



Dynamics on the Glycolysis Model

糖酵解模型的动力学

魏美华 著



WUHAN UNIVERSITY PRESS

武汉大学出版社

Dynamics on the Glycolysis Model

糖酵解模型的动力学

魏美华 著



WUHAN UNIVERSITY PRESS

武汉大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

糖酵解模型的动力学/魏美华著.—武汉:武汉大学出版社,2019.10
ISBN 978-7-307-21190-2

I.糖… II.魏… III.糖原—酵解—数学模型—动力学—研究
IV.Q591.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2019)第213304号

责任编辑:任仕元 责任校对:李孟潇 版式设计:马佳

出版发行: **武汉大学出版社** (430072 武昌 珞珈山)

(电子邮箱: cbs22@whu.edu.cn 网址: www.wdp.whu.edu.cn)

印刷: 武汉中科兴业印务有限公司

开本: 720×1000 1/16 印张: 10.25 字数: 153千字 插页: 1

版次: 2019年10月第1版 2019年10月第1次印刷

ISBN 978-7-307-21190-2 定价: 30.00元

版权所有, 不得翻印; 凡购我社的图书, 如有质量问题, 请与当地图书销售部门联系调换。

前 言

生物化学是研究生物体的化学组成及生命现象的化学变化规律的一门学科。生物化学反应遵守质量守恒和能量守恒定律，遵循化学动力学规律。生物化学反应现象与我们的实际生产生活密切相关，例如生产发酵工艺的改良、蚊虫的生物控制、果蔬的贮藏保鲜等。弄清楚生化反应的动力学性质，可以准确把握催化反应的条件以充分发挥催化剂的催化作用，解释相应领域的某些现象，揭示研究对象的发展规律并预测其发展趋势，在生产和生活过程中具有重要的指导作用，推动着非线性科学的发展。为了认识生命现象的化学过程，驱使人们去了解这些现象的机理，以数学模型来描述和研究其反应过程成为研究生物化学过程的重要手段，对认识生命现象具有重要意义。

若不考虑浓度、温度和压力等环境参数在空间的分布，一般可以用常微分方程来刻画生化反应的动力学行为。然而，微观和宏观上反应过程中扩散是客观存在的，例如分子运动、疾病传染、动物身上所特有的漂亮斑点或条纹、材料在拉伸和压缩过程中的复杂变形等。反应扩散方程是描述扩散现象的数学模型之一，它不仅揭示着反应过程，也刻画了反应物的空间分布。最早，Lotka 模型刻画了生化动力学系统，预言了反应中的持续振荡；1937 年，Fisher 利用反应扩散方程刻画了扩散现象对突变基因变化频率的影响；1952 年，英国数学家 Turing 将扩散引入种群动力系统和化学反应系统中，指出均匀环境中的稳定解在非均匀环境中失去稳定性，导致图灵斑图的形成。随后，反应扩散系统越来越受到人

们的广泛关注.

糖酵解模型刻画生化领域中典型的糖酵解反应过程, 具有明显的实际背景和应用前景, 其动力学分歧已成为非线性反应扩散系统领域备受关注的热点问题. 分歧通常分为静态分歧和动态分歧. 1964年, Higgins 为了刻画糖酵解反应过程的振荡现象提出了第一个糖酵解模型, 为糖酵解过程的定性研究做出了开创性的工作. 1968年, Sel'kov 在磷酸果糖激酶的生化反应中提出了第二个糖酵解模型, 预言了时间振荡的存在性. 1975年, Tyson 和 Kauffmann 在描述单个变形体的反应后期低浓度情况下提出了低浓度糖酵解模型. 考虑到空间扩散, 前两个模型的研究结果已经非常丰富. 近年来, 我们一直从事糖酵解模型的研究, 对糖酵解模型的反应原理有深刻的认识, 积累了丰富的研究经验和资料, 对本模型的相关动力学问题及解决方案已进行了深入的思考, 并取得了一些成果, 积累了一定的理论和方法, 现将低浓度糖酵解模型的主要研究成果整理为本书. 以供相关领域的科研人员参考, 也供相关领域的研究生参考学习.

本书简述了糖酵解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 简要介绍糖酵解模型的生化背景, 简述模型建立的机制和过程, 阐述糖酵解模型的主要研究成果. 第2章 介绍 n 维带有 Neumann 边界条件的糖酵解模型的研究成果, 讨论该模型的常数平衡解的稳定性和非常数正平衡解的不存在性和存在性, 并阐述该模型空间模式的形成. 第3章 研究一维空间下糖酵解模型的静态分歧——图灵分歧, 给出单重分歧和双重分歧形成的平衡解的局部结构和全局结构, 讨论分歧解的稳定性, 数值模拟阐明平衡解的结构. 第4章 分析 Neumann 边界条件下一维糖酵解模型的动态分歧——Hopf 分歧, 给出糖酵解模型常微分系统的周期解和偏微分系统的空间齐次周期解的存在性和稳定性以及 Hopf 分歧的方向. 第5章 阐述 Neumann 边界条件下一维糖酵解模型的两类有限差分格式——显格式和 Crank-Nicolson 隐格式, 并讨论这些格式的一致性、线性稳定性和线性收敛性. 第6章 在

固定边界条件下探讨一维糖酵解模型的常数平衡解和非常数平衡解的存在性和稳定性,刻画模型参数对模型平衡解的影响,数值刻画单重分歧和双重分歧的非常数平衡解的结构.第7章 附录列出本书涉及的一些记号和基本理论方法.

本书由魏美华撰写,在撰写过程中得到了许多同志的关心和帮助,博士刘小龙对书稿的形成给出了框架性建议和基础的计算推导,其和学生李小盼、张明丽和侯万丽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(No.11501496)、陕西省自然科学基金基础研究计划项目(No.2014JQ-1003)和榆林学院高层次人才科研启动基金项目(No.13GK04)的支持,在此一并表示感谢.

由于研究兴趣所限,本书仅介绍了几类糖酵解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谢意,也对在这一领域未能介绍到的成果的作者深表歉意.由于作者水平所限,书中难免有疏漏和错误,敬请读者批评指正.

作 者

2019年8月

目 录

第 1 章 糖酵解模型的建立和研究进展	1
1.1 糖酵解模型的建立	2
1.2 糖酵解模型的研究进展	7
1.3 评注	8
第 2 章 n 维 Neumann 边界条件的糖酵解模型的平衡解	9
2.1 解的先验估计	10
2.2 常数平衡解的稳定性	12
2.3 非常数正解的存在性	15
2.4 全局分歧	20
2.5 数值模拟	24
2.6 评注	29
第 3 章 一维 Neumann 边界条件的糖酵解模型的图灵分歧	31
3.1 单重分歧	32
3.2 双重分歧	41
3.3 分歧解的稳定性	55
3.4 数值模拟	57
3.5 评注	65

第 4 章 一维 Neumann 边界条件的糖酵解模型的 Hopf 分歧	66
4.1 引言	66
4.2 Hopf 分歧及其稳定性	67
4.3 数值模拟	76
4.4 评注	80
第 5 章 一维 Neumann 边界条件的糖酵解模型的有限差分法	81
5.1 有限差分格式的建立	82
5.2 一致性	84
5.3 稳定性和收敛性	89
5.4 数值实验	92
5.5 评注	96
第 6 章 一维固定边界条件的糖酵解模型的平衡解	97
6.1 引言	97
6.2 常数平衡解的稳定性	98
6.3 局部分歧和全局分歧	101
6.4 分歧解的稳定性	126
6.5 数值模拟	129
6.6 评注	136
第 7 章 附录	137
A 基本记号	137
B 分歧理论和奇异性理论	138
参考文献	143

第 1 章 糖酵解模型的建立和研究进展

生物化学动力学研究生命体内各种蛋白质的化学反应的速率和反应机理,所研究的问题是生命科学的基本问题之一,具备生命科学的基本特性:有序性和非线性.随着生物技术尤其是基因组学和蛋白质组学的发展,生化反应工程有了一定的基础,它描述着生物体的性质及其形态学、出生、生长、繁殖、衰老和死亡等过程.从微观角度看,生物的绝大多数活动和过程,如能量的获得、生长与发育以及新陈代谢等,无不与形形色色的生化反应相联系.而生化反应是一种以生物酶为催化剂的化学反应,例如微生物的发酵过程、废水的生化处理等.在生化反应动力学的研究中,如何建立模型和如何利用模型来分析动力学性质等内容显得格外重要.

最早,科学界绝大多数人认为平衡态是一种通常而普遍的情况.事实上,自然界的一切并非总是趋于平衡和有序,生命现象越来越复杂,然而越来越有序.例如,生化反应中反应物浓度是周期性变化的,动物体表的花纹、生命群体数量的周期性变化,等等.而经典的化学理论不能解释这些有序结构,特别是 Belousov-Zhabotinsky 反应的复杂现象更让人难以理解.正是生化反应中经常出现的非线性现象(例如化学振荡和化学波)促进了非线性科学的发展,它已成为跨学科的研究前沿,揭示着各种非线性现象的共性,几乎涉及自然科学和社会科学的各个领域.为了搞清其产生机制和演变规律,了解生化反应中的相互作用规律,一个重要的研究方法,就是通过建立相应的生化反应模型,例如反应扩

散模型, 通过模型的定性研究来了解相应反应过程的非线性现象. 反应扩散模型的数学理论具体总结在 Smoller 教授的专著^[1]和叶其孝、李正元教授的专著^[2]中, 这些数学理论为反应扩散模型的研究奠定了基础, 而且数学的介入把生化反应的研究从定性的、描述性研究提高到定量的、精确的、探索性研究.

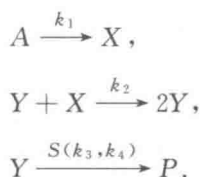
本章简要介绍糖酵解模型的生化背景, 简述模型建立的过程, 并阐述部分糖酵解模型的研究现状.

1.1 糖酵解模型的建立

微观上, 几乎所有的生化反应都是在各种生物催化剂——酶的作用下进行的. 而糖酵解过程是指细胞在细胞质中分解葡萄糖生成丙酮酸的过程, 是在多种酶作用下进行的生化反应, 此过程中伴有少量能量的产生但不需要氧气. 其生理意义在于它是糖代谢供能的补充途径, 在无氧和缺氧条件下, 它能为机体快速提供能量, 对维持生命起着关键的作用. 例如, 在骨骼肌剧烈运动时的缺氧, 在从平原进入高原初期的缺氧, 在大量失血、呼吸障碍及心血管疾患等所致的缺氧等情况下, 机体必须通过糖酵解过程获得能量, 参见文献[3], [4]. 但是, 另一方面, 它是肿瘤细胞获取能量的主要途径. 众所周知, 正常细胞生长增殖所需能量主要通过糖的有氧分解获得, 而医学上研究发现肿瘤细胞即使在有氧的情况下也主要是靠糖酵解途径来获取能量, 这一特殊生化特性被称为 Warburg 效应. 近年来, 临床上已利用 Warburg 效应来诊断恶性肿瘤, 探索通过特异性阻断糖酵解途径抑制癌细胞所需能量的生成进而治疗恶性肿瘤, 参见文献[5]~[7]. 然而, 糖酵解反应与细胞内或生化反应器中物质扩散的耦合会导致糖酵解反应过程中时空结构的形成, 这种时空结构对细胞骨架的形成、新陈代谢的调控以及糖酵解生化反应的进行都有着非常重要的意义.

糖酵解模型最初是为了研究糖酵解过程的振荡现象而被提出的.

1964年, Higgins^[8]提出了第一个糖酵解模型(即 Higgins 模型), 以此来解释酵母糖酵解系统中的持续振荡, 为糖酵解过程的定性研究做出了开创性的工作. 该模型的反应过程^{[9]~[12]}为:



这里, A, X, Y 和 P 是化学反应物和产物, k_1, k_2, k_3 和 k_4 表示反应速率, $S(k_3, k_4)$ 刻画反应过程的饱和定律, 例如多相催化和吸附中的 Langmuir-Hinshelwood 反应速率、酶控制过程中的 Michaelis-Menten 反应速率和生态学中的 Holling 功能函数反应定律. 假设反应过程的三个步骤都是不可逆的, A 和 P 的浓度与时间和空间变量无关, 也就是说, 这两种化学物种的浓度在整个反应过程中保持均匀. 不考虑对流现象, 只考虑等温过程, 带扩散的上述反应过程可以用非线性偏微分方程描述如下:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \tilde{X}}{\partial \tilde{t}} &= \tilde{D}_{\tilde{x}} \Delta \tilde{X} + k_1 \tilde{A} - k_2 \tilde{X} \tilde{Y}, \\ \frac{\partial \tilde{Y}}{\partial \tilde{t}} &= \tilde{D}_{\tilde{y}} \Delta \tilde{Y} + k_2 \tilde{X} \tilde{Y} - \frac{k_3 \tilde{Y}}{1 + k_4 \tilde{Y}}, \end{aligned} \quad (1.1.1)$$

其中, $\Delta = \sum_{i=1}^n \frac{\partial^2}{\partial x_i^2}$, 是拉普拉斯算子, 刻画反应过程对空间的依赖性;

\tilde{A}, \tilde{X} 和 \tilde{Y} 分别表示反应物 A, X 和 Y 的浓度; $\tilde{D}_{\tilde{x}}$ 和 $\tilde{D}_{\tilde{y}}$ 分别表示反应物 X 和 Y 的扩散系数.

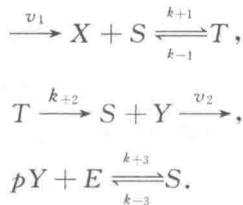
定义

$$\begin{aligned} u &= \frac{k_2}{k_3} \tilde{X}, \quad v = \frac{k_3 \tilde{Y}}{k_1 \tilde{A}}, \quad t = k_3 \tilde{t}, \quad \lambda = \frac{k_1 k_2}{k_3} \tilde{A}, \quad k = \frac{k_3 k_4}{k_2}, \\ d_1 &= \frac{\tilde{D}_{\tilde{x}}}{k_3}, \quad d_2 = \frac{\tilde{D}_{\tilde{y}}}{k_3}, \end{aligned}$$

通过无量纲变换, 方程(1.1.1)可化为

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= d_1 \Delta u + 1 - uv, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= d_2 \Delta v + \lambda uv - \frac{v}{1 + kv}.\end{aligned}$$

第二个糖酵解模型是 1968 年 Sel'kov^[13] 基于磷酸果糖激酶的自催化性的生化反应提出的(即 Sel'kov 模型), 预言了时间振荡的存在. 磷酸果糖激酶反应通常被认为是糖酵解过程中自振荡的一个可能来源, 该反应代表一种底物抑制和产物激活的酶反应的简单动力学, 酶被底物抑制, 被产物激活. 其反应过程为:



该反应过程可描述为下列方程:

$$\begin{aligned}\frac{d\tilde{X}}{dt} &= v_1 - k_{+1}\tilde{X}\tilde{S} + k_{-1}\tilde{T}, \\ \frac{d\tilde{Y}}{dt} &= k_{+2}\tilde{T} - k_{+3}\tilde{Y}^p\tilde{E} + k_{-3}\tilde{S} - k_2\tilde{Y}, \\ \frac{d\tilde{S}}{dt} &= -k_{+1}\tilde{X}\tilde{S} + (k_{-1} + k_{+2})\tilde{T} + k_{+3}\tilde{Y}^p\tilde{E} - k_{-3}\tilde{S}, \quad (1.1.2) \\ \frac{d\tilde{T}}{dt} &= k_{+1}\tilde{X}\tilde{S} - (k_{-1} + k_{+2})\tilde{T}, \\ \frac{d\tilde{E}}{dt} &= -k_{+3}\tilde{Y}^p\tilde{E} + k_{-3}\tilde{S}.\end{aligned}$$

这里, $\tilde{X}, \tilde{Y}, \tilde{S}, \tilde{T}$ 和 \tilde{E} 分别表示化学物种 X, Y, S, T 和酶 E 的浓度, 其满足条件

$$v_2 = k_2\tilde{Y},$$

$$p > 1,$$

$$\frac{k_{+1}}{\tilde{X}}, k_{-1}, k_{+2}, \frac{k_{+3}}{\tilde{Y}^p}, k_{-3} \gg 1,$$

$$\frac{\tilde{X}}{\tilde{E}_0}, \frac{\tilde{Y}}{\tilde{E}_0} \gg 1,$$

$$\tilde{E}_0 = \tilde{E} + \tilde{S} + \tilde{T}.$$

考虑到上述条件, 方程(1.1.2)可化为

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{X}_1}{dt_1} &= v_1 - \frac{\tilde{X}_1 \tilde{Y}_1^p}{1 + \tilde{Y}_1^p (1 + \tilde{X}_1)}, \\ \frac{d\tilde{Y}_1}{dt_1} &= \rho_1 \left[\frac{\tilde{X}_1 \tilde{Y}_1^p}{1 + \tilde{Y}_1^p (1 + \tilde{X}_1)} - \eta_1 \tilde{Y}_1 \right], \end{aligned} \quad (1.1.3)$$

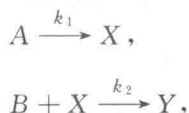
其中,

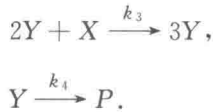
$$\begin{aligned} \tilde{X}_1 &= \frac{k_{+1} \tilde{X}}{k_{-1} + k_{+2}}, \quad \tilde{Y}_1 = \left(\frac{k_{+3}}{k_{-3}} \right)^{\frac{1}{p}} \tilde{Y}, \quad v_1 = \frac{v_1}{k_{+2} \tilde{E}_0}, \\ \rho_1 &= \frac{k_{-1} + k_{+2}}{k_{+1}} \left(\frac{k_{+3}}{k_{-3}} \right)^{\frac{1}{p}}, \quad \eta_1 = \frac{k_2}{k_{+2} \tilde{E}_0} \left(\frac{k_{-3}}{k_{+3}} \right)^{\frac{1}{p}}, \quad t_1 = \frac{k_{+1} k_{+2} \tilde{E}_0}{k_{-1} + k_{+2}} \tilde{t}. \end{aligned}$$

这里, \tilde{X}_1, \tilde{Y}_1 分别为底物和产物的相对浓度, v_1 为相对速率, ρ_1 刻画酶-产物相对亲和势, t_1 为无量纲时间. 令 $u = v_1^{p-1} \eta_1^{-p} \tilde{X}_1$, $v = v_1^{-1} \eta_1 \tilde{Y}_1$, $\rho = \rho_1 v_1^{-p} \eta_1^{p+1}$, $t = v_1^p \eta_1^{-p} t_1$, 考虑到空间扩散, 方程(1.1.3)可简化为

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= d_1 \Delta u + 1 - uv^p, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= d_2 \Delta v + \rho (uv^p - v). \end{aligned}$$

糖酵解过程的另一个模型是基于糖酵解反应后期低浓度情况下提出的(即低浓度糖酵解模型). 其反应过程^[14]为





Tyson 和 Kauffman 以此描述单个变形体中 X (一种稳定的蛋白质) 与 Y (该蛋白质的活性形态) 的反应过程. 在这个反应过程中, 假设在第一步骤中一个稳定的蛋白质 X 是以一个常数速率 k_1 输入的; 在第二步骤中它以速率 k_2 转化为活性形态 Y ; 在第三步骤中 Y 结合 X 通过一系列酶作用催化自身, 其反应速率与 XY^2 成正比, 其速率常数为 k_3 ; 在第四步骤中假设 Y 是不稳定的, 并通过一阶动力学衰减, 其速率常数为 k_4 . 假设反应是等温的, 物种 A 的数量是充足的. 其速率方程为

$$\frac{\partial \tilde{X}}{\partial t} = \tilde{D}_{\tilde{X}} \Delta \tilde{X} + k_1 \tilde{A} - k_2 \tilde{B} \tilde{X} - k_3 \tilde{X} \tilde{Y}^2,$$

$$\frac{\partial \tilde{Y}}{\partial t} = \tilde{D}_{\tilde{Y}} \Delta \tilde{Y} + k_2 \tilde{B} \tilde{X} + k_3 \tilde{X} \tilde{Y}^2 - k_4 \tilde{Y},$$
(1.1.4)

其中, $\tilde{A}, \tilde{B}, \tilde{X}$ 和 \tilde{Y} 分别表示化学物种 A, B, X 和 Y 的浓度, $\tilde{D}_{\tilde{X}}$ 和 $\tilde{D}_{\tilde{Y}}$ 分别表示反应物 X 和 Y 的扩散系数.

定义

$$u = \sqrt{\frac{k_3}{k_4}} \tilde{X}, \quad v = \sqrt{\frac{k_3}{k_4}} \tilde{Y}, \quad t = k_4 \tilde{t}, \quad \delta = \sqrt{\frac{k_1^2 k_3}{k_4^3}} \tilde{A}, \quad k = \frac{k_2}{k_4} \tilde{B},$$

$$d_1 = \frac{\tilde{D}_{\tilde{X}}}{k_4}, \quad d_2 = \frac{\tilde{D}_{\tilde{Y}}}{k_4},$$

方程(1.1.4)可化为

$$\frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \Delta u + \delta - ku - uv^2,$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \Delta v + ku - v + uv^2.$$

从上述的反应过程中发现糖酵解反应是典型的自催化反应, 而几乎所有的生化反应都涉及自催化反应. 自催化反应是指反应产物本身具有催化作用、加速反应速率的反应过程, 例如发酵过程就是一类典型的自催

化反应过程. 自催化反应广泛应用于生化反应和化学反应中, 自催化模型的相关研究参见文献[15]~[55].

1.2 糖酵解模型的研究进展

糖酵解模型有着明显的实际背景和应用前景, 例如冷云系中冰晶的形成等. 然而, 由于反应系统中的物质通过扩散进行传输, 并且扩散也是其中唯一的一种空间耦合机制, 所有糖酵解过程反应物的浓度不仅和时间有关, 而且也 and 空间分布有关, 因此, 考虑到反应物空间分布的不均匀性才更加符合客观实际, 相应的糖酵解模型不是常微分方程组, 而是反应扩散方程组.

关于 Higgins 模型, 文献[56]在一维空间和固定边界条件下运用渐近展开法分析了时间周期解和非常数正平衡解的存在性. Ruan^[57]在高维空间下结合度理论和单重分歧理论研究了平衡解的存在性和稳定性以及解的渐近行为. Du^[58]在文献[56],[57]的基础上利用正解的先验估计和摄动理论刻画了反应率对平衡解的多重性和稳定性的影响. 文献[59]进一步利用不动点指标理论以扩散率为着手点讨论了非常数正平衡解的存在性和不存在性. 文献[60]又运用 Hopf 分歧理论和单重分歧理论分别研究了齐次 Neumann 边界条件下空间非齐次周期解的存在性与稳定性和非常数正平衡解的存在性.

关于 Sel'kov 模型, 文献[61]在一维空间下利用数值方法验证了非常数正平衡解的存在性. 文献[62]在三维空间下给出了正解的上界, 并运用单重分歧理论证明了非常数正平衡解的存在性. 文献[63]又给出了更精确的正解上下界估计, 并采用局部和全局单重分歧理论得到非常数正平衡解的不存在性和全局存在性. Lieberman^[64]进一步运用最大值原理和 Harnack 不等式对于任意空间维数给出了更一般的正解先验估计, 将文献[62],[63]的结论得以推广. 在此基础上, Peng^[65]利用不动点指标理论刻画了模型主要参数对非常数正平衡解的存在性和不存在性的影

响. 而文献[66]利用 Hopf 分歧理论分析了齐次 Neumann 边界条件下空间非齐次周期解的存在性以及周期解的分歧方向和稳定性.

关于低浓度糖酵解模型, 早期工作^{[67]~[70]}在不考虑扩散情况下对时间周期解进行了研究, 说明了糖酵解反应后期低浓度情况下会呈现时间有序结构. 考虑到反应物空间分布的不均匀性, 文献[71],[72]从反应扩散方程角度分析了常数平衡解的存在性.

1.3 评 注

本章简要介绍了几类糖酵解模型的生化背景, 以及糖酵解模型的建立过程和研究进展. 这部分工作主要摘自文献[8]~[14],[56]~[72]及其相关参考文献和专著. 糖酵解模型作为经典的自催化模型广泛应用于许多领域. 糖酵解过程中形形色色的反应涉及生物化学的几乎所有的反应类型和功能基团, 这将相应于不同的糖酵解模型. 由于研究兴趣和研究资料所限, 本章仅介绍三类糖酵解模型的部分研究成果, 对于糖酵解模型的有些研究工作未能介绍到, 在此深表歉意. 本书着重介绍低浓度糖酵解模型的研究成果.

第2章 n 维 Neumann 边界条件的 糖酵解模型的平衡解

反应扩散模型理论是非线性科学理论中非常活跃的研究课题之一, 其广泛应用于许多领域, 如流行病、生态学、生物化学、核反应等. 而生物化学领域中具有代表性的一种模型为糖酵解模型. 糖酵解是多种酶所催化的一系列生化反应, 它是一切有机体细胞代谢的共同途径.

空间模式生成一直是备受关注的热点问题^{[73]~[74]}. 1952年, 著名的英国数学家 Turing(图灵)^[75]通过生物学领域的一个反应扩散系统解释了生物体表面的图纹形成, 说明了扩散可能将稳定的平衡解变成不稳定, 并导致非齐次空间模式的形成, 通常称该不稳定性为图灵不稳定性. 随后, 大量的研究致力于研究化学和生物环境下的图灵不稳定性. 在图灵的论文发表大约40年后, 他的预测被化学实验所证实^[76]. 扩散驱动不稳定性作为一种模式形成机制, 通过建立数学模型^[77]并运用相关理论来定性研究空间模式成为一种重要的手段. 目前, 通过模型研究图灵不稳定性已被广泛应用于各种具体问题的研究^{[78]~[90]}.

本章的结构如下: 2.1节给出糖酵解模型正解的先验估计; 2.2节运用特征值理论分析糖酵解模型常数平衡解的稳定性; 2.3节在常数平衡解图灵不稳定的基础上, 利用度理论方法和解的先验估计进一步分析糖酵解模型非常数正解的不存在性和存在性; 2.4节运用分歧理论和 Leray-Schauder 度理论研究非常数平衡解的局部结构和全局存在性; 2.5节运用数值模拟对所得的理论结果给予解释和验证.