

丛书主编：陈兰荪

陆征一 王稳地 主编

2

生物数学  
丛书

# 生物数学前沿

生物数学丛书 2

# 生物数学前沿

陆征一 王稳地 主编

科学出版社  
北京

## 内 容 简 介

本书着重介绍数学生物学研究中的生物动力系统的最新研究成果，包括传统的种群动力学模型，传染病与流行病模型，神经网络模型以及医学动力学模型等。

本书可供高等院校数学、生物学等相关专业的本科生、研究生、教师以及有关科技工作者参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

生物数学前沿/陆征一, 王稳地主编. —北京: 科学出版社, 2008  
(生物数学丛书; 2)

ISBN 978-7-03-022137-7

I. 生… II. ①陆… ②王… III. 生物数学—研究 IV. Q-332  
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008) 第 076262 号

责任编辑: 陈玉琢 / 责任校对: 陈丽珠

责任印制: 赵德静 / 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>

铭浩彩色印装有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2008 年 6 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2008 年 6 月第一次印刷 印张: 15

印数: 1—2 500 字数: 278 000

**定价: 46.00 元**

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈长虹〉)

## 《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，然而在 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，各学科之间的分界已渐渐变得模糊了，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逐渐地形成生物现象建模，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。到今天，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 年就被联合国科教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，刊登了题为“科学下一个浪潮——生物数学”的特辑，其中英国皇家学会院士 Lan Stewart 教授预测，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”我们知道已有近百年的历史：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注目的“生物信息论”，“生物数学”经历了百年迅速地发展，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（二十多年共出书 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，方便了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”发生兴趣的人越来越多，他（她）

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，关于“生物数学”的硕士生、博士生不断培养出来，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，为了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，为培养人才作出贡献。

陈兰荪

2008年2月

## 前　　言

《生物数学前沿》由国内十几位在生物数学前沿工作的学者联合撰写而成。我们希望本书能够给同行与相关学科的学者提供一个参考。

本书着重介绍数学生物学研究中的生物动力系统的最新研究成果，包括传统的种群动力学模型，传染病与流行病模型，神经网络模型以及医学动力学模型。

本书的 520 余篇文献可以给读者提供相关研究中的参考。

本书编写历时一年，其写作以及完成得到了国家自然科学基金，国家重点基础规划项目等资助。我们感谢在编撰、校对、录入方面给我们帮助的连新泽、吕贵臣和罗勇。

本书的出版正值中国生物数学会第六届年会召开，也恰逢中国生物数学研究的开创者和推动者陈兰荪先生七十周岁华诞。陈兰荪先生为中国科学院数学与系统科学研究院数学研究所研究员、博士生导师，大连理工大学“海天学者”特聘教授，中国数学会生物数学学会理事长，《生物数学学报》主编，《International Journal of Biomathematics》主编，《系统科学与数学》常务编委，《应用生态学报》，《数学研究与评论》，《微分方程年刊》，《Journal of Biological Systems》等刊物的编委，《数学辞海》第四卷（应用数学卷）副主编、生物数学分支学科主编，美国《数学评论》和德国《数学文摘》评论员。1992 年被授予国家有突出贡献专家称号。

陈先生早年从事常微分方程定性理论研究，在 Hilbert 第十六问题的研究中，于 1979 年得到了  $H(2) \geq 4$ 。此结果被许多国内、外专著所引用。从 20 世纪 80 年代初开始从事生物数学研究，是我国生物数学研究的开创者与组织者。从 1984 年开始主持召开了第一届至第五届全国生物数学学术会议，并先后主持召开了四次国际生物数学学术会议（1988：西安，1997：杭州，2002 年：桂林，2007 年：福建武夷山）。主编出版了两本会议论文集：Advanced Topics in Biomathematics, Proceedings of the International Conference on Mathematical Biology, Hangzhou, 1997（新加坡世界科学出版社出版），Advances in Mathematical Biology, Discrete and Continuous Dynamical Systems: Series B, 4(3), 2004（21 届国际数学家大会生物数学卫星会议论文集）。

此外，他在数学生态学模型、分子作用动力学模型以及传染病数学模型等方面作了许多深入的工作，在国内外刊物上发表论文 370 篇，其中 220 篇被 SCI 检索，被 SCI 刊物引用 1008 次，单篇最高引用率为 66 次。陈兰荪先生几十年的教育生

涯, 可谓桃李满天下, 陈先生的学生, 很多都已成为大学的教授, 并在生物数学的研究中继续作出贡献。

在此, 我们谨以本书, 恭祝陈兰荪先生的七十华诞!

陆征一 王稳地

2008年5月20日

# 目 录

## 《生物数学丛书》序

### 前言

<b>第一章 自治/时间周期的 Kolmogorov 竞争系统</b> .....	<b>蒋继发 姚道路</b>	<b>1</b>
§1.1 引言 .....		1
§1.2 Smale 构造 .....		2
§1.3 自治 Kolmogorov 竞争系统的几何约化 .....		4
§1.4 自治 Kolmogorov K 型竞争系统的几何约化 .....		7
§1.5 周期 Kolmogorov 竞争系统的几何约化 .....		11
§1.6 结束语 .....		15
<b>第二章 生物系统中的反应扩散动力学</b> .....		
..... 靳 祯 刘权兴 申红霞 宋 妮 霍 罂 宋 礼		16
§2.1 生物斑图动力学 .....		16
§2.2 反应扩散方程的行波解 .....		29
§2.3 反应扩散系统中的分支问题 .....		38
<b>第三章 一致持续生存理论及其在生物动力系统中的应用</b> .....	<b>刘胜强</b>	<b>48</b>
§3.1 引言 .....		48
§3.2 一致持续生存理论在自治时滞系统中的应用 .....		49
§3.3 一致持续生存理论在非自治时滞系统中的应用 .....		53
§3.4 结论 .....		55
<b>第四章 人群流动对疾病传播的影响</b> .....	<b>刘贤宁 崔景安</b>	<b>57</b>
§4.1 引言 .....		57
§4.2 种群在多个斑块间迁移的 SIS 模型 .....		58
§4.3 种群在迁移过程中存在路途感染的 SIS 模型 .....		61
§4.4 出入境处有健康检查的 SIQS 模型 .....		64
§4.5 注记 .....		68
<b>第五章 种群动力系统的时滞影响</b> .....	<b>吕贵臣 陆征一</b>	<b>69</b>
§5.1 引言 .....		69
§5.2 单种群情形 .....		70
§5.3 对角时滞全不为零的情形 .....		72
§5.4 对角时滞全为零的情形 .....		75

---

§5.5 具有密度制约非时滞项的系统 .....	77
§5.6 结束语 .....	80
<b>第六章 具有时滞的 Hopfield 神经网络系统全局稳定的充要条件 .....</b>	
..... 马万彪 张尚国 81	
§6.1 引言 .....	81
§6.2 Hopfield 神经网络微分系统的耗散性 .....	83
§6.3 二维 Hopfield 神经网络微分系统全局稳定的充要条件 .....	85
§6.4 三维 Hopfield 神经网络微分系统全局稳定的充分与必要条件 .....	85
§6.5 $n$ 维 Hopfield 神经网络微分系统全局稳定的充分与必要条件 .....	86
§6.6 数值计算例子与结论 .....	87
<b>第七章 种群资源管理和开发的微分方程模型 .....</b> 郭红建 宋新宇 91	
§7.1 引言 .....	91
§7.2 单种群情形 .....	92
§7.3 两种群及多种群情形 .....	98
§7.4 生物系统论和控制论中的种群管理模型 .....	109
§7.5 结束语 .....	113
<b>第八章 基因调控网络模型 .....</b> 唐三一 肖燕妮 114	
§8.1 引言 .....	114
§8.2 分子生物学的中心法则 .....	114
§8.3 基因调控网络的基序和模块 .....	116
§8.4 布尔网络模型 .....	118
§8.5 微分方程模型 .....	122
§8.6 混合模型 .....	132
§8.7 随机模型 .....	136
§8.8 后记 .....	137
<b>第九章 非自治传染病模型的持久性与绝灭性 .....</b> 张太雷 滕志东 139	
§9.1 引言 .....	139
§9.2 非自治 SIRS 模型 .....	140
§9.3 非自治 SEIRS 模型 .....	147
§9.4 结束语 .....	151
<b>第十章 周期时变和脉冲多种群恒化器模型的研究 .....</b> 王凤筵 153	
§10.1 引言 .....	153
§10.2 连续周期时变的竞争微生物培养模型 .....	154
§10.3 连续周期输入和冲稀的食物链培养系统的共存和复杂性 .....	157
§10.4 脉冲输入食物链微生物连续培养模型 .....	159

---

§10.5 脉冲输入输出的食物链微生物连续培养模型 .....	161
§10.6 结束语 .....	164
<b>第十一章 传染病入侵动力学分析 .....</b>	<b>王稳地 165</b>
§11.1 引言 .....	165
§11.2 种群扩散与传染病流行 .....	165
§11.3 非线性传染率的影响 .....	170
<b>第十二章 癌症形成机理的数学建模分析 .....</b>	<b>张兴安 李俊峰 陈兰荪 176</b>
§12.1 引言 .....	176
§12.2 癌细胞的基因突变与突变细胞的增殖 .....	176
§12.3 癌症的多次打击模型 .....	178
§12.4 癌细胞的反应扩散方程模型 .....	181
<b>第十三章 结核病动力学模型与研究 .....</b>	<b>刘璐莉 周义仓 187</b>
§13.1 结核病的传播情况 .....	187
§13.2 全球结核病的流行现状 .....	188
§13.3 我国结核病的流行现状 .....	189
§13.4 结核病模型 .....	190
§13.5 我们近期的工作 .....	199
§13.6 结核病建模与研究中需要进一步考虑的问题 .....	201
<b>参考文献 .....</b>	<b>203</b>

# 第一章 自治/时间周期的 Kolmogorov 竞争系统

蒋继发 姚道路

## §1.1 引言

假设  $x_i(t)$  表示种群  $i$  的数目,  $i = 1, 2, \dots, n$ . 则种群  $i$  的相对变化率 (the per capita growth rate) 是

$$\frac{1}{x_i(t)} \frac{dx_i(t)}{dt}.$$

如果这一相对变化率是已知的, 为

$$f_i(x_1, x_2, \dots, x_n),$$

则这一  $n$  种群随时间变化的动力学方程为

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x_1, x_2, \dots, x_n), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (1.1.1)$$

自从 1936 年 Kolmogorov<sup>[196]</sup> 研究这类系统以后, 人们通常称 (1.1.1) 为 Kolmogorov 系统. 如果 Kolmogorov 系统满足

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \leq 0 (\geq 0), \quad \forall x_k \geq 0, \quad i \neq j, \quad (1.1.2)$$

则 (1.1.1) 称为竞争(合作)的. (1.1.1) 称为强竞争的, 如果

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) > 0, \quad \forall x_k \geq 0, \quad i \neq j. \quad (1.1.3)$$

当 (1.1.1) 依赖于时间变量时, 只要 (1.1.2) 或 (1.1.3) 成立, 我们赋予同样的名词.

竞争系统的研究具有很长的历史, 它诞生于 20 世纪 20 年代. 一类简单的系统, 即相对变化率是线性的, 由 Lotka<sup>[248]</sup> 和 Volterra<sup>[416]</sup> 各自独立地奠定

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (1.1.4)$$

Volterra 用 (1.1.4) 来研究生物种群间的相互演化关系, 而 Lotka<sup>[248]</sup> 用系统 (1.1.4) 来研究化学反应和生物. 因此, 后人称 (1.1.4) 为 Lotka-Volterra 系统(简称为 LV 系统).

随着科学的不断发展, LV 系统在自然科学和社会科学的很多学科中的重要作用越来越突出, 并频繁出现于各类重要问题的研究中。在物理学中, 利用 LV 系统研究激光物理<sup>[203]</sup> 和等离子物理<sup>[204]</sup> 等的耦合波; 在流体力学中, 利用 LV 系统证明通向湍流新途径的存在<sup>[39~42]</sup> 和气体的混沌<sup>[262]</sup>; LV 系统在中性网络中的应用见文献 [303]; 在经济学和对策论中, LV 系统具有广泛的应用<sup>[471, 156, 157, 304, 366]</sup>, 它与 1994 年诺贝尔经济奖得主 J.C.Harsanyi, J.F.Nash 和 R.Selten 的非合作对策理论有密切关系<sup>[156]</sup>; 同时, LV 系统是著名的 KdV 方程的离散化<sup>[30, 31]</sup>, 并且物理、生物、生态、化学、经济等学科中大量的 ODE 系统都可以转换成 LV 系统<sup>[157, 35]</sup>。

几十年来, 有大量的专著研究 Kolmogorov 系统(见 May<sup>[274]</sup>, Freedman<sup>[103]</sup>, Murray<sup>[297]</sup> 及其中的参考文献)。但是, 自从 20 世纪 80 年代, M. Hirsch<sup>[148~153]</sup> 创立了单调动力系统以后, 竞争系统的长期性态, 特别是其几何性态, 有了重要的研究进展, 本文仅对 Kolmogorov 竞争系统动力学的几何性态作一综述。

## §1.2 Smale 构造

本节介绍 1976 年 Smale<sup>[368]</sup> 构造的例子, 说明任意给定一个  $n - 1$  维的向量场可以被嵌入到一个强竞争的系统中去, 且该强竞争系统以标准的  $n - 1$  维单形作为整体吸引子。

首先, 把任意给定的  $C^k(k \geq 1)$  的  $n - 1$  维向量场

$$F : \mathbb{R}^{n-1} \rightarrow \mathbb{R}^{n-1}$$

放入标准的  $n - 1$  维单形

$$\Delta_{n-1} = \left\{ x \in \mathbb{R}_+^n \mid \sum_{i=1}^n x_i = 1 \right\}$$

的内部  $\text{Int}\Delta_{n-1}$  中去。这由关系

$$\begin{array}{ccc} \mathbb{R}^{n-1} & \xrightarrow{F} & \mathbb{R}^{n-1} \\ \tau_1 \downarrow & & \downarrow \tau_2 \\ \text{Int}\Delta_{n-1} & \xrightarrow{h} & H \end{array}$$

给出。这里,  $\tau_1 : \mathbb{R}^{n-1} \rightarrow \text{Int}\Delta_{n-1}$ ,  $\tau_2 : \mathbb{R}^{n-1} \rightarrow H = \left\{ x \in \mathbb{R}^n \mid \sum_{i=1}^n x_i = 0 \right\}$  是  $C^\infty$  同胚。因此,

$$h = \tau_2 \circ F \circ \tau_1^{-1} : \text{Int}\Delta_{n-1} \rightarrow H$$

为  $n - 1$  维向量场  $F$  诱导出的  $\text{Int}\Delta_{n-1}$  上的向量场。

## §1.2 Smale 构造

由  $F$  诱导的方程为

$$\frac{dx_i}{dt} = h_i(x), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.2.1)$$

其中,

$$\sum_{i=1}^n h_i(x) = 0, \quad x \in \text{Int}\Delta_{n-1}.$$

在  $\text{Int}\Delta_{n-1}$  内,  $\prod_{i=1}^n x_i \neq 0$ . 因此, (1.2.1) 拓扑等价于

$$\frac{dx_j}{dt} = \prod_{i=1}^n x_i h_j(x), \quad j = 1, 2, \dots, n. \quad (1.2.1)'$$

我们可以把 (1.2.1)' 写成

$$\frac{dx_j}{dt} = x_j g_j(x), \quad j = 1, 2, \dots, n, \quad (1.2.2)$$

其中,

$$\sum_{i=1}^n x_i g_i(x) = 0, \quad x \in \text{Int}\Delta_{n-1}.$$

此时, 可以认为  $\text{Int}\Delta_{n-1}$  上的向量场已经自然地延拓至  $\Delta_{n-1}$ .

令

$$S(x) = \sum_{i=1}^n x_i,$$

$$p(s) = \begin{cases} 1, & |s - 1| < 1 \\ 0, & s \notin \left[\frac{1}{2}, \frac{3}{2}\right], \end{cases}$$

$$g(x) = (g_1(x), g_2(x), \dots, g_n(x)), \quad x \in \Delta_{n-1}.$$

现在把  $g$  延拓到  $\mathbb{R}_+^n$  上

$$\hat{g}(x) = \frac{P\left(\sum_{i=1}^n x_i\right)}{P(1)} g\left(\frac{x}{\sum_{i=1}^n x_i}\right),$$

其中,

$$P(s) = \int_0^s p(\sigma) d\sigma = \begin{cases} 0, & 0 \leq s \leq \frac{1}{2}, \\ > 0, & s > \frac{1}{2}. \end{cases}$$

取  $\eta > 0$ , 定义

$$f_i(x) = 1 - S(x) + \eta p \left( \sum_{i=1}^n x_i \right) \hat{g}_i(x), \quad 1 \leq i \leq n.$$

由  $p$  的定义, 当  $0 < \eta \ll 1$  时, 对应的 (1.1.1) 是强竞争系统, 且

$$\frac{d}{dt} S(x(t)) = S(x(t))(1 - S(x(t))).$$

这说明对每个非平凡解,

$$S(t) \rightarrow 1, \quad \text{当 } t \rightarrow \infty.$$

在  $\Delta_{n-1}$  上,

$$\frac{dx_i}{dt} = \eta h_i(x), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (1.2.3)$$

它与对应的 (1.2.1) 是拓扑共轭的.

Smale 的这一构造说明:  $n$  维强竞争系统的动力系统, 至少不比  $n-1$  维向量场生成的动力系统简单, 或者说,  $n$  维强竞争系统具有任意复杂程度的动力学性质, 比如奇异吸引子、混沌等.

$n$  维强竞争系统的动力系统到底有多复杂? 如果用维数来描述的话, 它与  $n-1$  维向量场生成的动力系统有何区别? 这是我们下一节要回答的问题. 粗略来说, 作为大类来说,  $n$  维竞争系统的动力系统与  $n-1$  维向量场生成的动力系统是一样的.

### §1.3 自治 Kolmogorov 竞争系统的几何约化

这一节里, 我们总假设自治常微分方程系统 (1.1.1) 是连续可微的, 用  $\Phi$  表示其产生的流, 满足:

**耗散性** 存在一个紧不变集合  $\Gamma$ , 它一致吸引任意一个紧的初始点集.  $\Gamma$  的特征是从其中出发的每条轨道在整个  $\mathbb{R}$  上有定义;

**不可约性** 对任意  $x \in \mathbb{R}_+^n$ ,  $Df(x)$  是不可约的;

**竞争性**  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \leq 0, \forall x_k \geq 0, i \neq j$ .

定义序关系:

$$x \leq y \Leftrightarrow x_i \leq y_i, \quad i = 1, 2, \dots, n;$$

$$x \ll y \Leftrightarrow x_i \ll y_i, \quad i = 1, 2, \dots, n;$$

$$x < y \Leftrightarrow x \leq y \text{ 且 } x \neq y.$$

这些序关系是由  $\mathbb{R}_+^n$  导出的.

我们称点  $z$  在集合  $S \subset \mathbb{R}^n$  的下边界  $\partial_- S$  上当且仅当存在  $S$  中序列  $\{s_i\}$  收敛于  $z$  且  $z \ll s_i$ ; 但不存在  $S$  中序列  $\{x_i\}$  收敛于  $z$  且  $x_i \ll z$ .  $S$  的上边界  $\partial_+ S$  可以类似的定义.

对系统的每个平衡点  $p$ , 我们在  $\mathbb{R}_+^n$  中定义下面的集合.

$$R(p) = p \text{ 的排斥盆} = \{x \in \mathbb{R}_+^n : \lim_{t \rightarrow -\infty} \Phi_t(x) = p\}.$$

$$R_-(p) = p \text{ 的下排斥盆} = \{x \in R(p) : \Phi_{-t}(x) \ll p, t > 0 \text{ 充分大}\}.$$

$$R_+(p) = p \text{ 的上排斥盆} = \{x \in R(p) : \Phi_{-t}(x) \gg p, t > 0 \text{ 充分大}\}.$$

$$M_-(p) = \text{下排斥盆的下边界} = \partial_- R_-(p).$$

$$M_+(p) = \text{上排斥盆的下边界} = \partial_+ R_+(p).$$

由耗散性,  $\infty$  可以认为是一个排斥子, 我们类似定义

$$R(\infty) = \infty \text{ 的下排斥盆} = \mathbb{R}_+^n \setminus \Gamma.$$

$$R_-(\infty) = R(\infty).$$

$$R_+(\infty) = \emptyset.$$

$$M_-(\infty) = \infty \text{ 下排斥盆的下边界} = \partial_- R(\infty).$$

$$M_+(\infty) = \emptyset.$$

令  $\mathcal{E}$  表示 (1.1.1) 的平衡点或奇点的集合. 下面的定理属于 Hirsch<sup>[153]p.64, Theorem 4.2</sup>, 刻画了这些集合的不变性, 上下边界的无序性和 Lipschitz 连续性.

**定理 1.3.1** 设  $p, q$  为  $\mathcal{E} \cup \{\infty\}$  中的两个元素, 则

(a)  $R(p), R_-(p), R_+(p), M_-(p)$  和  $M_+(p)$  为不变集;

(b)  $R(p), R_-(p)$  和  $R_+(p)$  是序凸的;  $R_-(p), R_+(p)$  在  $\mathbb{R}_+^n$  中相对开;

(c) 当  $p \neq q$  时,  $R_-(p) \cap R_-(q)$  和  $M_-(p) \cap M_-(q)$  为空集;

(d)  $M_-(p)$  在强序关系  $\ll$  下无序,  $M_-(p) \cap \text{Int} \mathbb{R}_+^n$  在严格序关系  $<$  下无序;

(e) 令  $E$  为  $\mathbb{R}^n$  中  $n-1$  维超平面, 其法向量  $v$  满足  $v \gg 0$ ,  $P_E : \mathbb{R}^n \rightarrow E$  是到  $E$  的垂直投影映射. 那么  $P_E|_{M_-(p)} = g_E : M_-(p) \rightarrow U$  是到  $E$  的一个开子集  $U$  的同胚;  $g_E$  和  $(g_E)^{-1}$  都是 Lipschitz 的;

(f) 如果  $R_-(p)$  非空, 则  $R_-(p)$  是一个开的  $n$  维胞腔, 而  $M_-(p)$  是一个开的  $n-1$  维胞腔, 称集合  $S$  为一个  $n$  维胞腔是指它与  $\mathbb{R}^n$  同胚;

(g) 如果  $p$  或  $x$  属于  $\text{Int} \mathbb{R}_+^n$  并有  $x \in \text{clos} M_-(p)$  和  $x < p$ , 则  $x \in M_-(p)$ , 这里  $\text{clos} M_-(p)$  表示  $M_-(p)$  在  $\mathbb{R}_+^n$  中的闭包;

(h) 对  $R_+(p)$  和  $M_+(p)$ , 类似于 (c),(d),(e) 和 (f) 的结果成立.

该定理的证明是通过时间反转把竞争系统转化成合作系统, 然后利用 Hirsch 开创的单调动力系统理论完成其证明.

我们定义子集族  $\mathcal{F} = \{M_-(q) : q \in \mathcal{E} \cup \{\infty\}\}$ , 其中有限奇点为下排斥子}.  $\mathcal{F}$  是可数的, 其中每一子集是  $\text{Int}\mathbb{R}_+^n$  中两两不交的不变  $n - 1$  维胞腔, 每一个都是 Lipschitz 子流形, 在强序下是无序的, 在  $\text{Int}\mathbb{R}_+^n$  中严格序下是无序的. Hirsch<sup>[153]</sup> 的主要结果之一如下:

**定理 1.3.2** 存在  $\mathbb{R}_+^n$  中两两不交的不变  $n - 1$  维胞腔可数族  $\mathcal{F} = \{M_i\}$  具有下列性质:

(a) 每一条非收敛的持续轨道渐近于某个  $M_i$  的一条轨道, 也就是说, 如果  $x$  的轨道是持续的,  $\omega(x) \subset M_i \cap \text{Int}\mathbb{R}_+^n$ , 其中  $x \notin M_i$ , 则存在唯一  $y \in M_i$  使得  $\lim_{t \rightarrow \infty} |\Phi_t(x) - \Phi_t(y)| = 0$ ;

(b)  $\mathcal{F}$  中的每一个  $M_i$  是 Lipschitz 子流形;

(c)  $\mathcal{F}$  中的每一个  $M_i$  在强序下是无序的, 在  $\text{Int}\mathbb{R}_+^n$  中严格序下是无序的.

**注释 1.3.3**  $y$  存在的唯一性部分由 Gyllenberg 和 Wang<sup>[129]</sup> 证明.

Hirsch<sup>[153]</sup> 对于强竞争系统证明了如下更强的结论:

**定理 1.3.4** 假设 (1.1.1) 是强竞争和耗散的. 如果原点是一个排斥子, 则存在整体吸引子  $\Sigma$  使得每条非平凡的轨线渐近于  $\Sigma$ , 其中  $\Sigma$  通过径向投影同胚于  $\Delta_{n-1}$ .

按照 Hirsch<sup>[153]</sup> 和 Zeeman<sup>[473]</sup>, 我们称  $\Sigma$  为负载单形 (carrying simplex). 回忆 Smale 的构造, 我们可以看出 Hirsch 的后一个结果是 Smale 构造的逆. 由此可见, 原点是排斥子的耗散强竞争系统与低一维的向量场具有完全相同的动力学性质. 另外, 这样一个负载单形是小种群的增长和大种群的竞争最终的平衡状态, 类似于 Logistic 模型中的 carrying capacity.

这些定理表明竞争系统的动力学是余维为 1 的: 所有有趣的动力学都是发生在余维为 1 的 Lipschitz 子流形上. 这一结果对低维竞争系统更为有力, 它隐含两维竞争系统的每条轨线是收敛的; 三维竞争系统的 Poincaré-Bendixson 定理成立: 平衡点有限时, 任一紧极限集或者是独点; 或者是一条闭轨; 或者是连接平衡点的环-奇闭轨. 因此, 人们容易给出三维竞争系统的闭轨存在的准则, 比如, 假设定理 1.3.4 的条件成立, 且系统是持续的. 如果系统有唯一的正奇点是不稳定的, 则系统存在稳定的极限环. Smith<sup>[370]</sup> 对这类三维系统给出了分类: 假设所有闭轨都是双曲的, 则系统有奇数个极限环, 每一极限环  $\gamma$  的吸引域由它在负载单形  $\Sigma$  上的吸引域  $B_\Sigma(\gamma)$  和一维变的正向量丛的笛卡儿积构成.

Zeeman<sup>[473]</sup> 通过零斜率线

$$\frac{dx_i}{dt} = 0, i = 1, 2, 3$$

和指标理论, 在三维强竞争 LV 系统 ( $b_j > 0, a_{ij} < 0, \forall i, j$ ) 中定义了组合等价关系, 并证明了三维强竞争 LV 系统总共有 33 种等价类: 其中前 18 类没有正平衡点, 因而所有轨线趋于平衡点; 类型 19-25 有正平衡点, 但在  $\Sigma$  上为鞍点, 故其每条轨线也趋于平衡点; 文献 [61, 79] 排除了类型 32 和 33 存在闭轨的可能性. 因此, 只有类型 26-31 可能存在闭轨, 把这方面结果综述如下:

Zeeman<sup>[473]</sup> 证明了类型 26-31 均可产生 Hopf 分支; Hofbauer 和 So<sup>[160]</sup> 首先研究三维强竞争 LV 系统的极限环个数问题, 对类型 27, 即  $\Sigma$  边界为异缩环, 证明了两个极限环的存在性, 并猜测三维强竞争 LV 系统极限环存在的最大个数是 2; Lu 和 Luo<sup>[258]</sup> 对类型 26, 28, 29 也证明了两个极限环的存在性; Lu 和 Luo<sup>[259]</sup> 对类型 27, Gyllenberg, Yan 和 Wang<sup>[132]</sup> 对类型 29 分别给出了三个极限环的存在性, 对 Hofbauer 和 So<sup>[160]</sup> 的猜测给予了否定的回答; Xiao 和 Li<sup>[464]</sup> 对无异缩环情形证明了极限环的有限性. 但是, 三维强竞争 LV 系统的极限环存在的最大个数(大于等于 3) 仍然是一个没解决的公开问题. 能否给出一个四维强竞争 LV 系统使得具有奇异吸引子或混沌发生?

定理 1.3.2 中的每个  $M_i$  是 Lipschitz 的, 因而几乎处处光滑. Hirsch<sup>[153]</sup> 提出了: 是否每个  $M_i$  是光滑的? Mierczyński<sup>[284, 285]</sup> 在持续性假设下给出了  $C^1(C^r)$  光滑性的结果. 对于任意维强竞争的系统 (1.1.4), Zeeman<sup>[472]</sup> 研究  $\Sigma$  的几何形状对整体动力学的影响, 证明: 只要  $\Sigma$  是凸的, 或凹的, 则唯一正平衡点是全局稳定的.

## §1.4 自治 Kolmogorov K 型竞争系统的几何约化

在上一节, 竞争的意义是对标准锥  $\mathbb{R}_+^n$  而言的. 任意给定一个非标准锥  $K = \mathbb{R}_+^k \times (-\mathbb{R}_+^{n-k})$ ,  $0 \leq k \leq n$ , 我们同样可以定义竞争和合作. 假设自治常微分方程系统 (1.1.1) 是连续可微的, 用  $\Phi$  表示其产生的流.

如果  $Df(x)$  具有形式

$$\begin{pmatrix} A & -B \\ -C & D \end{pmatrix}, \quad (1.4.1)$$

这里  $A$  为  $k \times k$  合作矩阵 ( $0 \leq k \leq n$ ),  $B$  为  $k \times (n-k)$  非负矩阵,  $C$  为  $(n-k) \times k$  非负矩阵,  $D$  为  $(n-k) \times (n-k)$  合作矩阵; 则称 (1.1.1) 为 **K 型合作的**.

(1.1.1) 称为(**K 型**) 竞争的当且仅当  $-Df(x)$  为 (**K 型**) 合作的.  
由锥  $K$  导出的序关系如下:

$$x \leqslant_K y \Leftrightarrow y - x \in K;$$

$$x \ll_K y \Leftrightarrow y - x \in \text{Int}K;$$

$$x <_K y \Leftrightarrow y - x \in K \setminus \{0\}.$$