

# 反应扩散模型的动力学

聂华 吴建华 王艳娥 王治国 著



科学出版社

# 反应扩散模型的动力学

聂 华 吴建华 王艳娥 王治国 著

科学出版社

## 内 容 简 介

本书系统地介绍近二十年来偏微分方程形式的恒化器模型(即非均匀的恒化器模型)的主要研究成果. 具体内容包括基本的非均匀恒化器模型, 具有 B-D 反应项的非均匀恒化器模型, 具有食物链的非均匀恒化器模型, 具有抑制剂或毒素的非均匀恒化器模型共存态的存在性、唯一性或多解性以及模型解的渐近行为. 分析物种生长率、抑制剂或毒素等模型主要参数对模型共存态及渐近行为的影响, 揭示微生物的存活与灭绝、竞争排斥与共存以及多态等现象与模型各参数的关系.

本书可供高等院校从事偏微分方程、生物数学方向研究的研究生、教师以及相关的科技工作者参考.

### 图书在版编目(CIP)数据

反应扩散模型的动力学/聂华等著. —北京: 科学出版社, 2013

ISBN 978-7-03-037762-3

I. ①反… II. ①聂… III. ①扩散反应方程-动力学-研究

IV. ①O313

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013) 第 123986 号

责任编辑: 徐园园 赵彦超 / 责任校对: 宣 慧

责任印制: 钱玉芬 / 封面设计: 陈 敬

**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>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2013 年 6 月第 一 版 开本: B5(720 × 1000)

2013 年 6 月第一次印刷 印张: 17 3/4

字数: 350 000

定价: 79.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

# 前 言

反应扩散模型一直都是非线性反应扩散方程领域非常活跃的研究课题之一。这是因为一方面,物理学、化学和生物学等领域的许多问题都归结为反应扩散模型,使之具有鲜明的实际背景;另一方面,在反应扩散模型的研究中,也产生了许多很有价值、具有挑战的理论问题。

微生物连续培养的概念产生于 20 世纪 40 年代,在 50 年代得到了广泛的应用。微生物连续培养过程通常可以用恒化器 (chemostat) 装置来描述,它提供了一个可控制的环境以研究微生物种群在营养限制条件下的生长。因此恒化器模型在微生物的发酵工程、生物制药、食品加工及污水处理等领域均有广泛的应用,已成为反应扩散模型研究领域的一个新的热点研究课题。恒化器模型的类型有常微分方程、偏微分方程和时滞微分方程。迄今为止,关于常微分方程形式的恒化器模型基本理论问题的研究结果已经非常丰富,涉及的研究课题主要包括稳定性、周期解、持续生存、竞争排斥原理和分歧理论等,有兴趣的读者可参考 [1-46] 等论文和专著。

1989 年, So 和 Waltman<sup>[48]</sup> 首先将扩散引入到恒化器模型中,研究了一类偏微分方程形式的恒化器模型局部分歧解的存在性。1993 年, Hsu 和 Waltman<sup>[49]</sup> 利用一致持续性理论讨论了此模型解的长时行为,给出了两物种共存的充分条件,该结论在一定程度上揭示了扩散也是导致种群共存不可忽略的因素。此后,具有扩散的恒化器模型 (即非均匀的恒化器模型) 的研究受到了包括生物学家、环境学家和数学家等的高度重视。目前关于此类偏微分方程形式的恒化器模型的研究已有二十多年,并已取得较丰硕的研究成果 (见文献 [4, 10, 17, 19, 20, 22, 36-38, 43, 46-47] 等)。但这些研究成果基本都是研究论文,至今仍没有关于此类模型研究成果的专著。本课题组近十几年来一直从事反应扩散模型的研究,积累了不少研究经验和资料,对反应扩散模型的发展、分析和应用有了深刻的理解,并在反应扩散模型的理论研究方面取得了一些较有价值的成果,积累了一定的理论方法。为便于从事本领域或相关研究领域的科研人员参考,也为便于相关领域的研究生学习,现将本课题组在反应扩散模型方面近十年的主要研究成果整理为本书。

本书将系统地介绍近二十年来偏微分方程形式的恒化器模型 (即非均匀的恒化器模型) 的主要研究成果,其具体内容包括以下几个方面:第 1 章简要地介绍微生物连续培养模型的研究背景、建模原理和研究进展,回顾均匀搅拌的恒化器模型的主要研究成果。第 2 章介绍关于基本的非均匀恒化器模型的研究成果,阐述单物种和两竞争物种模型的平衡态解的存在性、稳定性、唯一性以及系统的渐近行为等

相关结论. 第 3 章讨论具有 Beddington-DeAngelis 功能反应项的非均匀恒化器模型, 给出模型平衡态解的全局分歧结构及系统的长时行为, 分析种内竞争参数对模型共存态的影响. 第 4 章分析具有食物链的非均匀恒化器模型解的长时行为, 共存态的存在性、唯一性、稳定性以及行波解的存在性. 第 5~8 章研究四类具有抑制剂或毒素的非均匀恒化器模型共存态的存在性、唯一性或多解性以及共存解的稳定性, 分析物种增长率、抑制剂或毒素等模型主要参数对模型共存态的影响, 揭示微生物的存活与灭绝、竞争排斥与共存以及多态等现象与模型各参数的关系. 第 9 章给出本书涉及的一些基本理论和基本方法.

本书由聂华、吴建华统稿, 其中第 1 章由聂华、吴建华撰写, 第 2 章和第 3 章由王艳娥撰写, 第 5~8 章由聂华撰写, 第 4 章和第 9 章由王治国撰写. 本书的撰写得到了许多同志的关心和帮助, 特别是研究生: 刘娜、常文丛、姜洪领、李海侠、李善兵、杨文彬、臧辉, 他们做了大量的录入和校对工作, 在此表示衷心的感谢. 本书的出版得到了国家自然科学基金项目 (NOs. 11001160, 11271236)、教育部“新世纪优秀人才支持计划”(NO. NCET-12-0894)、中央高校基本科研业务费专项资金 (GK201303008) 和陕西师范大学研究生教育教学改革研究项目 (NO. GERP-12-01) 的支持, 在此一并表示感谢.

由于研究兴趣所限, 本书仅介绍上述几类反应扩散模型的主要研究成果, 在此对文中所引参考文献的作者深表感谢, 也对于这一领域内未能介绍到的成果深表歉意. 由于作者水平有限, 难免有疏漏和错误, 敬请读者批评指正.

作 者

2013 年 1 月

# 目 录

## 前言

<b>第 1 章 微生物连续培养模型研究进展</b> .....	1
1.1 微生物连续培养模型的建立 .....	1
1.2 均匀恒化器模型研究进展 .....	4
1.3 评注 .....	12
<b>第 2 章 基本的非均匀恒化器模型</b> .....	13
2.1 模型的建立及简化 .....	13
2.2 单个物种的模型 .....	18
2.3 两个竞争物种模型的共存态 .....	23
2.4 系统的渐近行为 .....	44
2.5 评注 .....	51
<b>第 3 章 具有 B-D 反应项的非均匀恒化器模型</b> .....	53
3.1 引言及预备知识 .....	53
3.2 平衡解的基本性质 .....	56
3.3 共存解的存在性及稳定性 .....	57
3.4 系统的渐近行为 .....	65
3.5 种内竞争参数对平衡态解的影响 .....	71
3.6 评注 .....	82
<b>第 4 章 具有食物链的非均匀恒化器模型</b> .....	83
4.1 引言 .....	83
4.2 全局吸引子 .....	84
4.3 单物种稳态解 .....	92
4.4 分歧解的存在性与稳定性 .....	98
4.5 正解存在性的拓扑度分析法 .....	106
4.6 行波解 .....	110
4.7 评注 .....	124
<b>第 5 章 具有外加抑制剂的非均匀恒化器模型</b> .....	125
5.1 引言 .....	125
5.2 单物种平衡解 .....	127

5.3	全局分歧	130
5.4	渐近行为	144
5.5	数值模拟	148
5.6	评注	152
<b>第 6 章</b>	<b>具有内部抑制剂的非均匀恒化器模型</b>	<b>154</b>
6.1	引言	154
6.2	稳定性分析和渐近行为	158
6.3	唯一性与多重性	160
6.4	评注	173
<b>第 7 章</b>	<b>具有质载和内部抑制剂的非均匀恒化器模型</b>	<b>174</b>
7.1	模型的简化	174
7.2	共存解的存在性	178
7.3	抑制剂的影响	184
7.4	数值模拟	215
7.5	评注	219
<b>第 8 章</b>	<b>具有质载和毒素的非均匀恒化器模型</b>	<b>221</b>
8.1	引言	221
8.2	正解的存在性和多重性	224
8.3	毒素的影响	234
8.4	评注	254
<b>第 9 章</b>	<b>附录</b>	<b>255</b>
A	基本记号	255
B	Sobolev 空间的若干结论	256
C	二阶椭圆型方程的若干理论	258
D	拓扑度和分歧理论	263
	<b>参考文献</b>	<b>265</b>
	<b>索引</b>	<b>276</b>

# 第 1 章 微生物连续培养模型研究进展

通过建立生物数学模型, 利用丰富的数学理论和方法来研究生物学问题已经成为当今生命科学发展的重要方向之一。

20 世纪 20 年代, Lotka 和 Volterra 两位数学家运用动力学方法分别建立了描述分子化学反应系统和海洋渔业生态系统的微分方程模型。此后, 人们逐步发现, 在生命科学中有许多现象都符合动力学规律。例如, 传染病的发生与传播规律, 生物分子、细胞的相互作用以及细胞的增长规律, 生态学中生物种群与环境之间的相互作用, 种群与种群之间的相互作用, 微生物的连续培养等, 都可以用动力学的方法来描述, 并由此产生了流行病动力学、细胞动力学、种群动力学等。经过半个多世纪的发展, 数学在生命科学中得到了广泛而又深入的应用, 逐步形成了一门独立的交叉学科——生物数学。

本章简要介绍微生物连续培养模型(即恒化器模型)的生物、化学背景, 分析此类模型建立的方法, 阐述此类模型的研究现状。

## 1.1 微生物连续培养模型的建立

微生物的连续培养——微生物发酵工程(包括制药、食品及其他)是一项十分复杂的工程技术。任何一项发酵工艺都包含多种因素, 只有当各因素都处在最适宜的条件下, 发酵的效应才能达到最佳状态。任何一种因素的不适宜都将会影响整个发酵过程而降低产物的生成率。为探索 and 了解微生物发酵过程中各因素的变化规律及各因素间的内在联系, 给出量化的理论指导, 人们探索用数学模型来描述微生物的连续培养过程, 并通过对模型的理论分析, 来掌握其变化规律, 最终实现人工控制微生物培养的变化过程。

恒化器是用于微生物连续培养的一种实验装置, 它不仅可以模拟湖泊和海洋中单细胞藻类浮游生物的生长, 而且也可以模拟生物学上的废物分解和污水净化过程。因此, 恒化器模型已被广泛地应用于微生物的发酵工程、生物制药、食品加工及污水处理等领域。

基本的恒化器由三个相连的容器组成。第一个容器内盛有足以满足微生物生长需要的营养物质, 被称为营养器(nutrient vessel), 其中一种主要的营养成分叫养料(营养基), 是有限的。养料的浓度保持常数且以恒定的速度被输入到第二个容器——培养器(culture vessel 或 bioreactor)。一般来说, 培养器内含有一种或多种微



生物, 它们因捕食同一养料而处于竞争关系, 被称为竞争物. 同时, 为保持培养器内物质容积不变, 也以同样的速度将培养器中的物质 (养料和微生物的混合物) 抽到第三个容器——溢水器(overflow vessel). 因此, 由恒化器制成的“产品”就在溢水器中, 如图 1.1 所示.

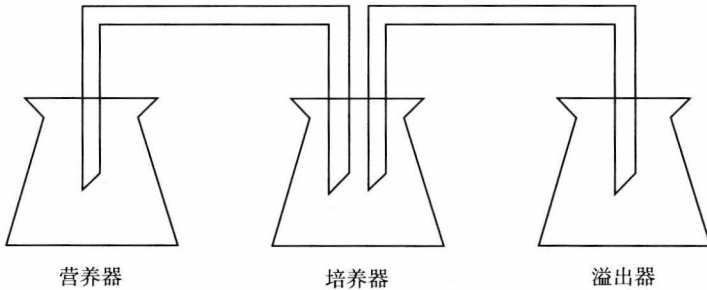


图 1.1 恒化器装置示意图

最早, 人们为了利用数学模型来研究养料和微生物在培养器内的生长过程, 假设培养器中的物质是被均匀搅拌的, 且所有影响微生物生长的参数, 如温度、酸碱度、含氧量等均保持常数, 并在实验研究的基础上提出了恒化器模型的建模机理<sup>[5,6,71-73]</sup>:

$$\begin{aligned} \text{养料的变化率} &= \text{输入} - \text{输出} - \text{消耗}, \\ \text{微生物的变化率} &= \text{增长} - \text{输出}. \end{aligned}$$

Monod<sup>[74]</sup> 于 1950 年首次提出了单种群的恒化器模型. 随后, Herbert 等<sup>[71]</sup> 给出了一个单种群恒化器模型的简单推导方法. 设  $S(t)$  和  $x(t)$  分别表示  $t$  时刻培养器中养料和微生物的浓度,  $S^0$  代表养料的初始输入浓度,  $D$  代表输出率. 他们基于 Monod 的观察, 假设反应符合“质量作用定律”, 即养料的消耗率和微生物的生长率成正比, 且反应速率不仅是反应物浓度的单调上升函数, 还有一个饱和反应速率, 则微生物的增长率为

$$\frac{mS}{K + S}, \tag{1.1.1}$$

其中  $m$  为微生物种的最大生长率,  $K$  为半饱和常数(或 Michaelis-Menten 常数). 从而, 单种群的恒化器模型为

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{x}{r} \frac{mS}{K + S}, \\ x' &= x \left( \frac{mS}{K + S} - D \right), \end{aligned}$$

其中  $r = \frac{\text{微生物的生长率}}{\text{养料的消耗率}}$ .

但某些情形下, 微生物的增长速度与养料的浓度之间的关系不是式 (1.1.1) 所描述的. 例如, 在研究血红蛋白被氧化的饱和反应中发现反应速率曲线为 S 形. 另外, 基体也可产生抑制作用, 从而导致反应速率曲线呈现非单调的变化趋势. 为了模拟这些现象, 人们采用了更一般的函数  $f(S)$  来描述微生物的增长速率, 则具有一般功能反应函数的单物种恒化器模型为

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{1}{r}f(S)x, \\ x' &= x(f(S) - D), \end{aligned}$$

其中功能反应函数  $f(S) : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$  连续可微, 且满足  $f(0) = 0$ . 常见的功能反应函数有

$$\begin{aligned} f(S) &= \frac{mS}{K + S}, && \text{Michaelis-Menten-Monod 型,} \\ f(S) &= \frac{mS^2}{a + bS + S^2}, && \text{Holling III 型,} \\ f(S) &= \frac{mS}{K_m + S + S^2/K_i}, && \text{Mond-Haldane 型,} \\ f(S) &= 1 - e^{-\lambda S}, && \text{Ivlev 型,} \\ f(S, x) &= \frac{mS}{K + S + \beta x}, && \text{Beddington-DeAngelis 型.} \end{aligned}$$

为研究恒化器中微生物种的竞争, 在恒化器装置中引入两种微生物, 其浓度分别为  $x_1(t)$  和  $x_2(t)$ ,  $m_i$  和  $k_i$  分别表示两微生物种的最大生长率和半饱和常数,  $i = 1, 2$ . 根据上述恒化器模型的建模机理, 可得两竞争物种的恒化器模型为

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\ x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} - D \right), \\ x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right). \end{aligned} \tag{1.1.2}$$

已有研究结果表明, 模型 (1.1.2) 满足“竞争排斥原理”(见文献 [4-6, 75-78]). 然而现实中的竞争却通常显示所谓的“浮游生物悖论”现象——很多种浮游藻类可以依赖一种或几种养料而共存. 这样就产生了一个很有价值的问题: 怎样对原系统进行修正使之能解释“浮游生物悖论”现象? 近年来, 随着研究的不断深入, 人们发现许多微生物在连续培养过程中会出现滞后、多态振荡、混沌等非线性现象. 为了更逼真地描述这些自然现象, 人们对模型进行了各种各样的改进和推广, 如引入多种资源、抑制剂、食物链、周期输入输出、时滞和养料回收、修正功能反应函数、放弃营养消耗率为常数的假设等, 见文献 [1-46]等.

根据微生物的浓度是否与空间位置有关, 可将恒化器模型分为均匀搅拌的恒化器模型和非均匀的恒化器模型. 迄今为止, 关于均匀搅拌的恒化器模型基本理论问题的研究已相当丰富, 涉及的研究课题主要包括: 模型解的渐近稳定性与长时行为、共存解的存在性、唯一性、多解性以及 Hopf 分歧等 (见文献 [1-46]). 本书主要介绍本课题组近年来在非均匀恒化器模型动力学方面的研究成果, 主要包括模型共存解的存在性、唯一性或多重性、稳定性以及模型解的长时行为. 为使读者对均匀搅拌的恒化器模型研究有些了解, 下面将简要地阐述均匀恒化器模型研究进展.

## 1.2 均匀恒化器模型研究进展

恒化器模型与现实生活中的诸多领域密切相关, 使之成为备受关注的热点研究课题. 从 20 世纪 70 年代起, 在著名数学家 Waltman, Smith 和 Hsu 等的带领下, 关于恒化器模型的研究逐渐蓬勃发展起来. 最早, Smith 和 Waltman 等为恒化器模型的数学研究做出了开创性的工作. 他们假设培养器中的物质是被均匀搅拌的, 且所有影响微生物生长的参数, 如温度、酸碱度、含氧量等均保持常数, 则恒化器中微生物生长的模型可归结为一类常微分方程组. Hsu 和 Waltman<sup>[6, 76]</sup> 的研究结果表明这类理想状态下的恒化器模型满足“竞争排斥原理”(见文献 [4-6, 75-78]). 然而现实中的竞争却通常显示所谓的“浮游生物悖论”现象——很多种浮游藻类可以依赖一种或几种养料而共存. 这样就产生了一个很有价值的问题: 怎样对原系统进行修正使之能解释“浮游生物悖论”现象? 近年来, 随着研究的不断深入, 人们发现许多微生物在连续培养过程中会出现滞后、多态振荡、混沌等非线性现象.

为了更逼真地描述这些自然现象, 人们对模型进行了各种各样的改进和推广, 比如引入多种资源、抑制剂、食物链、周期输入输出、时滞和养料回收、修正功能反应函数、放弃营养消耗率为常数的假设等. 迄今为止, 关于均匀搅拌的恒化器模型基本理论问题的研究已日趋完善, 涉及的研究课题主要包括模型解的渐近稳定性、周期解、持续生存、竞争排斥原理和分歧理论等.

下面简要地介绍均匀恒化器模型的研究进展, 由于研究兴趣和资料所限, 本章仅介绍以下五类均匀恒化器模型的部分研究成果, 具体包括: 具有一般反应函数的均匀恒化器模型、食物链的均匀恒化器模型、具有抑制剂的均匀恒化器模型、具有周期输入输出的均匀恒化器模型和具有时滞的均匀恒化器模型. 我们对于这一领域内未能介绍的成果深表歉意. 有兴趣的读者可参看 [1-46] 等论文和专著.

### 1.2.1 具有一般反应函数的均匀恒化器模型

Taylor 和 William<sup>[79]</sup> 将模型 (1.1.2) 推广到  $n$  个种群竞争一种养料的情形, 给

出了如下  $n$  种群的恒化器模型

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{r_i} \frac{m_i S}{k_i + S}, \\ x_i' &= x_i \left( \frac{m_i S}{k_i + S} - D \right), \\ x_i(0) &= x_{i0} > 0, \quad S(0) = S_0, \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned} \quad (1.2.1)$$

并发现模型 (1.2.1) 仍满足“竞争排斥原理”, 即只有具有最小阈值  $\lambda_i = \frac{k_i}{b_i - 1}$  的物种生存, 其中  $b_i = m_i/D$ . Hsu 等<sup>[76, 80]</sup> 给出了这一结论的数学证明. 这一结论表明, 微生物种群的增加不能解释微生物种群的共存现象. 1985 年, Butler 和 Wolkowicz<sup>[81]</sup> 研究了具有一般功能反应函数(包括非单调的反应函数)的恒化器模型. 1992 年, Wolkowicz 和陆志奇<sup>[82]</sup> 又进一步研究了如下具有一般功能反应函数和不同输出率的  $n$  种群恒化器模型

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{r_i} f_i(S), \\ x_i' &= x_i(f_i(S) - D_i), \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{aligned}$$

这里假定功能反应函数  $f_i(S), i = 1, 2, \dots, n$  满足

$$f_i(S) : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+ \text{ 连续可微, } f(0) = 0,$$

且存在正实数  $\lambda_i$  和  $\mu_i, \lambda_i \leq \mu_i$ , 使得

$$f_i(S) < D_i, \quad S \notin [\lambda_i, \mu_i]; \quad f_i(S) > D_i, \quad S \in (\lambda_i, \mu_i).$$

但他们发现“竞争排斥原理”仍成立, 因此单考虑引入更多的竞争物种或考虑一般的功能反应函数都不能解释微生物种共存的现象.

### 1.2.2 食物链的均匀恒化器模型

由上面的讨论可知, 即使引入一般的功能反应函数, 两个或多个微生物种竞争一种养料时, 也只有一个竞争种群得以生存, 即“竞争排斥原理”成立. 另一种解释物种共存的思路是将食物链引入到恒化器模型. 为此, Butler 等<sup>[83]</sup> 考虑了如下食物链的恒化器模型:

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{1}{r_1} \frac{m_1 S x}{k_1 + S}, \\ x' &= x \left( \frac{m_1 S x}{k_1 + S} - D - \frac{m_2 y}{r_2(k_2 + x)} - \frac{m_3 z}{r_3(k_3 + x)} \right), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}y' &= y \left( \frac{m_2 x}{k_2 + x} - D \right), \\z' &= z \left( \frac{m_3 x}{k_3 + x} - D \right).\end{aligned}$$

这里,  $y$  和  $z$  是两个较高等的微生物, 它们以较低等的微生物  $x$  为食物源, 而  $x$  又以  $S$  为营养. 其研究表明, 对于上述食物链的恒化器模型竞争排斥原理不再成立, 而且一定条件下此系统存在一个周期轨道. 况阳<sup>[84]</sup> 进一步讨论了系统极限环的存在唯一性及其位置. Keener<sup>[85]</sup> 利用多参数分歧方法也得到了此系统周期解的存在性和位置. 文献 [86] 采用 Lyapunov 函数研究了更加一般的多物种食物链恒化器模型各平衡点的全局稳定性. 文献 [87] 采用 Lyapunov 函数研究了具有一般功能反应函数和不同输出率的食物链恒化器模型正平衡点的全局稳定性, 并给出了产生分歧的充分条件. 文献 [88] 讨论了一类 Tessier 型的食物链恒化器模型的分歧和混沌问题. 关于具有食物链的恒化器模型研究成果的更详细更全面介绍见文献 [1-4, 6, 50-53, 83, 84, 86, 89-100] 等.

### 1.2.3 具有抑制剂的均匀恒化器模型

近三十年来, 具有抑制剂的恒化器模型一直都是生物数学领域非常活跃的研究课题之一. 根据抑制剂的来源, 可将抑制剂分为内部抑制剂(在反应器内部产生)和外部抑制剂(从反应器外部添加); 根据抑制剂对微生物种影响力的大小, 可将其分为限制生长型抑制剂和致命型抑制剂(也称毒素). 目前关于具有抑制剂或毒素的均匀恒化器模型的研究成果已相当丰富, 下面仅简要地回顾几类具有抑制剂的均匀恒化器模型的部分研究成果, 更详细的研究成果见文献 [2, 5, 6, 101-108] 或其他相关论文和专著.

Lenski 和 Hattingh<sup>[101]</sup> 首先提出了如下具有外部抑制剂的均匀搅拌的恒化器模型

$$\begin{aligned}S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} e^{-\mu p} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} e^{-\mu p} - D \right), \\x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right), \\p' &= (p^0 - p)D - \delta \frac{x_2 p}{K + p}, \\S(0) &\geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \quad p(0) \geq 0,\end{aligned}\tag{1.2.2}$$

其中  $S^0, p^0$  分别为营养物和抑制剂的初始输入浓度,  $D$  为稀释率,  $m_i, a_i (i = 1, 2)$  分别为两微生物种的最大生长率和半饱和系数,  $\delta, K$  为微生物  $x_2$  对抑制剂的最大吸收率和半饱和系数. 函数  $e^{-\mu p}$  反映了抑制剂  $p$  对微生物  $x_1$  生长的抑制程度,

$\mu > 0$  为体现抑制作用的常数. 文献 [101] 采用数值模拟的方法阐述了该模型解的渐近行为以及抑制剂对模型解的影响. Hsu 和 Waltman<sup>[102]</sup> 采用单调动力系统理论更详细地研究了此模型, 得到了模型解的一些全局渐近性和一致持续性, 并指出模型 (1.2.2) 一定条件下存在稳定的极限环.

然而, 在生物、化学反应中一些微生物会产生抑制剂去削弱与之竞争的物种. 例如, Chao 和 Levin 在文献 [109] 中给出了关于抗生素抑制剂的实验. 为模拟这种现象, Levin<sup>[110]</sup> 提出了如下具有内部抑制剂的均匀恒化器模型

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} e^{-\mu p} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\ x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} e^{-\mu p} - D \right), \\ x_2' &= x_2 \left( (1 - k) \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right), \\ p' &= k x_2 \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D p, \\ S(0) &\geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \quad p(0) \geq 0, \end{aligned} \quad (1.2.3)$$

其中  $0 \leq k < 1$  代表用于产生抑制剂所消耗营养的比率, 其余参数和变量的意义如前. 他们通过大量的数值模拟说明了该模型具有双稳定的吸引子. 此时哪一物种能在竞争中生存由物种的初始浓度决定. 模型 (1.2.3) 的数学研究见文献 [2, 5], 其研究结果证实模型 (1.2.3) 的确存在双稳定的吸引子.

具有毒素的恒化器模型长期以来也是人们所关注的热点问题. 现代工业和农业的飞速发展给环境带来了巨大的压力, 大量有害于生物体的毒素和污染物排放到环境中, 严重威胁着生物种群的生存. 例如, 由煤矿和其他金属 (铜、铅、锌等) 矿山排放的废弃物中含有大量的酸类, 导致水污染, 引起鱼类和其他水中生物死亡, 严重破坏溪流、池塘和湖泊的生态系统. 为使有毒物质得到合理的控制, 我们需研究污染对物种的影响, 以便消除这种影响, 使物种可以持续生存下去. 1981 年, Chao 和 Levin<sup>[109]</sup> 通过大量的实验研究提出了如下具有毒素的单资源均匀恒化器模型

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\ x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} - D - \gamma p \right), \\ x_2' &= x_2 \left( (1 - k) \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right), \\ p' &= k x_2 \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D p, \\ S(0) &\geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \quad p(0) \geq 0, \end{aligned}$$

其中  $0 \leq k < 1$  代表用于产生毒素所消耗营养的比率, 其余参数和变量的意义如前. Hsu 和 Waltman<sup>[5, 111]</sup> 采用线性稳定性理论、Lyapunov 稳定性理论以及一致持续性理论研究了该模型以及具有质载和毒素的单资源均匀恒化器模型的一部分全局稳定性. 文献 [112] 研究了具有毒素的单资源均匀恒化器模型 Hopf 分歧的存在性. 2000 年, Hsu 等<sup>[113]</sup> 首次研究了如下具有外加毒素的均匀恒化器模型

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\ x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} - D - \gamma p \right), \\ x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right), \\ p' &= (p^0 - p)D - \delta \frac{x_2 p}{K + p}, \\ S(0) &\geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \quad p(0) \geq 0, \end{aligned} \quad (1.2.4)$$

得到了模型 (1.2.4) 正平衡点的局部稳定性和边界平衡点的全局稳定性, 以及模型解的一致持久性, 解释了某些物种共存的现象.

恒化器模型在遗传选择的产品生产中也有广泛的应用, 如药品的生产. 这种选择是通过在产品细胞上以质体的形式引入一段 DNA 来实现的. 但这样却导致质载物种 (plasmid-bearing organism) 在与非质载物种 (plasmid-free organism) 的竞争中处于劣势. 而且在生产过程中, 质体可能会游离, 使质载物种转化为非质载物种, 从而可能导致非质载物种控制整个反应环境. 为避免非质载物种控制生产过程, 最简单的方法是选择有利于质载物种生长的环境, 如在反应器中加入抗生素. 更详细的生物、化学背景说明见文献 [5, 103, 105, 114–116]. 文献 [103] 提出并研究了如下具有内部抑制剂和质载的均匀恒化器模型

$$\begin{aligned} S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} e^{-\mu p} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\ x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} e^{-\mu p} - D \right) + q x_2 \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\ x_2' &= x_2 \left( (1 - q - k) \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right), \\ p' &= k x_2 \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D p, \\ S(0) &\geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \quad p(0) \geq 0, \end{aligned}$$

得到了模型解的一些全局渐近稳定性. 这里  $q$  代表质体游离的概率. 为描述抑制剂对微生物种的致命影响, Hsu 和 Waltman<sup>[117]</sup> 于 2002 年提出并研究了如下具有毒

素和质载的均匀恒化器模型

$$\begin{aligned}
 S' &= (S^0 - S)D - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\
 x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} - D - \gamma p \right) + q x_2 \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\
 x_2' &= x_2 \left( (1 - q - k) \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D \right), \\
 p' &= k x_2 \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D p, \\
 S(0) &\geq 0, \quad x_i(0) > 0, \quad i = 1, 2, \quad p(0) \geq 0.
 \end{aligned} \tag{1.2.5}$$

他们采用摄动理论分析了当质体游离的概率较小时, 毒素对模型 (1.2.5) 平衡解的个数和稳定性的影响, 得到了模型平衡态解的一些全局渐近稳定性.

#### 1.2.4 具有周期输入输出的均匀恒化器模型

为了描述养料供给量的周期变化现象, Hsu<sup>[118, 119]</sup> 建立了如下资源供给周期变化的均匀恒化器模型

$$\begin{aligned}
 S' &= D(S^0 + be(t) - S) - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S}, \\
 x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} - D_1 \right), \\
 x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D_2 \right),
 \end{aligned} \tag{1.2.6}$$

其中  $e(t)$  为以  $2\pi$  为周期的周期函数. 模型 (1.2.6) 允许养料的输入浓度周期变化, 这模拟了自然界的季节或昼夜的周期变化. 文献 [119] 指出如果  $b$  较小, 那么仅有一个种群幸存. 随着  $b$  增加到一个临界值后, 两物种可以周期共存. 但当  $b$  进一步增加到另一个临界值后, 共存消失. 文献 [120] 给出了上述结果的严格数学证明. Hale 和 Somolinás<sup>[121]</sup> 将模型 (1.2.6) 推广到更一般的具有多个竞争物种的情形. 他们利用构造 Poincaré 映射的方法, 研究了周期解的存在性和稳定性. 杨锋和 Freedman<sup>[93]</sup> 考虑了含有多个竞争物种和一个食饵的周期恒化器模型, 也得到了周期解的存在性及系统的持续生存性.

类似于周期输入, 也应考虑周期输出, 如湖泊中的物质随河流而流出. 实验条件下, 周期输出可以通过定期从容器中抽出混合物来模拟. 基于这种思想, Butler 等<sup>[122]</sup> 考虑了如下周期的恒化器模型

$$S' = (S^0 - S)D(t) - \frac{x_1}{r_1} \frac{m_1 S}{k_1 + S} - \frac{x_2}{r_2} \frac{m_2 S}{k_2 + S},$$



$$\begin{aligned}x_1' &= x_1 \left( \frac{m_1 S}{k_1 + S} - D(t) \right), \\x_2' &= x_2 \left( \frac{m_2 S}{k_2 + S} - D(t) \right),\end{aligned}$$

其中  $D(t)$  为一正连续周期函数. 其研究表明, 适当条件下两竞争物种可以周期共存. 关于周期的恒化器模型更详尽的研究成果介绍见文献 [2-4, 6, 93, 100, 108, 119-130] 或其他相关论文和专著.

### 1.2.5 具有时滞的均匀恒化器模型

理论和实验研究均表明时滞对生态系统的性质有相当大的影响, 因此在研究种群的相互作用中, 时滞是不可忽略的, 并且较长的时滞会破坏系统平衡位置的稳定性. 时滞可分为离散时滞和分布时滞两种. 为研究恒化器模型中一种酵母的持久振动, Finn 和 Wilson<sup>[131]</sup> 首次将离散时滞引入到恒化器模型中. Bush 和 Cook<sup>[132]</sup> 将时滞解释为是从消耗到增长过程的时滞, 并给出了如下单物种的离散时滞恒化器模型

$$\begin{aligned}S'(t) &= (S^0 - S(t))D - x(t)f(S(t)), \\x'(t) &= x(t)(f(S(t - \tau)) - D),\end{aligned}$$

得到了了解的局部稳定性, 并观察到解的振荡. 这里  $\tau > 0$  为时滞,  $f(s)$  为功能反应函数. Freedman 等<sup>[133]</sup> 考虑了如下两微生物种的离散时滞恒化器模型

$$\begin{aligned}S'(t) &= (S^0 - S(t))D - x_1(t)f_1(S(t)) - x_2(t)f_2(S(t)), \\x_1'(t) &= x_1(t)(f_1(S(t - \tau_1)) - D), \\x_2'(t) &= x_2(t)(f_2(S(t - \tau_2)) - D),\end{aligned}$$

其中  $\tau_1, \tau_2 \geq 0$  为时滞, 对于  $-\tau \leq \theta \leq 0$  ( $\tau = \max\{\tau_1, \tau_2\}$ ),  $S(\theta) = \varphi(\theta) \geq 0$ ,  $x_i(0) \geq 0$ .  $f_1(s), f_2(s)$  为功能反应函数. 他们利用 Rabinowitz 的全局分歧定理和构造时滞方程的 Poincaré 映射方法, 证明了两竞争物种可以周期共存. Wolkowicz 和夏兴华<sup>[134]</sup> 运用 Barbalat 引理研究了具有  $n$  种群的离散时滞恒化器模型, 发现对此模型竞争排斥原理仍成立.

然而, 分布型 (即连续型) 的时滞应该是更切实际的. Ruan 和 Wolkowicz<sup>[135]</sup> 首先考虑了如下单物种生长的时滞恒化器模型

$$\begin{aligned}S'(t) &= (S^0 - S(t))D - x(t)f(S(t)), \\x'(t) &= x(t) \left( \int_{-\infty}^t F(t - \tau)f(S(t))d\tau - D \right), \\S(\theta) &= \varphi(\theta), \quad -\infty < \theta \leq 0, \quad x(0) = x_0 > 0.\end{aligned}$$

时滞权函数 (或核函数)  $F(s) : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$  是有界的, 且  $\int_0^{\infty} F(s)ds = 1$ . 文献