

密度制约的

捕食—被捕食系统定性分析

李海银◎著

QUALITATIVE ANALYSIS OF
DENSITY-DEPENDENT PREDATOR-PREY SYSTEM



经济管理出版社
ECONOMY & MANAGEMENT PUBLISHING HOUSE

密度制约的

捕食—被捕食系统定性分析

李海银◎著

QUALITATIVE ANALYSIS OF
DENSITY-DEPENDENT PREDATOR-PREY SYSTEM



经济管理出版社
ECONOMY & MANAGEMENT PUBLISHING HOUSE

图书在版编目 (CIP) 数据

密度制约的捕食—被捕食系统定性分析 / 李海银著. —北京: 经济管理出版社, 2018. 4

ISBN 978-7-5096-5695-2

I. ①密… II. ①李… III. ①种群生态学—定性分析
IV. ①Q145

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 047892 号

组稿编辑: 高 娅

责任编辑: 高 娅

责任印制: 黄章平

责任校对: 陈 颖

出版发行: 经济管理出版社

(北京市海淀区北蜂窝 8 号中雅大厦 A 座 11 层 100038)

网 址: www.E-mp.com.cn

电 话: (010) 51915602

印 刷: 三河市延风印装有限公司

经 销: 新华书店

开 本: 720mm×1000mm/16

印 张: 13.25

字 数: 210 千字

版 次: 2018 年 5 月第 1 版 2018 年 5 月第 1 次印刷

书 号: ISBN 978-7-5096-5695-2

定 价: 68.00 元

· 版权所有 翻印必究 ·

凡购本社图书, 如有印装错误, 由本社读者服务部负责调换。

联系地址: 北京阜外月坛北小街 2 号

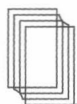
电话: (010) 68022974 邮编: 100836

前言

种群生态学是对给定种群本身的动力学特征和结构的研究,生物数学作为生物学和数学之间的交叉学科,包括传统的种群动力系统模型、传染病与流行病模型、神经网络模型以及医学动力学模型正在飞速发展着。生物种群的捕食和被捕食行为是生态系统中的一种普遍行为,捕食—被捕食模型是描述捕食者与被捕食者系统内种群数量动态变化的微分方程。由于种群间捕食关系的普遍存在性及重要性,捕食—被捕食模型受到国内外学者的广泛关注。

关于捕食—被捕食系统的动力性质和定性分析,国内外已有不少很好的教材和专著,但针对捕食者和被捕食者都具有密度制约的捕食—被捕食模型的定性分析,国内尚未有较系统地阐述这方面内容的书籍。笔者写作本书的目的是希望提供一本密度制约且具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的定性分析内容的专著。

本书第一章介绍了捕食—被捕食系统的研究现状和相关概念界定;第二章讨论了密度制约且具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的动力性质;



第三章在第二章的基础上对系统进行了深入讨论,尤其是通过讨论极限集的类型得到系统持久的充分必要条件,这不同于利用持久性理论得到持久性的条件;第四章介绍的是时滞系统的动力性质,也就是捕食者具有阶段结构的模型;第五章和第六章分别介绍了非自治系统的动力性质和周期解的唯一性;第七章讨论的是周期系统的持久性;第八章研究的是密度制约且具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的稳定性和 Hopf 分支。

希望本书的研究能够帮助读者了解相关领域的近代文献并从事研究工作。限于笔者水平,本书难免有错误与不妥之处,望得到广大读者的批评指正。

李海银

2018 年 2 月于河南财经政法大学

目录

第一章 绪论 / 1

第一节 研究背景与意义 / 1

第二节 捕食—被捕食系统的研究现状 / 2

第三节 研究内容、方法和意义 / 13

第四节 相关概念界定 / 17

第五节 本书的内容安排 / 22

本章小结 / 23

第二章 密度制约且具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—

被捕食系统的动力性质 / 24

第一节 模型引入 / 24

第二节 持久性和非持久性 / 27

第三节 模型 2.1 的稳定性 / 29

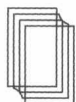
第四节 模型 2.2 的稳定性 / 33

本章小结 / 39

第三章 自治且具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—

被捕食系统的动力性质 / 41

第一节 模型引入 / 41



第二节 平衡点和它们的局部稳定性 / 43

第三节 边界平衡点的全局吸引力 / 48

第四节 系统持久性分析 / 52

第五节 正平衡点的全局吸引力 / 54

本章小结 / 61

第四章 时滞具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的动力性质 / 63

第一节 模型引入 / 63

第二节 平衡点和它们的局部稳定性 / 65

第三节 全局吸引力分析 / 72

本章小结 / 84

第五章 非自治密度制约具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的动力性质 / 86

第一节 模型引入 / 86

第二节 持久性和全局吸引力 / 89

第三节 周期解 / 97

本章小结 / 113

第六章 非自治密度制约具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的周期解的唯一性 / 115

第一节 模型引入 / 115

第二节 持久性 / 116

第三节 边界周期解的唯一性 / 125

第四节 全局吸引正周期解的唯一性 / 134

本章小结 / 142

第七章 具有密度制约和 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的周期捕食—被捕食系统的持久性 / 143

第一节 模型引入 / 143

第二节 持久性 / 144

本章小结 / 162

第八章 密度制约且具有 **Beddington-DeAngelis** 功能反应函数的
捕食—被捕食系统的稳定性和 **Hopf** 分支 / 163

第一节 模型引入 / 163

第二节 特征值分析和稳定性分析 / 165

第三节 **Hopf** 分支的特性 / 175

第四节 数值模拟 / 186

本章小结 / 189

参考文献 / 191

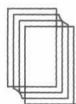
第一章 绪 论

第一节 研究背景与意义

我们要讨论的种群生态学是生态学的一个重要部分，主要研究的是种群本身的结构和各种动力学特征。除此之外，还有相关的种群和给定的种群之间相互作用时所发生的内在变化规律。我们知道在自然界中，生态关系是非常复杂的，使生态学在数学方法和结论上被越来越广泛地应用。可以说，种群生态学已经成为生态学中一个不可或缺的分支，并且种群生态学是迄今应用数学在生态学中研究得最深入、最广泛的一个成熟系统分支，还有它所包含的数学研究内容也很多，如常微分方程、泛函微分方程、偏微分方程、半群算子理论、动力系统等内容，这些都是数学中比较重要也是很有应用基础的内容。

种群生态学研究的是给定的种群本身所具有的动力学特征和动力学结构。当我们研究种群生态学时，数学会给我们提供研究方法和研究方式，从而就能阐述在生态学中所发生的有意思的问题；相反地，生态现象也可以作为测试对应数学理论的最终实践，因此可以说种群生态学是连接生态学 and 数学之间的纽带。

而生物数学是数学和生物学两个学科之间的交叉学科，生物数学的研究内容含有传统的种群动力系统模型、传染病与流行病模型、神经网络模型以及医学动力学模型，正在飞快地发展着。在生物种群中，捕食和被捕食作为生态系统中的—种非常常见的行为，其模型就是用来描述捕食者与被捕食者



在系统内种群数量所发生的动态变化的微分方程。

1926 年, Lotka-Volterra 模型分别由意大利数学家 Volterra 和美国数学家 Lotka 提出。1965 年, Holling 提出第 II 型 Holling 功能反应函数; 1975 年, Beddington 和 DeAngelis 提出 Beddington-DeAngelis 功能反应函数。这些使捕食—被捕食系统的功能反应函数随着时间的推移和学者的努力不断改进和发展着。并且基于比率依赖的捕食—被捕食模型, 作为 Beddington-DeAngelis 功能反应函数中的一种特殊情况, Kuang Yang 等对基于比率依赖的捕食—被捕食模型的研究使我们对生物系统的描述更加与实际生物环境相吻合, 这些成果也先后被收录到相关文献里。这些重要的研究最大限度地充实了种群动力学的研究内容, 同时也加快了种群动力系统的进展。T. G. Hallam、Y. Takeuchi、G. Butler 等学者在研究对非线性生态系统的种群持续性时就提出了关于种群持续生存的各种概念和观点, 为生态系统的持续性发展打下一定的理论基础。还有许多学者凭借非线性分析、动力系统、泛函微分方程和脉冲微分方程以及微分方程定性稳定性方法和微分方程全局理论等这些已经成熟的成果, 研究了种群生态模型中解的稳定性和分支等问题。

迄今, 这一领域在国内外的研究集中在这两个部分: 第一, 针对低维的 Volterra 系统, 它的稳定性和持续生存以及极限环和分支的问题; 第二, 当有大容量的环境污染时, 针对维数低的种群系统, 它的持续生存以及绝灭的阈值问题。并且种群之间捕食关系的重要性和普遍存在性这类原因, 使捕食—被捕食模型不仅在国内而且在国外也受到广大学者的热切关注。

第二节 捕食—被捕食系统的研究现状

关于捕食—被捕食系统的国内外研究现状, 我们可以通过下面五个部分来描述: 功能反应函数、密度制约、阶段结构、永久生存性和 Hopf 分支。

一、功能反应函数

我们知道, 1926 年意大利数学家 Volterra 和美国数学家 Lotka 分别独立提出了 Lotka-Volterra 模型, 且 Lotka-Volterra 模型可以用来刻画生态系统中

的捕食—被捕食关系、互惠关系和竞争关系，使用也是非常宽泛的。其中 Lotka-Volterra 系统为：

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - cx(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -dy(t) + fx(t)y(t) \end{cases} \quad (1-1)$$

在模型中， $x(t)$ 表示 t 时间被捕食者种群的密度， $y(t)$ 表示 t 时间捕食者种群的密度，并且 a 、 c 、 f 、 d 这些都是非负的常数。在模型中， $cx(t)$ 用来表示在单位时间内被捕食者被每一个捕食者吃掉的数量， $cx(t)$ 除了与 $x(t)$ 有关外也可以说明捕食者的捕食能力，这叫作捕食者对被捕食者的功能性反应。在系统 (1-1) 中确定出功能性反应和被捕食者的数量成正比，其中比例系数 f 意味着捕食能力，随着被捕食者数量的不断增大，被捕食者被每个捕食者在单位时间内吃掉的就会越来越多，并且这些在某种程度上也是合理的。然而，捕食者总有吃饱的时候，我们假定功能性反应与被捕食者数量 $x(t)$ 成正比，这就说明忽视了消化饱和这个原因，所以是与实际情形不完全符合的。

Walsh (1978) 讨论了被捕食者种群 $x(t)$ 和外界迁出或迁入的系统：

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - cx(t)y(t) + \gamma \\ \frac{dy(t)}{dt} = -dy(t) + fx(t)y(t) \end{cases} \quad (1-2)$$

在系统中， γ 代表的是迁移系数。

还有，Bojadziev 研究了被捕食者种群有生存资源限定（当然，也可以认为是种群自身以内生存竞争带来的内部扰乱）的系统：

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - cx(t)y(t) - \frac{a}{\theta}x^2(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -dy(t) + fx(t)y(t) \end{cases} \quad (1-3)$$

张锦炎 (1979) 讨论了捕食—被捕食种群都具有自身以内生存竞争带来的扰乱系统：

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - cx(t)y(t) - bx^2(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -dy(t) + fx(t)y(t) - ry^2(t) \end{cases} \quad (1-4)$$

另外, Pielou 研究了捕食者另有食物源头, 还把捕食者与被捕食者双方互相存在自身竞争扰乱作为因素的系统:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(t)(a - cy(t) - bx(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t)(h + fx(t) - ry(t)) \end{cases} \quad (1-5)$$

徐克学 (1999) 不仅认为捕食者另有食物源头, 还认为由被捕食者种群作为生存资源的限定使捕食者种群密度增长的增长率含有 $\frac{y(t)}{x(t)}$ 的负比例项时的模型如下:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - cx(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = hy(t) - f\frac{y(t)}{x(t)}y(t) \end{cases} \quad (1-6)$$

其中, $-f\frac{y(t)}{x(t)}$ 增加了被捕食者对捕食者的影响。当被捕食者充足时, $\frac{y(t)}{x(t)}$

小, 捕食者增长速度快; 当被捕食者不足时, $\frac{y(t)}{x(t)}$ 大, 捕食者的增长受到抑制, 速度慢。

同时, 也说明了捕食者对被捕食者数量的功能反应项应该是: 单位时间内把每个捕食者吃掉的被捕食者数量当作被捕食者数量的函数。从功能反应普遍来说有捕食者依赖型和比率依赖型这两种类型。正常情况下, 对于捕食者依赖型功能反应项来说仅仅是关于种群密度的函数。也就是说, 捕食者在单位时间内捕获被捕食者的平均个数仅仅依靠于被捕食者的种群密度。因为被捕食者依赖型功能反应项不能完全按照捕食者内部之间的相互关系而照搬, 所以有些生物学者就提出了在大多数情况下, 功能反应函数应当是按比

率依赖的,也就是捕食者依赖型。也就是说,捕食者的增长率不仅被捕食所决定,还应该由捕食者本身来决定,应该是被捕食者种群密度和捕食者种群密度之比这样的一个函数形式,这样就可以防止由于自身的丰富性从而被生物学所控制而形成的对立。同时,这样的理论也被大批野外观察和实验室的试验数据所验证。

值得一提的是, Holling (1965) 在试验的知识之上, 根据不同类型的物种, 他给出了三种不同类型的功能性反应函数 $\psi(x)$:

第一种是适合藻类细胞等低等生物的功能反应函数:

$$\psi(x) = \begin{cases} \frac{b}{a}x & 0 \leq x \leq a \\ b & x > a \end{cases} \quad (1-7)$$

第二种是适合无脊椎动物的功能反应函数:

$$\psi(x) = \frac{ax}{1+bx} \quad (1-8)$$

第三种是适合脊椎动物的功能反应函数:

$$\psi(x) = \frac{ax^2}{1+bx^2} \quad (1-9)$$

因此, Jsugie 和 Katayama 基于 Volterra 系统, 首先考虑到 Holling 型功能性反应函数和被捕食者种群的增长具有密度制约, 于 1999 年给出了下面的模型:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = rx(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K} \right) - \frac{x(t)^p y}{a+x(t)^p} \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t) \left(\frac{fx(t)^p}{a+x(t)^p} - d \right) \end{cases} \quad (1-10)$$

在模型中 r 、 K 、 f 、 d 均为正常数, 它们分别意味着被捕食者种群的内禀增长率, 周围环境对被捕食者种群的最大限度的容纳量, 捕食者种群的转化率以及捕食者种群的死亡率。还有, a 、 p 也是正常数, 并且 $a^{\frac{1}{p}}$ 意味着捕食者种群的半饱和常数。在模型中, 函数 $\frac{x^p}{a+x^p}$ 是捕食者对被捕食者的功能性反应。

当 $p \leq 1$ 时, 函数是 Holling II 型的功能性反应函数, 而且这个函数是严格递增有上界且上凸的; 当 $p < 1$ 时, 函数是 Holling III 型的功能性反应函数, 而且这个函数还有拐点出现。也就是说, 反应函数曲线是“S”形的。

基于我们前面讨论的 Holling I、II 和 III 这三种功能反应函数, 捕食—被捕食系统已经成为生物数学学者们研究的最基本的系统, 使具有作为原有系统的 Holling's II 功能反应函数的 Kolmogorov 捕食—被捕食模型受到了很大的挑战。主要是由于很多生物学者认为在许多情况下, 特别是在被捕食者必须寻找食物 (导致必须要分享或争夺食物), 导致捕食—被捕食系统中的功能性反应函数应当是被捕食者依赖性的。很多学者指出, 在功能反应函数中, 很多次有被捕食者依赖性出现, 还有文献也指出被捕食者的活动实际上是互相扰乱的, 致使出现了竞争效应。所以, 只有被捕食者具有依赖性的功能性反应函数被捕食者具有依赖性的功能性反应函数代替才更符合实际, 上面的这些理论就是由 Arditi 以及 Ginzburg 构造的、这些年被 Kuang 和 Beretta 所讨论的有名的比率依赖功能反应函数。以下这个系统就是基于比率依赖的捕食—被捕食系统:

$$\begin{cases} x'(t) = x(t) \left(a - bx(t) - \frac{cy(t)}{my(t) + x(t)} \right) \\ y'(t) = y(t) \left(-d + \frac{fx(t)}{my(t) + x(t)} \right) \end{cases} \quad (1-11)$$

其中, 在系统中含有捕食者之间的互相作用。

在生物数学中已经存在很多有名的功能反应函数, 如 Holling I ~ III, 以及分别由 Beddington (1975)、DeAngelis 等 (1975) 构造的 Beddington-DeAngelis、比率依赖、Crowley-Martin 和 Hassell-Varley 功能反应函数。在这诸多的功能反应函数里, Beddington-DeAngelis 功能反应函数明显比其他的功能反应函数更具有优越性, 其中最明显的是功能反应中的捕食者依赖是所公布的数据中几乎普遍存在的现象, 并且从理论上也指出具有捕食者依赖性的动力系统和具有被捕食者依赖性的动力系统的差距还是不小的。由 Beddington (1975) 和 DeAngelis 等 (1975) 分别提出的具有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统是:

$$\begin{cases} x'(t) = x(t) \left(a - bx(t) - \frac{cy(t)}{m_1 + m_2x(t) + m_3y(t)} \right) \\ y'(t) = y(t) \left(-d + \frac{fx(t)}{m_1 + m_2x(t) + m_3y(t)} \right) \end{cases} \quad (1-12)$$

在系统中, 捕食者以 Beddington-DeAngelis 功能反应函数 $cxy/(m_1 + m_2x + m_3y)$ 消耗着被捕食者且生长率为 $fx/(m_1 + m_2x + m_3y)$ 。最近几年有很多文献展开了对带有 Beddington-DeAngelis 功能反应函数的捕食—被捕食系统的讨论。

二、密度制约

让我们先来了解 Logistic 方程中的非密度制约方程。可以用微分方程来刻画种群增长的连续过程, 设 $N(t)$ 为 t 时刻种群的数量, 则种群的瞬时增长率 $\frac{dN(t)}{dt}$ 为:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_m N(t) \quad (1-13)$$

其中, r_m 为种群的内禀自然增长率, 方程 (1-13) 的解是:

$$N(t) = N_0 e^{r_m t} \quad (1-14)$$

从表达式 (1-14) 中能看出, 当 $t \rightarrow \infty$ 时有 $N(t) \rightarrow \infty$, 结论很明显与实际情况不符合, 所以要进行改进, 于是就有了以下的密度制约方程。

Verhulst-Pearl (1938) 认为实际增长率不仅仅是内禀增长率, 在一定环境中, 种群的增长应当总是存在一个上限 K , 当种群的数量 (或者密度) $N(t)$ 渐渐朝着它的上限 K 上升时, 实际增长率就会渐渐减少, 所以就提出了被人们称为 Verhulst-Pearl 的方程:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_m \frac{N(t) [K - N(t)]}{K} \quad (1-15)$$

在方程中, K 称为负载容量, 也称为容纳量。此时的实际增长率为 $r = r_m \frac{(K-N)}{K}$, 当种群数值增加到 K 值时, $r \rightarrow 0$ (即出生率 = 死亡率)。这些表明增长率 r 与种群密度之间成反比, 也就是当密度增大时增长率反而下降,



生态学家称这种现象为对增长率的密度制约效应。

当我们考虑被捕食者的密度制约因素时, Holling II 型功能性反应的捕食—被捕食模型, 也可以称为 Michaelis-Menten 型依赖被捕食的捕食—被捕食模型:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = rx(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K} \right) - \frac{cx(t)y(t)}{1+mx(t)} \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t) \left(\frac{fx(t)}{1+mx(t)} - d - ry(t) \right) \end{cases} \quad (1-16)$$

在模型中, c 、 r 均为正常数, 且分别意味着捕获率和捕食者之间的内部竞争。

并且 Hairston、Slobodkin (1960) 和 Rosenzweig (1969) 在 20 世纪 60 年代就用这个模型来解释生物学中著名的 “Paradox of Enrichment” 现象, 也就是随着容纳量 K 的增加, 捕食者的平衡密度不断变大, 但食物的平衡密度却逐渐变小, 所以模型的平衡点就由稳定变为不稳定。Luck (1990) 指出该模型不会出现既小又稳定的平衡密度, 这就引发了后来被称为 “Biological Control Paradox” 的争论。实际上, 在许多成功的生物学案例中, 捕食者的平衡密度低于容纳量的 2%。这些年与之相对应的比率依赖模型也被许多学者讨论, 其中, Davidson 和 Chaplain (2002) 还讨论了该系统具有离散时滞时的稳定性态。

受某些环境的影响使捕食者是密度制约性的, 而且许多的证据也表明一些捕食者由于环境的因素而依赖于密度。Kratina 等 (2009) 也指出, 不管捕食者具有高密度时还是低密度时捕食者密度制约都是非常重要的。所以, 只考虑被捕食者密度制约是远远不够的, 还需要考虑捕食者的密度制约。捕食者和被捕食者都具有密度制约的系统是:

$$\begin{cases} x'(t) = x(t) \left(a - bx(t) - \frac{cy(t)}{my(t) + x(t)} \right) \\ y'(t) = y(t) \left(-d - ry(t) + \frac{fx(t)}{my(t) + x(t)} \right) \end{cases} \quad (1-17)$$

在模型中, r 意味着捕食者密度制约的比率。

三、阶段结构

种群的整个生命历程是由一些互不重叠的阶段所构成的，这些阶段我们称为种群的阶段结构，且属于同一个阶段的个体明显会有广泛的相似性，但是属于不同阶段的个体的习性差异很大。比如，苍蝇种群的成长阶段可分成四个：卵、幼虫（蛆）、蛹以及成虫。其中，卵在低于 13°C 不发育，低于 8°C 或者高于 42°C 就会死掉。对幼虫来说，最适合的环境温度（培养基料温度）是 $30\sim 40^{\circ}\text{C}$ 。蛹在低于 12°C 时会终止发育，在高于 45°C 时就会死掉，在 27°C 的条件下羽化后变成蝇就可以开始活动和摄食。可以看出，温度的高低对于苍蝇的每个阶段都有着直接的影响，所以，用有区分的阶段结构系统研究苍蝇种群增长会比把从卵到苍蝇看成一体的研究系统更为精确，也更和现实相吻合。众所周知，自然界种群的成长有一个成长发育的过程，也就是从幼年到成年、从不成熟到成熟、从成年到老年等。并且每个成长阶段都会体现出不同的特征，比如幼年种群没有生育能力、捕食能力，生存能力相比来说也显得虚弱，和其他物种竞争有限资源的能力也要差些，还经常会有某些类型的幼年病，比起成年种群更容易死亡，难以做大范围的迁移等；然而，成年种群不仅具有生育能力以及捕食能力，而且生存能力也较强，有能力做大范围的迁移，也有能力与其他种群竞争一定范围内的有限资源，有时也会有某种类型成年特有的疾病等。所以说，种群在每个生命的各个阶段所具有的生理机能（死亡率、出生率、竞争力和扩散率等）差别是很明显的。此外，成年种群和幼年种群之间还存在互相作用（如捕食、合作和竞争等），这些都会在不同程度上影响种群的持久和绝灭。所以，当我们对种群进行研究时，考虑具有阶段结构的模型就显得非常有实际意义。

在实际环境中，几乎每个动物都存在幼年 and 成年两个不同阶段。其实在 1990 年以前，阶段结构模型就已经引起了一些学者的注意。Aidlo 和 Freedman (1990) 创建了有名的单种群具有时滞的阶段结构模型，把它作为 Logistic 模型的一个非常适合的推展。这个模型对成熟种群假定了一个平均年龄，这个平均年龄作为一个常数时滞，说明了未成熟种群的时滞，也说明了未成熟种群的时滞出生率和降低未成熟到成熟的存活率，具体为：