受压种群中的确定性与随机感染动力学

Clotilde Djuiker [*1] 和 Julien Arino [1]

[1] 曼尼托巴大学数学系，温尼伯，曼尼托巴，加拿大

arXiv:2602.07134v1 [q-bio.PE] 6 Feb 2026

摘要

生理应激会从根本上改变水生环境中的疾病易感性。本文构建了一个应激结构流行病学模型，其中宿主易感性受水质动态驱动。通过分析，我们证实该系统在 $\mathcal{R}_0 = 1$ 处呈现经典的前向分岔，表明基本再生数仍是有效的根除阈值。然而，随机分析揭示了一种确定性阈值未能捕捉到的关键不对称性。我们发现，尽管 $\mathcal{R}_0$ 可预测稳定性，但疫情暴发的概率取决于初始生理状态。将感染引入受应激亚群会导致疾病立即快速增长，而引入正常类别则会遇到随机屏障，使流行高峰显著延迟。

1 引言

水生系统中的传染病给全球水产养殖业造成了重大经济损失，并影响野生环境中的生物多样性 [33]。在当前气候变化和生产日益集约化的背景下，水质波动正变得越来越频繁[29]。因此，要控制疫情暴发，就需要更深入地了解环境驱动因素、宿主生理和病原体之间的相互作用。

本研究的动机源于环境应激与宿主易感性之间的生理联系。鱼暴露于应激源，尤其是低氧（溶解氧含量低）时，会引发皮质醇反应。这种内分泌反应会抑制皮肤和鳃的黏膜免疫，而黏膜免疫是抵御水传播病原体的首要防线[31, 34]。因此，水质下降会使种群迅速从抗病状态转变为高度易感状态。

水生疾病的数学模型已得到广泛研究。例如， [17], 对鲑鱼养殖场中海虱的传播进行了建模，结果表明，强制生产间歇等管理策略对于防控至关重要。 [19] 建立了理论模型，以检验环境应激会提高还是降低疾病流行率，发现其影响在很大程度上取决于宿主密度。研究强调

*通讯作者：Clotilde.Djuikem@umanitoba.ca

[14] 指出，气候变暖和异常环境事件可能会激活海洋生物中的新疾病，凸显了非生物胁迫因子的作用。最后， [2], 研究了环境中的季节变化如何影响流行周期，结果表明，传播率会随外部驱动因素而随时间变化。

然而，很少有模型关注宿主的内部 生理状态。经典仓室模型（如易感–感染–康复（SIR）框架）通常将宿主易感性视为固定不变的 [16]。即使是 [7], 中区分健壮个体与脆弱个体的异质性模型，也假设这些特征不会改变；个体终生都处于同一风险类别。

异质性种群建模中的一个重要问题是，这种结构是否会改变无病状态。许多研究强调了反向分岔的风险：即使基本再生数 $\mathcal{R}_0$ 低于 1，疾病仍可能持续传播 [12]。然而，要制定最佳控制策略，仍需进一步关注这一理论与宿主生理特征之间的联系。 [10]的实验结果表明，压力荷尔蒙会改变宿主易感能力，但大多数模型仅将其作为参数变化纳入考量，而没有将其视为种群结构的转变。因此，现有模型很少能刻画健康状态之间的动态转移 。尤其是，水质导致宿主从“正常”状态转为“受压”状态，这会如何影响感染严重程度以及疾病引入的时机，目前仍不清楚。

为弥合这一空白，我们提出一个将胁迫动力学与疾病传播明确耦合的数学框架，并对该系统的确定性和随机动力学进行建模与分析。

本文安排如下。第 2 节介绍确定性应激-感染模型，阐明其基本定性性质，并推导基本再生数及平衡点的稳定性。该节第二部分将分析扩展至时变胁迫，引入时变再生数，并基于恒定胁迫情形给出界限。第 3 节构建该模型的随机连续时间马尔可夫链版本，分析相关的多类型分枝过程，并探讨不同水分—应激情景下的灭绝概率、暴发规模和首次引入时间。最后，第 4 节讨论研究结果对鱼类种群及其他宿主–病原体系统中的胁迫管理和疾病控制所具有的意义。

2 确定性模型与分析

2.1 模型构建

我们考虑由正常个体和受胁迫个体组成的结构化鱼类种群，其中胁迫会改变易感性和康复情况。设 S_N 和 S_S 分别表示正常和受胁迫易感鱼的密度， I_N 和 I_S 表示相应的感染类别， R 表示康复类别。时间 t 时的种群总数为

$$N(t) = S_N(t) + S_S(t) + I_N(t) + I_S(t) + R(t).$$

出生以恒定速率 Λ 发生；所有个体均以人均 速率 μ 自然死亡。确定性系统的示意图见图 1，其中突出显示了应激转移（$\alpha(t)$）、感染过程（β_N， β_S）、康复（γ_N， γ_S）以及疾病导致的死亡（d_N， d_S）。由于我们的主要目的是了解最初

病原体在易感类中的引入，我们假设感染类别之间不存在转移，因为环境应激对已感染个体的影响已体现在两个类别的参数差异中。我们还假设，在此处考虑的流行病时间尺度上，压力的作用不可逆。易感个体可能会因环境条件恶化而进入受压类别，而从压力中康复则需要环境持续改善并经历生理恢复；这些过程发生在更长的时间尺度上，因此予以忽略。

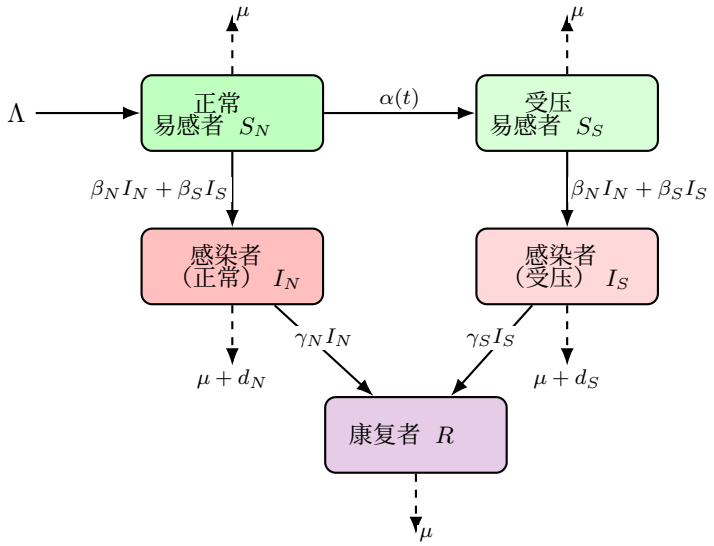

图1：确定性压力-感染模型的流程图：正常易感者（S_N）、受压易感者（S_S）、正常感染者（I_N）、受胁迫的感染者（I_S）和康复者（R）。

感染过程由质量作用感染力描述

$$\lambda(t) = \beta_N I_N(t) + \beta_S I_S(t),$$

其中， β_N 和 β_S 分别是正常和受压易感类的传播参数。正常和受压感染舱室的疾病诱导死亡分别以 d_N 和 d_S 的人均速率发生；这些舱室中的感染康复分别以 γ_N 和 γ_S的人均速率发生。由此得到的胁迫–感染系统见式（1），参数名称和值见表1：

$$\begin{cases} \dfrac{dS_N}{dt} = \Lambda - \alpha(t)S_N - \lambda(t)S_N - \mu S_N, \\ \dfrac{dS_S}{dt} = \alpha(t)S_N - \lambda(t)S_S - \mu S_S, \\ \dfrac{dI_N}{dt} = \lambda(t)S_N - (\gamma_N + \mu + d_N)I_N, \\ \dfrac{dI_S}{dt} = \lambda(t)S_S - (\gamma_S + \mu + d_S)I_S, \\ \dfrac{dR}{dt} = \gamma_N I_N + \gamma_S I_S - \mu R, \end{cases} \tag{1}$$

且初始条件均为非负数（$S_N(0)$ $S_S(0)$ $I_N(0)$ $I_S(0)$ $R(0)$） $\in \mathbb{R}^5_+$。

2.1.1 水环境条件与胁迫

为表示环境条件，我们引入水质变量 $W(t)$，此处将其解释为水柱中的溶解氧（DO）浓度，单位为 mg L^{-1}。鱼类种群通常对低氧表现出非线性生理反应：在氧气水平降至特定阈值以下之前，它们会维持稳态；此后，胁迫反应会迅速加剧。为描述这种生物阈值效应，我们借鉴 [27] 中的一般胁迫公式，采用 S 形函数定义无量纲水体胁迫指数 $S_W(t) \in [0,1]$：

$$S_W(t) = \frac{1}{1 + \exp\big(-k_W\,(W_{\text{crit}} - W(t))\big)}. \tag{2}$$

此处，W_{crit} 表示标志着低氧诱发的压力开始出现的临界溶解氧水平。参数 $k_W > 0$ 决定了这一转变的陡峭程度；k_W 的值越高，意味着溶解氧在 W_{crit} 附近只需略微下降，就会触发从正常状态（$S_W \approx 0$）到受胁迫状态（$S_W \approx 1$）的急剧转变。

我们通过将正常易感舱室转变为受胁迫易感舱室的转变率定义为下式，将这一环境驱动因素与流行病模型（1）联系起来：

$$\alpha(t) = \alpha_{\max}\, S_W(t), \tag{3}$$

其中，$\alpha_{\max} > 0$ 为最大应激诱导率。在这一表述中，水质作为外部函数，调节易感宿主流入高风险类别 S_S 的过程。

为说明这一非线性阈值如何将环境数据转化为生理风险，我们考虑四种不同的水质情景。图 2 展示了描述这四种情景的曲线，涵盖从氧气充足到持续低氧的条件，以及由此产生的应激率。通过比较溶解氧剖面（左图）与应激率（右图），我们发现，在氧气充足的条件下，应激几乎可以忽略不计；但当溶解氧降至接近或低于 W_{crit} 时，应激率便会急剧上升。

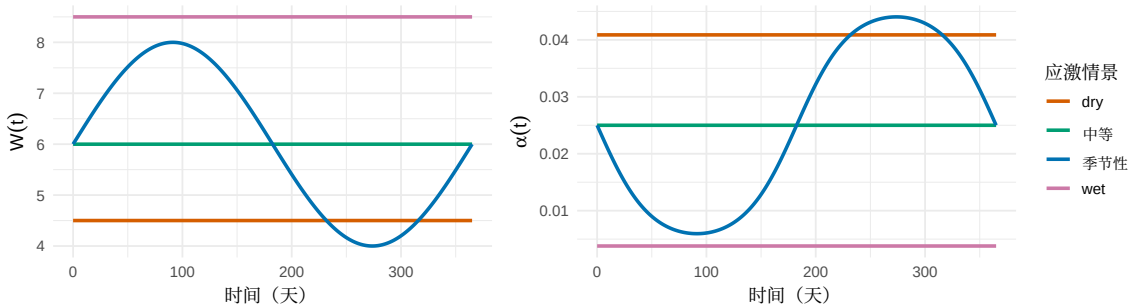

图 2：四种示例性水质情景下的溶解氧剖面 $W(t)$（左图）及对应的应激率 $\alpha(t)$（右图）：高氧“湿润”状态（8.5 mg L^{-1}）、处于临界阈值的临界“中等”状态（$W_{\text{crit}} = 6$ mg L^{-1}）、低氧“干旱”状态（4.5 mg L^{-1}），以及“季节性”状态，在该状态下，$W(t)$ 在一年内于约 4 至 8 mg L^{-1} 之间振荡。其余参数值见表1。

汇编于 [28] 的实验研究表明，鱼类对低氧的响应跨越多个时间尺度，从快速的生理调节（数小时）到持续时间更长的分子

和血液学变化（数天至数周）。因此，我们将 $\alpha_{\max}$ 解释为持续性缺氧条件下应激诱导的特征时间尺度。据此，我们设定$\alpha_{\max} = 0.05$天$^{-1}$，对应的特征诱导时间约为 $1/\alpha_{\max} \approx 20$ 天。

表1： 模型参数说明。

符号	说明	数值/单位	来源
Λ	鱼的补充或出生率	10 ind·天$^{-1}$	假设值
$\alpha_{\max}$	最大应激率	0.05 天$^{-1}$	[28]
W_{crit}	临界溶解氧水平	6 毫克·升$^{-1}$	[27, 32]
k_W	应激对氧亏缺的敏感性	1（毫克·升$^{-1}$）$^{-1}$	假定
β_N	正常鱼类的传播率	ind^{-1}.day^{-1}	$f(\mathcal{R}_{01})$
β_S	应激鱼类的传播率	ind^{-1}.天$^{-1}$	$2\beta_N$
γ_N	正常感染鱼类的恢复率	0.1 天$^{-1}$	[26]
γ_S	应激感染鱼类的恢复率	0.1 天$^{-1}$	[26]
μ	自然死亡率	$10^{-4} - 2.10^{-3}$ 天$^{-1}$	[9]
d_N	I_N 鱼的疾病诱导死亡	$4.10^{-3} - 3.10^{-2}$ 天$^{-1}$	[9]
d_S	I_S 鱼的疾病诱导死亡	$4.10^{-3} - 3.10^{-2}$ 天$^{-1}$	[9]

2.1.2 常微分方程模型的基本性质

引理1。 假设 $\alpha(t)$ 有界且分段连续于 $[0, \infty)$，并且所有参数均非负。那么，对于任意初始条件

$$\mathbf{X}(0) = (S_N(0), S_S(0), I_N(0), I_S(0), R(0)) \in \mathbb{R}^5_+,$$

系统 (1) 存在唯一解，该解对所有 $t \geq 0$ 均有定义，且始终保持非负：

$$\mathbf{X}(t) = (S_N(t), S_S(t), I_N(t), I_S(t), R(t)) \geq 0, \qquad t \geq 0.$$

证明。 式 (1) 的右端关于 t 连续，并关于 $\mathbf{X}(t)$ 局部满足利普希茨条件，因为它是状态变量的多项式，且其时间依赖系数 $\alpha(t)$ 有界。因此，根据皮卡–林德勒夫定理[21]，最大解存在且唯一。为证明正性，假设某个变量（记为 X_i ）在某个时刻等于 0，而所有其他变量均非负。简单分析可得$X_i \geq 0$ ，因此 X_i 不会变为负值 [8]。

□

引理2。该区域

$$\Omega = \left\{ \mathbf{X}(t) \in \mathbb{R}^5_+ : N \leq \frac{\Lambda}{\mu} \right\}$$

正 性地在式 (1) 的流下保持不变，并吸引所有始于 $\mathbb{R}^5_+$ 的轨线 .

证明。 将（1）中的方程相加，得到

$$\frac{dN}{dt} = \Lambda - \mu N - d_N I_N - d_S I_S \leq \Lambda - \mu N.$$

求解并应用比较原理可得，对所有 $t \geq 0$，有

$$N(t) \leq \max\left\{ N(0), \frac{\Lambda}{\mu} \right\}.$$

若 $N(0) \le \Lambda/\mu$，则对所有 $t \ge 0$，$N(t) \le \Lambda/\mu$，这表明 Ω 是正向不变的。此外，对于任意 $N(0) \ge 0$，当 $t \to \infty$ 时，$N(t) \to \Lambda/\mu$，因此 $N(t)$ 最终有界于 Λ/μ。这种构造在具有生命动力学的 SIR 型模型中很常见 [4, 15]。 □

2.2 恒定应激率

为获得平衡点和阈值的显式解析结果，我们首先考察一个基准情形：在该情形下，水环境条件在流行病时间尺度上近似保持不变，因此

$$\alpha(t) \equiv \alpha \in (0, \alpha_{\max}]$$

可视为常数。在此假设下，(1) 化简为

$$\begin{cases} \dfrac{dS_N}{dt} = \Lambda - \alpha S_N - \lambda(t) S_N - \mu S_N, \\ \dfrac{dS_S}{dt} = \alpha S_N - \lambda(t) S_S - \mu S_S, \\ \dfrac{dI_N}{dt} = \lambda(t) S_N - (\gamma_N + \mu + d_N) I_N, \\ \dfrac{dI_S}{dt} = \lambda(t) S_S - (\gamma_S + \mu + d_S) I_S, \\ \dfrac{dR}{dt} = \gamma_N I_N + \gamma_S I_S - \mu R, \end{cases} \tag{4}$$

其中 $\lambda(t) = \beta_N I_N(t) + \beta_S I_S(t)$。具有多个易感性类别或风险类别的模型已在流行病学文献中得到广泛研究。尤其是，双组分室模型常用于描述宿主行为或生理特征的异质性，且往往会产生非平凡的阈值动力学 [12, 24]。相关模型还见于阶段结构或风险结构化流行病模型，其中宿主类别之间的转移在塑造疾病持续和灭绝特性方面起着关键作用 [6]。带有亚群体间耦合的双斑块模型或源–汇模型进一步说明，类别或地点之间的迁移如何从根本上改变平衡结构和稳定性 [22]。

模型 (4) 具有一般的双类别结构，但转移仅发生于易感类别中，且方向单一；不过，其耦合机制的含义和作用有所不同。在此，非受压易感类别向受压易感类别的转移由环境诱导应激率 α 驱动，而非由空间迁移、行为变化或个体发育进程所致；尤其是在具有非恒定 $\alpha(t)$ 的一般模型 (1) 中。

2.2.1 基本再生数与系统行为

在无病平衡（DFE）处，$I_N = I_S = 0$ 除非新感染的平均数超过康复和移除过程，否则感染无法侵入。此时，(4) 存在唯一的无病平衡，表示为

$$E^0 = \left(S_N^0,\, S_S^0,\, 0,\, 0,\, 0 \right), \quad S_N^0 = \frac{\Lambda}{\alpha + \mu}, \quad S_S^0 = \frac{\alpha \Lambda}{\mu(\alpha + \mu)}. \tag{5}$$

采用下一代矩阵法 [35] 并记 $\nu_j = \gamma_j + \mu + d_j$、 $j \in \{N, S\}$，可得到基本再生数 $\mathcal{R}_0$：

$$\mathcal{R}_0 = \underbrace{\frac{\beta_N S_N^0}{\nu_N}}_{\mathcal{R}_{01}} + \underbrace{\frac{\beta_S S_S^0}{\nu_S}}_{\mathcal{R}_{02}}. \tag{6}$$

式 (6) 的分解突显了两条截然不同的传播途径。第一项 $\mathcal{R}_{01}$ 表示由“正常”表型产生的继发感染。第二项 $\mathcal{R}_{02}$ 则体现了“受压”表型的贡献。由于压力预计会增加病原体排出量（$\beta_S > \beta_N$），并可能延迟康复（$\nu_S < \nu_N$），因此，种群结构从 S_N 转向 S_S（ S_S^0增加）会有效地将传播权重转向效率更高的 $\mathcal{R}_{02}$ 途径，从而增加总体流行病风险。

系统 (4) 还存在唯一的地方病平衡

$$E^* = (S_N^*, S_S^*, I_N^*, I_S^*, R^*), \tag{7}$$

其中

$$S_N^* = \frac{\Lambda}{\alpha + \mu + \lambda^*}, \quad S_S^* = \frac{\alpha S_N^*}{\mu + \lambda^*},$$
$$I_N^* = \frac{\lambda^* S_N^*}{\nu_N}, \qquad I_S^* = \frac{\lambda^* S_S^*}{\nu_S}, \; R^* = \frac{\gamma_N I_N^* + \gamma_S I_S^*}{\mu},$$

均以总感染力表示

$$\lambda^* = \beta_N I_N^* + \beta_S I_S^*.$$

因此，式 (4) 的行为由以下结果所决定；该结果的证明见第 2.2.2 节和第 2.2.3 节中的若干引理。

命题 3。 在区域Ω内，当 $\mathcal{R}_0 < 1$时，(4)在 $\mathcal{R}_0 = 1$ 处发生前向跨临界分岔：

- 当 $\mathcal{R}_0 < 1$ 时，无病平衡 E^0 全局渐近稳定，且地方病平衡不具有生物学意义；
- 当 $\mathcal{R}_0 > 1$时，无病平衡 E^0 不稳定，且唯一的地方病平衡 E^* 在Ω中局部渐近稳定。

2.2.2 无病平衡的稳定性

利用下一代矩阵法计算基本再生数 [35]，使我们能够得出：当 $\mathcal{R}_0 < 1$ 时，无病平衡局部渐近稳定；当 $\mathcal{R}_0 > 1$时，无病平衡不稳定。

通过应用 Lyapunov 方法研究全局渐近稳定性，我们得到以下引理。

引理 4. 若 $\mathcal{R}_0 \leq 1$，则 (4) 的无病平衡 E^0 在生物学不变区域 Ω 内全局渐近稳定。

证明. 我们构造李雅普诺夫函数 $V:\ \Omega\ \to\ \mathbb{R}$。定义常数$c_N = \beta_N/\nu_N$和 $c_S = \beta_S/\nu_S$，其中对 $j = N,\ S$有 $\nu_j = \gamma_j + \mu + d_j$。考虑如下线性李雅普诺夫函数候选：

$$V(t) = c_N I_N(t) + c_S I_S(t) = \frac{\beta_N}{\nu_N} I_N + \frac{\beta_S}{\nu_S} I_S. \tag{8}$$

由于 $I_N, I_S \geq 0$，因此对于 Ω 中的所有变量， $V(t) \geq 0$，且当且仅当 $I_N = I_S = 0$ 时， $V(t) = 0$。

沿着方程 (4) 的轨线对 V 关于时间求导，得到

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\beta_N}{\nu_N}\dot{I}_1 + \frac{\beta_S}{\nu_S}\dot{I}_2.$$

代入 I_1 和 I_2 的表达式：

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= \frac{\beta_N}{\nu_N}\left[(\beta_N I_N + \beta_S I_S)S_N - \nu_N I_N\right] + \frac{\beta_S}{\nu_S}\left[(\beta_N I_N + \beta_S I_S)S_S - \nu_S I_S\right] \\ &= \frac{\beta_N}{\nu_N}(\beta_N I_N + \beta_S I_S)S_N - \beta_N I_N + \frac{\beta_S}{\nu_S}(\beta_N I_N + \beta_S I_S)S_S - \beta_S I_S.\end{aligned}$$

我们提出总感染力 $\lambda(t) = \beta_N I_N + \beta_S I_S$：

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= (\beta_N I_N + \beta_S I_S)\left(\frac{\beta_N S_N}{\nu_N}\right) - \beta_N I_N + (\beta_N I_N + \beta_S I_S)\left(\frac{\beta_S S_S}{\nu_S}\right) - \beta_S I_S \\ &= (\beta_N I_N + \beta_S I_S)\left[\frac{\beta_N S_N}{\nu_N} + \frac{\beta_S S_S}{\nu_S}\right] - (\beta_N I_N + \beta_S I_S) \\ &= \lambda(t)\left[\left(\frac{\beta_N S_N}{\nu_N} + \frac{\beta_S S_S}{\nu_S}\right) - 1\right].\end{aligned}$$

回顾一下，在不变区域 Ω 中，易感者群体渐近地受其无病值约束，即 $S_N(t) \leq S_N^0$ 且 $S_S(t) \leq S_S^0$。因此，我们有：

$$\frac{\beta_N S_N}{\nu_N} + \frac{\beta_S S_S}{\nu_S} \ \leq\ \frac{\beta_N S_N^0}{\nu_N} + \frac{\beta_S S_S^0}{\nu_S} = \mathcal{R}_0.$$

利用这个不等式，李雅普诺夫函数的导数满足：

$$\frac{dV}{dt} \leq \lambda(t)(\mathcal{R}_0 - 1). \tag{9}$$

如果 $\mathcal{R}_0 \leq 1$ 并考虑到 $\lambda(t) \geq 0$，则可得出 $\frac{dV}{dt} \leq 0$ 对所有 t均成立。

此外， $\frac{dV}{dt} = 0$意味着以下两种情况之一： $\lambda(t) = 0$ （这意味着 $I_N = I_S = 0$），或者$\mathcal{R}_0 = 1$ 且 $S_N = S_N^0$， $S_S = S_S^0$。无论哪种情况，包含在 $\dot{V} = 0$ 所在集合中的最大不变集都是单点集 $\{E^0\}$。根据 LaSalle 不变性原理 [20],，Ω 中的每个解在 $t \to \infty$时都趋近于 E^0 。因此， E^0 是全局渐近稳定的。 □

2.2.3 地方病平衡及其稳定性

设 $E^* = (S_N^*,\ S_S^*,\ I_N^*,\ I_S^*,\ R^*)$ 是方程 (4) 的一个地方病平衡点。将总感染力定义为

$$\lambda^* = \beta_N I_N^* + \beta_S I_S^*,$$

我们用 λ^* 表示所有稳态值：

$$S_N^* = \frac{\Lambda}{\alpha + \mu + \lambda^*},\quad S_S^* = \frac{\alpha S_N^*}{\mu + \lambda^*},$$
$$I_N^* = \frac{\lambda^* S_N^*}{\nu_N},\qquad I_S^* = \frac{\lambda^* S_S^*}{\nu_S},\ R^* = \frac{\gamma_N I_N^* + \gamma_S I_S^*}{\mu}.$$

将这些关系代入 λ^* 的定义，得到一个多项式

$$P(\lambda^*) = A_2 \lambda^{*2} + A_1 \lambda^* + A_0 = 0, \tag{10}$$

其中各项系数为

$$A_2 = \nu_N \nu_S,$$
$$A_1 = \nu_N \nu_S \mu + \nu_N \nu_S (\alpha + \mu)(1 - \mathcal{R}_{01}),$$
$$A_0 = \nu_N \nu_S \mu (\alpha + \mu)(1 - \mathcal{R}_0).$$

(A_2, A_1, A_0) 的符号结构决定是否存在正根 $\lambda^* > 0$。对多项式 $P(\lambda^*)$ 应用笛卡尔符号法则，正解的数量如表 2 所示。

表 2： λ^* 次多项式 (10) 的笛卡尔法则。

Case	$\mathcal{R}_{01}$	$\mathcal{R}_0$	sign(A_2)	sign(A_1)	sign(A_0)	正解的数量
1	< 1	< 1	$+$	$+$	$+$	无解
2	< 1	> 1	$+$	$+$	$-$	一个解
3	> 1	> 1	$+$	$-$	$-$	一个解

多项式方程 (10) 当且仅当$\mathcal{R}_0 > 1$时存在唯一正根 $\lambda^* > 0$。当 λ^*取正值时， E^* 为正。于是，我们得到如下关于地方病平衡存在性的引理

引理 5. 若 $\mathcal{R}_0 > 1$，(4) 存在唯一的地方病平衡 E^*。

为完成命题 3 的证明，我们研究 (4) 的地方病平衡的局部稳定性。设 $\beta_N = \beta$ 且 $\beta_S = \sigma\beta$，则基本再生数可写为

$$\mathcal{R}_0(\beta) = \beta\,\kappa,\qquad \kappa = \frac{S_N^0}{\nu_N} + \frac{\sigma S_S^0}{\nu_S}.$$

因此，阈值条件 $\mathcal{R}_0 = 1$ 对应于

$$\beta^* = \frac{1}{\kappa} = \frac{\nu_N \nu_S}{\nu_N S_N^0 + \nu_N \sigma S_S^0}. \tag{11}$$

现在，我们将 [5, 定理 4.1] 应用于以传播系数 β 为分岔参数的情形。证明见附录 A。

2.3 时变胁迫

2.3.1 无病轨迹与再生数

当不存在感染（$I_N = I_S = 0$）时，系统 (1) 化为关于易感类的非自治子系统，

$$\begin{cases} \dfrac{dS_N}{dt} = \Lambda - \big(\alpha(t) + \mu\big) S_N, \\ \dfrac{dS_S}{dt} = \alpha(t) S_N - \mu S_S, \end{cases} \tag{12}$$

其中 $I_N^0(t) = I_S^0(t) = R^0(t) = 0$。因此，与恒定胁迫情形不同，无病状态不再是不动点，而是一条随时间变化的轨迹

$$E^0(t) = \big(S_N^0(t), S_S^0(t), 0, 0, 0\big).$$

其中，$(S_N^0(t)\ S_S^0(t))$ 是方程 (12) 的解。

为正式分析稳定性，我们将感染舱室 $I(t) = (I_N(t)\ I_S(t))^T$ 在方程 (1) 的无病轨迹附近的动力学写出。线性化系统具有以下非自治线性微分方程的形式：

$$\frac{dI}{dt} = \big(F(t) - V\big) I(t) := J(t) I(t), \tag{13}$$

其中

$$V = \begin{pmatrix} \nu_N & 0 \\ 0 & \nu_S \end{pmatrix}, \quad F(t) = \begin{pmatrix} \beta_N S_N^0(t) & \beta_S S_N^0(t) \\ \beta_N S_S^0(t) & \beta_S S_S^0(t) \end{pmatrix}.$$

矩阵 $J(t) = F(t) - V$是时变的，且其非对角元素均为非负（因为 β_N，β_S，$S_N^0(t)$ $S_S^0($ $t \geq 0$）。这种矩阵称为梅茨勒矩阵，这意味着该系统是合作的。这一性质使我们可以使用微分方程的标准比较定理 [30]。

我们将常数矩阵 M 的谱半径定义为 $s(M) := \max\{\mathrm{Re}(\lambda) : \lambda \in \sigma(M)\}$。类比自治情形，这引出了时变再生数的定义

$$\mathcal{R}(t) := \mathcal{R}(\alpha(t)) = \frac{\beta_N S_N^0(t)}{\nu_N} + \frac{\beta_S S_S^0(t)}{\nu_S}. \tag{14}$$

现在假设时变胁迫率一致有界，

$$0 \leq \alpha_{\min} \leq \alpha(t) \leq \alpha_{\max} \qquad \text{for all } t \geq 0, \tag{15}$$

对于某些固定常数 $\alpha_{\min}$ 和 $\alpha_{\max}$。对于每个常数值 α，自治系统 (4) 都有一个基本再生数

$$\mathcal{R}_0(\alpha) = \frac{\Lambda}{\alpha + \mu} \left(\frac{\beta_N}{\nu_N} + \frac{\alpha\, \beta_S}{\mu\, \nu_S} \right), \tag{16}$$

从生物学角度看，我们假设受压鱼类的传染性至少不低于未受胁迫鱼类，或者其保持传染性的时间更长，表示为

$$\frac{\beta_S}{\nu_S} \geq \frac{\beta_N}{\nu_N}. \tag{17}$$

在这一假设下，有

$$\mathcal{R}_0(\alpha_{\min}) \;\le\; \mathcal{R}_0(\alpha(t)) \;\le\; \mathcal{R}_0(\alpha_{\max}) \qquad \text{for all } t,$$

事实上，对于每个常数值 α，自治系统 (4) 的基本再生数为 $\mathcal{R}_0(\alpha)$，由 (16) 给出，可写为

$$\mathcal{R}_0(\alpha) = \Lambda\,\frac{A+\alpha B}{\alpha+\mu}, \qquad A=\frac{\beta_N}{\nu_N}, \quad B=\frac{\beta_S}{\mu\,\nu_S},$$

对 α 求导可得

$$\frac{\partial \mathcal{R}_0(\alpha)}{\partial \alpha} = \Lambda\,\frac{B(\alpha+\mu)-(A+\alpha B)}{(\alpha+\mu)^2} = \Lambda\,\frac{B\mu - A}{(\alpha+\mu)^2}.$$

由于 $B\mu = \beta_S/\nu_S$，生物学条件 (17) 意味着 $B\mu \ge A$，因此 $\frac{\partial \mathcal{R}_0(\alpha)}{\partial \alpha} \ge 0$，这意味着 $\mathcal{R}_0(\alpha)$ 随 α 增大。特别地，若对所有 $t \ge 0$，$0 \le \alpha_{\min} \le \alpha(t) \le \alpha_{\max}$，则

$$\mathcal{R}_{01} = \mathcal{R}_0(0) \le \mathcal{R}_0(\alpha_{\min}) \;\le\; \mathcal{R}_0(\alpha(t)) \;\le\; \mathcal{R}_0(\alpha_{\max}) \qquad \text{for all } t \ge 0.$$

在这些假设下，时变再生数 $\mathcal{R}(t)$ 始终介于与极端应激率相关的两个自治阈值之间。为说明这一点，我们可以比较若干应激剖面 $\alpha(t)$ 与无病解 $E^0(t)$ 上对应的 $\mathcal{R}(t)$ 轨线：对于每种情景，$\mathcal{R}(t)$ 随时间波动，但始终不会越过下界 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\min})$ 或上界 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\max})$。

图3展示了在无病平衡下使用常微分方程 (12) 得到的 $\mathcal{R}(t)$ 动态。当常微分方程收敛时，该图显示了这个时变基本再生数的有界性，如公式 (14) 所示。其余模拟所用的参数值为 $\mu = 0.002$、$d_N = 0.01$ 和 $d_S = 0.01$ （见表1）；其余参数与表1中的相同。

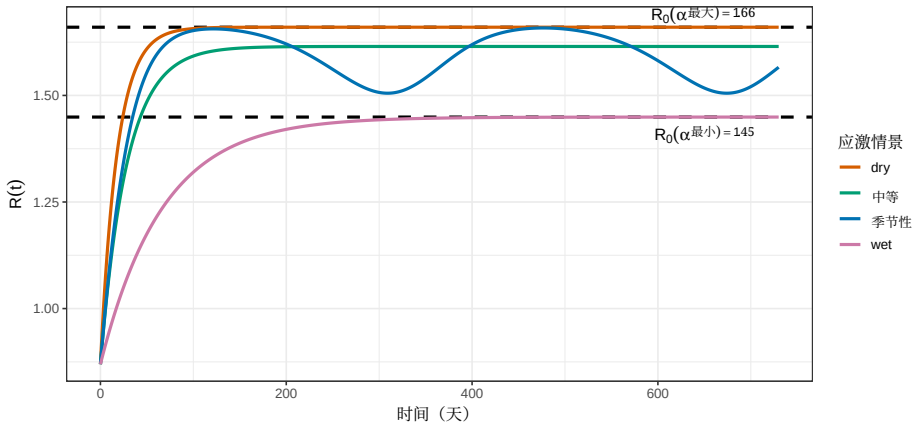

图3： 有界压力下的时变再生数 $\mathcal{R}(t)$。每条不同颜色的曲线表示满足 $\alpha_{\min} \le \alpha(t) \le \alpha_{\max}$ 的不同压力曲线 $\alpha(t)$ 对应的 $\mathcal{R}(t)$。两条水平线分别对应自治阈值 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\min})$ 和 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\max})$。

2.3.2 地方病平衡及其稳定性

数理流行病学中的一项基本结果将基本再生数与该谱横坐标 [35, 联系起来。定理 2] 的证明：

$$\mathcal{R}_0(\alpha) < 1 \iff s\big(F(\alpha) - V\big) < 0. \tag{18}$$

We 关于疾病的存在性和持久性，有如下结果 e.

Lemma 6. 假设 $\alpha(t)$满足(15) ，且生物学条件(17) 成立 $s.$

(i) 若 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\max}) < 1$，则无病轨迹全局渐近稳定。特别地，(1) 的无病轨迹是一致渐近稳定的。(ii) 若 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\min}) > 1$，则无病轨迹不稳定，即使处于低应激状态，感染也能侵入。

证明。 (*i*) 设 $\bar{\alpha} = \alpha_{\max}$。由于再生数 $\mathcal{R}_0(\alpha)$ 随压力增大而单调递增，条件 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\max}) < 1$ 意味着最坏情况下的 ¯ 自治矩阵 $J = F(\bar{\alpha}) - V$ 满足稳定性条件：

$$s(\bar{J}) < 0.$$

在压力会提高总体传播潜力的假设下，时间依赖矩阵 $J(t)$ 受最坏情况下的常矩阵 J约束：

$$J(t) \leq \bar{J} \quad \text{for all } t \geq 0.$$

根据合作系统的比较定理 [30], ，系统 (13) 的解 $I(t)$ 受常系数系统 $\frac{dY}{dt} = \bar{J}Y$的解 $Y(t)$ 约束，其中 $Y(0) = I(0)$：

$$0 \leq I(t) \leq Y(t) = e^{\bar{J}t} I(0).$$

由于 $s(\bar{J}) < 0$，矩阵指数 $e^{Jt} \to 0$as $t \to \infty$。由于 $(I_N(t), I_S(t)) \to (0, 0)$，代入 (1) 得到 (12)，这意味着 $(S_N(t), S_S(t)) \to (S_N^0(t), S_S^0(t))$。因此， $E^0(t)$ 是全局渐近稳定的。

(ii) 反过来，设$\alpha = \alpha_{\min}$。如果 $\mathcal{R}_0(\alpha_{\min}) > 1$，那么根据单调性，对于所有$t$， $\mathcal{R}_0(\alpha(t)) > 1$。这意味着瞬时矩阵的谱界严格为正：

$$s(J(t)) \geq s(F(\underline{\alpha}) - V) > 0.$$

由于系统 (13) 是线性且合作的，并且谱半径一致为正，因此原点不稳定。任何微小扰动 $I(0) > 0$ 都会在初期增长，这意味着感染具有持久性。因此，至少存在一条可容许的应激轨迹，使感染得以持久存在

□

图 4 展示了四种水分—应激情景如何影响确定性模型中的流行曲线。在所有情景下，应激感染类 I_S 的流行高峰均高于非应激类 I_N，这反映出受胁迫鱼类的传播率较高。干燥和中等条件对应持续偏高的应激水平，会产生规模最大且出现最早的流行高峰；而在湿润情景下， I_N 和 I_S中的疫情暴发规模小得多、出现得也更晚，这与再生数接近入侵阈值相符。在季节性应激下，感染会接连出现多波，其发生时间随应激率 α 的波动而变化（t）。这些模拟结果表明，环境应激不仅会改变感染的规模，还会重塑其发生时间，以及感染在非应激宿主和应激宿主之间的分布。

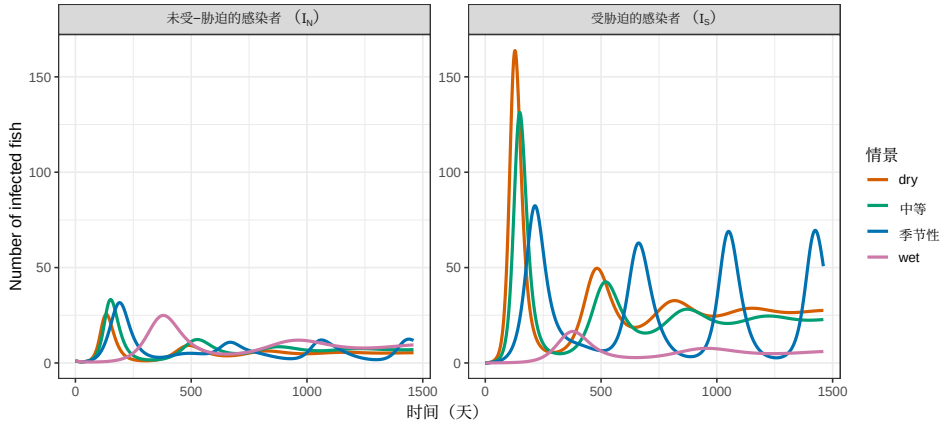

图 4： 图3中不同基本再生数下，具有时变胁迫率$\alpha(t)$的应激-感染模型的确定性轨线。左图显示未受胁迫的感染鱼的数量 $I_N(t)$，右图显示受胁迫的感染鱼的数量 $I_S(t)$，涵盖四种水分胁迫情景（干燥、中等、季节性和湿润）。

3 随机模型与分析

3.1 连续时间马尔可夫链

在本小节中，我们使用连续时间马尔可夫链（CTMC）来确定疾病首次传入不同鱼群的时间。

当种群规模和实现次数趋于无穷大时，常微分方程模型是连续时间马尔可夫链（CTMC）的极限 [18]。因此，为了捕捉有限种群固有的随机波动，我们构建与确定性系统（4）相关联的连续时间马尔可夫链。令

$$\mathbf{X}(t) = \big(S_N(t), S_S(t), I_N(t), I_S(t), R(t)\big), \quad t \geq 0, \tag{19}$$

表示时间 t各舱室中的种群数量向量。系统中的每次转移都对应$\mathbf{X}_t$ 中的一次离散跳变，该跳变由无穷小速率（或倾向率）控制，它规定了某一事件单位时间内发生的概率。

相应的无穷小转移概率定义如下

$$\mathbb{P}(\mathbf{X}(t+\Delta t) = \mathbf{x}' \,|\, \mathbf{X}(t) = \mathbf{x}) = q(\mathbf{x}, \mathbf{x}')\Delta t + o(\Delta t), \tag{20}$$

其中， $q(\mathbf{x}, \mathbf{x}')$ 是从状态 $\mathbf{x}$ 转移到状态 $\mathbf{x}'$ 的转变率，见表 3。

3.2 分枝过程近似

在流行病早期，感染人数较少时，连续时间马尔可夫链可用多类型分枝过程近似（MBPA）来近似。在此阶段，易感人群保持在接近其无病平衡值的位置（S_N^0， S_S^0），且感染近似独立发生。令

$$\mathbf{I}(t) = (I_N(t), I_S(t)), \quad t \geq 0,$$

表示与感染类别相对应的多类型分枝过程近似。每个类型为 j的感染个体都会产生新的感染，并根据指数分布通过康复或死亡而终止

表 3： 应激-感染模型的连续时间马尔可夫链表示中的转移及相应速率。

转移	**状态变化**	**Rate**
出生	$S_N \to S_N + 1$	Λ
x的自然死亡	$x \to x - 1$	μx
应激转移	$S_N \to S_N - 1,\ S_S \to S_S + 1$	$\alpha(t)S_N$
S_N感染	$S_N \to S_N - 1, \quad I_N \to I_N + 1$	$(\beta_N I_N + \beta_S I_S)S_N$
S_S感染	$S_S \to S_S - 1,\ I_S \to I_S + 1$	$(\beta_N I_N + \beta_S I_S)S_S$
从 I_N康复	$I_N \to I_N - 1,\ R \to R + 1$	$\gamma_N I_N$
从 I_S康复	$I_S \to I_S - 1,\ R \to R + 1$	$\gamma_S I_S$
I_N导致的死亡	$I_N \to I_N - 1$	$d_N I_N$
I_S导致的死亡	$I_S \to I_S - 1$	$d_S I_S$

速率导　源自表 3。分枝过程的繁殖核由以下内容给出　　y

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \dfrac{\beta_N S_N^0}{\nu_N} & \dfrac{\beta_N S_S^0}{\nu_N} \\ \dfrac{\beta_S S_N^0}{\nu_S} & \dfrac{\beta_S S_S^0}{\nu_S} \end{pmatrix}.$$

项 m_{jk} 表示在整个传染期内，由一名 j 型个体产生的 k 型子代的期望数量。谱半径 $\rho(\mathbf{M})$恰好等于基本再生数 $\mathcal{R}_0$。

与每个个体寿命内子代分布相对应的子代概率生成函数（p.g.f.）为

$$\begin{cases} f_N(u_N, u_S) = \dfrac{\beta_N S_N^0 u_N^2 + \beta_N S_S^0 u_N u_S + \nu_N}{\nu_N + \beta_N (S_N^0 + S_S^0)}, \\ f_S(u_N, u_S) = \dfrac{\beta_S S_S^0 u_S^2 + \beta_S S_N^0 u_N u_S + \nu_S}{\nu_S + \beta_S (S_N^0 + S_S^0)}. \end{cases} \tag{21}$$

设$\mathbf{u}^* = (u_N^*, u_S^*)$是映射$\mathbf{f}(\mathbf{u}) = (f_N(\mathbf{u})\ f_S(\mathbf{u}))$的一个不动点，且满足$\mathbf{f}(\mathbf{u}^*) = \mathbf{u}^*$。有以下定理。

定理7 (灭绝概率**)**。 与连续时间马尔可夫链(20)相关联的多类型分枝过程是正则的、常返的且非奇异的。设初始感染者人数为$(I_N(0)\ I_S(0)) = (i_{N0}, i_{S0})$。那么，感染灭绝的概率为

$$\mathbb{P}_{ext} = (u_N^*)^{i_{N0}} (u_S^*)^{i_{S0}}, \tag{22}$$

其中$\mathbf{u}^*$是$\mathbf{f}(\mathbf{u})$在 $[0,1]^2$ 中的最小不动点。此外，

- 若 $\mathcal{R}_0 \le 1$，则$\mathbf{u}^* = (1,1)$ 且 $\mathbb{P}_{ext} = 1$;
- 若 $\mathcal{R}_0 > 1$，则存在唯一的$\mathbf{u}^* \in (0,1)^2$，使得$\mathbf{f}(\mathbf{u}^*) = \mathbf{u}^*$，因此$\mathbb{P}_{ext} < 1$。

证明。 我们证明，相关的多类型分枝过程是正则且非奇异的，并且其灭绝特性由一阶矩矩阵的谱半径决定。

(i) 非负性与单调性。对于所有 $j,\ k \in \{N, S\}$，计算式 (21) 的偏导数；对于所有 $\mathbf{u} \in [0,1]^2$,

$$\frac{\partial f_j}{\partial u_j}(\mathbf{u}) = \frac{\beta_j(2S_j^0 u_j + S_k^0 u_k)}{\beta_j(S_N^0 + S_S^0) + \nu_j} \text{ and } \frac{\partial f_j}{\partial u_k}(\mathbf{u}) = \frac{\beta_j S_k^0 u_j}{\beta_j(S_N^0 + S_S^0) + \nu_i}.$$

因此，雅可比矩阵 $Df(\mathbf{u})$ 的各元素均非负，且映射 $\mathbf{f}$ 在 $[0,1]^2$上单调。根据 [3, 定理 2.3，p. 113], 相应的多类型分枝过程是非奇异的。

(ii) 一阶矩矩阵与本原性。均值（一阶矩）矩阵为

$$\mathbf{M} = Df(\mathbf{1}), \quad \mathbf{1} = (1,1)^\top.$$

由于 f_j 关于$\mathbf{u}$的导数为常数，我们得到

$$M_{jj} = \frac{\beta_j(2S_j^0 + S_k^0)}{\beta_j(S_N^0 + S_S^0) + \nu_j} \text{ and } M_{jk} = \frac{\beta_j S_k^0}{\beta_j(S_N^0 + S_S^0) + \nu_j}, \qquad j,k \in \{N, S\}.$$

若 $\beta_k S_k^0 > 0$，则$\mathbf{M}$ 的所有元素均严格为正，因此$\mathbf{M}$ 是正矩阵，因而是本原矩阵

由 (i) 和 (ii) 可知，相应的多类型分枝过程是正则的、常返的且非奇异的。令 $\rho(\mathbf{M})$ 表示$\mathbf{M}$的谱半径。根据标准的分枝过程结果 [1, 13], ，有如下结论：

- 若 $\rho(\mathbf{M}) = \mathcal{R}_0 \leq 1$，则$\mathbf{f}$ 在 $[0,1]^2$ 中的唯一不动点为$\mathbf{1}$，这意味着必然灭绝（$\mathbb{P}_{\text{灭绝}} = 1$）；
- 若 $\rho(\mathbf{M}) = \mathcal{R}_0 > 1$，则存在唯一的非平凡不动点 $\mathbf{u}^* \in (0,1)^2$，满足 $\mathbf{f}(\mathbf{u}^*) = \mathbf{u}^*$，由此得到灭绝概率：

$$\mathbb{P}_{\text{ext}} = (u_N^*)^{i_{N0}}(u_S^*)^{i_{S0}}.$$

至此，证明完成。 □

该随机框架量化了有限种群中的灭绝概率和入侵可能性。它补充了确定性分析，为阈值 $\mathcal{R}_0 = 1$ 提供了概率解释。

为说明压力和播种类别如何影响灭绝概率，我们针对一系列初始条件以及四种水分—应激情景（湿润、中等、季节性、干燥）计算 $\mathbb{P}_{\text{ext}}$，这些情景对应 α的递增取值。图5中的小提琴图显示，在湿润、低胁迫状态下（$\alpha = 0.001$），灭绝的可能性很高，$\mathbb{P}_{\text{ext}}$集中在1附近；随着 α 增加，灭绝的可能性逐渐降低：在干燥情景下（$\alpha = 0.05$），大部分概率质量集中在0附近，表明发生大规模疫情暴发的可能性很高。对于给定的 α，当疫情从受压类别 I_S 开始时，灭绝的可能性略低于从未受胁迫类别 I_N开始时，这反映了受胁迫鱼类具有更高的传播潜力。

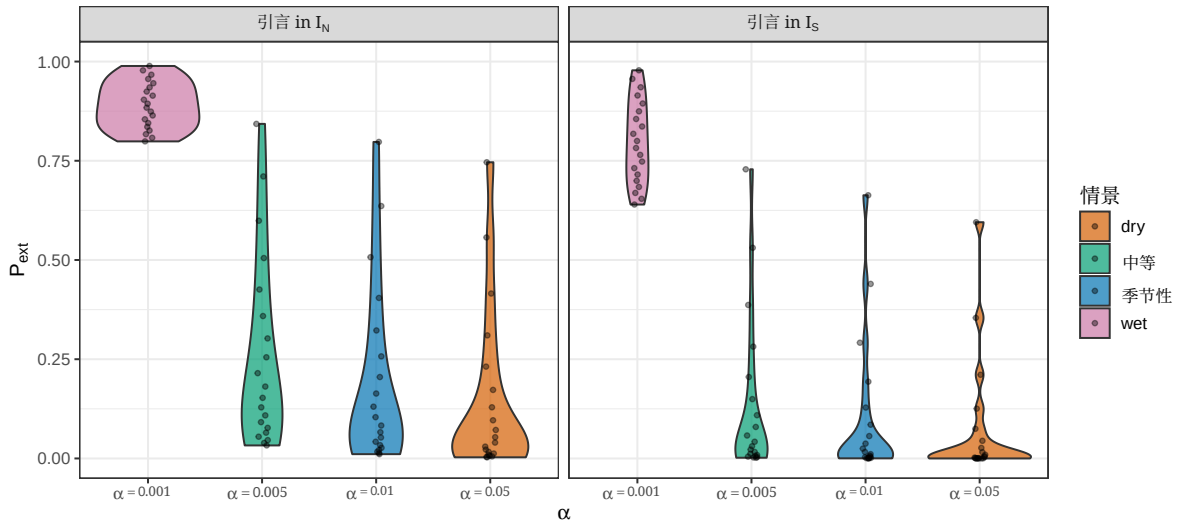

图5： 不同初始条件下灭绝概率的分布 $\mathbb{P}_{\text{ext}}$，对应四种胁迫水平α（湿润、中等、季节性、干燥）和两种播种类别。左：流行病播种于 I_N；右：流行病播种于 I_S。

3.3 首次引入疾病

为了量化压力如何改变感染发生的时间，我们使用连续时间马尔可夫链（CTMC）公式计算每个感染类别中的首次感染时间。对于给定的参数集，我们模拟大量相互独立的连续时间马尔可夫链样本路径，这些路径均从确定性无病平衡（DFE）下的无病种群开始（S_N^0， S_S^0，0，0，0），并在其中一个易感类别中引入一个感染个体。对于每条轨迹，我们记录随机时间

$$\tau_N = \inf\{t > 0 : I_N(t) > 0\}, \qquad \tau_S = \inf\{t > 0 : I_S(t) > 0\}, \tag{23}$$

它们分别对应于感染首次出现在未受胁迫鱼类（I_N）和受胁迫鱼类（I_S）中的时间。

图6展示了首次交叉引入时间的分布，这些数据来自50,000次连续时间马尔可夫链模拟，模拟从 $S_N(0) = 10,000$, $S_S(0) = 0$ 和一条感染鱼开始。当流行病播种于非应激类 I_N （上图）时，感染首次出现在 I_S 通常会延迟数天：在干燥（高胁迫）条件下，引入较早发生；在湿润（低胁迫）条件下则较晚发生；中等和季节性情景介于两者之间，并呈现较长的延迟引入尾部。相反，当流行病播种于受压类别 I_S （下图）时，感染首次出现在 I_N 几乎在所有情景下都会立即发生，分布密度高度集中在0附近。

这种不对称性揭示了一个关键脆弱点。当感染经由受压个体（I_S）进入时，较高的传播率 β_S 使其能够立即爆发式入侵数量丰富的 S_N 类（图6，下图）。相反，经由 I_N 引入则会面临随机屏障：感染必须在传播率较低的 I_N类中存活足够长的时间，才能扩增或传播给受压个体。上图中的这一延迟代表了一个短暂的控制机会窗口；若指示病例是受胁迫鱼类，该窗口便会丧失。

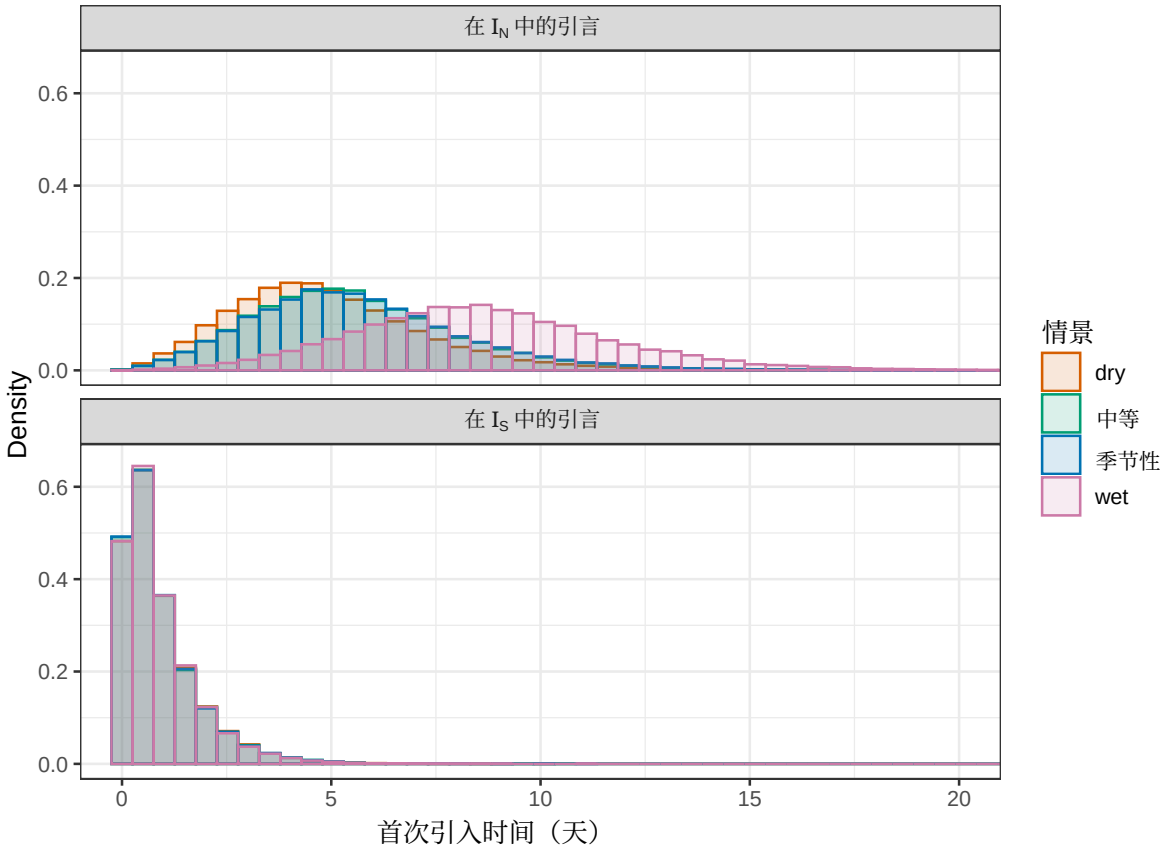

图6：按播种类别和应激情景划分的首次交叉引入时间。上图：在 $t = 0$ 时于 I_N 播种一名感染者后， I_S 中首次出现（τ_S）的时间。下图：播种一名感染者后， I_N 中首次出现（τ_N）的时间。颜色表示四种不同的应激情景。

4 讨论

环境胁迫因子与病原体传播之间的相互作用复杂，且往往呈非线性。尽管实证研究早已证实压力会削弱鱼类免疫力 [31, 34], ，但如何将这种个体层面的生理机能放大到种群层面的流行病并加以量化，仍是一项挑战。在本研究中，我们建立了一个模型来弥合这一差距，将易感性视为由水质驱动的动态状态，而非固定性状。

对于确定性模型，我们证明基本再生数 $\mathcal{R}_0$ 仍是长期根除的有效阈值，并量化了胁迫水平升高会如何加剧疫情暴发峰值。相比之下，随机模拟揭示了一个关键弱点：疫情暴发的概率高度取决于最先引入病原体的是哪一生理类别。这一发现表明，在高胁迫环境中，可供干预的有效时间窗口可能比确定性模型预测的关闭得快得多。

我们的确定性分析表明，尽管宿主异质性增加了复杂性，系统在 $\mathcal{R}_0 = 1$ 处仍保持经典的前向分岔。这是一项重要的结构性质。在许多异质性模型中，尤其是具有择类混合或多群体结构的模型，常会出现后向分岔，从而形成双稳态区域，使疾病控制变得困难 [11, 12]。不存在这种双稳态

这一点表明，我们的模型仍适用于标准阈值控制策略：如果基本再生数小于 1，理论上就有可能根除疾病。

然而，我们的随机分析凸显了仅依赖确定性阈值的一个关键局限。我们发现了一种“随机屏障”效应，它在很大程度上取决于指示病例的生理状态。当感染经由正常宿主（I_N）引入时，较低的传播潜力（β_N）以及在应激诱导之前康复的可能性，会造成较高的随机灭绝概率。这与在低密度种群中观察到的“进化自杀”或“随机消退”概念相一致 [23]。相比之下，经由应激宿主（I_S）引入则可有效绕过这一屏障。由于受胁迫鱼类作为“超级排毒者”具有更高的传播率（β_S），感染链会迅速产生继发病例，使系统迅速脱离随机漂变阶段并进入指数增长。这种时间不对称性意味着，在水产养殖环境中，生物安全漏洞相对于水质事件的时机至关重要。低氧事件期间的病原体引入与常氧期间的病原体引入在性质上截然不同，即便长期平均 $\mathcal{R}_0$ 相同。

从管理角度来看，我们的研究结果表明，监测溶解氧（DO）与监测病原体本身同样重要。目前的规程通常侧重于隔离出现症状的鱼 [25]。然而，我们的模型显示，受压易感类（S_S）是一个隐匿风险储存库。改善水质的干预措施不仅能提升鱼类福利，还能主动恢复抵御入侵的随机屏障。此外，在 I_N 情景中观察到的引言延迟机制提供了一个理论上的机会窗口。如果管理者能在病原体仍局限于健康亚群时将其检测出来，那么积极扑杀或治疗可能会取得成效。一旦感染扩散至受压类别，这个机会窗口就会关闭。

我们假设种群内部均匀混合，这是仓室模型中的标准做法。然而，大型水体中往往存在氧气空间梯度 [32], ，可能形成局部热点，使受胁迫鱼类聚集并促发感染。未来的研究可将这一框架扩展为偏微分方程（PDE）模型，以考虑氧气空间扩散。此外，尽管我们将压力建模为由水质驱动的单向转移，但如果条件改善，鱼类可以通过控制方法从压力中康复。纳入可逆恢复率 $S_S \to S_N$，将有助于研究循环水养殖系统（RAS）中的韧性策略。

致谢

JA 感谢加拿大自然科学与工程研究委员会提供部分资助。CD 感谢 St´ephanie Portet 为曼尼托巴大学营造了支持性的环境，并感谢 2024/2025年Maud Menten研究所研究加速奖提供的部分资助。

A 命题 3 证明结束

命题 *3* 证明结束。为证明地方病平衡点局部渐近稳定，我们应用 [5, 定理 4.1]。为此，我们将 (4) 重写为

$$\frac{dx}{dt} = f(x, \psi), \tag{24}$$

其中 $x \in \mathbb{R}^5$ 以及标量分岔参数 $\psi \in \mathbb{R}$，使得 $x = 0$ 对所有 ψ均为(24)的平衡点。

步骤1：无病平衡的平移与参数的选择。设

$$x_1 = S_N - S_N^0, \quad x_2 = S_S - S_S^0, \quad x_3 = I_N, \quad x_4 = I_S, \quad x_5 = R,$$

并定义 $x = (x_1, \ldots\ldots, x_5)^\top$。那么， $x = 0$ 对应于无病平衡 E^0。我们取传播系数 β 作为分岔参数，并将系统写成形式 $\dot{x} = f(x, \beta)$，其中对于所有 β， $f(0, \beta) \equiv 0$。

如上所述，基本再生数满足 $\mathcal{R}_0(\beta) = \beta\kappa$。设 $\beta^* = 1/\kappa$为满足 $\mathcal{R}_0(\beta^*) = 1$的唯一值，并引入平移参数

$$\psi = \beta - \beta^*.$$

当且仅当 $\mathcal{R}_0 = 1$时， $\psi = 0$ 成立；而 $\psi < 0$ （分别为 $\psi > 0$）对应于 $\mathcal{R}_0 < 1$ （分别为 $\mathcal{R}_0 > 1$）。因此，系统（4）可写成（24），其中 $f(0, \psi) \equiv 0$。

步骤 2：验证假设 A_1。设 $J(E^0) = D_x f(0, 0)$ 表示系统（24）在无病平衡 E^0 处的雅可比矩阵，其中 $\beta = \beta^*$。由（4）直接计算可得

$$J(E^0) = \begin{pmatrix} -(\alpha+\mu) & 0 & -\beta^* S_N^0 & -\sigma\beta^* S_N^0 & 0 \\ \alpha & -\mu & -\beta^* S_S^0 & -\sigma\beta^* S_S^0 & 0 \\ 0 & 0 & \beta^* S_N^0 - \nu_N & \sigma\beta^* S_N^0 & 0 \\ 0 & 0 & \beta^* S_S^0 & \sigma\beta^* S_S^0 - \nu_S & 0 \\ 0 & 0 & \gamma_N & \gamma_S & -\mu \end{pmatrix}.$$

$J(E^0)$的特征值为 $-\mathcal{R}_0(\beta^*)$、0、 $-\alpha-\mu$和 $-\mu$ （重数为2）。因此，在 $\psi = 0$ 处，雅可比矩阵 $J(E^0)$恰有一个特征值等于0，而其余特征值均为实数且严格为负。这验证了 [5]中的定理4.1的假设 A_1 。

步骤3：验证假设 A_2 **并计算** a **和** b。我们需要计算与特征值0对应的 $J(E^0)$的左特征向量和右特征向量。

令 $v = (v_1, v_2, v_3, v_4, v_5)$为与特征值0对应的左特征向量， is

$$v\, J(E^0) = (0, 0, 0, 0, 0).$$

解上述方程，得到

$$v = \left(0,\ 0,\ \frac{\nu_S}{\nu_N \sigma} v_4,\ v_4,\ 0\right),\ v_4 > 0.$$

令 $u = (u_N, u_S, u_3, u_4, u_5)^\top$ 为与特征值0对应的右特征向量，因此

$$J(E^0)\, u = (0, 0, 0, 0, 0)^\top.$$

求解上述系统可得

$$u = \begin{pmatrix} -\frac{S_N^0 \mu\nu_1\nu_2}{S_N^0\alpha\gamma_1\nu_2 + S_N^0\gamma_1\mu\nu_2 + S_S^0\alpha\gamma_2\nu_1 + S_S^0\gamma_2\mu\nu_1} u_5 \\ -\frac{S_N^0\alpha\nu_1\nu_2 + S_S^0\alpha\nu_1\nu_2 + S_S^0\mu\nu_1\nu_2}{S_N^0\alpha\gamma_1\nu_2 + S_N^0\gamma_1\mu\nu_2 + S_S^0\alpha\gamma_2\nu_1 + S_S^0\gamma_2\mu\nu_1} u_5 \\ \frac{S_N^0\mu\nu_2}{S_N^0\gamma_1\nu_2 + S_S^0\gamma_2\nu_1} u_5 \\ \frac{S_S^0\mu\nu_1}{S_N^0\gamma_1\nu_2 + S_S^0\gamma_2\nu_1} \\ u_5 \end{pmatrix},\ u_5 > 0.$$

现在，我们计算 [5]中定理4.1的假设 A_2 所定义的系数 a和 b 。在接下来的分析中，我们考虑 $v_4 = 1$ 和 $u_5 = 1$。令 f_k 表示向量场 f的第k个分量，它对应于(x_1， x_2， x_3，x_4， x_5)的方程。于是

$$a = \sum_{k,i,j=1}^{5} v_k u_i u_j \frac{\partial^2 f_k}{\partial x_i \partial x_j}(0,0), \qquad b = \sum_{k,i=1}^{5} v_k u_i \frac{\partial^2 f_k}{\partial x_i \partial \beta}(0,0).$$

计算 b。 </style}只有 中显式依赖参数 的项才会对 产生贡献。这些是方程中涉及 () 的感染项，分别对应， x_2， x_3， x_4。在 E^0 处计算可知，唯一非零的二阶导数为

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^2 f_N}{\partial x_3 \partial \beta}(0,0) &= -S_N^0, \qquad & \frac{\partial^2 f_N}{\partial x_4 \partial \beta}(0,0) &= -\sigma S_N^0,\\
\frac{\partial^2 f_S}{\partial x_3 \partial \beta}(0,0) &= -S_S^0, \qquad & \frac{\partial^2 f_S}{\partial x_4 \partial \beta}(0,0) &= -\sigma S_S^0,\\
\frac{\partial^2 f_3}{\partial x_3 \partial \beta}(0,0) &= S_N^0, \qquad & \frac{\partial^2 f_3}{\partial x_4 \partial \beta}(0,0) &= \sigma S_N^0,\\
\frac{\partial^2 f_4}{\partial x_3 \partial \beta}(0,0) &= S_S^0, \qquad & \frac{\partial^2 f_4}{\partial x_4 \partial \beta}(0,0) &= \sigma S_S^0,
\end{aligned}$$

将这些结果代入 b 的表达式，并利用 u_3， u_4， v_3， $v_4 > 0$，以及利用

$$b = v_3 \sum_{i=1}^{5} u_i \frac{\partial f_3}{\partial x_i \partial \beta} + v_4 \sum_{i=1}^{5} u_i \frac{\partial f_4}{\partial x_i \partial \beta} = (\frac{\nu_S}{\nu_N}\sigma S_N^0 + S_S^0)(u_3 + \sigma u_4)$$

我们得到

$$b = \frac{\mu \left(S_N^0 \nu_2 + S_S^0 \nu_1 \sigma\right)^2}{\nu_1 \sigma \left(S_N^0 \gamma_1 \nu_2 + S_S^0 \gamma_2 \nu_1\right)} > 0. \tag{25}$$

计算 a。 a的系数取决于 f 关于状态变量 x_i 和 x_j的二阶导数。在系统 (4) 中，唯一的非线性项是双线性发生项 λx_1 和 λx_2，因此只有对应于 x_1， x_2， x_3， x_4 的方程会对a产生贡献。

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^2 f_N}{\partial x_1 \partial x_3}(0,0) &= \frac{\partial^2 f_N}{\partial x_3 \partial x_1}(0,0) = \frac{\partial^2 f_S}{\partial x_2 \partial x_3}(0,0) = \frac{\partial^2 f_S}{\partial x_3 \partial x_2}(0,0) = -\beta^*,\\
\frac{\partial^2 f_N}{\partial x_1 \partial x_4}(0,0) &= \frac{\partial^2 f_N}{\partial x_4 \partial x_1}(0,0) = \frac{\partial^2 f_S}{\partial x_2 \partial x_4}(0,0) = \frac{\partial^2 f_S}{\partial x_4 \partial x_2}(0,0) = -\sigma\beta^*,\\
\frac{\partial^2 f_3}{\partial x_1 \partial x_3}(0,0) &= \frac{\partial^2 f_3}{\partial x_3 \partial x_1}(0,0) = \frac{\partial^2 f_4}{\partial x_2 \partial x_3}(0,0) = \frac{\partial^2 f_4}{\partial x_3 \partial x_2}(0,0) = \beta^*,\\
\frac{\partial^2 f_3}{\partial x_1 \partial x_4}(0,0) &= \frac{\partial^2 f_3}{\partial x_4 \partial x_1}(0,0) = \frac{\partial^2 f_4}{\partial x_2 \partial x_4}(0,0) = \frac{\partial^2 f_4}{\partial x_4 \partial x_2}(0,0) = \sigma\beta^*,
\end{aligned}$$

此外，这些项仅适用于非零向量 v_3 和 v_4 ，它们对应于

$$
\begin{aligned}
a &= \sum_{i,j=1}^{5} v_3 u_i u_j \frac{\partial^2 f_3}{\partial x_i \partial x_j}(0,0) + \sum_{i,j=1}^{5} v_4 u_i u_j \frac{\partial^2 f_4}{\partial x_i \partial x_j}(0,0) \\
&= v_3\Big(u_N u_3 \tfrac{\partial^2 f_3}{\partial x_1 \partial x_3} + u_3 u_N \tfrac{\partial^2 f_3}{\partial x_3 \partial x_1} + u_N u_4 \tfrac{\partial^2 f_3}{\partial x_1 \partial x_4} + u_4 u_N \tfrac{\partial^2 f_3}{\partial x_4 \partial x_1}\Big) \\
&\quad + v_4\Big(u_S u_3 \tfrac{\partial^2 f_4}{\partial x_2 \partial x_3} + u_3 u_S \tfrac{\partial^2 f_4}{\partial x_3 \partial x_2} + u_S u_4 \tfrac{\partial^2 f_4}{\partial x_2 \partial x_4} + u_4 u_S \tfrac{\partial^2 f_4}{\partial x_4 \partial x_2}\Big) \\
&= v_3\Big(2\beta^* u_N u_3 + 2\sigma\beta^* u_N u_4\Big) + v_4\Big(2\beta^* u_S u_3 + 2\sigma\beta^* u_S u_4\Big) \\
&= 2\beta^*\Big[v_3\big(u_N u_3 + \sigma u_N u_4\big) + v_4\big(u_S u_3 + \sigma u_S u_4\big)\Big].
\end{aligned}
$$

将 (11) 中的 β^* 表达式以及各个 u_i的表达式代入，可得

$$
a = -\frac{2\mu\nu_1\nu_2^2\left(S_N^0\alpha\nu_1\sigma + S_N^0\mu\nu_2 + S_S^0\alpha\nu_1\sigma + S_S^0\mu\nu_1\sigma\right)}{\sigma\left(\alpha+\mu\right)\left(S_N^0\gamma_1\nu_2 + S_S^0\gamma_2\nu_1\right)^2} < 0. \tag{26}
$$

步骤 4： 我们已验证假设 A_1 和 A_2 成立，且由于 $b > 0$ 和 $a < 0$，因此属于 [5, 定理 4.1], 的情形 4。于是，系统在$\psi = 0$处发生向前 跨临界分岔：当 ψ （等价地， $\beta = \beta^*$ 或 $\mathcal{R}_0 = 1$）从负值变为正值时，无病平衡处的平衡点由局部渐近稳定变为不稳定，并出现唯一的正地方病平衡分支，且该分支局部渐近稳定。换回原变量后，对于 $\mathcal{R}_0 > 1$, 得到唯一的地方病平衡E^* ，且该平衡局部渐近稳定；而对于 $\mathcal{R}_0 < 1$， E^0 是唯一的平衡点，且局部渐近稳定。

命题 3 的证明至此完成。 □

参考文献

[1] L.J.S. Allen与P. van den Driessche。连续时间与离散时间传染病模型中疾病灭绝的确定性阈值与随机阈值之间的关系。《数学生物科学》，243(1):99–108，2013年。[2] S. Altizer、A. Dobson、P. Hosseini、P. Hudson、M. Pascual和P. Rohani。季节性与传染病动力学。*Ecology Letters*，9(4):467–484，2006年。[3] A. Berman与R.J. Plemmons。数学科学中的非负矩阵，1979年1月。[4] F. Brauer与C. Castillo-Chavez。《种群生物学与流行病学中的数学模型》，《应用数学教材》第40卷。施普林格，纽约，2001年。[5] C. Castillo-Chavez与B. Song。结核病的动力学模型及其应用。数学生物科学与工程，1(2):361，2004年。[6] C. Djuikem、F. Grognard与S. Touzeau。个体发育变化对以咖啡叶锈病为动机的真菌作物病害模型动力学的影响。数学生物学杂志，88(3):30，2024年。

[7] G. Dwyer、J. S. Elkinton和J. P. Buonaccorsi。易感性与疾病动力学中的宿主异质性：对一个数学模型的检验。《美国博物学家》，150(6):685–707，1997年。[8] L. Farina与S. Rinaldi。《正线性系统：理论与应用》。纯粹与应用数学。约翰·威立父子公司，2000年。[9] P. G. Fjelldal、T. J. Hansen、Ø. Karlsen和D. W. Wright。实验室鲑鱼虱感染对北极红点鲑渗透调节、生长与存活的影响。《保护生理学》，7(1):coz072，2019年。[10] S. S. Gervasi、D. J. Civitello、H. J. Kilvitis和L. B. Martin。宿主易感能力的情境：可塑性在宿主–寄生虫相互作用中的作用。《寄生虫学趋势》，31(9):419–425，2015年。[11] A. B. Gumel。某些流行病学模型中后向分岔的成因。《数学分析与应用杂志》，395(1):355–365，2012年。[12] K. P. Hadeler与P. van den Driessche。疫情控制中的后向分岔。《数学生物科学》，146(1):15–35，1997年。[13] T.E. Harris。《分枝过程理论》，《数学科学基础丛书》第119卷。施普林格柏林，海德堡，1963年。[14] C. D. Harvell、C. E. Mitchell、J. R. Ward、S. Altizer、A. P. Dobson、R. S. Ostfeld和M. D. Samuel。气候变暖与陆地和海洋生物群的疾病风险。《科学》，296(5576):2158–2162，2002年。[15] H.W. Hethcote。传染病的数学。《*SIAM*评论》，42(4):599–653，2000年。[16] W.O. Kermack与A.G. McKendrick。对流行病数学理论的一项贡献。《皇家学会会刊*A*辑》，115(772):700–721，1927年。[17] M. Krkoˇsek、M. A Lewis和J. P. Volpe。寄生性海虱从养殖场到野生鲑鱼的传播动力学。《皇家学会会刊*B*辑：生物科学》，272(1564):689–696，2005年。[18] T.G. Kurtz。常微分方程的解作为纯跳马尔可夫过程的极限。《应用概率杂志》，7(1):49–58，1970年。[19] K. D. Lafferty与R. D. Holt。环境应激应如何影响疾病的种群动力学？*Ecology Letters*，6(7):654–664，2003年。[20] J. P. LaSalle。《动力系统的稳定性》，《应用数学区域会议丛书》第25卷。工业与应用数学学会，1976年。[21] P. Lawrence。《微分方程与动力系统》，《应用数学教材》第7卷。施普林格，纽约，2001年。[22] 李益祥与张俊杰。具有非线性感染率和非对称迁移的双斑块SIS流行病模型的动力学。数学生物科学与工程，19(5):4699–4725，2022年。

[23] J.O. Lloyd-Smith、S.J. Schreiber、P.E. Kopp 和 W.M. Getz。超级传播以及个体变异对疾病出现的影响。《自然》，438(7066):355–359，2005年。[24] P. Magal、O. Seydi 和 Glenn F. Webb。两组SIR模型中流行病的最终规模。*SIAM*应用数学杂志，76(6):2042–2059，2016年。[25] A. G. Murray 和 E. J. Peeler。水产养殖疾病控制的预防性方法。《欧洲鱼类病理学家协会通报》，22(2):166– 170，2002年。.[26] H. Og¨ut 和 P. W. Reno。杀鲑气单胞菌在大西洋鲑中的传播动态。《水生生物疾病》，66(1):63–72，2005年。[27] S. Pfister、A. Koehler 和 S. Hellweg。评估淡水消耗的生命周期评价环境影响。《环境科学与技术》，43(11):4098– 4104，2009年。[28] D. J. Randall 和 D. MacKinlay 编。鱼类对水生缺氧的响应：研讨会论文集。美国渔业学会生理学分会，加拿大不列颠哥伦比亚省温哥华，2002年。国际鱼类生物学大会，不列颠哥伦比亚大学，加拿大温哥华，2002年7月22–25日。扩展摘要与全文汇编（未经同行评审）。[29] Gregor K. Reid、H. J. Gurney-Smith、D. J. Marcogliese、D. Knowler、T. Benfey、Am- ber F. Garber、I. Forster、T. Chopin、K. Brewer-Dalton、R. D. Moccia 等。气候变化与水产养殖：考量生物响应与资源。《水产养殖与环境相互作用》，11:569–602，2019年。[30] H.L. Smith。单调动力系统：竞争系统与合作系统理论导论，第41卷数学调查与专著。美国数学学会，罗德岛州普罗维登斯，1995年。[31] S. F. Snieszko。环境应激对鱼类传染病疫情暴发的影响。《鱼类生物学杂志》，6(2):197–208，1974年。[32] D. Solstorm、T. Oldham、F. Solstorm、P. Klebert、L. H. Stien、T. V˚agseth 和 F. Oppedal。商业海上网箱中的溶解氧变化使养殖大西洋鲑暴露于限制生长的条件下。水产养殖，486:122–129，2018年。[33] R. P. Subasinghe、D. Soto 和 J. Jia。全球水产养殖及其在可持续发展中的作用。《水产养殖综述》，1(1):2–9，2009年。[34] L. Tort。鱼类的压力与免疫调节。《发育与比较免疫学》，35(12):1366–1375，2011年。[35] P. van den Driessche 和 J. Watmough。疾病传播仓室模型的再生数与阈下地方性平衡态。《数学生物科学》，180(1):29–48，2002年。