frac{d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{d_2 m^2} - r_1 + \left(r_1 b_2 - \frac{2d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{d_2 m^2} \right) \phi_1 \right]. \end{aligned}$$

如果 $r_1 > (d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2) / (b_2 d_2 m^2)$, 则由式(21)可得

$$\frac{d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{d_2 m^2} - r_1 + \left(r_1 b_2 - \frac{2d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{d_2 m^2} \right) \phi_1 \geq \frac{d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{b_2 d_2 m^2} - r_1 > 0.$$

如果 $r_1 < (d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2) / (b_2 d_2 m^2)$, 则由式(22)可得

$$\begin{aligned} \frac{d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{d_2 m^2} - r_1 + \left(r_1 b_2 - \frac{2d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{d_2 m^2} \right) \phi_1 \geq \\ - \frac{d_1 r_2 (b-1)(m-1)^2}{b_2 d_2 m^2} + r_1 (b_2 - 1) > 0. \end{aligned}$$

因此, 得到

$$d_1 \phi_1'' - c \phi_1' + r_1 (1 - \phi_1) (b_2 \phi_2 - \phi_1) \geq 0.$$

对于系统(4)中的第三个方程, 证明思路与第一个方程类似, 这里省略详细证明. 因此, 当 ϵ 充分小时, 根据定义 1, (ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3) 是系统(4)的一组下解, 由引理 3 可得系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为正.

通过对定理 3 的分析, 可以发现 b 的范围随 m 的增大而减小, 因此, 当 $m = 2$ 时, b 可以取得最大范围. 即有如下推论.

推论 1 若系统(3)存在双稳行波解, 给定参数 $d_i, b_i (i = 1, 2, 3)$, 如果 $b_2 > 2, 1 < b < 5/3$, 以及对 r_1 满足

$$\frac{d_1 r_2 (b-1)}{2d_2 b_2} < r_1 < \frac{d_1 r_2 (b-1)}{4d_2} \quad \text{or} \quad \frac{d_1 r_2 (b-1)}{4d_2 (b_2 - 1)} < r_1 < \frac{d_1 r_2 (b-1)}{2d_2 b_2},$$

且 r_3 满足

$$\frac{d_3 r_2 (b-1)}{2d_2 b_2} < r_3 < \frac{d_3 r_2 (b-1)}{4d_2} \quad \text{or} \quad \frac{d_3 r_2 (b-1)}{4d_2 (b_2 - 1)} < r_3 < \frac{d_3 r_2 (b-1)}{2d_2 b_2}$$

时, 系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为正.

定理 4 给定系统(3)的参数 $d_i, b_i, r_i (i = 1, 2, 3)$, 且满足

$$\max \left\{ \frac{2r_1 d_2 + 4d_1 r_2 (b-1)}{r_1 b_2 d_2}, \frac{2r_3 d_2 + 4d_3 r_2 (b-1)}{r_3 b_2 d_2} \right\} < k < 3 - b, \quad (28)$$

则系统(3)连接平衡点 0 到 1 的双稳行波解波速为正.

证明 首先定义一组连续函数 (ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3) 满足

$$\phi_2 = \frac{k}{1 + e^{-\mu_2(c)\xi}}, \quad \phi_1 = \phi_3 = 1 - \left(1 - \frac{\phi_2}{k} \right)^2,$$

其中 $c = \epsilon, 0 < \epsilon \ll 1, k \in (0, 1)$. 通过简单计算, 可以得到

$$\phi_1' = \phi_3' = 2\mu_2(c) \frac{\phi_2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k} \right)^2,$$

$$\begin{aligned}\phi_1'' &= \phi_3'' = 2\mu_2(\underline{c}) \frac{\phi_2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right)^2 \left(1 - \frac{3\phi_2}{k}\right), \\ \phi_2' &= \mu_2(\underline{c}) \phi_2 \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right), \\ \phi_2'' &= \mu_2^2(\underline{c}) \phi_2 \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right) \left(1 - \frac{2\phi_2}{k}\right).\end{aligned}$$

将上述表达式代入系统(4)的第二个方程,当 ϵ 充分小时,可得

$$\begin{aligned}d_2\phi_2'' - c\phi_2' + r_2\phi_2(1 - b - \phi_2 + b_1\phi_1 + b_3\phi_3) &= \\ \phi_2 \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right) \left[d_2\mu_2^2(\underline{c}) - c\mu_2(\underline{c}) + r_2(1 - b) - \frac{2d_2}{k}\mu_2^2(\underline{c})\phi_2 + \frac{r_2(b\phi_1 - (1 + (b-1)/k)\phi_2)}{1 - \phi_2/k} \right] &= \\ \frac{\phi_2^2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right) \left[-2d_2\mu_2^2(\underline{c}) + \frac{r_2(b\phi_1 - (1 + (b-1)/k)\phi_2)}{(\phi_2/k)(1 - \phi_2/k)} \right] &\geq \\ \frac{\phi_2^2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right) \left[-2r_2(b-1) + r_2b + \frac{r_2k(1-k)}{k - \phi_2} \right] &\geq \\ \frac{r_2\phi_2^2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right) (3 - b - k). &\end{aligned}$$

由于系统(4)的第一个方程与第三个方程处理方法类似,为方便起见,只对系统(4)的第一个方程进行详细证明,当 $\epsilon \rightarrow 0$ 时,有

$$\begin{aligned}d_1\phi_1'' - c\phi_1' + r_1(1 - \phi_1)(b_2\phi_2 - \phi_1) &= \\ \frac{\phi_2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right)^2 \left[2d_1\mu_2^2(\underline{c}) \left(1 - \frac{3\phi_2}{k}\right) - 2c\mu_2(\underline{c}) + r_1 \left(b_2k - 2 + \frac{\phi_2}{k} \right) \right] &\geq \\ \frac{\phi_2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right)^2 \left[-4d_1\mu_2^2(\underline{c}) - 2c\mu_2(\underline{c}) + r_1(b_2k - 2) \right] &\geq \\ \frac{\phi_2}{k} \left(1 - \frac{\phi_2}{k}\right)^2 \left[\frac{-4d_1r_2(b-1)}{d_2} + r_1(b_2k - 2) \right]. &\end{aligned}$$

由假设条件(28),可得

$$\begin{aligned}d_1\phi_1'' - c\phi_1' + r_1(1 - \phi_1)(b_2\phi_2 - \phi_1) &\geq 0, \\ d_2\phi_2'' - c\phi_2' + r_2\phi_2(1 - b - \phi_2 + b_1\phi_1 + b_3\phi_3) &\geq 0, \\ d_3\phi_3'' - c\phi_3' + r_3(1 - \phi_3)(b_2\phi_2 - \phi_3) &\geq 0.\end{aligned}$$

因此,当 ϵ 充分小时,根据定义1, (ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3) 是系统(4)的一组下解,由引理3可得系统(3)连接平衡点0到1的双稳行波解波速为正。

3 结 论

本文主要研究了三物种竞争-扩散系统双稳行波解的波速符号.首先,将三物种种群 Lotka-Volterra 竞争-扩散系统转化为合作系统.然后,运用比较原理得到双稳波速与波廓方程特定上下解波速的比较原理.最后,根据比较原理以及构造合适的上下解,得到一些判断双稳行波解波速为负的条件(即定理1和定理2)以及波速为正的条件(定理3、推论1和定理4),这些结论能够有效地分析扩散系数、出生率和竞争系数对于三物种间种群竞争结果的影响,进而能够更好地预测和控制生物种群的变化,因此本文的工作具有一定的理论依据和实际意义.此外,对于系统(4)上解和下解的构造并不唯一,因此寻找其他类型的上解和下解,可能使本文的条件得以改进,这也是进一步研究的方向。

参考文献(References):

- [1] GUO J S, LIN Y C. The sign of the wave speed for the Lotka-Volterra competition-diffusion system[J]. *Communications on Pure and Applied Analysis*, 2013, **12**(5): 2083-2090.
- [2] MA M, HUANG Z, OU C. Speed of the traveling wave for the bistable Lotka-Volterra competition model[J]. *Nonlinearity*, 2019, **32**(9): 3143-3162.
- [3] MA M, ZHANG Q, YUE J, et al. Bistable wave speed of the Lotka-Volterra competition model[J]. *Journal of Biological Dynamics*, 2020, **14**(1): 608-620.
- [4] WANG H, OU C. Propagation speed of the bistable traveling wave to the Lotka-Volterra competition system in a periodic habitat[J]. *Journal of Nonlinear Science*, 2020, **30**: 3129-3159.
- [5] WANG H, OU C. Propagation direction of the traveling wave for the Lotka-Volterra competitive lattice system [J]. *Journal of Dynamics and Differential Equation*, 2021, **33**: 1153-1174.
- [6] 马满军, 岳缘希, OU Chunhua. 具非局部扩散 Lotka-Volterra 系统的双稳波速[J]. 中国科学: 数学, 2021, **51**: 1-16. (MA Manjun, YUE Yuanxi, OU Chunhua. Bistable wave velocities with nonlocally diffused Lotka-Volterra systems[J]. *Science China: Mathematics*, 2021, **51**: 1-16. (in Chinese))
- [7] 张国宝, 何娟. 时滞非局部扩散方程的双稳波速[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2021, **57**(3): 7-12. (ZHANG Guobao, HE Juan. Bistable wave speed for delayed nonlocal dispersal equations[J]. *Journal of Northwest Normal University(Natural Science)*, 2021, **57**(3): 7-12. (in Chinese))
- [8] GUO J S, NAKAMURA K I, OGIWARA T, et al. The sign of traveling wave speed in bistable dynamics[J]. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, 2020, **40**(6): 3451-3466.
- [9] CHANG C H. The stability of traveling wave solutions for a diffusive competition system of three species[J]. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2018, **459**(1): 564-576.
- [10] CHEN X F. Existence, uniqueness, and asymptotic stability of traveling waves in nonlocal evolution equations [J]. *Advances in Differential Equations*, 1997, **2**(1): 125-160.
- [11] CHEN G S, WU S L, HSU S H. Stability of traveling wavefronts for a discrete diffusive competition system with three species[J]. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2019, **474**(2): 909-930.
- [12] FANG J, ZHAO X Q. Bistable traveling wave for monotone semiflows with applications[J]. *Journal of the European Mathematical Society*, 2015, **17**: 2243-2288.
- [13] GARDNER R A. Existence and stability of travelling wave solutions of competition models: a degree theoretic approach[J]. *Journal of Differential Equations*, 1982, **44**(3): 343-364.
- [14] GUO J S, WU C C. The existence of traveling wave solutions for a bistable three-component lattice dynamical system[J]. *Journal of Differential Equations*, 2016, **260**(12): 1445-1455.
- [15] SU T, ZHANG G B. Stability of traveling wavefronts for a three-component Lotka-Volterra competition system on a lattice[J]. *Electronic Journal of Differential Equations*, 2018, **57**: 1-16.
- [16] VOLPERT A I, VOLPERT V A, VOLPERT V A. *Traveling Wave Solutions of Parabolic Systems*[M]. American Mathematical Society, 1994.
- [17] WU C C. Existence of traveling wavefront for discrete bistable competition model[J]. *Discrete and Continuous Dynamical Systems(Series B)*, 2013, **16**: 973-984.
- [18] MA M, YUE J, OU C. Propagation direction of the bistable travelling wavefront for delayed non-local reaction diffusion equations[J]. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 2019, **475**(2223): 20180898.