

# 一类带有毒素生产和可变营养消耗率的恒化器模型的稳定性分析

张 丹, 董庆来\*

延安大学数学与计算机科学学院, 陕西 延安  
Email: \*qinglaidong@163.com

收稿日期: 2020年11月21日; 录用日期: 2020年12月20日; 发布日期: 2020年12月30日

---

## 摘 要

研究了一类带有毒素生产的具有可变营养消耗率的Ivlev型恒化器系统。分析了系统平衡点的存在性及局部渐近稳定性。运用Lyapunov-LaSalle不变性原理证明了边界平衡点的全局渐近稳定性。

## 关键词

Ivlev型功能反应函数, 恒化器, 稳定性, 毒素

---

# Stability Analysis of a Variable Yield Chemostat Model with Toxins

Dan Zhang, Qinglai Dong\*

School of Mathematics & Computer Science, Yan'an University, Yan'an Shaanxi  
Email: \*qinglaidong@163.com

Received: Nov. 21<sup>st</sup>, 2020; accepted: Dec. 20<sup>th</sup>, 2020; published: Dec. 30<sup>th</sup>, 2020

---

## Abstract

A Chemostat model with production of toxin, Ivlev-functional response function and variable yield is investigated. The existence and local asymptotical stability of the equilibriums are analyzed. The global asymptotical stability of the boundary equilibrium is proved by using Lyapunov-LaSalle invariance principle.

\*通讯作者。

## Keywords

### Ivlev-Type Functional Response, Chemostat, Stability, Toxin

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

在恒化器系统中, 微生物为了获得竞争优势通常会排出毒素抑制其它微生物的生长, 同时毒素的生产会降低自身的繁殖能力[1]。毒素对微生物生长的影响研究已经受到众多学者的关注, 例如 Hsu 等[2]探讨了毒素存在下的微生物竞争排斥原理问题; 孙明娟等[3]讨论了微生物的竞争共存问题; Zhu 等[4]给出了 Hopf 分支存在的条件, 证明了极限环的存在性; 李建全等[5]给出了模型各类平衡点存在及稳定的充要条件; Nie 等[6]利用分支理论讨论了正稳态解的局部结构及其稳定性。上述文献大都假设微生物的营养消耗率为常数, 本文将放弃营养消耗率为常数的假设, 考虑如下带有毒素生产的具有可变营养消耗率的恒化器模型:

$$\begin{cases} \frac{dS(t)}{dt} = (S^0 - S(t))D - \frac{m_1 x(t)}{a_1 + b_1 S(t)} (1 - e^{-c_1 S(t)}) - \frac{m_2 y(t)}{a_2 + b_2 S(t)} (1 - e^{-c_2 S(t)}), \\ \frac{dx(t)}{dt} = x(t) \left[ m_1 (1 - e^{-c_1 S(t)}) - D - \gamma P(t) \right], \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t) \left[ (1-k)m_2 (1 - e^{-c_2 S(t)}) - D \right], \\ \frac{dP(t)}{dt} = km_2 y(t) (1 - e^{-c_2 S(t)}) - DP(t), \end{cases} \quad (1)$$

其中  $S(t)$  为  $t$  时刻培养皿中的营养液浓度,  $x(t)$  和  $y(t)$  分别为  $t$  时刻两种竞争微生物在培养皿中的浓度,  $P(t)$  为  $t$  时刻由微生物排出的毒素在培养皿中的浓度;  $\delta_1(S) = a_1 + b_1 S$ ,  $\delta_2(S) = a_2 + b_2 S$  为可变营养消耗率;  $S^0$  为输入的初始营养浓度,  $D$  为流出率。参数  $k$  为排出毒素的比例常数,  $k=0$  说明没有毒素排出, 这对应着标准的恒化器竞争模型,  $k=1$  说明将全部精力用于毒素生产, 没有繁殖能力, 从而自然灭绝, 本文仅考虑情形  $0 < k < 1$ 。  $\mu_1(S) = 1 - e^{-c_1 S}$  和  $\mu_2(S) = 1 - e^{-c_2 S}$  表示 Ivlev 型功能反应函数。  $-\gamma P(t)$  表示毒素对微生物生长的影响。

作无量纲变换  $\bar{S} = S/S^0$ ,  $\bar{x} = x/S^0$ ,  $\bar{y} = y/S^0$ ,  $\bar{P} = P/S^0$ ,  $\bar{t} = Dt$ 。记  $\bar{c}_i = c_i S^0$ ,  $\bar{b}_i = b_i S^0$ ,  $i=1, 2$ ,  $\bar{\gamma} = \gamma S^0$ 。为了简便, 仍用  $S, x, y, P, t, b_1, b_2, c_1, c_2, \gamma$  表示  $\bar{S}, \bar{x}, \bar{y}, \bar{P}, \bar{t}, \bar{b}_1, \bar{b}_2, \bar{c}_1, \bar{c}_2, \bar{\gamma}$ , 则系统(1)变为

$$\begin{cases} S' = 1 - S - \frac{m_1 x (1 - e^{-c_1 S})}{a_1 + b_1 S} - \frac{m_2 y (1 - e^{-c_2 S})}{a_2 + b_2 S}, \\ x' = x \left[ m_1 (1 - e^{-c_1 S}) - 1 - \gamma P \right], \\ y' = y \left[ (1-k)m_2 (1 - e^{-c_2 S}) - 1 \right], \\ P' = km_2 y (1 - e^{-c_2 S}) - P. \end{cases} \quad (2)$$

根据生物学意义, 假设初始条件为

$$S(0) \geq 0, \quad x(0) \geq 0, \quad y(0) \geq 0, \quad P(0) \geq 0. \quad (3)$$

事实上, 集合  $\Omega = \{(S, x, y, P) | 0 \leq S \leq 1, x \geq 0, y \geq 0, P \geq 0\}$  关于系统(2)是正向不变的。进一步, 令  $z = P - \frac{ky}{1-k}$ , 得到

$$\begin{cases} z' = -z, \\ S' = 1 - S - \frac{m_1 x(1 - e^{-c_1 S})}{a_1 + b_1 S} - \frac{m_2 y(1 - e^{-c_2 S})}{a_2 + b_2 S}, \\ x' = x \left[ m_1(1 - e^{-c_1 S}) - 1 - \gamma z - \frac{k\gamma y}{1-k} \right], \\ y' = y \left[ (1-k)m_2(1 - e^{-c_2 S}) - 1 \right]. \end{cases} \quad (4)$$

当  $t \rightarrow \infty$  时,  $z(t) \rightarrow 0$ , 从而得到系统(4)的极限系统为

$$\begin{cases} S' = 1 - S - \frac{m_1 x(1 - e^{-c_1 S})}{a_1 + b_1 S} - \frac{m_2 y(1 - e^{-c_2 S})}{a_2 + b_2 S}, \\ x' = x \left[ m_1(1 - e^{-c_1 S}) - 1 - \frac{k\gamma y}{1-k} \right], \\ y' = y \left[ (1-k)m_2(1 - e^{-c_2 S}) - 1 \right]. \end{cases} \quad (5)$$

## 2. 平衡点的存在性

关于系统(5)的平衡点的存在性, 有如下定理。

**定理 1** 对于系统(5), 1) 始终存在边界平衡点  $E_0(1, 0, 0)$ ;

2) 当  $m_1(1 - e^{-c_1}) > 1$  时, 存在边界平衡点  $E_{10}(\xi_1, (1 - \xi_1)(a_1 + b_1 \xi_1), 0)$ ;

3) 当  $(1-k)m_2(1 - e^{-c_2}) > 1$  时, 存在边界平衡点  $E_{20}(\xi_2, 0, (1-k)(1 - \xi_2)(1 + b_2 \xi_2))$ ;

4) 当  $\xi_1 < \xi_2 < 1$  且  $\varphi(\xi_2) > 0$  时, 存在正平衡点

$$E^+ \left( \xi_2, \frac{\varphi(\xi_2)(a_1 + b_1 \xi_2)}{k\gamma m_1(1 - e^{-c_1 \xi_2})(a_2 + b_2 \xi_2)}, \frac{(1-k)(m_1(1 - e^{-c_1 \xi_2}) - 1)}{k\gamma} \right),$$

其中  $\xi_1 = \frac{1}{c_1} \ln \frac{m_1}{m_1 - 1}$ ,  $\xi_2 = \frac{1}{c_2} \ln \frac{(1-k)m_2}{(1-k)m_2 - 1}$ ,

$$\varphi(\xi_2) = k\gamma(a_2 + b_2 \xi_2) - k\gamma(a_2 + b_2 \xi_2)\xi_2 - m_1(1 - e^{-c_1 \xi_2}) + 1.$$

**证明** 令系统(5)右侧等于 0, 即

$$\begin{cases} 1 - S - \frac{m_1 x(1 - e^{-c_1 S})}{a_1 + b_1 S} - \frac{m_2 y(1 - e^{-c_2 S})}{a_2 + b_2 S} = 0, \\ x \left[ m_1(1 - e^{-c_1 S}) - 1 - \frac{k\gamma y}{1-k} \right] = 0, \\ y \left[ (1-k)m_2(1 - e^{-c_2 S}) - 1 \right] = 0. \end{cases} \quad (6)$$

针对式(6)讨论 1)  $S \neq 0, x = 0, y = 0$ ; 2)  $S \neq 0, x = 0, y \neq 0$ ; 3)  $S \neq 0, x \neq 0, y = 0$  以及 4)  $S \neq 0, x \neq 0, y \neq 0$  四种情形, 容易得到定理的结论。

### 3. 平衡点的局部渐近稳定性

对于系统(2)平衡点的局部渐近稳定性, 有如下结论。

**定理 2** 对于系统(5), 1) 当  $m_1(1-e^{-c_1}) < 1$  且  $(1-k)m_2(1-e^{-c_2}) < 1$  时, 边界平衡点  $E_0$  是局部渐近稳定的; 2) 当  $(1-k)m_2(1-e^{-c_2}) < 1$  且  $\psi(\xi_1) > 0$  时, 边界平衡点  $E_{10}$  是局部渐近稳定的; 3) 当  $m_1(1-e^{-c_1}) < 1$  且  $\psi(\xi_2) > 0$  时, 边界平衡点  $E_{20}$  是局部渐近稳定的, 其中

$$\psi(\xi_i) = 1 + \frac{m_i(1-k)^{i-1}(1-\xi_i)(c_i e^{-c_i \xi_i}(a_i + b_i \xi_i) - b_i(1-e^{-c_i \xi_i}))}{a_i + b_i \xi_i}, \quad i = 1, 2;$$

4) 当正平衡点  $E^+$  存在时, 它是不稳定的。

**证明** 系统(5)在平衡点处的雅可比矩阵为

$$J(E) = \begin{pmatrix} \left( -1 - \frac{m_1 x (c_1 e^{-c_1 S} (a_1 + b_1 S) - b_1 (1 - e^{-c_1 S}))}{(a_1 + b_1 S)^2} \right) & \frac{m_1 (1 - e^{-c_1 S})}{a_1 + b_1 S} & -\frac{m_2 (1 - e^{-c_2 S})}{a_2 + b_2 S} \\ -\frac{m_2 y (c_2 e^{-c_2 S} (a_2 + b_2 S) - b_2 (1 - e^{-c_2 S}))}{(a_2 + b_2 S)^2} & & \\ m_1 c_1 x e^{-c_1 S} & m_1 (1 - e^{-c_1 S}) - 1 - \frac{k \gamma y}{1 - k} & -\frac{k \gamma x}{1 - k} \\ (1 - k) m_2 c_2 y e^{-c_2 S} & 0 & (1 - k) m_2 (1 - e^{-c_2 S}) - 1 \end{pmatrix}$$

其中  $E = (S, x, y)$  表示系统(5)的任意一个平衡点。

对于边界平衡点  $E_0$ , 系统(5)的特征方程为

$$(\lambda + 1)(\lambda - m_1(1 - e^{-c_1}) + 1)(\lambda - (1 - k)m_2(1 - e^{-c_2}) + 1) = 0, \quad (7)$$

当  $m_1(1 - e^{-c_1}) < 1$  且  $(1 - k)m_2(1 - e^{-c_2}) < 1$  时, 式(7)的三个特征根均为负数, 因此边界平衡点  $E_0$  是局部渐近稳定的。

对于边界平衡点  $E_{10}$ , 系统(5)的特征方程为

$$(\lambda - (1 - k)m_2(1 - e^{-c_2 \xi_1}) + 1) \left[ \lambda \left( \lambda + 1 + \frac{m_1(1 - \xi_1)(c_1 e^{-c_1 \xi_1}(a_1 + b_1 \xi_1) - b_1(1 - e^{-c_1 \xi_1}))}{a_1 + b_1 \xi_1} \right) + (m_1 - 1)c_1(1 - \xi_1) \right] = 0. \quad (8)$$

令式(8)的三个特征根分别为  $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ , 其中  $\lambda_1 = (1 - k)m_2(1 - e^{-c_2 \xi_1}) - 1$ , 当  $(1 - k)m_2(1 - e^{-c_2}) < 1$  时,  $\lambda_1 < 0$ ;

$$\lambda_2 \lambda_3 = (m_1 - 1)c_1(1 - \xi_1) > 0; \quad \lambda_2 + \lambda_3 = \psi(\xi_1),$$

$$\text{其中 } \psi(\xi_1) = 1 + \frac{m_1(1 - \xi_1)(c_1 e^{-c_1 \xi_1}(a_1 + b_1 \xi_1) - b_1(1 - e^{-c_1 \xi_1}))}{a_1 + b_1 \xi_1},$$

因此, 当  $(1 - k)m_2(1 - e^{-c_2}) < 1$  且  $\psi(\xi_1) > 0$  时, 边界平衡点  $E_{10}$  是局部渐近稳定的。

类似地, 当  $m_1(1-e^{-c_1}) < 1$  且  $\psi(\xi_2) > 0$  时, 边界平衡点  $E_{20}$  是局部渐近稳定的。

对于正平衡点  $E^+$ , 由于

$$\det(J(E^+)) = (1-k)m_2c_2y^*e^{-c_2S^*} \frac{m_1(1-e^{-c_1S^*})k\gamma x^*}{a_1+b_1S^*} \frac{1}{1-k} > 0,$$

即三个特征根的乘积为正值, 因此至少一个特征根为正数, 从而当正平衡点  $E^+$  存在时, 它是不稳定的。

**定理 3** 当  $m_1(1-e^{-c_1}) < 1$  且  $(1-k)m_2(1-e^{-c_2}) < 1$  时, 边界平衡点关于  $\Omega$  是全局渐近稳定的。

**证明** 构造紧集  $\Omega$  上的非负函数  $V = x + y$ 。显然,  $V$  在  $\Omega$  上连续, 并且沿着系统(5)的解的导数满足

$$\begin{aligned} \dot{V}|_{(5)} &= x \left[ m_1(1-e^{-c_1S}) - 1 - \frac{k\gamma y}{1-k} \right] + y \left[ (1-k)m_2(1-e^{-c_2S}) - 1 \right] \\ &\leq (m_1(1-e^{-c_1}) - 1)x + y((1-k)m_2(1-e^{-c_2}) - 1) \end{aligned} \quad (9)$$

当  $m_1(1-e^{-c_1}) < 1$  且  $(1-k)m_2(1-e^{-c_2}) < 1$  时,  $\dot{V}|_{(5)} \leq 0$ , 因此,  $V$  是系统(5)在  $\Omega$  上的一个 Lyapunov 函数。定义  $\Omega$  的子集  $E$  为

$$E = \{(S, x, y) | (S, x, y) \in \Omega, \dot{V} = 0\},$$

令系统(5)在  $E$  上的最大不变子集为  $M$ 。因此,

$$E = \{(S, x, y) | (S, x, y) \in \Omega, \dot{V} = 0\} = \{(S, x, y) | (S, x, y) \in \Omega, x = 0, y = 0\}.$$

由  $M$  的不变性和系统(5), 容易证明  $E = E_0$ 。所以, 由 Lyapunov-LaSalle 不变性原理[7]得到  $E_0$  是全局吸引的。又因为当  $m_1(1-e^{-c_1}) < 1$  且  $(1-k)m_2(1-e^{-c_2}) < 1$  时,  $E_0$  是局部渐近稳定的, 因此  $E_0$  关于  $\Omega$  是全局渐近稳定的。

## 4. 结论

考虑到在微生物竞争过程中毒素及营养消耗率可变对微生物生长的影响, 本文研究了一类带有毒素生产和可变营养消耗率的恒化器模型。利用常微分方程稳定性分析方法, 得到了平衡点局部渐近稳定的充分条件以及边界平衡点全局渐近稳定的充分条件。结果表明在一定条件下(定理2), 竞争排斥原理成立。

## 基金项目

陕西省大学生创新创业训练计划项目(201813052); 延安大学大学生创新创业训练计划项目(D2017026)资助。

## 参考文献

- [1] 陈兰荪, 陈键. 非线性生物动力系统[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [2] Hsu, S.B. and Waltman, P. (1998) Competition in the Chemostat When One Competitor Produces a Toxin. *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics*, **15**, 471-490. <https://doi.org/10.1007/BF03167323>
- [3] 孙明娟, 董庆来, 代丽. 一类带有毒素生产的比率型 Chemostat 模型的定性分析[J]. 系统科学与数学, 2017, 9(37): 136-145.
- [4] Zhu, L.M., Huang, X.C. and Su, H.Q. (2007) Bifurcation for a Functional Yield Chemostat When One Competitor Produces a Toxin. *Journal of Mathematical Analysis & Applications*, **329**, 891-903. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2006.06.062>

- [5] 李建全, 杨亚莉, 杨国平. 一类带有毒素生产的恒化器模型的定性分析[J]. 工程数学学报, 2007, 24(2): 365-368.
- [6] Nie, H., Liu, N. and Wu, J. (2014) Coexistence Solutions and Their Stability of an Unstirred Chemostat Model with Toxins. *Nonlinear Analysis Real World Applications*, **20**, 36-51. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2014.04.002>
- [7] 廖晓昕. 稳定性的理论、方法和应用[M]. 武汉: 华中科技大学出版社, 1990.