Advances in Applied Mathematics 应用数学进展, 2025, 14(5), 645-659
Published Online May 2025 in Hans. https://www.hanspub.org/journal/aam
https://doi.org/10.12677/aam.2025.145290

季节性繁殖物种在年周期环境中的传播动力学

孙岩妹，张玉香*

天津职业技术师范大学理学院，天津

收稿日期：2025年4月29日；录用日期：2025年5月23日；发布日期：2025年5月31日

摘 要

针对季节性繁殖种群的周期动力学问题，本文提出了一个依赖于时间的常－偏微分方程(ODE-PDE)混合模型。采用周期演化系统的动力学理论，对系统在无界空间中的传播速度和行波解的存在性问题进行研究，取得了具有单调出生函数的季节性繁殖种群入侵传播速度和行波解的存在性结果，得到了系统传播速度与行波的最小波速一致性结论，给出了传播速度的计算公式。数值模拟结果不仅验证了理论预测的准确性，还进一步探讨了繁殖季节长度对物种演化的影响。

关键词

季节性繁殖，常－偏微分方程混合模型，传播速度，行波解

Propagation Dynamics of a Single Species with Seasonal Breeding in Yearly Periodic Environment

Yanmei Sun, Yuxiang Zhang*

School of Science, Tianjin University of Technology and Education, Tianjin

Received: Apr. 29th, 2025; accepted: May 23rd, 2025; published: May 31st, 2025

Abstract

We propose a time-dependent hybrid ODE-PDE model to study the periodic population dynamics of a single species with short breeding season. By employing the dynamical theory of periodic evolution systems, we investigate the existence of the spreading speed and traveling wave solution of the model in an unbounded spatial domain. For monotonic birth functions, we establish the existence of invasion

*通讯作者。

文章引用：孙岩妹，张玉香. 季节性繁殖物种在年周期环境中的传播动力学[J]. 应用数学进展, 2025, 14(5): 645-659.
DOI: 10.12677/aam.2025.145290

spreading speed and traveling waves in seasonal breeding population, prove the coincidence of the spreading speed and minimal wave speed of the traveling wave, and derive an explicit formula for calculating the spreading speed. The numerical simulation results not only validate the correctness of the theoretical predictions, but also provide further insights into the impact of the length of the breeding season on the population evolution.

Keywords

Seasonal Breeding, Hybrid ODE-PDE Model, Spreading Speed, Traveling Wave Solutions

1. 引言

季节性繁殖是生物体为适应周期性环境变化而演化出的一种生殖策略。研究周期环境中具有短期繁殖效应的种群动力学，对深入理解种群的入侵、持久和空间传播具有重要的理论和现实意义。近年来，学者们通过将种群动态周期划分为离散的繁殖季节和连续的扩散季节，创新性地提出了离散－连续混合系统的建模框架，并由此形成了脉冲微分方程(包括脉冲常微分方程和脉冲偏微分方程)这一建模体系。其中，脉冲常微分方程模型的研究可见文献[1]-[4]，带有局部或非局部扩散的脉冲偏微分方程模型研究可见文献[5]-[13]中的介绍。尽管此类半离散模型研究已取得了重要进展，但由于模型假设种群的繁殖是瞬间离散发生的，因而模型并没有对种群在繁殖季的演化进行动力学建模。为了更精准地刻画周期环境中具短期繁殖效应种群的动力学，本文在既有半离散模型框架的基础上，结合文献[14]提出的繁殖期内种群不扩散的假设，提出了一个时间周期的常－偏微分方程混合模型。此模型进一步描述了种群在繁殖阶段的演化过程，并且在模型中充分体现了时变环境因素对种群动态的影响。在理论分析方面，本文研究了种群传播速度和行波解的存在性，并揭示了种群扩散速度与最小波速的一致性。通过线性化理论，还给出了种群扩散速度的计算表达式。最后，通过数值模拟，验证了理论结果的准确性，进一步探讨了繁殖季时长对种群传播的影响，为理解年度周期环境中具有短期繁殖效应物种的传播动力学提供了新的见解。

2. 模型构建

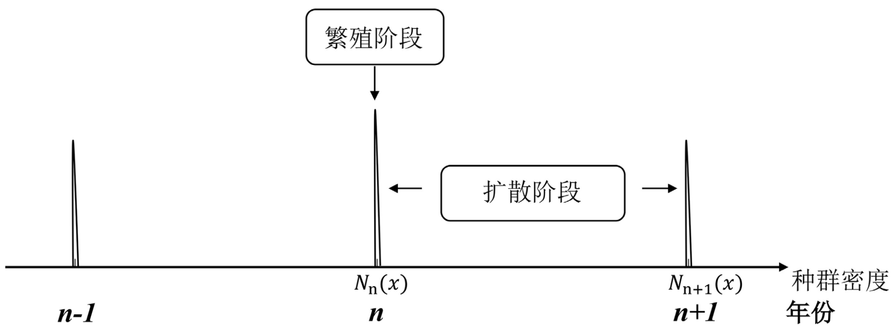

Figure 1. Species evolutionary process with reproduction and dispersal stages
图 1. 具有繁殖阶段和扩散阶段的物种演化过程

本文研究具有两个发展阶段(繁殖阶段和扩散阶段)的单一物种的空间传播动力学，见图 1。假设该物种具有以下生物学特征：

(A1) 繁殖阶段每年从年初开始，该阶段较短，在此期间没有新生个体成熟；

(A2) 成年个体仅在繁殖阶段每年繁殖一次后代；

(A3) 所有新生个体在同一年达到成熟；

(A4) 扩散和密度依赖的死亡仅发生在扩散阶段；

(A5) 扩散阶段的所有个体具有相同的死亡率和扩散率；

(A6) 由于季节更替，物种的生存环境在时间上是年度周期性的。

基于(A1)~(A6)，本文研究以下具有年度短期繁殖效应的单物种模型的空间传播动力学：

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t} = -\mu(t)u_n(x,t) + f\left(p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} N_n(x)\right) & 0 < t \le L, x \in \mathbb{R} \\ \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t} = D\dfrac{\partial^2 u_n(x,t)}{\partial x^2} - \mu(t)u_n(x,t) - g\left(t, u_n(x,t)\right)u_n(x,t) & L < t \le 1, x \in \mathbb{R} \\ u_n(x,0) = N_n(x) & n \in \mathbb{N} \\ N_{n+1}(x) = u_n(x,1) & \end{cases} \tag{1}$$

模型假设种群繁殖阶段发生在时间 $t \in [0,L]$ 内，而扩散阶段发生在 $t \in (L,1]$ 内。变量 $u_n(x,t)$ 表示第 n 年在位置 $x \in \mathbb{R}$ 和时间 $t \in [0,1]$ 处的种群密度，$N_n(x)$ 表示在第 n 个繁殖阶段开始时在 x 处的繁殖种群密度，其中 $n = \{0,1,2,\cdots\}$。假设每年的繁殖期短于个体成熟期，因此在 $t \in [0,L]$ 内繁殖的新生个体在该阶段不会成熟。而所有个体在年末均已成熟，这些成熟个体将在下一个繁殖阶段进行繁殖。项 $\mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} N_n(x)$ 表示在位置 x 和时间 $t \in [0,L]$ 处的成熟个体总数。繁殖阶段的出生函数由 $f\left(p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} N_n(x)\right)$ 给出，其中 $t \in [0,L]$ 且满足 $\int_0^L p(t)\mathrm{d}t = 1$，扩散阶段的密度依赖死亡率由连续函数 $g(t,u)$ 给出，其中 $t \in [L,1]$。常数 $D > 0$ 表示扩散阶段个体的扩散率，$\mu(t) > 0$ 表示时间 $t \in [0,L]$ 内个体的自然死亡率。

根据系统(1)的建模背景和模型参数实际意义，本文提出以下假设：

假设 1

(B1) 函数 $\mu(t)$ 和 $p(t)$ 关于时间 $t \ge 0$ 以 1 年为周期；

(B2) f 是定义在 $\mathbb{R}_+$ 上的单调非减的局部利普希茨连续函数，满足 $f(0) = 0$，$f'(0) > 0$，且对所有 $N > 0$ 都有 $f(N) > 0$。此外，$f(N)/N$ 关于 N 非增；

(B3) $g(t,u)$ 是 $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ 上的局部利普希茨连续函数，关于时间 t 以 1 年为周期，满足 $g(t,0) = 0$ 且对任意 $u \ge 0$ 有 $\partial_u g(t,u) > 0$。

3. 种群空间传播速度和行波解的存在性

本节研究物种入侵的传播速度和行波解的存在性。首先引入空间 $\mathcal{C}$ 为所有从 $\mathbb{R}$ 到 $\mathbb{R}$ 的有界连续函数的集合，并在该空间 $\mathcal{C}$ 上赋予紧开拓扑，在该拓扑意义下，意味着序列 ϕ^n 在 $\mathcal{C}$ 中收敛于 ϕ 当且仅当 $\phi^n(x)$ 在 $\mathbb{R}$ 的任何紧子集上一致收敛于 $\phi(x)$。该拓扑可以由如下空间 $\mathcal{C}$ 上的范数诱导：

$$\|\phi\|_{\mathcal{C}} := \sum_{k=1}^{\infty} \frac{1}{2^k} \max_{x \in [-k,k]} |\phi(x)|, \ \forall \phi \in \mathcal{C} \tag{2}$$

则 $(\mathcal{C}, \|\phi\|_{\mathcal{C}})$ 构成一个赋范空间。对于 $\phi, \psi \in \mathcal{C}$，若对所有 $x \in \mathbb{R}$ 满足 $\phi(x) \ge (>) \psi(x)$，则记 $\phi \ge (\gg) \psi$；若 $\phi \ge \psi$ 且 $\phi \ne \psi$，则记 $\phi > \psi$。进一步定义 $\mathcal{C}$ 的正锥为 $\mathcal{C}_+ = \{\phi \in \mathcal{C} : \phi(x) \ge 0, \forall x \in \mathbb{R}\}$。

为研究种群扩散动力学及行波解的存在性，首先将(1)简化为由周期映射构成的离散时间半流。具体而言，对于任意$\phi\in\mathcal{C}_+$，考虑系统(1)的第一个方程：

$$\begin{cases}\dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t}=-\mu(t)u_n(x,t)+f\left(p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n(x)\right) & 0<t\le L,x\in\mathbb{R}\\ u_n(x,0)=N_n(x)\end{cases}\tag{3}$$

该方程的解可表示为：

$$u_n(x,t)=\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n(x)+\int_0^t\mathrm{e}^{-\int_s^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n(x)\right)\mathrm{d}s\tag{4}$$

在$t=L$处取值，得：

$$u_n(x,L)=\mathrm{e}^{-\int_0^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n(x)+\int_0^L\mathrm{e}^{-\int_s^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n(x)\right)\mathrm{d}s\tag{5}$$

记$\mathbb{Q}_L$为系统(1)在$t=L$时刻的解映射。则对于任意$\phi\in\mathcal{C}_+$，有：

$$\mathbb{Q}_L[\phi](x)=u_n(x,L;\phi)=\mathrm{e}^{-\int_0^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\phi(x)+\int_0^L\mathrm{e}^{-\int_s^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\phi(x)\right)\mathrm{d}s\tag{6}$$

设$\Gamma(t,x)=\dfrac{1}{\sqrt{4\pi t}}\mathrm{e}^{-\frac{x^2}{4t}}$为系统(1)中拉普拉斯算子对应的格林函数。并对任意$\psi\in\mathcal{C}_+$，定义：

$$T(t,s)[\psi](x)=\mathrm{e}^{-\int_s^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\int_{\mathbb{R}}\Gamma(D(t-s),x-y)\psi(y)\mathrm{d}y\tag{7}$$

则系统(1)从时刻$t=L$到$t\in(L,1]$的解映射$\mathbb{Q}_{t-L}$可表示为：

$$\mathbb{Q}_{t-L}\left[u_n(\cdot,L;\phi)\right](x)=u_n(x,t;\phi)=T(t-L,0)\left[u_n(\cdot,L;\phi)\right](x)-\int_0^{t-L}T(t-L,s)g(s,u_n(x,s))u_n(x,s)\mathrm{d}s\tag{8}$$

因此，系统(1)可简化为以下离散时间递推系统：

$$N_{n+1}(x)=\mathbb{Q}_{1-L}\left[\mathbb{Q}_L\left[N_n(\cdot)\right]\right](x):=\mathbb{Q}[N_n](x),\ \forall x\in\mathbb{R},n\in\mathbb{N}\tag{9}$$

其中，$\mathbb{Q}:=\mathbb{Q}_{1-L}\circ\mathbb{Q}_L$是系统(1)在$t=1$时刻的解映射(庞加莱映射)。根据动力系统理论，系统(1)的动力学行为对应于由庞加莱映射生成的离散时间半流$\left\{\mathbb{Q}^n\right\}_{n\in\mathbb{N}}$的动力学。

在空间均匀情况下，系统(1)可简化为如下空间齐次的常微分方程组：

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}u_n}{\mathrm{d}t}=-\mu(t)u_n(t)+f\left(p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n\right) & 0<t\le L\\ \dfrac{\mathrm{d}u_n}{\mathrm{d}t}=-\mu(t)u_n(t)-g(t,u_n(t))u_n(t) & L<t\le1\\ u_n(0)=N_n & n\in\mathbb{N}\\ N_{n+1}=u_n(1)\end{cases}\tag{10}$$

显然$u_n=0$是系统(10)的平衡点，且系统在零解处的线性化方程为：

$$\begin{cases}\dfrac{\mathrm{d}u_n}{\mathrm{d}t}=-\mu(t)u_n(t)+f'(0)p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n & 0<t\le L\\ \dfrac{\mathrm{d}u_n}{\mathrm{d}t}=-\mu(t)u_n(t) & L<t\le1\\ u_n(0)=N_n & n\in\mathbb{N}\\ N_{n+1}=u_n(1)\end{cases}\tag{11}$$

当 $0<t\le L$ 时，线性系统(11)的解为：

$$u_n(t)=\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\int_0^t p(s)\mathrm{d}s\right)N_n \tag{12}$$

当 $L<t\le 1$ 时，线性系统(11)的解为：

$$u_n(t)=\mathrm{e}^{-\int_L^t\mu(s)\mathrm{d}s}u_n(L)=\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)N_n \tag{13}$$

令 $\mathbb{S}$ 表示线性系统(11)从 0 时刻到 1 时刻的解映射，则该线性系统可简化为以下离散时间系统：

$$N_{n+1}=\mathbb{S}(N_n)=\mathrm{e}^{-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)N_n \tag{14}$$

进一步，设 $\bar{\mathbb{Q}}$ 为解映射 $\mathbb{Q}$ 在 $\mathbb{R}_+$ 上的限制，则 $\bar{\mathbb{Q}}$ 表示系统(10)在 1 时刻的解映射。于是，系统(10)中的 N_n 满足如下的离散时间迭代系统：

$$N_{n+1}=\bar{\mathbb{Q}}(N_n) \tag{15}$$

显然导数 $\bar{\mathbb{Q}}'(0)$ 由下式给出：

$$\bar{\mathbb{Q}}'(0)=\mathrm{e}^{-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right) \tag{16}$$

根据函数 f 的单调性可知，$\bar{\mathbb{Q}}$ 具有单调性，即若 $N_2\ge N_1\ge 0$，则 $\bar{\mathbb{Q}}(N_2)\ge\bar{\mathbb{Q}}(N_1)$。此外，$\bar{\mathbb{Q}}$ 是紧映射，且由假设 1 可知其具有强次齐次性(证明见引理 2.1)，即对任意 $N>0$ 和 $\alpha\in(0,1)$，有 $\bar{\mathbb{Q}}(\alpha N)>\alpha\bar{\mathbb{Q}}(N)$。根据文献[15]中的定理 2.3.4 可知系统(15)满足如下阈值动力学结果。

命题 2.1 若假设 1 成立，则下面的结论对系统(15)成立：

1) 若 $\mathrm{e}^{-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)\le 1$，则系统(15)的零平衡态在 $\mathbb{R}_+$ 上全局渐近稳定；

2) 若 $\mathrm{e}^{-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)>1$，则系统(15)存在唯一的正不动点 β，并且它在 $\mathbb{R}_+\setminus\{0\}$ 上全局渐近稳定。

为了研究离散时间系统(9)的传播动力学，基于命题 2.1，本文后续分析将采用以下假设：

假设 2 $\mathrm{e}^{-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)>1$。

接下来，重点研究系统(9)传播速度及连接 0 和 β 的单稳定行波解的存在性，及波速的线性确定性。

对 $\beta>0$，定义集合 $\mathcal{C}_\beta:=\{\psi\in\mathcal{C}:\beta\ge\psi(x)\ge 0,\forall x\in\mathbb{R}\}$。对任意 $y\in\mathbb{R}$，定义反射算子 $\mathcal{R}$ 为 $\mathcal{R}[\psi](x)=\psi(-x)$，平移算子 $\mathcal{T}_y$ 为 $\mathcal{T}_y[\psi](x)=\psi(x-y)$。

引理 2.1 若假设 1 和 2 成立，则庞加莱映射 $\mathbb{Q}$ 满足以下条件(C1)~(C5)：

(C1) 对任意的 $\phi\in\mathcal{C}_\beta$，$y\in\mathbb{R}$，满足 $\mathcal{R}\circ\mathbb{Q}[\phi]=\mathbb{Q}\circ\mathcal{R}[\phi]$，$\mathcal{T}_y\circ\mathbb{Q}[\phi]=\mathbb{Q}\circ\mathcal{T}_y[\phi]$；

(C2) $\mathbb{Q}:\mathcal{C}_\beta\to\mathcal{C}_\beta$ 在紧开拓扑下连续；

(C3) $\mathbb{Q}$ 具有保序性，即若 $\mathcal{C}_\beta$ 中 $\phi\ge\psi$，则 $\mathbb{Q}[\phi]\ge\mathbb{Q}[\psi]$；

(C4) $\bar{\mathbb{Q}}$ 在 $\mathbb{R}_+$ 上恰有两个不动点 0 和 β，且对于任意 $\varepsilon>0$，存在 $\phi\in\mathbb{R}_+$ 及 $|\phi|<\varepsilon$，使得 $\bar{\mathbb{Q}}(\phi)>\phi$；

(C5) $\mathbb{Q}$ 具有强次齐次性，即对任意 $\alpha\in(0,1)$ 和 $\phi\gg 0$ 满足 $\mathbb{Q}(\alpha\phi)\gg\alpha\mathbb{Q}(\phi)$。

证明 注意到模型(1)的系数与空间变量 x 无关，这一性质表明函数 $u_n(x,t;\mathcal{R}(\phi))$ 和 $u_n(-x,t;\phi)$ 均为系统(1)的解，其初始条件分别为 $u_n(x,0;\mathcal{R}(\phi))=\phi(-x)$ 和 $u_n(-x,0;\phi)=\phi(-x)$。此外，对于任意 $y\in\mathbb{R}$，函数 $u_n(x,t;\mathcal{T}_y(\phi))$ 和 $u_n(x-y,t;\phi)$ 分别以 $u_n(x,0;\mathcal{T}_y(\phi))=\mathcal{T}_y(\phi)(x)=\phi(x-y)$ 和 $u_n(x-y,0;\phi)=\phi(x-y)$ 为初始条件，也是系统(1)的解。根据解的存在唯一性定理可知，条件(C1)成立。

基于空间 $\mathcal{C}$ 的定义，假设序列 $\{\phi^n\}(x)$ 在任意紧区间 $[-k,k]$ 上一致收敛于 $\phi(x)$，即当 $n\to\infty$ 时，

$$\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|\to 0 \tag{17}$$

那么对于任意的$\{\phi^n\}\subseteq\mathcal{C}_\beta$和$t\in[0,L)$，由于$f$满足局部利普希茨连续且$\mu(t)$、$p(t)$连续，由公式(6)可得：

$$\begin{aligned}&\sup_{x\in[-k,k]}\left|\mathbb{Q}_L\left[\phi^n\right](x)-\mathbb{Q}_L[\phi](x)\right|\\&\le \mathrm{e}^{-\int_0^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|+\int_0^L\mathrm{e}^{-\int_s^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\sup_{x\in[-k,k]}\left|f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\phi^n(x)\right)-f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\phi(x)\right)\right|\mathrm{d}s\\&\le \mathrm{e}^{-\int_0^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|+L_f\int_0^L p(s)\mathrm{e}^{-\int_s^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\cdot\mathrm{e}^{-\int_0^s\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|\mathrm{d}s\\&\le \mathrm{e}^{-\int_0^L\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\left(1+L_f\right)\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|\end{aligned}\tag{18}$$

其中，L_f为f在$[0,\beta]$上的利普希茨常数。因此，$\mathbb{Q}_L$在紧开拓扑下连续。对于$t\in(L,1]$，设L_g为$g(t,u)$在$(L,1]\times[0,\beta]$上的利普希茨常数，定义$M_g:=\max\limits_{(t,u)\in(L,1]\times[0,\beta]}g(t,u)$，则对于任意$t\in(L,1]$，根据公式(8)可得：

$$\begin{aligned}&\sup_{x\in[-k,k]}\left|u_n\left(x,t;\phi^n\right)-u_n(x,t;\phi)\right|\\&\le\sup_{x\in[-k,k]}\left|T(t-L,0)\left[\mathbb{Q}_L\left[\phi^n\right](x)-\mathbb{Q}_L[\phi](x)\right]\right|\\&\quad+\int_0^{t-L}\sup_{x\in[-k,k]}\left|T(t-L,s)\left[g\left(s,u_n\left(x,s;\phi^n\right)\right)u_n\left(x,s;\phi^n\right)-g\left(s,u_n(x,s;\phi)\right)u_n(x,s;\phi)\right]\right|\mathrm{d}s\\&\le\int_{\mathbb{R}}\Gamma\left(D(t-L),x-y\right)\sup_{x\in[-k,k]}\left|\mathbb{Q}_L\left[\phi^n\right](y)-\mathbb{Q}_L[\phi](y)\right|\mathrm{d}y+\int_0^{t-L}\mathrm{d}s\int_{\mathbb{R}}\Gamma\left(D(t-L-s),x-y\right)\\&\quad\cdot\sup_{x\in[-k,k]}\left|\left[g\left(s,u_n\left(y,s;\phi^n\right)\right)-g\left(s,u_n(y,s;\phi)\right)\right]u_n\left(y,s;\phi^n\right)+g\left(s,u_n(y,s;\phi)\right)\left[u_n\left(y,s;\phi^n\right)-u_n(y,s;\phi)\right]\right|\mathrm{d}y\\&\le\int_{\mathbb{R}}\Gamma\left(D(t-L),x-y\right)\mathrm{d}y\cdot\left(1+L_f\right)\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|\\&\quad+\left(L_g\beta+M_g\right)\int_0^{t-L}\mathrm{d}s\int_{\mathbb{R}}\Gamma\left(D(t-L-s),x-y\right)\sup_{x\in[-k,k]}\left|u_n\left(\cdot,s;\phi^n\right)-u_n(\cdot,s;\phi)\right|\mathrm{d}y\\&=\left(1+L_f\right)\sup_{x\in[-k,k]}\left|\phi^n(x)-\phi(x)\right|+\left(L_g\beta+M_g\right)\int_0^{t-L}\sup_{x\in[-k,k]}\left|u_n\left(\cdot,s;\phi^n\right)-u_n(\cdot,s;\phi)\right|\mathrm{d}s\end{aligned}\tag{19}$$

其中已知格林函数的表达式为$\Gamma(t,z)=\dfrac{1}{\sqrt{4\pi t}}\mathrm{e}^{-\frac{z^2}{4t}}$。对$y$作变量替换，令$z=\dfrac{y-x}{\sqrt{2D(t-L)}}$，这个变换使得$y-x=z\sqrt{2D(t-L)}$和$\mathrm{d}y=\sqrt{2D(t-L)}\mathrm{d}z$。代入并化简积分可得：

$$\int_{\mathbb{R}}\Gamma\left(D(t-L),x-y\right)\mathrm{d}y=\int_{\mathbb{R}}\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sqrt{2D(t-L)}}\cdot\mathrm{e}^{-\frac{z^2}{2}}\cdot\sqrt{2D(t-L)}\mathrm{d}z=\int_{\mathbb{R}}\frac{1}{\sqrt{2\pi}}\cdot\mathrm{e}^{-\frac{z^2}{2}}\mathrm{d}z=1\tag{20}$$

类似地，$\int_{\mathbb{R}}\Gamma\left(D(t-L-s),x-y\right)\mathrm{d}y=1$。应用Gronwall不等式可得：

$$\left\|u_n\left(x,t;\phi^n\right)-u_n(x,t;\phi)\right\|_{\mathcal{C}}\le\left(1+L_f\right)\mathrm{e}^{(t-L)\left(L_g\beta+M_g\right)}\left\|\phi^n-\phi\right\|_{\mathcal{C}}\tag{21}$$

取$t=1$，则：

$$\left\|\mathbb{Q}_{1-L}\left(\phi^n\right)-\mathbb{Q}_{1-L}(\phi)\right\|_{\mathcal{C}}\le\left(1+L_f\right)\mathrm{e}^{(1-L)\left(L_g\beta+M_g\right)}\left\|\phi^n-\phi\right\|_{\mathcal{C}}\tag{22}$$

因此，由上述分析可知复合映射$\mathbb{Q}=\mathbb{Q}_L\circ\mathbb{Q}_{1-L}$满足条件(C2)。

根据f的单调性及反应－扩散方程的比较原理，可验证$\mathbb{Q}$具有保序性，故条件(C3)成立。

此外，文献[16]中的推论 4.2 表明 $\bar{\mathbb{Q}}$ 是强单调的。并且根据文献[15]中的 Dance-Hess 连接轨道引理可知 $\bar{\mathbb{Q}}$ 存在一条连接 β 到 0 强单调的整轨道。因此，条件(C4)成立。

对于 $\mathbb{Q}$ 的强次齐次性。对任意 $\alpha \in (0,1)$，$\phi \gg 0$，有：

$$\mathbb{Q}_L[\alpha\phi](x) = \mathrm{e}^{-\int_0^L \mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\alpha\phi(x) + \int_0^L \mathrm{e}^{-\int_s^L \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s \mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\alpha\phi(x)\right)\mathrm{d}s \tag{23}$$

$$\alpha\mathbb{Q}_L[\phi](x) = \mathrm{e}^{-\int_0^L \mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\alpha\phi(x) + \int_0^L \mathrm{e}^{-\int_s^L \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} \alpha f\left(p(s)\mathrm{e}^{-\int_0^s \mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\phi(x)\right)\mathrm{d}s \tag{24}$$

由假设 1 可知，对于 $N>0$，$f(N)/N$ 单调递减。因此，有 $\dfrac{f(\alpha N)}{\alpha N} \geq \dfrac{f(N)}{N}$。从而对任意 $N>0$，满足 $f(\alpha N) \geq \alpha f(N)$。由此可得 $\mathbb{Q}_L[\alpha\phi](x) \geq \alpha\mathbb{Q}_L[\phi](x)$，即 $\mathbb{Q}_L$ 满足次齐次性。类似地，由(8)及函数 g 的强单调性，可进一步验证 $\mathbb{Q}_{1-L}$ 也具有强次齐次性。因此，复合映射 $\mathbb{Q} = \mathbb{Q}_{1-L} \circ \mathbb{Q}_L$ 是强次齐次的，满足条件(C5)。

根据文献[17]中定理 2.1 可知，当满足引理 2.1，那么庞加莱映射 $\mathbb{Q}:[0,\beta] \to [0,\beta]$ 存在一个传播速度 c^*。并且由文献[17]结果表明，c^* 是系统(1)具有紧支撑的解的传播速度，也是系统连接 β 到 0 的行波解的最小波速，即下列定理成立。

定理 2.1 若假设 1 和 2 成立，则下列结论对系统(9)成立：

1) 对于任意 $c>c^*$，若 $\phi \in \mathcal{C}_\beta$，并且具有紧支撑，则

$$\lim_{n\to\infty,|x|\geq cn} \mathbb{Q}^n[\phi](x) = 0 \tag{25}$$

2) 对于任意 $c \in (0,c^*)$，若 $\phi \in \mathcal{C}_\beta \setminus \{0\}$，则

$$\lim_{n\to\infty,|x|\leq cn} \mathbb{Q}^n[\phi](x) = \beta \tag{26}$$

4. 传播速度的线性确定

本节研究传播速度 c^* 的计算公式和行波解的存在性，系统(1)在零解处的线性化方程为：

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t} = -\mu(t)u_n(x,t) + f'(0)p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} N_n(x) & 0<t\leq L, x\in\mathbb{R} \\ \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t} = D\dfrac{\partial^2 u_n(x,t)}{\partial x^2} - \mu(t)u_n(x,t) & L<t\leq 1, x\in\mathbb{R} \\ u_n(x,0) = N_n(x) & n\in\mathbb{N} \\ N_{n+1}(x) = u_n(x,1) & \end{cases} \tag{27}$$

将 $u_n(x,t) = \mathrm{e}^{-\lambda x}\eta(t), \lambda>0$ 代入上方程并取 $x=0$，得 $\eta(t)$ 满足以下方程：

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}\eta(t)}{\mathrm{d}t} = -\mu(t)\eta(t) + f'(0)p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\eta(0) & 0<t\leq L \\ \dfrac{\mathrm{d}\eta(t)}{\mathrm{d}t} = \left(D\lambda^2 - \mu(t)\right)\eta(t) & L<t\leq 1 \end{cases} \tag{28}$$

当 $0<t\leq L$ 时，方程(28)的解为：

$$\eta(t) = \mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau}\left(1 + f'(0)\int_0^t p(m)\mathrm{d}m\right)\eta(0) \tag{29}$$

当 $L<t\leq 1$ 时，方程(28)的解为：

$$\eta(t)=\mathrm{e}^{D\lambda^2(t-L)-\int_0^t\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)\eta(0) \tag{30}$$

令 $\mathbb{L}_t$ 为线性系统(27)在 t 时刻的解映射，并记 1 时刻的解映射为 $\mathbb{L}$ 。定义映射 $B_\lambda^t:\mathbb{R}\to\mathbb{R}$ 如下：

$$B_\lambda^t\left[\eta(0)\right]:=\mathbb{L}_t\left[\eta(0)\mathrm{e}^{-\lambda x}\right](0)=\mathrm{e}^{D\lambda^2(t-L)-\int_0^t\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)\eta(0) \tag{31}$$

其中，$\eta(t,\eta(0))$ 表示方程(28)满足初值条件 $\eta(t,\eta(0))=\eta(0)$ 的解。因此，B_λ^t 是系统(27)在 $\mathbb{R}$ 上对应的 t 时刻的解映射，且对于任意 $t>0$，B_λ^t 是严格正的，即对所有 $\eta(0)>0$，都有 $B_\lambda^t\left[\eta(0)\right]>0$ 。特别地，当 $t=1$时，有：

$$B_\lambda^1\left[\eta(0)\right]=\mathrm{e}^{D\lambda^2(1-L)-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)\eta(0) \tag{32}$$

定义 $\gamma(\lambda)=\mathrm{e}^{D\lambda^2(1-L)-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)$，并进一步定义：

$$\Psi(\lambda):=\frac{\ln\gamma(\lambda)}{\lambda}=\frac{D\lambda^2(1-L)-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s+\ln\left(1+f'(0)\right)}{\lambda} \tag{33}$$

命题 3.1 若假设 1 和 2 成立，且 c^* 为 $\mathbb{Q}$ 的渐近传播速度，则 $c^*=\inf\limits_{\lambda>0}\Psi(\lambda)=2\sqrt{D(1-L)\left[\ln\left(1+f'(0)\right)-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s\right]}$ 。

证明 根据假设 2，显然有 $\gamma(0)=\mathrm{e}^{-\int_0^1\mu(s)\mathrm{d}s}\left(1+f'(0)\right)>1$ 。由 $\Psi(\lambda)$ 的表达式可知，$\lim\limits_{\lambda\to0^+}\Psi(\lambda)=\infty$ 且 $\lim\limits_{\lambda\to\infty}\Psi(\lambda)=\infty$ 。故 $\Psi(\lambda)$ 在某个 $\lambda^*\in(0,\infty)$ 处取得最小值。又因为 $f(N)/N$ 在 $N>0$ 时非增，所以对任意 $N\ge0$，有 $f(N)\le f'(0)N$ 。因此，线性系统(27)是系统(1)的上系统，且满足：

$$\mathbb{Q}[\phi]\le\mathbb{L}[\phi],\ \phi\in\mathcal{C}_\beta \tag{34}$$

根据文献[18]中定理 3.1，可得 $c^*\le\inf\limits_{\lambda>0}\Psi(\lambda)$ 。

接下来，证明 $c^*\ge\inf\limits_{\lambda>0}\Psi(\lambda)$ 。定义：

$$h(x,t,u_n)=-\mu(t)u_n(x,t)-g\left(t,u_n(x,t)\right)u_n(x,t) \tag{35}$$

对于任意给定的 $\varepsilon\in(0,1)$，存在 $\delta=\delta(\varepsilon)$ 使得：

$$f(N)\ge(1-\varepsilon)f'(0)N,\ h(x,t,u_n)\ge(1+\varepsilon)\partial_{u_n}h(x,t,0)u_n,\ \forall x\in\mathbb{R},N,u_n\in[0,\delta] \tag{36}$$

选取常数 $\xi=\xi(\delta)>0$，使得对任意 $x\in\mathbb{R}$ 和 $t\in[0,1]$ 都有 $0\le u_n(x,t;\xi)\le\delta$ 。由比较原理得：

$$u_n(x,t;\rho)\le u_n(x,t;\xi)\le\delta,\ \forall\rho\in\mathcal{C}_\xi,x\in\mathbb{R},t\in[0,1] \tag{37}$$

因此，对于任意的 $\rho\in\mathcal{C}_\xi$，系统(1)的解 $u_n(x,t;\rho)$ 满足：

$$\begin{cases}\dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t}\ge-\mu(t)u_n(x,t)+(1-\varepsilon)f'(0)p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t\mu(\tau)\mathrm{d}\tau}N_n(x) & 0<t\le L,x\in\mathbb{R}\\ \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t}\ge D\dfrac{\partial^2u_n(x,t)}{\partial x^2}-(1+\varepsilon)\mu(t)u_n(x,t) & L<t\le1,x\in\mathbb{R}\\ u_n(x,0)=N_n(x),N_{n+1}(x)=u_n(x,1) & n\in\mathbb{N}\\ N_0(x)=\rho\in\mathcal{C}_\xi\end{cases} \tag{38}$$

考虑对应的线性系统：

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t} = -\mu(t)u_n(x,t) + (1-\varepsilon)f'(0)p(t)\mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} N_n(x) & 0 < t \le L, x \in \mathbb{R} \\ \dfrac{\partial u_n(x,t)}{\partial t} = D\dfrac{\partial^2 u_n(x,t)}{\partial x^2} - (1+\varepsilon)\mu(t)u_n(x,t) & L < t \le 1, x \in \mathbb{R} \\ u_n(x,0) = N_n(x), N_{n+1}(x) = u_n(x,1) & n \in \mathbb{N} \\ N_0(x) = \rho \in \mathcal{C} \end{cases} \tag{39}$$

令 $\mathbb{Q}_t$ 和 $\mathbb{L}_t^{\varepsilon}$ 分别为系统(1)和(39)在 t 时刻的解映射。根据比较原理可得：

$$\mathbb{Q}_t[\phi] \ge \mathbb{L}_t^{\varepsilon}[\phi],\ \forall \phi \in \mathcal{C}_{\xi}, t \in [0,1] \tag{40}$$

因此有：

$$\mathbb{Q}[\phi] \ge \mathbb{L}_1^{\varepsilon}[\phi],\ \forall \phi \in \mathcal{C}_{\xi} \tag{41}$$

再通过对 $\mathbb{L}_t^{\varepsilon}$ 作与 $\mathbb{L}_t$ 类似的分析，根据文献[18]中定理 3.10 可得：

$$\inf_{\lambda>0} \Psi^{\varepsilon}(\lambda) \le c^* \le \inf_{\lambda>0} \Psi(\lambda) \tag{42}$$

当 $\varepsilon \to 0$ 时，我们最终得到 $c^* = \inf_{\lambda>0} \Psi(\lambda)$。此外，通过简单的计算可得：

$$c^* = \Psi(\lambda^*) = 2\sqrt{D(1-L)\left[\ln(1+f'(0)) - \int_0^1 \mu(s)\mathrm{d}s\right]} \tag{43}$$

通过上述得出的传播速度 c^*，再根据文献[17]中定理 2.2 和定理 2.3 的结论，直接得到系统(9)行波解的存在性和非存在性，即下面的定理成立。

定义 3.1 若函数 $W(z)$ 关于 $z \in \mathbb{R}$ 满足 $\mathbb{Q}[W(\cdot - cn)] = W(x - cn)$，则称 $W(x-cn)$ 是半流 $\{\mathbb{Q}^n\}_{n\in\mathbb{N}}$ 的行波解。如果 $W(-\infty) = \beta$ 且 $W(\infty) = 0$，则称该行波解连接平衡点 β 到 0。

定理 3.1 若假设 1 和 2 成立，则下列结论对系统(9)成立：

1) 对任意 $c \in (0, c^*)$，系统(9)不存在连接 β 到 0 的行波解；

2) 对任意 $c > c^*$，系统(9)存在一个连接 β 到 0 的行波解 $W(x-cn)$，且其波形 $W(z)$ 关于 $z \in \mathbb{R}$ 连续且非增。

5. 数值模拟

为验证理论结果，本研究利用 MATLAB 软件结合后向差分法和三点中心差分法对种群动态进行数值模拟，首先模拟物种传播速度及行波解，随后给出了繁殖期与传播速度的关系，最后对比了不同繁殖期下的种群密度变化情况。除特殊说明外，在满足假设 1 的条件下，基于文献[18] [19]将参数设置为：繁殖期 $L = 0.1$，扩散系数 $D = 1$，概率密度函数 $p(t) = 1/L$，自然死亡率函数 $\mu(t) = 0.2(1+0.7\sin(2\pi t))$，密度依赖死亡率函数 $g(t,u) = (1+0.5\sin(2\pi t))(u+0.01u^2)$，单调出生函数 $f(N) = 6N/(0.2+N)$，初始条件 $N_0(x) = \cos(\pi x/100)$，在定义域 $[-100,100]$ 上具有紧支撑 $[-50,50]$。

基于上述参数设置，通过计算验证：$\mathrm{e}^{-\int_0^1 \mu(s)\mathrm{d}s}(1+f'(0)) = 6.9303 > 1$，该结果明确满足假设 2，确保系统存在非平衡态 β。图 2 展示了系统(1)的时空演化过程。可以清楚地看到，种群在经历短暂过渡期后，从第 4 年开始形成稳定的空间梯度分布，这标志着种群已达到动态平衡状态，并表现出明显的年周期性振荡特征。从行波传播理论的角度来说，一个以大于传播速度向左或向右移动的观察者最终会看到以初始条件 $N_0(x)$ 出发的种群密度逐渐趋近于零，而以低于传播速度移动的观察者最终会看到种群密度将渐进收敛于 β。

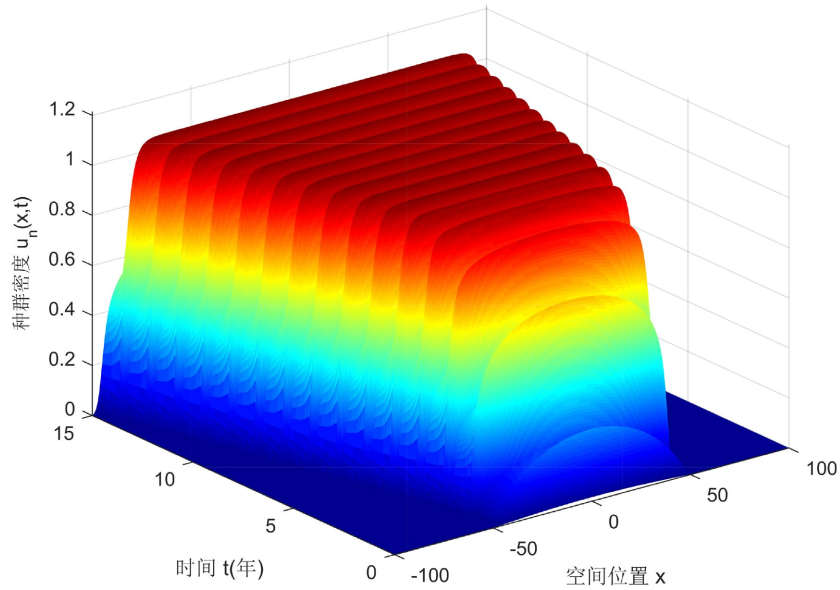

Figure 2. Dispersal of population dynamics
图 2. 种群的传播

图 3 进一步展示了在初始条件：

$$N_0(x)=\begin{cases}1 & x<-25\\ \cos\left(\dfrac{\pi}{100}\left(|x|+25\right)\right) & |x|\le 25\\ 0 & x>25\end{cases} \tag{44}$$

下的行波，特别地，系统存在一个连接 β 到 0 的 1 周期行波解。这些结果很好地验证了本文中的定理 2.1 和 3.1。

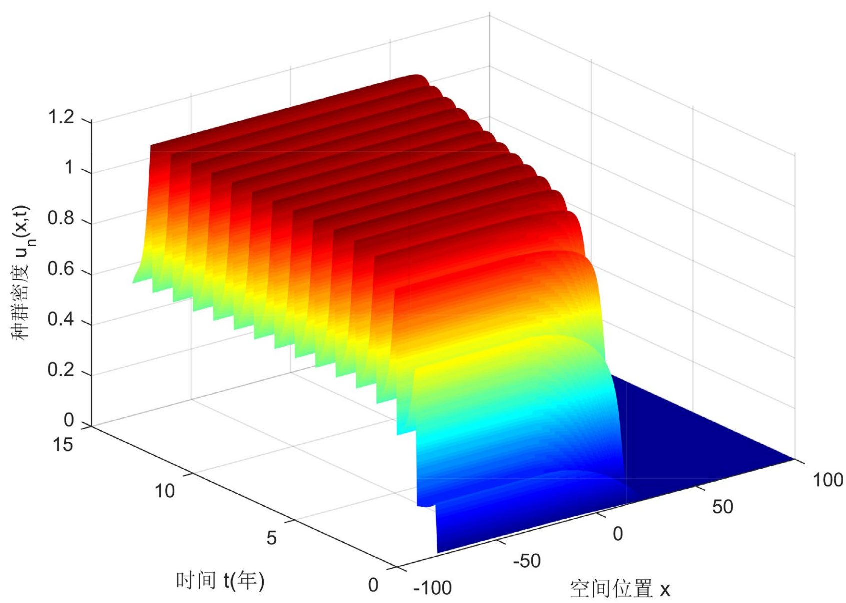

Figure 3. Traveling waves in population dynamics
图 3. 种群的行波

图 4 给出了繁殖时间 L 与传播速度的关系，图 5 对比了不同繁殖期下种群的密度变化情况。结果发现，繁殖期时长对种群动态具有显著影响。具体表现为：延长繁殖期会减缓种群的空间扩散速度，但同时会提高种群密度的稳态水平。这一发现揭示了物种可以通过调节繁殖期长度，在空间扩散范围和种群规模之间实现动态平衡。

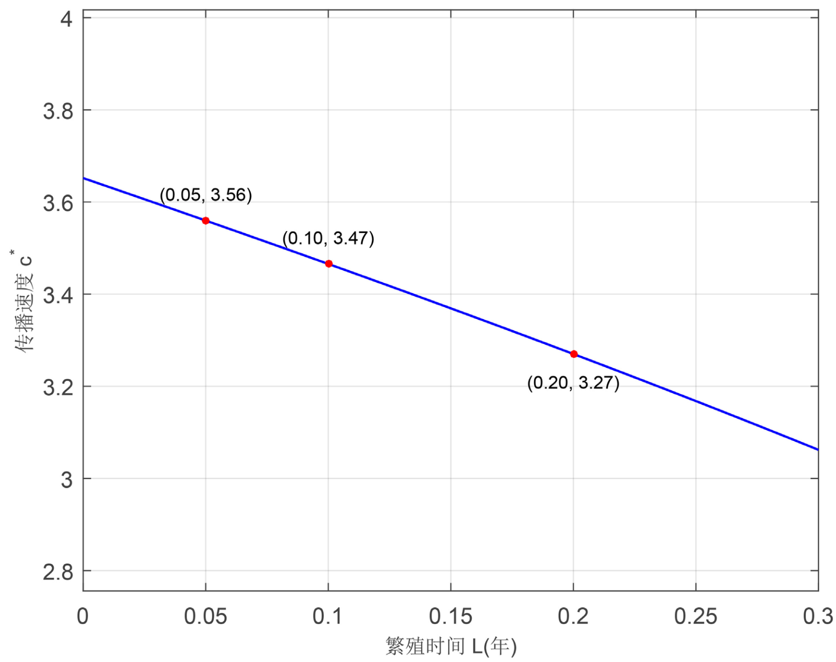

Figure 4. Relationship between breeding time and spread speed
图 4. 繁殖时间与传播速度的关系

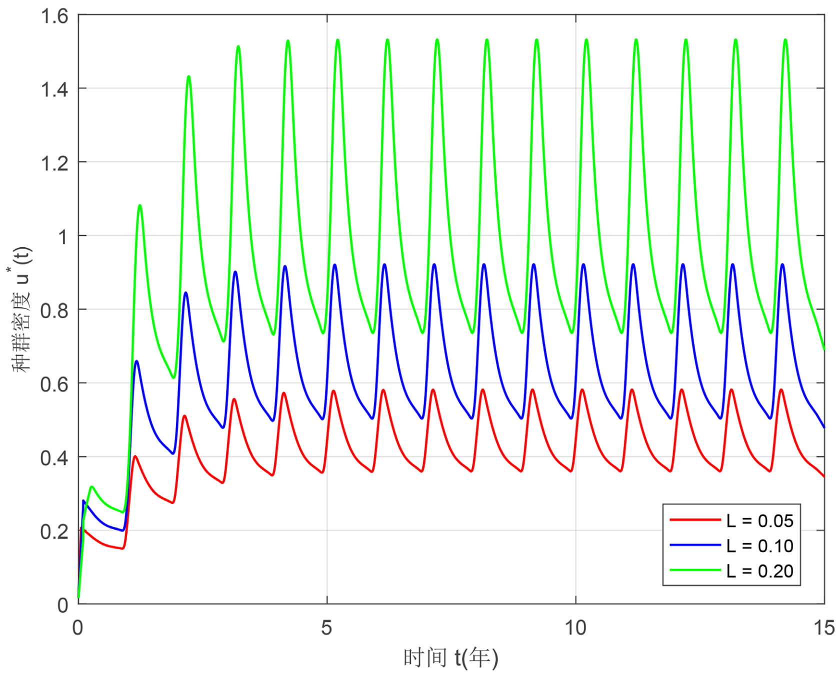

Figure 5. Density changes of populations with different breeding durations
图 5. 不同繁殖时长的种群密度变化情况

图 6 给出了扩散系数 D 与传播速度的关系，图 7 对比了不同扩散系数下种群的密度变化情况。结果发现，更高的扩散系数对应物种更强的迁移能力。

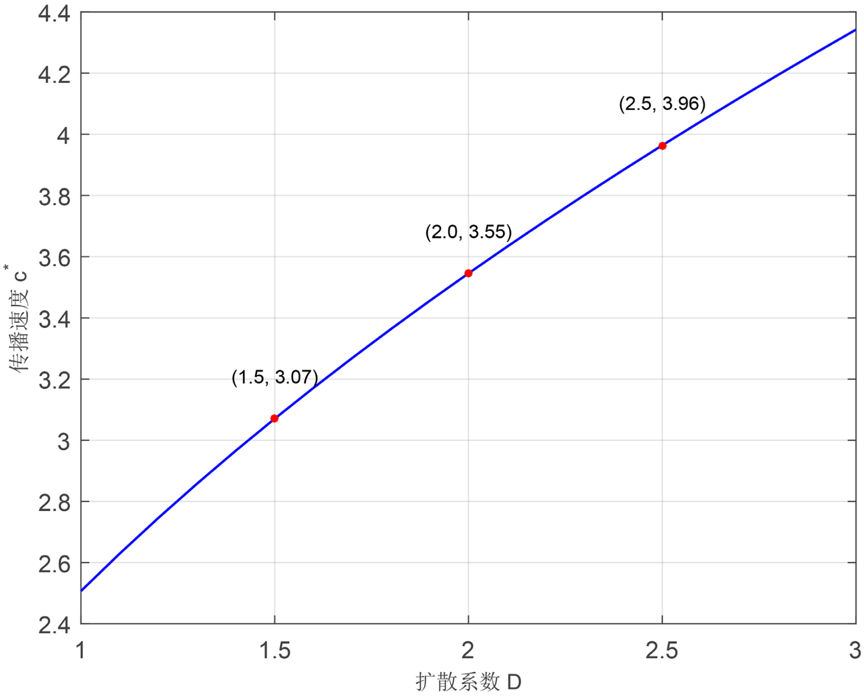

Figure 6. Relationship between diffusion coefficient D and spread speed
图 6. 扩散系数 D 与传播速度的关系

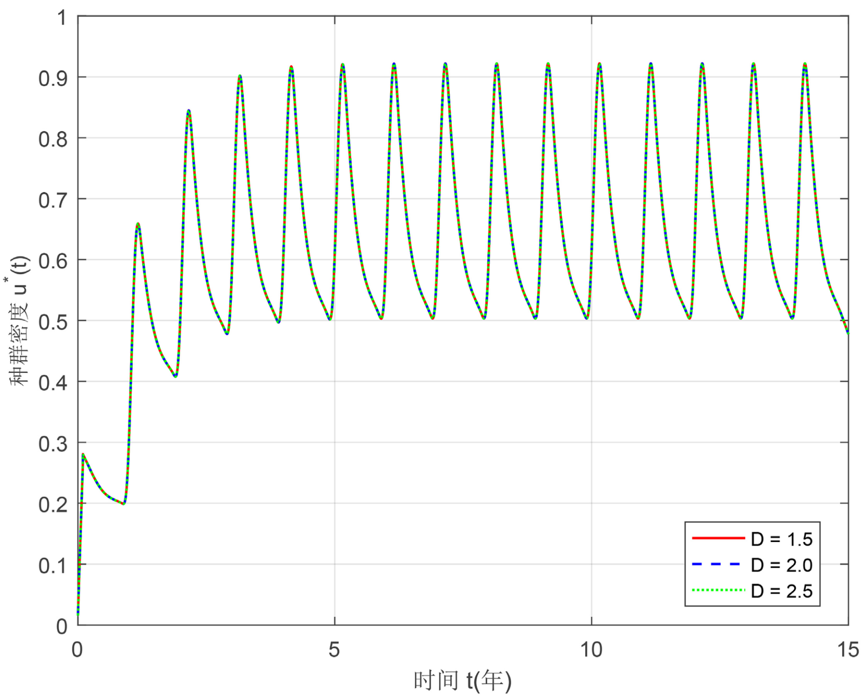

Figure 7. Density changes of populations with different diffusion coefficients
图 7. 不同扩散系数的种群密度变化情况

令 $\mu(t)=k(1+0.7\sin(2\pi t))$，从而可得出自然死亡率与传播速度的关系，见图 8，图 9 对比了自然死亡率下种群的密度变化情况。结果发现，自然死亡率的增加导致了传播速度的减小，死亡率越高导致种群达到的平衡态越小。

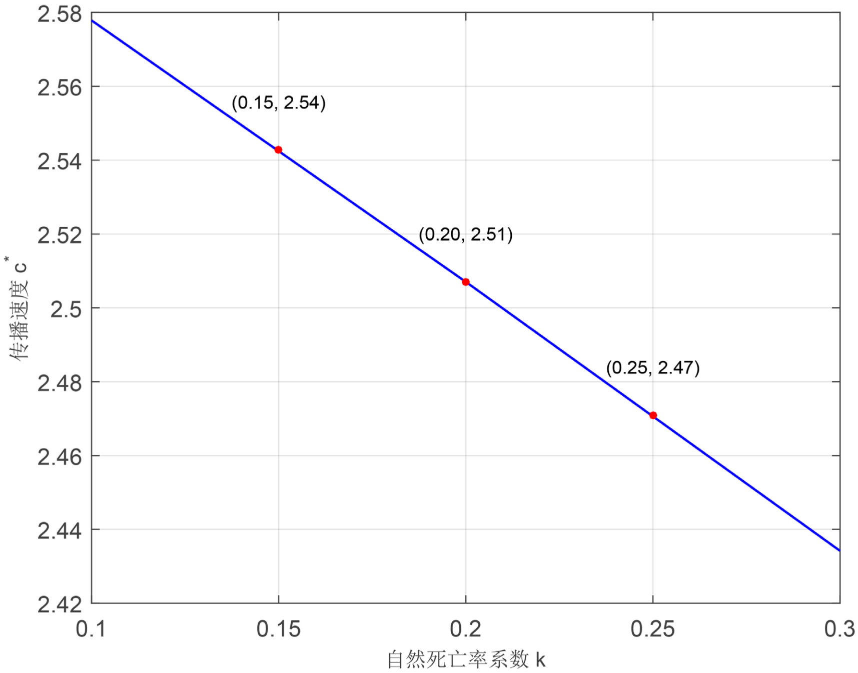

Figure 8. Relationship between natural mortality rate and spread speed
图 8. 自然死亡率与传播速度的关系

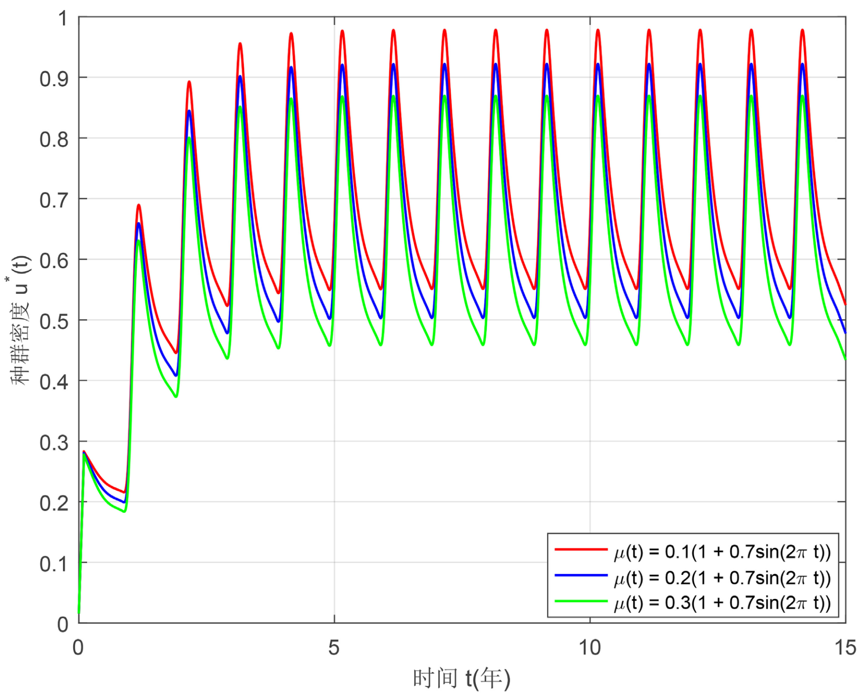

Figure 9. Density changes of populations with different natural mortality rates
图 9. 不同自然死亡率的种群密度变化情况

6. 结语

与传统反应扩散方程相比，本研究提出了一类时间周期依赖性的常－偏微分方程(ODE-PDE)混合模型。基于假设 1 和 2，利用周期演化系统的动力学理论，我们证明了该系统在无界空间中的传播速度及行波解的存在性。研究结果表明：系统的传播速度与行波解的最小波速相一致，并推导出了传播速度的计算公式。此外，数值模拟结果不仅验证了理论预测的正确性，还进一步探讨了繁殖季节长度对物种演化的影响。需要指出的是，本研究还存在若干值得深入探索的研究问题。首先，当前工作仅考虑单调的出生函数情形，而生物系统中普遍存在的 Allee 效应、密度制约等因素会导致出生函数呈现非单调特征；其次，本文只考虑了模型在无界区域上的传播动力学，而有界区域情形，特别是边界效应对种群传播动力学的影响仍需进一步系统研究；最后，模型仅考虑了时间维度的周期性，而自然环境中栖息地的空间异质性(如周期性分布的资源斑块)可能使系统产生新的动力学行为，这些问题将在未来研究工作中展开。

基金项目

天津市教委科研计划项目(No.2022ZD014)。

参考文献

[1] Gyllenberg, M., Hanski, I. and Lindström, T. (1997) Continuous versus Discrete Single Species Population Models with Adjustable Reproductive Strategies. *Bulletin of Mathematical Biology*, **59**, 679-705. https://doi.org/10.1007/bf02458425

[2] Pachepsky, E., Nisbet, R.M. and Murdoch, W.W. (2008) Between Discrete and Continuous: Consumer-Resource Dynamics with Synchronized Reproduction. *Ecology*, **89**, 280-288. https://doi.org/10.1890/07-0641.1

[3] Singh, A. and Nisbet, R.M. (2007) Semi-Discrete Host-Parasitoid Models. *Journal of Theoretical Biology*, **247**, 733-742. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.04.004

[4] Thieme, H.R. (2018). Mathematics in Population Biology. Princeton University Press. https://doi.org/10.2307/j.ctv301f9v

[5] Fazly, M., Lewis, M. and Wang, H. (2017) On Impulsive Reaction-Diffusion Models in Higher Dimensions. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **77**, 224-246. https://doi.org/10.1137/15m1046666

[6] Fazly, M., Lewis, M. and Wang, H. (2020) Analysis of Propagation for Impulsive Reaction-Diffusion Models. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **80**, 521-542. https://doi.org/10.1137/19m1246481

[7] Jin, W., Smith, H.L. and Thieme, H.R. (2015) Persistence and Critical Domain Size for Diffusing Populations with Two Sexes and Short Reproductive Season. *Journal of Dynamics and Differential Equations*, **28**, 689-705. https://doi.org/10.1007/s10884-015-9434-1

[8] Jin, W. and R. Thieme, H. (2014) Persistence and Extinction of Diffusing Populations with Two Sexes and Short Reproductive Season. *Discrete & Continuous Dynamical Systems-B*, **19**, 3209-3218. https://doi.org/10.3934/dcdsb.2014.19.3209

[9] Lewis, M.A. and Li, B. (2012) Spreading Speed, Traveling Waves, and Minimal Domain Size in Impulsive Reaction-Diffusion Models. *Bulletin of Mathematical Biology*, **74**, 2383-2402. https://doi.org/10.1007/s11538-012-9757-6

[10] Lin, Y. and Wang, Q. (2015) Spreading Speed and Traveling Wave Solutions in Impulsive Reaction-Diffusion Models. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **23**, 185-191. https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2014.11.006

[11] Fazly, M., Lewis, M. and Wang, H. (2017) On Impulsive Reaction-Diffusion Models in Higher Dimensions. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **77**, 224-246. https://doi.org/10.1137/15m1046666

[12] Fazly, M., Lewis, M. and Wang, H. (2020) Analysis of Propagation for Impulsive Reaction-Diffusion Models. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **80**, 521-542. https://doi.org/10.1137/19m1246481

[13] Wu, R. and Zhao, X. (2019) Spatial Invasion of a Birth Pulse Population with Nonlocal Dispersal. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **79**, 1075-1097. https://doi.org/10.1137/18m1209805

[14] Eskola, H.T.M. and Geritz, S.A.H. (2006) On the Mechanistic Derivation of Various Discrete-Time Population Models. *Bulletin of Mathematical Biology*, **69**, 329-346. https://doi.org/10.1007/s11538-006-9126-4

[15] Zhao, X.Q. (2017) Dynamical Systems in Population Biology. Springer.

[16] Smith, H.L. (1995) Monotone Dynamical Systems: An Introduction to the Theory of Competitive and Cooperative Systems: An Introduction to the Theory of Competitive and Cooperative Systems. American Mathematical Society.

[17] Liang, X., Yi, Y. and Zhao, X. (2006) Spreading Speeds and Traveling Waves for Periodic Evolution Systems. *Journal of Differential Equations*, **231**, 57-77. https://doi.org/10.1016/j.jde.2006.04.010

[18] Liang, X. and Zhao, X. (2006) Asymptotic Speeds of Spread and Traveling Waves for Monotone Semiflows with Applications. *Communications on Pure and Applied Mathematics*, **60**, 1-40. https://doi.org/10.1002/cpa.20154

[19] Li, Z. and Zhao, X. (2024) A Time-Space Periodic Population Growth Model with Impulsive Birth. *Zeitschrift für angewandte Mathematik und Physik*, **75**, Article No. 83. https://doi.org/10.1007/s00033-024-02222-x