

丛书主编：陈兰荪

6

生物数学
丛书

刘胜强 陈兰荪 著

阶段结构种群生物 模型与研究



科学出版社

www.sciencep.com

生物数学丛书 6

阶段结构种群生物 模型与研究

刘胜强 陈兰荪 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书系统介绍了基本阶段结构模型、复杂环境下的单种群阶段结构模型、阶段结构的种群竞争模型、资源-消费者系统、具有空间扩散的阶段结构模型等方面的研究以及其他一些新型阶段结构模型方面所取得的主要成果等。本书的特点是注重对数学模型相应的生物背景及其建模方法的介绍,注重分析数学模型和数值分析结果在理论和生物上的意义。

本书可供从事理论生物学、理论流行病学研究者,具有一定数学基础的生态学研究工作者以及应用数学研究工作者阅读,也可供生物数学方向的研究生和从事相关研究工作的人员学习、参考,其中部分内容也可作为有关专业高年级本科生的选修教材。

图书在版编目(CIP)数据

阶段结构种群生物模型与研究/刘胜强,陈兰荪著. —北京:科学出版社,2010

(生物数学丛书;6)

ISBN 978-7-03-028195-1

I. 阶… II. ①刘… ②陈… III. 种群—生物模型—系统分析 IV. Q141

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010) 第 126007 号

责任编辑:陈玉琢 杨 然 / 责任校对:陈玉凤

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:王 浩

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

盛志印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010年7月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2010年7月第一次印刷 印张: 10

印数: 1—2 500 字数: 186 000

定价: 39.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《生物数学丛书》编委会

主 编：陈兰荪

编 委：（按姓氏笔画为序）

李镇清 陆征一 张忠占

周义仓 徐 瑞 唐守正

靳 楨 滕志东

执行编辑：陈玉琢

《生物数学丛书》序

传统的概念：数学、物理、化学、生物学，人们都认定是独立的学科。然而，从 20 世纪后半叶开始，这些学科间的相互渗透、许多边缘性学科的产生，使得各学科之间的分界渐渐变得模糊了，学科的交叉更有利于各学科的发展，正是在这个时候，数学与计算机科学结合逐渐地形成生物现象——建模和模式识别。特别是在分析人类基因组项目等这类拥有大量数据的研究中，数学与计算机科学成为必不可少的工具。迄今，生命科学领域中的每一项重要进展，几乎都离不开严密的数学方法和计算机的利用，数学对生命科学的渗透使生物系统的刻画越来越精细，生物系统的数学建模正在演变成生物实验中必不可少的组成部分。

生物数学是生命科学与数学之间的边缘学科，早在 1974 年就被联合国教科文组织的学科分类目录中作为与“生物化学”、“生物物理”等并列的一级学科。“生物数学”是应用数学理论与计算机技术研究生命科学中数量性质、空间结构形式，分析复杂的生物系统的内在特性，揭示在大量生物实验数据中所隐含的生物信息。在众多的生命科学领域，从系统生态学、种群生物学、分子生物学到人类基因组与蛋白质组即系统生物学的研究中，生物数学正在发挥巨大的作用，2004 年 *Science* 杂志在线出了一期特辑，题为“科学下一个浪潮——生物数学”，其中英国皇家学会院士 Lan Stewart 预测，21 世纪最令人兴奋、最有进展的科学领域之一必将是生物数学。

回顾生物数学的发展已有近百年的历史：从 1798 年 Malthus 人口增长模型，1908 年遗传学的 Hardy-Weinberg “平衡原理”，1925 年 Volterra 捕食模型，1927 年 Kermack-Mckendrick 传染病模型到今天令人瞩目的“生物信息论”，生物数学经历了百年迅速的发展，特别是 20 世纪后半叶，从那时期连续出版的杂志和书籍就足以反映出这个兴旺景象；1973 年左右，国际上许多著名的生物数学杂志相继创刊，其中包括 *Math Biosci*, *J. Math Biol* 和 *Bull Math Biol*；1974 年左右，由 Springer-Verlag 出版社开始出版两套生物数学丛书：*Lecture Notes in Biomathematics* (20 多年共出书 100 册) 和 *Biomathematics* (共出书 20 册)；新加坡世界科学出版社正在出版 *Book Series in Mathematical Biology and Medicine* 丛书。

“丛书”的出版，既反映了当时生物数学发展的兴旺，又促进了生物数学的发展，加强了同行间的交流，加强了数学家与生物学家的交流，加强了生物数学学科内部不同分支间的交流，益于对年轻工作者的培养。

从 20 世纪 80 年代初开始，国内对生物数学感兴趣的人越来越多，他们有来

自数学、生物学、医学、农学等多方面的科研工作者和高校教师,并且从这时开始,“生物数学”方向的硕士生、博士生不断被培养出来,从事这方面研究、学习的人数之多已居世界之首. 为了加强交流,提高我国生物数学的研究水平,我们十分需要有计划、有目的地出版一套“生物数学丛书”,其内容应该包括专著、教材、科普以及译丛,例如:① 生物数学、生物统计教材;② 数学在生物学中的应用方法;③ 生物建模;④ 生物数学的研究生教材;⑤ 生态学中数学模型的研究与使用等.

中国数学会生物数学学会与科学出版社经过很长时间的商讨,促成了“生物数学丛书”的问世,同时也希望得到各界的支持,出好这套丛书,为发展“生物数学”研究、培养人才作出贡献.

陈兰荪

2008 年 2 月

前 言

生物数学被广泛认为是 21 世纪具有巨大发展前景的新兴学科, 2004 年 2 月, 美国《科学》杂志非常罕见地用整整一期的篇幅论述了生物数学的巨大发展前景, 并称之为“科学的下一波”(science's next wave). 数学种群生态学是生物数学学科内部发展最为成熟的分支, 从 20 世纪 80 年代后期开始, 由于种群发展不同阶段的生理差别而产生的后来被称为阶段结构生物模型系统的一系列研究则是近年来数学种群生态学研究的一个热点, 这个领域的研究吸引了包括作者在内的国内外许多生物数学研究工作者的广泛兴趣, 关于这方面的研究成果用“海量”来形容也并不为过.

所谓阶段结构, 简言之就是种群的整个生命历程由这样一些互不重叠的阶段构成: 属于同一阶段内的个体具有广泛的生态相似性, 分属不同阶段中的个体则习性迥异.

体现在模型形式上, 在非阶段结构模型中, 往往不加区别地用同一个变量描述那些虽然属于一个物种但处于不同阶段的种群个体, 而阶段结构模型不同, 用不同的变量函数来代表这些处于不同阶段的种群个体, 从这个意义上来说其对于实际背景的建模相比非阶段结构模型显然更精细、更贴近实际. 不可避免地, 上述阶段结构模型建模方面的优点自然地导致其模型在数学处理和分析上具有更大的挑战性. 不过, 当生物数学的研究工作者克服了这些挑战之后, 往往会发现这类新模型带来了更深刻、更具有实际意义的新结果, 人们为之欣喜.

本书旨在介绍主要常见阶段结构生物种群系统的模型建立、理论分析、理论结果的实际意义等方面内容. 根据模型描述的种群生物关系及其模型形态的区别, 将全书分为如下 6 章: 第 1 章讲授基本阶段结构模型的建立和分析, 为初学者进入阶段结构模型这一领域奠定基础; 后面几章分别就单种群模型、竞争模型、资源-消费者模型 (即捕食-被捕食模型)、离散和连续扩散模型、脉冲模型等模型进行比较深入的专题介绍.

本书希望能将有兴趣研究阶段结构生物模型的读者从初学引入到科研前沿. 本书中汇集了国内外有关研究资料和作者所在研究组近几年的研究成果, 力求由浅入深, 通俗易懂. 本书可供从事理论生物学研究者、具有一定数学基础的生态学研究工作者, 以及应用数学研究工作者阅读. 也可供生物数学方向的研究生和从事相关研究工作的人员学习、参考, 其中部分内容也可作为有关专业高年级本科生的选修课教材.

本书的出版,得到了许多同行的支持和帮助,特别要感谢宋新宇教授、唐三一教授、王明新教授、崔景安教授、陆忠华教授提供了相关文献资料;也感谢张巍巍、王绍凯、宋海涛和王新新同学在录入及校对中给予的帮助. 本书的出版得到了国家自然科学基金 (No. 10601042)、哈尔滨工业大学应用与计算数学及多学科交叉科技创新团队计划以及哈尔滨工业大学理学研究基金的资助,在此一并致谢.

限于作者水平,书中难免有疏漏和不妥之处,恳请读者给予批评指正!

作 者

2009 年 11 月

目 录

《生物数学丛书》序

前言

第 1 章	阶段结构模型导入	1
1.1	基本的阶段结构模型	1
1.2	时滞型阶段结构模型	2
1.3	非时滞型基本阶段结构模型	6
第 2 章	单种群阶段结构模型研究	8
2.1	时滞型阶段结构扩散模型研究	8
2.2	具有迁移的非时滞阶段结构模型研究	11
2.3	具有收获的单种群阶段结构模型	12
2.4	带有出生脉冲的单种群阶段结构模型	15
2.4.1	种群模型	15
2.4.2	带有阶段结构的单种群模型	16
2.4.3	单种群具有脉冲生育的阶段结构模型	17
2.4.4	系统 (2.16) 与系统 (2.17) 的联系	21
2.5	具有自食和合作的单种群阶段结构模型	23
第 3 章	阶段结构竞争系统模型	24
3.1	两种群阶段结构竞争系统	24
3.1.1	两种群阶段结构自治模型	24
3.1.2	主要结果	26
3.1.3	主要结果的证明	29
3.1.4	讨论	36
3.2	具有阶段结构的多种群竞争模型的渐近性	39
3.2.1	主要结果	41
3.2.2	主要证明的预备结果	41
3.2.3	本节主要结果的证明	47
3.2.4	讨论	50
3.3	非自治阶段结构的多种群竞争系统研究	51
3.3.1	模型的建立	51

3.3.2	主要结果	53
3.3.3	预备引理	55
3.3.4	主要结果的证明	60
3.3.5	讨论	63
3.4	小结	64
第 4 章	阶段结构的资源-消费者系统研究	65
4.1	Beddington-DeAngelis 型阶段结构捕食-食饵系统研究	65
4.1.1	引言	65
4.1.2	模型的建立	67
4.1.3	平衡点分析	70
4.1.4	永久持续生存和灭绝	70
4.1.5	全局吸引力	76
4.1.6	稳定性转换	80
4.1.7	本节讨论	95
4.2	具有多时滞的阶段结构捕食-食饵系统研究	96
4.2.1	引言	96
4.2.2	平衡点	98
4.2.3	准备结果	99
4.2.4	永久持续生存和灭绝	105
4.2.5	全局吸引力	109
4.2.6	正平衡点的稳定性转换	114
4.2.7	讨论	120
4.3	小结	124
4.3.1	基于实际生物背景的新模型研究	124
4.3.2	现有工作的数学提升	125
第 5 章	具有空间扩散的阶段结构模型	126
5.1	非时滞型连续扩散阶段结构模型研究	126
5.1.1	ODE 阶段结构系统 (5.3) 的渐近性质	128
5.1.2	PDE 阶段结构系统 (5.5) 中 u_a 与 $\bar{u}$ 的稳定性	128
5.1.3	非常数正解的不存在性	128
5.1.4	稳定模态的存在性	129
5.1.5	交叉扩散的非时滞型阶段结构模型研究	129
5.2	时滞型连续扩散阶段结构模型研究	129

第 6 章 其他阶段结构模型研究	131
6.1 阶段结构流行病模型研究	131
6.2 幼年病 SIR 模型研究	131
6.3 离散的阶段结构 SIR 模型研究	132
6.4 脉冲的阶段结构模型研究简介	133
参考文献	137
《生物数学丛书》已出版书目	148

第1章 阶段结构模型导入

物种的增长,常常有一个成长发育的过程,即从幼年种群到成年种群,从不成熟到成熟,从成年到老年等.而且在其成长的每一个阶段都会表现不同的特征,如幼年种群没有生育能力、捕食能力;生存能力和与其他种群竞争有限的资源能力都比较弱;容易死亡,难以作大区域性的迁移等.

而成年种群则不仅有生育能力、捕食能力,而且生存能力比较强,常常有能力与别的种群竞争生存区域内有限的资源.也就是说,物种在其各个生命阶段的生理机能(出生率、死亡率、竞争率、捕食能力)的差别比较显著.另外,成年物种和幼年物种之间还有个相互作用的关系问题.这些都在不同程度上影响着生物种群的持续生存和绝灭.因此,考虑具有阶段结构的种群模型,即区分不同阶段结构的种群模型更具有实际意义.

阶段结构的种群模型引起了许多数学家和生物学家的注意,关于这方面的工作,最早可以追溯到20世纪70年代的Landahl和Hanson(1975),以及Tognetti(1975),当时他们分别提出了一个三阶段结构的自食模型和一个两阶段结构的随机模型.此后,Barclay和Ven den Driessche(1980),Bence和Nisbet(1989),Gurney等(1980),Gurney等(1983),Gurney和Nisbet(1985),Hastings(1983,1984),Wood等(1989)也陆续提出并考虑了不同的阶段结构模型.

但是,直到1990年由Aiello和Freedman(1990)提出了著名的单种群的时滞模型(见系统(1.2))并得到了近乎完美的结果,阶段结构模型的研究才真正开始迎来一个持续时间长达十余年的热潮(见Aiello等(1992),Cao等(1992),Cui和Chen(2000),Freedman和Wu(1991),Huo等(2001),Magnusson(1997),Magnusson(1999),Liu等(2002),Liu等(2002),Liu等(2002),Lu和Chen(2002),Song和Chen(2001),Tang和Chen(2002),Wang和Chen(1997),Wang(1998),Zhang等(2000)的文献).

1.1 基本的阶段结构模型

尽管不同的学者所建立的阶段结构模型是不同的,但他们的目标却是相同的,即建立尽可能符合实际背景而又能为数学家解决的模型.为了更好地说明建模的过程,我们从最基本的单种群阶段结构模型说起.

陈兰荪等 (2000) 运用种群动力系统的建模方法来建立阶段结构模型, 假定单种群系统符合下列假设:

- (1) 种群所有个体分为两个阶段: 成年阶段和幼年阶段. 分别令 $N_i(t)$, $N_m(t)$ 表示幼年种群 (以下简称幼年) 和成年种群 (以下简称成年) 在 t 时刻的密度;
- (2) 成年具有繁殖能力, 而幼年不具有繁殖能力;
- (3) 经历幼年期并且幸存下来的幼年将转化为成年.

由假设 (1), (2), (3), 陈兰荪等 (2000) 得到如下基本的阶段结构模型:

$$\begin{cases} \dot{N}_i(t) = B(t) - D_i(t) - W(t), \\ \dot{N}_m(t) = a(t)W(t) - D_m(t). \end{cases} \quad (1.1)$$

其中, $B(t)$ 表示幼年在 t 时刻的出生数目; $D_i(t)$ 和 $D_m(t)$ 分别表示幼年和成年在 t 时刻的死亡数目; $W(t)$ 表示在 t 时刻长大转化为成年的幼年数目; $a(t)$ 则表示幼年阶段的成活率. 在本文中可以看到, 模型 (1.1) 是下文中模型 (1.2) 和模型 (1.6) 的一般形式.

1.2 时滞型阶段结构模型

令 $x_1(t)$, $x_2(t)$ 分别为幼年和成年种群在 t 时刻的密度. 假定这些物种生长在一个封闭、地域无差异的环境中, 且幼年个体的平均成熟期长度是已知的 (或通过观察或通过合理的假设). 记 $\tau > 0$ 为幼年个体的平均成熟期, 若已知在 $-\tau \leq t \leq 0$ 这段时期内幼年和成年物种密度变化情况, 我们期望了解在接下来的 $t > 0$ 的发展阶段中物种数量的动态变化规律. 记 $\phi(t)$ 为幼年种群 $x_1(t)$ 在 $-\tau \leq t \leq 0$ 阶段内的数量, 而 $x_2(0)$ 为成年种群 $x_2(t)$ 在时刻 $t = 0$ 的密度. 在此基础上, Aiello 与 Freedman (Aiello W G, Freedman H I, 1990) 得到如下具有阶段结构的单种群模型:

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = \alpha x_2(t) - \gamma x_1(t) - \alpha e^{-\gamma\tau} \phi(t - \tau), \\ \dot{x}_2(t) = \alpha e^{-\gamma\tau} \phi(t - \tau) - \beta x_2^2(t), & 0 < t \leq \tau, \\ \dot{x}_1(t) = \alpha x_2(t) - \gamma x_1(t) - \alpha e^{-\gamma\tau} x_2(t - \tau), \\ \dot{x}_2(t) = \alpha e^{-\gamma\tau} x_2(t - \tau) - \beta x_2^2(t), & t > \tau. \end{cases} \quad (1.2)$$

其中, $x_1(t)$, $x_2(t)$ 分别表示幼年、成年种群在 t 时刻的密度, 常数 τ 表示幼年的平均成熟期长度, 即幼年从出生到成熟这一阶段的时间长度, α , β 和 γ 均为正常数, 分别表示成年种群的繁殖率、密度制约率, 以及幼年种群的死亡率. 在模型 (1.2) 中, 由于 t 时刻成年种群的增加量来自于两个因素: ① t 时刻发育成熟的幼年个体; ② t 时刻损失的成年个体之和. 对于后者, 由于我们考虑的是密度制约的系统, 因此借鉴 Logistic 项比较不难看出其应为 $\beta x_2^2(t)$.

下面我们来推导 t 时刻发育成熟的幼年个体数量表达项, 也就是那些出生于 $t - \tau$ 时刻且经历 $[t - \tau, t]$ 这一阶段之后依然保持成活的幼年个体数量. 若记 $N(t)$ 为给定物种在 t 时刻的密度, γ 为种群的死亡率, 不考虑其死亡率, 则该种群自时刻 t_1 至时刻 t_2 期间的密度变化满足方程

$$\dot{N}(t) = -\gamma N(t),$$

从而得到

$$N(t_2) = N(t_1)e^{-\gamma(t_2-t_1)}.$$

即种群在 t_1 时刻出生且到 t_2 时刻依然保持成活的比率为 $e^{-\gamma(t_2-t_1)}$.

因此, 考虑模型 (1.2) 中 $t - \tau$ 时刻单位时间内出生的幼年种群数为 $\alpha x_2(t - \tau)$, 而这些幼年种群在经历幼年阶段即 $[t - \tau, t]$ 这一阶段后的成活率为

$$e^{-\gamma[t-(t-\tau)]} = e^{-\gamma\tau}.$$

于是, 我们得到 t 时刻发育成熟的幼年个体数量表达项为

$$\alpha x_2(t - \tau) \cdot e^{-\gamma\tau} = \alpha e^{-\gamma\tau} x_2(t - \tau).$$

为了保持系统 (1.2) 中解关于初始条件的连续性, 我们要求

$$x_1(0) = \int_{-\tau}^0 \phi(t)e^{\gamma t} dt, \quad (1.3)$$

项 $\int_{-\tau}^0 \phi(t)e^{\gamma t} dt$ 即经历 $-\tau \leq t \leq 0$ 阶段后还成活的幼年个体数目之和.

假定 $\phi(t)$ 连续 (出于数学意义方面的原因) 且非负 (出于生物意义方面的原因), 则系统 (1.2) 的解存在、唯一且满足解对初始条件的连续依赖性.

对于 (1.2), 运用时滞方程的标准证明方法 (Aiello W G, Freedman H I, 1990) 证明了若 $x_2(0) > 0, x_1(t) > 0, -\tau \leq t \leq 0$, 则系统的所有解在 $t > 0$ 时刻均为严格正的.

考虑系统 (1.2) 的平衡点, 令 $\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$, 我们易得到系统具有两个非负平衡点: 零平衡点 E_0 及正平衡点 $\hat{E}$.

Aiello 与 Freedman(1990) 证明了 $E(0, 0)$ 的不稳定性且证明了正平衡点的全局渐近稳定性, 即

定理 1.1 若 $x_2(0) > 0, x_1(t) > 0$ 关于 $-\tau \leq t \leq 0$ 成立, 则有

$$\lim_{t \rightarrow \infty} [x_1(t), x_2(t)] = \hat{E}.$$

注 Aiello 与 Freedman 运用了一种较为复杂的方法证明了系统 (1.2) 正平衡点的全局渐近稳定性. Liu 和 Beretta(2006) 通过构造 Liapunov 函数, 获得了证明该正平衡点全局渐近稳定性的较为简洁的方法, 具体细节可参阅 Liu 和 Beretta (2006) 的文献.

定义 $K(\tau) = \widehat{x}_1(\tau) + \widehat{x}_1(\tau)$ 为种群的环境容纳量, Aiello 与 Freedman 在文献 (Aiello W G, Freedman H I, 1990) 中进一步考虑了时滞对量 $K(\tau)$ 的影响, 由定理 1.1 可得

$$K(\tau) = \frac{\alpha}{\beta\gamma} e^{-\gamma\tau} (\alpha + \gamma - \alpha e^{-\gamma\tau}).$$

从而若 $\alpha \leq \gamma$, 则 $dK/d\tau < 0$ 且 $K(\tau)$ 对一切 $\tau > 0$ 均严格递减; 而若 $\alpha > \gamma$, 则 $K(\tau)$ 在区间 $0 \leq \tau < \tau^*$ 关于 τ 递增, 而当 $\tau > \tau^*$ 时关于 τ 递减. 这里, 分界窗口

$$\tau^* = -\gamma^{-1} \log \left(\frac{\alpha + \gamma}{2\alpha} \right).$$

也就是说, 若 $\alpha > \gamma$, 则代表物种最终数量或密度的环境容纳量 $K(\tau)$ 在其幼年成熟期长度值 τ 满足 $\tau = -\gamma^{-1} \log \left(\frac{\alpha + \gamma}{2\alpha} \right)$ 时达到最大值.

这表明, 尽管系统 (1.2) 中种群的阶段结构不会影响系统正平衡点的全局渐近稳定性, 但是作为代表种群阶段结构的重要参数, 幼年的成熟期长度 τ 的确影响物种的环境容纳量, 也即物种最终的数量和密度. 因而, 在一定条件下, 合理地控制物种成熟期长度 τ , 可使得物种最终数量或密度 (即 $K(\tau)$) 达到最大值. 在种群的演化进程中, 种群常常会有许多策略以赢得自身种群的繁衍和延续. 上述的理论结果表明, 通过合理改变种群的成熟期长度来增加物种数量的策略是一种可行的演化策略.

基于 Aiello 和 Freedman(1990) 的工作, Aiello 等 (1992) 考虑了具有状态依赖型时滞阶段结构模型, 其中幼年成熟期的长度不再是一个固定的常数, 而是依赖于该种群数量的一个函数. 这一变化来自于大西洋鲸鱼有关数据. Gambell (1985) 的研究表明, 鲸鱼的幼年期长度依赖于其可获取的食物数量及其他要素. 比如, 考虑大西洋鲸鱼种群, 第二次世界大战以前, 由于鲸鱼数量庞大, 使得小型类鲸鱼与大型类鲸鱼分别要 7~10 年和 12~15 年才能成熟. 但是第二次世界大战后捕鲸技术的发展, 使得鲸鱼数量减少, 可获取的食物如磷虾相对来说比较丰裕, 这使得小型类鲸鱼只需要 5 年即能成熟, 相应的大型类鲸鱼成熟期也显著的缩短了. 对于固定食物供应情形来说, 由于每个个体可获取的食物量依赖于其种群的数量, Aiello 等 (Aiello W G, Freedman H I, Wu J H, 1992) 对模型 (1.2) 进行了改进, 包括时滞依赖于种群总数量且随着种群总数量增加而减小. 事实上, 这一成熟期长度与种群数量的递减性的相关也得到了生物学家们的证实, 如 Andrewartha 和 Birch (1954) 描述

了苍蝇幼虫 (蛹) 发育期与其密度的非线性函数关系. 记 $z(t) = x_1(t) + x_2(t)$, Aiello 等 (Aiello W G, Freedman H I, Wu J H, 1992) 将模型 (1.2) 改进为如下模型:

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = \alpha x_2(t) - \gamma x_1(t) - \alpha e^{-\gamma\tau(z)} x_2(t - \tau(z)), \\ \dot{x}_2(t) = \alpha e^{-\gamma\tau(z)} x_2(t - \tau) - \beta x_2^2(t), \\ x_1(t) = \varphi_1(t) \geq 0, \quad x_2(t) = \varphi_2(t) \geq 0, \quad -\tau_M \leq t \leq 0, \end{cases} \quad (1.4)$$

其中, α, β, γ 为正常数, $x_1(t)$ 和 $x_2(t)$ 分别表示幼年、成年种群在 t 时刻的密度; 函数 τ 表示幼年的平均成熟期长度, 满足 $\tau_m \leq \tau \leq \tau_M$ (其中 τ_m, τ_M 的定义见下式 (1.5)), 假定 $\tau'(z)$ 存在, 则有

$$\tau'(z) \geq 0, \quad 0 < \tau_m \leq \tau(z) \leq \tau_M,$$

这里 $\lim_{z \rightarrow 0^+} \tau(z) = \tau_m, \lim_{z \rightarrow \infty} \tau(z) = \tau_M$.

为了保证方程解的存在唯一性, 需要 $\tau(z(t))$ 满足 $t - \tau(z(t))$ 关于 t 严格单调递增, 即 $\frac{d\tau(z)}{dt} = \tau'(z)\dot{z}(t) < 1$. 我们可证, 若

$$\tau'(z) < 4\beta/\alpha^2, \quad (1.5)$$

则 $t - \tau(z(t))$ 关于 t 严格单调递增. 进而有

定理 1.2 若系统 (1.4) 满足 (1.5) 且 $x_1(t) \geq 0, t \geq 0$, 则有 $t - \tau(z(t))$ 关于 t 严格单调递增.

定理 1.3 若 $\varphi_2(t) > 0$ 对一切 $-\tau_M \leq t \leq 0$ 成立, 则有 $x_2(t) > 0, t \geq 0$.

定理 1.4 若下列条件之一成立:

- (i) $\gamma > \alpha$;
- (ii) $\widehat{x}_2 < \frac{\alpha + \gamma}{2\beta}$, 对一切 $\widehat{x}_2$;
- (iii) $\tau'(\widehat{z}) < 1/(\widehat{x}_2(2\beta\widehat{x}_2 - \alpha - \gamma))$,

则正平衡点 $\widehat{E}$ 存在且唯一.

定理 1.5 若 $\tau'(\widehat{z}) = 0$, 则 $\widehat{E}$ 是局部渐近稳定的.

定理 1.6 若

$$(i) \widehat{x}_2 \leq \frac{\alpha + \gamma}{2\beta}$$

或者

$$(ii) \widehat{x}_2 > \frac{\alpha + \gamma}{2\beta} \text{ 且 } \tau'(\widehat{z}) \leq \frac{2}{4\widehat{x}_2(2\beta\widehat{x}_2 - \alpha - \gamma)} \text{ 成立,}$$

则 $\widehat{E}$ 是局部渐近稳定的.

由于系统 (1.4) 平衡点具有复杂性质, 考虑该系统的全局动力行为非常困难, Aiello 等 (Aiello W G, Freedman H I, Wu J H, 1992) 还是得到了如下结果:

定理 1.7 记 $(x_1(t), x_2(t))$ 为系统 (1.4) 的解, 则

$$\alpha\beta^{-1}e^{-\gamma\tau_M} \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_2(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_2(t) \leq \alpha\beta^{-1}e^{-\gamma\tau_m},$$

且

$$\begin{aligned} \alpha^2\beta^{-1}\gamma^{-1}(e^{-\gamma\tau_M} - e^{-2\gamma\tau_m}) &\leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_1(t) \\ &\leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_2(t) \leq \alpha^2\beta^{-1}\gamma^{-1}(e^{-\gamma\tau_m} - e^{-2\gamma\tau_M}). \end{aligned}$$

易知, 当 $\tau'(z) \equiv 0$ (即 $\tau(z)$ 为常数) 时, 定理 1.7 推广了关于系统 (1.2) 的定理 1.1.

上述关于平衡点唯一性及其稳定性的结论需要前提条件: 避免幼年种群在迈向成年种群的过程中出现“后退”的行为, 即满足 $\tau'(z) < 4\alpha^{-2}\beta$. 从生物学意义上来说, 这表明当物种变化时, 由此带来的成熟期 τ 的变化不能过大, 这显然是有生物意义的.

1.3 非时滞型基本阶段结构模型

下面, 考虑模型 (1.1) 增长率满足马尔萨斯模型 ($B(t) = \alpha(t)x_m(t)$)、死亡率满足 Logistic 规律的情形, 陈兰荪等 (2000) 提出了如下非时滞型基本阶段结构模型:

$$D_i(t) = \gamma(t)x_i(t) + \eta(t)x_i^2(t), \quad D_m(t) = \theta(t)x_m(t) + \beta(t)x_m^2(t),$$

记 $\tau(t)$ 为幼年种群的成熟期长度, 则幼年种群的成熟率为 $\frac{1}{\tau(t)}$ (类似于传染病数学模型中染病者的恢复率与疾病平均持续时间互为倒数关系, 推导过程参见文献 (马知恩, 周义仓, 王稳地, 2004; Ma Z E, Zhou Y C, Wu J H, 2009), 因此系统 (1.1) 有如下形式:

$$\begin{cases} \dot{x}_i(t) = \alpha(t)x_m(t) - \gamma(t)x_i(t) - \Omega(t)x_i(t) - \eta(t)x_i^2(t), \\ \dot{x}_m(t) = \Omega(t)x_i(t) - \theta(t)x_m(t) - \beta(t)x_m^2(t), \end{cases} \quad (1.6)$$

其中, $\Omega(t) = \frac{1}{\tau(t)}$ 表示单位时间内幼年个体转化为成年个体的数量 (成熟率). 模型 (1.6) 相应的自治系统为

$$\begin{cases} \dot{x}_i(t) = \alpha x_m(t) - \gamma x_i(t) - \Omega x_i(t) - \eta x_i^2(t), \\ \dot{x}_m(t) = \Omega x_i(t) - \theta x_m(t) - \beta x_m^2(t), \end{cases} \quad (1.7)$$

这里, $\alpha, \gamma, \Omega, \eta, \theta, \beta$ 均为非负常数. Cui 和 Chen(2000) 得到如下结果: