

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2022.03.014

成熟时滞对 Wolbachia 在蚊子种群中的传播影响研究

李雅芝^{1,2}, 任新志³

1. 黔南民族师范学院 数学与统计学院, 贵州 都匀 558000;

2. 黔南州复杂系统与智能优化重点实验室, 贵州 都匀 558000; 3. 西南大学 数学与统计学院, 重庆 400715

摘要: 建立了一个 Wolbachia 在蚊子种群中的传播模型, 并考虑蚊子种群的成熟时滞, 主要研究时滞对 Wolbachia 传播的影响. 首先, 通过理论分析发现零解是不稳定的; 其次, 理论分析了常数时滞对模型动力学行为的影响, 发现 Wolbachia 会完全入侵蚊子种群; 最后, 通过数值模拟讨论了周期时滞对模型动力学行为的影响, 发现 Wolbachia 部分替代周期解和完全替代周期解都有可能存在, 与出生率和历史值有关.

关键词: 蚊子种群; 成熟时滞; Wolbachia; 稳定性; 周期解

中图分类号: O193 **文献标志码:** A

文章编号: 1673-9868(2022)03-0118-07

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Study on the Influence of Maturation Delay on Spread of Wolbachia in Mosquito Population

LI Yazhi^{1,2}, REN Xinzhi³

1. School of Mathematics and Statistics, Qiannan Normal University for Nationalities, Duyun Guizhou 558000, China;

2. Key Laboratory of Complex Systems and Intelligent Optimization of Qiannan, Duyun Guizhou 558000, China;

3. School of Mathematics and Statistics, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In this paper, a propagation model of Wolbachia in mosquito population is established. The maturation delay of mosquito population is considered, and the influence of delay on Wolbachia propagation is mainly studied. Firstly, theoretical analysis revealed that the zero solution is unstable. Secondly, analyzing the influence of constant delay on the dynamic behavior of the model indicated that Wolbachia could completely invade the mosquito population. Finally, the influence of periodic delay on the dynamic behavior of the model is discussed by numerical simulation. It is found that both partial and complete alternative periodic solutions of Wolbachia are possible, which are related to birth rate and historical value.

收稿日期: 2020-05-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(11901326, 11901477); 贵州省教育厅 2019 年度科技拔尖人才项目(黔教合 KY 字[2019]063); 贵州省教育厅 2019 年度创新群体项目(黔教合 KY 字[2019]067); 黔南民族师范学院 2018 年高层次人才研究专项项目(qnsyrc201808).

作者简介: 李雅芝, 副教授, 主要从事动力系统的研究.

Key words: mosquito population; maturation delay; Wolbachia; stability; periodic solution

蚊子是世界上最致命的动物之一, 由其传播的疾病每年导致数百万人死亡^[1]. 因此, 持续的蚊虫控制工作对于预防这些疾病的爆发非常重要.

Wolbachia 是一种革兰氏阴性菌, 是世界上分布最为广泛的共生菌, 并且可以人工植入埃及伊蚊体内^[2]. 研究发现 Wolbachia 可以抑制登革热病毒在蚊子体内的复制并且可以降低病毒的传染性^[3], 故使用 Wolbachia 控制蚊媒传染病的传播备受关注. Wolbachia 对蚊子的繁殖影响主要有: 垂直传播和细胞质分离 (CI), 即携带 Wolbachia 的雌性的下一代也会携带此种菌, 正常雌性与携带 Wolbachia 的雄性的下一代会因细胞质分离而死亡.

近年来, 许多文献利用数学模型研究了 Wolbachia 在蚊虫种群中的传播. 文献[4]提出并分析了 Wolbachia 感染蚊子种群与未感染蚊子种群之间的基本竞争模型, 然后, 利用反馈控制技术设计了 Wolbachia 的引入方案. 文献[5-7]分别建立了具有脉冲一般出生和死亡率函数的脉冲模型、具有脉冲出生和投放的性别结构和状态依赖脉冲的综合控制模型, 对使用 Wolbachia 控制蚊媒传染病的各种控制策略进行了研究. 文献[8]考虑了环境的异质性, 建立了两种机制随机切换的数学模型. 研究发现: 在均匀环境中维持的 Wolbachia 的初始状态在异质环境中会灭绝, 频繁的环境转换有利于 Wolbachia 的传播. 此外, 文献[9-11]等都讨论了宿主、媒介和疾病之间的相互作用.

本文将建立具有成熟时滞的蚊子种群模型, 通过理论分析和数值模拟讨论时滞对 Wolbachia 传播的影响.

1 模型建立

文献[12]建立了如下数学模型描述 Wolbachia 在蚊子种群中的传播:

$$\begin{cases} I'(t) = \beta b I(t) - (d + D)(I(t) + U(t))I(t) \\ U'(t) = (1 - \beta) b I(t) + b \left(1 - \frac{q I(t)}{I(t) + U(t)}\right) U(t) - (d + D)(I(t) + U(t))U(t) \end{cases} \quad (1)$$

其中: $I(t)$ 表示被 Wolbachia 感染的蚊子数量, $U(t)$ 表示未被 Wolbachia 感染的蚊子数量; $\beta \in [0, 1]$ 是垂直传播的可能性; $q \in [0, 1]$ 是 CI 影响的可能性; $b > 0$ 是出生率; $d > 0$ 是死亡率; $D \geq 0$ 是适合度损失. 模型(1)考虑了 Wolbachia 的垂直传播和 CI 两种影响, 由文献[3]可知, 对于某种特定的 Wolbachia 菌株, 其垂直传播率和 CI 影响发生的可能性都近似接近 1, 也即, 如果雌性蚊子感染了 Wolbachia, 其后代也会感染; 正常雌性蚊子与感染雄性蚊子的后代会因为发生 CI 而死亡. 所以, 我们假设 $\beta = 1$, $q = 1$, 并忽略掉适合度的影响 ($D = 0$). 蚊子的一生有 4 个阶段 (卵、幼虫、蛹、成虫), 从卵到成虫大约需要 14 ~ 21 d, 雌性蚊子的寿命约 3 个月, 故蚊子的成熟时间不能被忽略, 此因素可用成熟时滞描述. 而成熟时滞又受季节性影响, 故考虑为周期时间依赖的时滞, 记为 $\tau(t)$. 根据文献[13]的方法, 将 $\tau(t)$ 引入模型(1)中得到如下模型:

$$\begin{cases} I'(t) = (1 - \tau'(t)) e^{-\delta \tau(t)} b I(t - \tau(t)) - d(I(t) + U(t))I(t) \\ U'(t) = (1 - \tau'(t)) e^{-\delta \tau(t)} \frac{b U^2(t - \tau(t))}{I(t - \tau(t)) + U(t - \tau(t))} - d(I(t) + U(t))U(t) \end{cases} \Bigg\} t \geq 0 \quad (2)$$

$$\begin{cases} I(t) = \mu(t) > 0 \\ U(t) = \nu(t) > 0 \end{cases} - \bar{\tau} \leq t \leq 0,$$

其中: δ 为幼年蚊子的死亡率, $e^{-\delta \tau(t)}$ 是幼年蚊子成熟的可能性. $\tau(t)$ 是 $[0, +\infty)$ 上的非负、有界且连续可微的 ω -周期函数, 满足 $0 \leq \tau(t) \leq \bar{\tau}$, 常数 $\bar{\tau} = \sup_{t \geq 0} \{\tau(t)\}$, $\bar{\tau} \geq 0$; $\mu(t)$ 和 $\nu(t)$ 是关于 $t \in [-\bar{\tau}, 0]$ 的正连续函数.

2 解的适定性与平凡解

首先引入如下定义: 令 $\mathcal{X} := C([-\bar{\tau}, 0], \mathbb{R}^2)$, 且具有最大模. 如果函数 $x(\cdot) \in C([-\bar{\tau}, \infty), \mathbb{R}^2)$,

则 $x_t \in \mathcal{X}$ 可被定义为 $x_t(\theta) = x(t + \theta)$, $\forall \theta \in [-\bar{\tau}, 0]$. 对任意 $\phi \in \mathcal{X}$, 定义 $f(t, \phi) = (f_1(t, \phi), f_2(t, \phi))$, 其中

$$f_1(t, \phi) = (1 - \tau'(t))e^{-\delta\tau(t)} b\phi_1(-\tau(t)) - d(\phi_1(0) + \phi_2(0))\phi_1(0)$$

$$f_2(t, \phi) = (1 - \tau'(t))e^{-\delta\tau(t)} \frac{b\phi_2^2(-\tau(t))}{\phi_1(-\tau(t)) + \phi_2(-\tau(t))} - d(\phi_1(0) + \phi_2(0))\phi_2(0)$$

因为 $\tau(t)$ 是 ω -周期的, 故有 $f(t + \omega, \phi) = f(t, \phi)$. 所以, 模型(2) 是一个 ω -周期泛函微分系统.

假设 $g(t)$ 是一个连续的 ω -周期函数, 令

$$\bar{g} = \max_{t \in [0, \omega]} g(t) \quad \underline{g} = \min_{t \in [0, \omega]} g(t)$$

则对于系统(2) 解的适定性有如下结果.

引理 1 对任意 $\phi = (\phi_1, \phi_2) \in \mathcal{X}_+ := C([-\bar{\tau}, 0], \mathbb{R}_+^2)$, 系统(2) 在 $[0, \infty)$ 上有唯一的非负有界解 $S(t, \phi)$ ($S_0 = \phi$).

证 在 \mathcal{X}_+ 的每个紧子集上, $f(t, \phi)$ 关于 ϕ 是连续且 Lipschitz 的. 所以, 对任意 $\phi \in \mathcal{X}_+$, 系统(2) 在其最大存在区间上有唯一的具有初值 $S_0 = \phi$ 的解 $S(t, \phi)$.

定义 $b_c = (1 - \tau'(t))e^{-\delta\tau(t)} b$. 由系统(2) 可知:

$$I'(t) = b_c I(t - \tau(t)) - d(I(t) + U(t))I(t)$$

$$U'(t) = \frac{b_c U^2(t - \tau(t))}{I(t - \tau(t)) + U(t - \tau(t))} - d(I(t) + U(t))U(t)$$

我们令

$$I'(t) = 0$$

则有

$$I(t) + U(t) = \frac{b_c}{d}$$

易知

$$U'(t) \leq \frac{b_c U^2(t - \tau(t))}{I(t - \tau(t)) + U(t - \tau(t))} - dI(t)U(t) := V'(t)$$

又令

$$V'(t) = 0$$

并由

$$I(t) + U(t) = \frac{b_c}{d}$$

可得到

$$I(t) = U(t) = \frac{b_c}{2d}$$

再令

$$\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*) := \left(\frac{\bar{b}_c}{2d}, \frac{\bar{b}_c}{2d} \right)$$

对任意给定的 $\rho \geq 1$, 令

$$[0, \rho \mathbf{x}^*]_{\mathcal{X}} := \{ \phi \in \mathcal{X} : 0 \leq \phi(\theta) \leq \rho \mathbf{x}^*, \forall \theta \in [-\bar{\tau}, 0] \}$$

则 $[0, \rho \mathbf{x}^*]_{\mathcal{X}}$ 是关于 \mathcal{X} 的有序区间.

容易证明: 对任意 $\psi \in [0, \rho \mathbf{x}^*]_{\mathcal{X}}$ ($\psi_i(0) = 0 \sim (\psi_i(0) = \rho x_i^*)$, $i = 1, 2$) 和 $t \in \mathbb{R}$, 有 $f_i(t, \psi) \geq 0 \sim (f_i(t, \psi) \leq 0)$. 进一步地, $[0, \rho \mathbf{x}^*]_{\mathcal{X}}$ 对于系统(2) 是正不变的. 通过选择任意大的 ρ 即可得到解关于 \mathcal{X}_+ 的正性和有界性. 证毕.

定理 1 系统(2) 有一个种群灭绝平衡态 $(0, 0)$, 且是不稳定的.

证 $(0, 0)$ 的存在性容易得到, 此略去. 定义 $Y(t) = (I(t), U(t))$ 为系统(2)的任意解, 且 $|Y(t)| = \sqrt{I_{(t)}^2 + U_{(t)}^2}$. 对于 $t \in [t_0 - \bar{\tau}, t_0]$, $Y(t) = \Phi(t)$. 定义 $\Phi(t)$ 的范数为 $\|\Phi\| = \sup\{|\Phi(t)| : t_0 - \bar{\tau} \leq t \leq t_0\}$.

假设 $(0, 0)$ 是稳定的. 则对任意 $\epsilon > 0$, 存在 $\delta = \delta(t_0, \epsilon) > 0$ 使得 $|Y(t)| < \epsilon$ 对于任意的 $t \geq t_0$ 和 $\Phi(t) (\|\Phi\| \leq \delta)$ 成立. 令 $Y(t)$ 是系统(2) 满足 $I_0 = \inf\{I(t) : t_0 - \bar{\tau} \leq t \leq t_0\} > 0$ 的解, 则 $I_0 \leq \delta$. 下一步, 我们将证明 $I(t) > \frac{I_0}{2}$ 对所有的 $t \geq t_0$ 成立.

假设对任意 $t \geq t_0$, $I(t) > \frac{I_0}{2}$ 不成立. 则存在一个 $t_1 > t_0$ 使得对于 $t \in [t_0 - \bar{\tau}, t_1)$ 有 $I(t) > \frac{I_0}{2}$ 和 $I(t_1) = \frac{I_0}{2}$. 所以, $I'(t_1) \leq 0$. 由系统(2) 的第一个方程知:

$$I'(t_1) = (1 - \tau'(t_1))e^{-\delta\tau(t_1)} bI(t_1 - \tau(t_1)) - d(I(t_1) + U(t_1))I(t_1)$$

由于 $|Y(t)| < \epsilon$, 则有 $I(t_1) < \epsilon$ 和 $U(t_1) < \epsilon$. 所以,

$$I'(t_1) > (1 - \tau'(t_1))e^{-\delta\bar{\tau}} bI(t_1 - \tau(t_1)) - 2d\epsilon I(t_1)$$

我们取

$$\epsilon = \frac{(1 - \tau'(t_1))e^{-\delta\bar{\tau}} b}{3d}$$

则有

$$I'(t_1) > (1 - \tau'(t_1))e^{-\delta\bar{\tau}} b \left(I(t_1 - \tau(t_1)) - \frac{2}{3} I(t_1) \right) > 0$$

故对任意的 $t \geq t_0$, 有 $I(t) > \frac{I_0}{2}$ 成立, 矛盾. 所以 $(0, 0)$ 是不稳定的. 证毕.

3 成熟时滞的影响

因为 $\tau(t) \in [0, \bar{\tau}]$, 所以, 我们首先分析常数时滞的情况. 令 $\tau(t) = r$, 系统(2) 存在如下两个非平凡平衡态 (I^*, U^*) :

$$E_1 = \left(0, \frac{e^{-\delta r} b}{d} \right) \quad E_2 = \left(\frac{e^{-\delta r} b}{d}, 0 \right)$$

下分析 E_1 和 E_2 稳定性, 将系统(2) 在 (I^*, U^*) 处线性化后可写为

$$x'(t) = \mathbf{A}x(t) + \mathbf{B}x(t - r) \tag{3}$$

其中 $x(t) = (I(t), U(t))^T$ 且

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} b_{11} & 0 \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix}$$

这里

$$a_{11} = -d(2I^* + U^*) \quad a_{12} = -dI^* \quad a_{21} = -dU^* \quad a_{22} = -d(I^* + 2U^*)$$

且有

$$b_{11} = e^{-\delta r} b \quad b_{21} = -\frac{e^{-\delta r} b U^{*2}}{(I^* + U^*)^2} \quad b_{22} = e^{-\delta r} b \left[1 - \frac{I^{*2}}{(I^* + U^*)^2} \right]$$

假设系统(2) 具有形如 $x(t) = ce^{\lambda t}$ ($c \neq 0$) 的解, 则可得到系统(3) 的特征方程如下:

$$0 = \det(\lambda \mathbf{I} - \mathbf{A} - e^{-\lambda r} \mathbf{B})$$

展开得

$$\lambda^2 - (\text{tr}(\mathbf{A}))\lambda + \det(\mathbf{A}) + e^{-2\lambda r} \det(\mathbf{B}) + e^{-\lambda r} [\det(a^1 | b^2) + \det(b^1 | a^2) - (\text{tr}(\mathbf{B}))\lambda] = 0$$

其中: a^1, a^2 分别为矩阵 \mathbf{A} 的第一列和第二列; b^1, b^2 分别为矩阵 \mathbf{B} 的第一列和第二列.

可以计算得到

$$\begin{aligned} \operatorname{tr}(\mathbf{A}) &= -3d(I^* + U^*) & \det(\mathbf{A}) &= 2d^2(I^* + U^*)^2 \\ \operatorname{tr}(\mathbf{B}) &= e^{-\delta r} b \left[2 - \frac{I^{*2}}{(I^* + U^*)^2} \right] & \det(\mathbf{B}) &= e^{-2\delta r} b^2 \left[1 - \frac{I^{*2}}{(I^* + U^*)^2} \right] \\ \det(a^1 | b^2) &= -d e^{-\delta r} b (2I^* + U^*) \left[1 - \frac{I^{*2}}{(I^* + U^*)^2} \right] \\ \det(b^1 | a^2) &= -e^{-\delta r} b d \left[(I^* + 2U^*) + \frac{I^* U^{*2}}{(I^* + U^*)^2} \right] \end{aligned}$$

则在 $\mathbf{E}_1 = \left(0, \frac{e^{-\delta r} b}{d}\right)$ 处, 特征方程为

$$(\lambda + b e^{-\delta r} - b e^{-\delta r} e^{-\lambda r})(\lambda + 2b e^{-\delta r} - b e^{-\delta r} e^{-\lambda r}) = 0 \quad (4)$$

由特征根的符号易知 \mathbf{E}_1 是不稳定的.

在 $\mathbf{E}_2 = \left(\frac{e^{-\delta r} b}{d}, 0\right)$ 处, 特征方程为

$$(\lambda + e^{-\delta r} b)(\lambda + 2b e^{-\delta r} - b e^{-\delta r} e^{-\lambda r}) = 0 \quad (5)$$

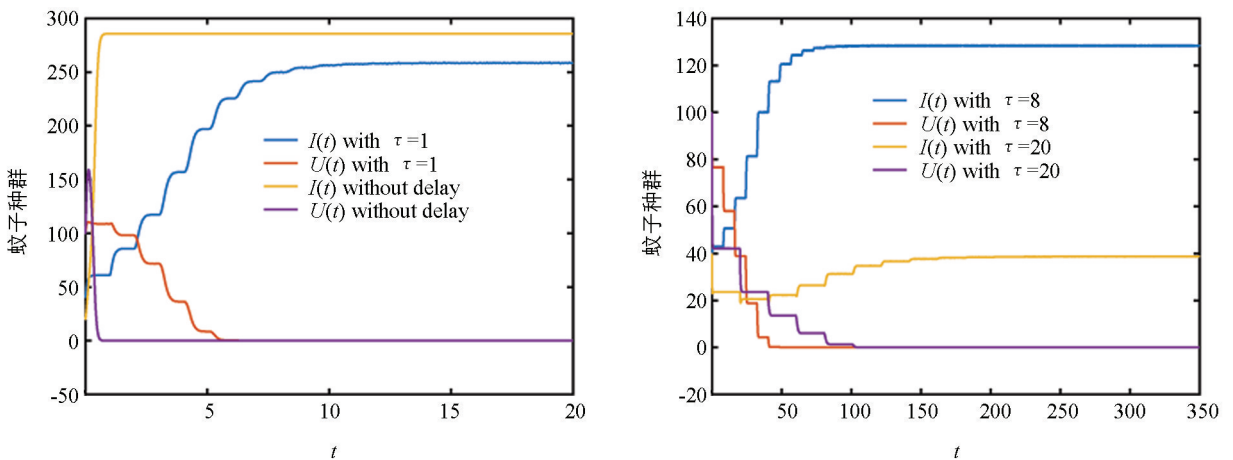
易知 \mathbf{E}_2 是渐近稳定的.

综上可得如下结果:

定理 2 在区域 $\{(I, U): I, U \geq 0\}$ 中, 当 $\tau(t) = r$ 时, 系统(2)有两个非平凡平衡态 \mathbf{E}_1 和 \mathbf{E}_2 , 且 \mathbf{E}_1 是不稳定的, \mathbf{E}_2 是局部渐近稳定的.

由定理 2 可知: 如果垂直传播是完全的, Wolbachia 最终将完全入侵蚊子种群. 图 1a 将系统(2)在有时滞 $((\mu(t), \nu(t)) = (20, 100))$ 和有时滞 $((I_0, U_0) = (20, 100))$ 两种情况下的动力学行为做了比较, 比较结果见表 1. 表 1 说明: 有时滞的 ODE 系统将高估蚊子总量, 这对蚊子种群的控制是不利的, 因此成熟时滞对于蚊子种群的动力学行为有重要影响.

图 1b 将不同时滞对系统(2)动力学行为的影响做了对比. 可以看出: 时滞越小, 系统(2)解趋于稳定的时间越短, 也即, 如果环境有利于蚊子的成熟, Wolbachia 完全入侵蚊子种群的速度会加快. 但从蚊子总量看, 相比于大时滞, 小时滞会使环境中会有更多的蚊子. 在实际中, 我们应该寻找平衡这两种相互影响的方法.



a. 有、无时滞情况对比

b. 不同时滞对比

参数取值为 $b=20, d=0.07, \delta=0.1$.

图 1 时滞对系统(2)动力学行为的影响

表 1 图 1a 结果对比

	解趋于稳定的速度	蚊子总量
有时滞	较慢	较少
无时滞	较快	较多

当成熟时滞是周期函数 $\tau(t)$ 时, 我们将通过数值模拟讨论时滞对系统(2)动力学行为的影响. 根据广州市的登革热数据, 拟合出成熟时滞表达式为:

$$\tau(t) = \frac{8\tilde{\tau}_{\max}}{\tilde{\tau}(t)}$$

其中

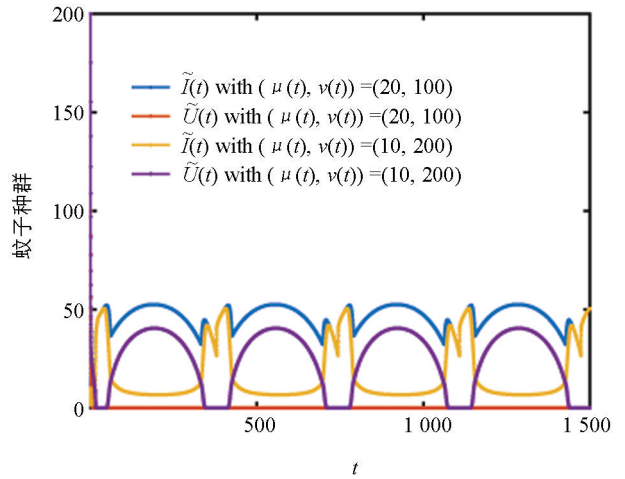
$$\tilde{\tau}(t) = (\alpha - \beta) + 2\beta \left(\frac{1}{3} + \frac{1}{3} \cos\left(\frac{2\pi(t - \gamma)}{365}\right) \right)^{0.5}$$

并且

$$\alpha = 23.6 \quad \beta = 13 \quad \gamma = 196$$

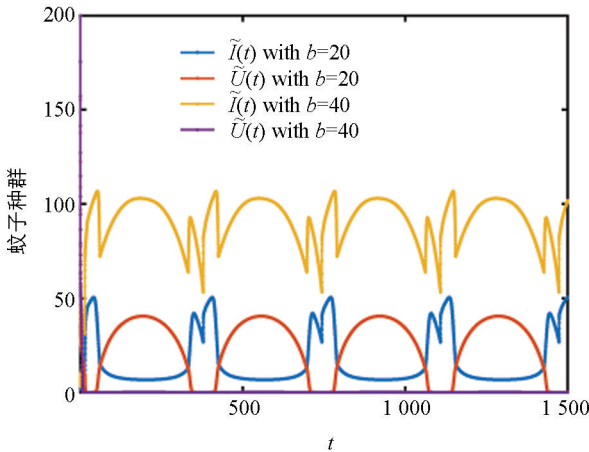
图 2 显示了不同历史值对系统(2)周期解的影响. 可以看出: $(\mu(t), \nu(t)) = (20, 100)$ 时, 正常蚊子种群将会灭绝; $(\mu(t), \nu(t)) = (10, 200)$ 时, 正常蚊子种群与携带 Wolbachia 的蚊子种群共存, 并呈现周期波动. 从取值来看, 当携带 Wolbachia 的蚊子种群在历史值中所占比例较大时, Wolbachia 会完全入侵野生蚊子种群.

图 3 在图 2 历史值的基础上, 研究了不同出生率对系统(2)周期解的影响. 图 3a 中 $(\mu(t), \nu(t)) = (10, 200)$, 当 $b = 20$ 时两种蚊子种群共存, 当 $b = 40$ 时正常蚊子种群灭绝, 图 3b 中 $(\mu(t), \nu(t)) = (20, 100)$, 当 $b = 10$ 时两种蚊子种群共存, 当 $b = 20$ 时正常蚊子种群灭绝, 说明出生率越大, 越有利于 Wolbachia 的传播.

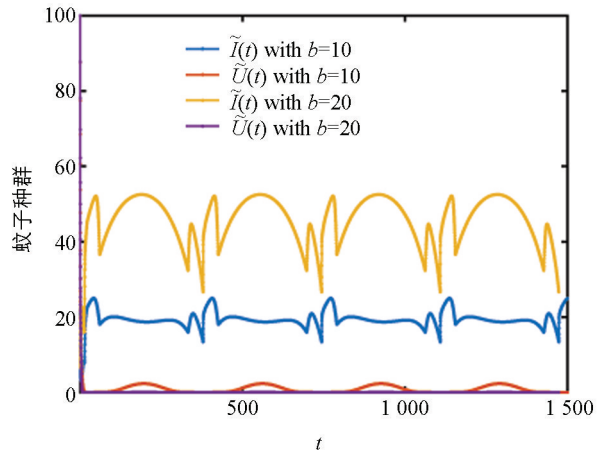


参数取值为 $b = 20, d = 0.07, \delta = 0.1$.

图 2 不同历史值对系统(2)周期解的影响



a. $(\mu(t), \nu(t)) = (10, 200)$



b. $(\mu(t), \nu(t)) = (20, 100)$

参数值取为 $d = 0.07, \delta = 0.1$.

图 3 不同出生率对系统(2)周期解的影响

4 结语

本文主要研究成熟时滞对 *Wolbachia* 传播的影响. 研究发现: ① 对于常数时滞, 时滞越大越有利于疾病的控制; ② 携带 *Wolbachia* 的蚊子种群在历史值中所占比例越大, 越有利于 *Wolbachia* 的传播; ③ 蚊子种群出生率越大, 越有利于 *Wolbachia* 的传播.

参考文献:

- [1] WORLD HEALTH ORGANIZATION. Mosquito-Borne Diseases [EB/OL]. (2020-03-02) [2020-04-29]. <https://www.who.int/neglected-diseases/vector-ecology/mosquito-borne-diseases/en/>.
- [2] HOFFMANN A A, MONTGOMERY B L, POPOVICI J, et al. Successful Establishment of *Wolbachia* in *Aedes* Populations to Suppress Dengue Transmission [J]. *Nature*, 2011, 476(7361): 454-457.
- [3] WALKER T, JOHNSON P H, MOREIRA L A, et al. The wMel *Wolbachia* Strain Blocks Dengue and Invades Caged *Aedes Aegypti* Populations [J]. *Nature*, 2011, 476(7361): 450-453.
- [4] BLIMAN P A, ARONNA M S, COELHO F C, et al. Ensuring Successful Introduction of *Wolbachia* in Natural Populations of *Aedes Aegypti* by Means of Feedback Control [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2018, 76(5): 1269-1300.
- [5] LI Y Z, LIU X N. An Impulsive Model for *Wolbachia* Infection Control of Mosquito-Borne Diseases with General Birth and Death Rate Functions [J]. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2017, 37: 412-432.
- [6] LI Y Z, LIU X N. A Sex-Structured Model with Birth Pulse and Release Strategy for the Spread of *Wolbachia* in Mosquito Population [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2018, 448: 53-65.
- [7] LI Y Z, LIU X N. Modeling and Control of Mosquito-Borne Diseases with *Wolbachia* and Insecticides [J]. *Theoretical Population Biology*, 2020, 132: 82-91.
- [8] 王艳, 刘贤宁. 基孔肯雅病毒在宿主体内的时滞动力学模型 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2016, 38(5): 80-85.
- [9] 李艳, 王稳地, 周爱蓉, 等. 具有隐性感染的登革热模型稳定性分析 [J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2018, 43(5): 1-5.
- [10] HU L C, HUANG M G, TANG M X, et al. *Wolbachia* Spread Dynamics in Stochastic Environments [J]. *Theoretical Population Biology*, 2015, 106: 32-44.
- [11] BACA-CARRASCO D, VELASCO-HERNÁNDEZ J X. Sex, Mosquitoes and Epidemics: an Evaluation of Zika Disease Dynamics [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2016, 78(11): 2228-2242.
- [12] FARKAS J Z, HINOW P. Structured and Unstructured Continuous Models for *Wolbachia* Infections [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2010, 72(8): 2067-2088.
- [13] LOU Y J, ZHAO X Q. A Theoretical Approach to Understanding Population Dynamics with Seasonal Developmental Durations [J]. *Journal of Nonlinear Science*, 2017, 27(2): 573-603.

责任编辑 张枸