

捕食介导的絮凝促进微生物食物链模型一致持久性分析

郭旭东*, 吕 戈, 赵一凡

长安大学理学院, 陕西 西安

收稿日期: 2026年7月13日; 录用日期: 2026年8月14日; 发布日期: 2026年8月25日

摘 要

实际微生物培养体系普遍存在搅拌不充分现象, 且原生动物的捕食行为会促进细菌聚集形成絮凝体。基于该生物背景, 本文建立非搅拌恒化器内一类四组分反应扩散食物链模型, 模型包含营养物、孤立细菌、细菌絮凝体、原生动物四类变量, 并引入Holling III型功能反应与饱和絮凝函数, 刻画粘合强度对细菌絮凝过程的调控作用。运用主特征值方法推导出两个临界扩散系数作为种群入侵阈值, 结合抛物型偏微分方程比较原理与一致持久性理论, 分段讨论扩散系数对系统长期动力学的影响: 扩散系数较大时平凡解全局渐近稳定, 所有微生物趋于灭绝; 扩散系数处于两阈值中间时半平凡解全局渐近稳定, 仅孤立细菌能够存续; 扩散系数足够小时系统满足一致持久性, 四种种群可长期共存。最后通过数值模拟验证全部理论结论, 同时分析粘合强度、输入营养浓度如何改变种群稳态、周期振荡特征与群落结构, 相关结果可为微生物絮凝共存动力学研究提供理论参考。

关键词

食物链, Holling III型功能反应, 一致持久性, 周期振荡特征

Uniform Persistence Analysis of a Microbial Food Chain Model with Predator-Mediated Flocculation

Xudong Guo*, Ge Lyu, Yifan Zhao

School of Science, Chang'an University, Xi'an Shaanxi

Received: July 13, 2026; accepted: August 14, 2026; published: August 25, 2026

*通讯作者。

文章引用: 郭旭东, 吕戈, 赵一凡. 捕食介导的絮凝促进微生物食物链模型一致持久性分析[J]. 理论数学, 2026, 16(8): 111-123. DOI: 10.12677/pm.2026.168185

Abstract

In practical microbial culture systems, mixing is often incomplete, and predation by protozoa can promote the aggregation of bacteria into flocs. Against this biological background, this paper constructs a four-component reaction-diffusion food chain model in an unstirred chemostat, which covers four variables: nutrients, isolated bacteria, bacterial flocs and protozoa. A Holling III functional response and a saturated flocculation function are incorporated to characterize how adhesion strength regulates bacterial flocculation. Two critical diffusion coefficients are derived as invasion thresholds by the principal eigenvalue method. Combined with the comparison principle of parabolic partial differential equations and uniform persistence theory, we analyze the long-term dynamics of the system under different diffusion ranges. When the diffusion coefficient is sufficiently large, the trivial steady state is globally asymptotically stable, and all microorganisms become extinct. If the diffusion coefficient falls between the two thresholds, the semi-trivial steady state is globally asymptotically stable, and only isolated bacteria can survive. When the diffusion coefficient is small enough, the system is uniformly persistent, allowing the long-term coexistence of all four populations. Numerical simulations are carried out to verify all theoretical results, and we further explore how adhesion strength and influent nutrient concentration alter population steady states, periodic oscillations and community structures. The findings offer theoretical references for studying the coexistence dynamics of flocculating microorganisms.

Keywords

Food Chain, Holling III Functional Response, Uniform Persistence, Periodic Oscillations

Copyright © 2026 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

恒化器是研究微生物连续培养和种群动力学的经典数学框架[1]。它对于研究微生物共存中起到了重要的作用。

恒化器通过以恒定流量输入新鲜营养液、同时以相同流量排出培养液，维持了一个开放、持续且可控的培养环境，被广泛用于研究物种竞争、捕食 - 猎物关系和食物链动力学。然而，经典恒化器模型假设培养液被充分搅拌。但是在实际系统中，混合往往不完全，为此研究者引入了非搅拌恒化器模型，用反应扩散方程来描述系统的动力学行为[2]。扩散系数 d 是这类模型的核心参数：当 d 很大时，空间趋于均匀；当 d 很小时，物质倾向于在局部富集，形成显著的空间异质性。Nie、Shi 和 Wu [3] 系统研究了扩散对捕食者 - 猎物恒化器模型动力学的影响，发现扩散系数的大小决定了物种共存与灭绝的关键转变：当扩散较小时，物种可以在空间上实现共存；随着扩散增大，捕食者相继灭绝，最终仅剩猎物或所有物种消亡。这一结论揭示了空间异质性和有限扩散对维持生物多样性的重要作用。

在充分搅拌的理想情形下，Fekih-Salem、Rapaport 和 Sari [4] 证明了带有絮凝的恒化器模型在一般功能反应函数类下可以产生多重稳态、双稳态和极限环等丰富的动力学行为。Rapaport 等 [5] 专门讨论了恒化器中絮凝的建模原则和参数选择依据，为后续研究提供了方法论参考。Shi 和 Yang [6] 在非搅拌恒化器中建立了带有絮凝的食物链系统，重点分析了扩散系数对物种共存与灭绝的影响。

在捕食建模中, 功能反应是最核心的要素之一, 它描述捕食率与猎物密度之间的关系, 由加拿大生态学家 Holling [7] 于 1959 年系统分类。其中 Holling II 型在低猎物密度时捕食率以正斜率线性响应, 是微生物学中使用最广泛的模型。Holling III 型则具有 S 形曲线特征, 在低猎物密度时捕食效率极低, 更能反映捕食者具有学习行为或猎物存在隐蔽场所等真实生态情景, 当捕食功能反应为 III 型时, 系统的动力学行为往往比 II 型更为丰富。因此, 在食物链模型中引入 III 型功能反应, 有助于更全面地理解絮凝与捕食耦合下微生物群落的稳定与振荡机制。

在分析方法上, 稳态解的稳定性研究依赖于特征值理论和分支分析工具[2][8]。种群动力系统的数学理论也已形成完整的体系[9]。在分支理论方面, Shi 和 Wang [10] 建立了椭圆系统全局分支的一般框架, Crandall 和 Rabinowitz [11] 给出了处理局部分支和线性化稳定性的经典方法。数值求解中, 有限差分法和有限元法是求解反应扩散方程的主要手段[12]。

综合来看, 现有种群动力学研究多单独讨论扩散、絮凝或功能反应单一因素, 尚未统一融合原生动物的促进絮凝、Holling III 型捕食响应与密度依赖拥挤效应, 综合分析四元食物链系统的全局稳定性与一致持久性, 相关理论仍存在空白。基于以上研究现状, 本文构建包含营养物、孤立细菌、细菌絮凝体、原生动物四类变量的非搅拌恒化器反应扩散食物链模型, 采用饱和型絮凝函数描述粘合强度驱动的絮凝过程, 引入 Holling III 型函数刻画原生动物捕食行为, 包含四个变量: 营养物浓度 $S(x, t)$ 、孤立细菌密度 $U(x, t)$ 、细菌絮凝体密度 $V(x, t)$ 和原生动物密度 $W(x, t)$

$$\begin{cases} S_t = dS_{xx} - F_1(S, U, V)U - F_2(S, U, V)V, & 0 < x < 1, t > 0 \\ U_t = dU_{xx} + F_1(S, U, V)U - G(W)U^2 + bV - H(U)W, & 0 < x < 1, t > 0 \\ V_t = dV_{xx} + F_2(S, U, V)V + G(W)U^2 - bV, & 0 < x < 1, t > 0 \\ W_t = dW_{xx} + H(U)W - \alpha W, & 0 < x < 1, t > 0 \end{cases} \quad (1.1)$$

方程组(1.1)中各方程的生物学意义为: 第一个方程描述营养浓度随时间的变化, 包括扩散项、被孤立细菌消耗项和被絮凝体消耗项; 第二个方程描述的是孤立细菌的变化, 包括扩散项、从摄取营养获得的生长项、因絮凝粘合而减少的项、絮凝体散开而增加的项以及被原生动物捕食的损失项; 第三个方程描述絮凝体的变化, 包括扩散项、自身生长项、由孤立细菌粘合形成项和散开减少项; 第四个方程描述的是原生动物的变化, 包括扩散项、捕食孤立细菌获得的增殖项和自然死亡项。

边界条件为:

$$\begin{cases} S_x(0, t) = -S^0, S_x(1, t) + \gamma S(1, t) = 0, & t > 0, \\ U_x(0, t) = 0, U_x(1, t) + \gamma U(1, t) = 0, & t > 0, \\ V_x(0, t) = 0, V_x(1, t) + \gamma V(1, t) = 0, & t > 0, \\ W_x(0, t) = 0, W_x(1, t) + \gamma W(1, t) = 0, & t > 0, \end{cases} \quad (1.2)$$

初始条件为:

$$S(x, 0) = S_0(x), U(x, 0) = U_0(x), V(x, 0) = V_0(x), W(x, 0) = W_0(x) \quad (1.3)$$

其中, F_1 是孤立细菌对营养的摄取函数, F_2 是絮凝体对营养的摄取函数, F_1, F_2 前半都是经典的 Monod 形式, 后半都是密度依赖的拥挤效应, 具体形式分别为 $F_1(S, U, V) = \frac{S}{k_1 + S} \frac{l_1}{l_1 + U + aV}$,

$F_2(S, U, V) = \frac{S}{k_2 + S} \frac{l_2}{l_2 + V + bU}$ 。参数 a 和 b 分别表示絮凝体对孤立细菌以及孤立细菌对絮凝体的干扰系

数, 其中 l_1 和 l_2 为半抑制密度常数。 $H(U)$ 是原生动物的捕食函数, 取为 Holling III 型, 具体表达式为 $H(U) = \frac{\sigma U^2}{U^2 + k_3}$, 该函数在 U 较小时近似为零, 原生动物捕食不到细菌。 $G(W)$ 是絮凝促进函数, 取为非线性的饱和形式, 具体表达式为 $G(W) = \frac{\delta W}{1+W}$, 之所以取这个函数, 是因为它是拥有线性起始和有界饱和两种最基本生物学性质的最简有理分式。相比于分段函数或指数函数, 它光滑、可导、参数少, 且能无缝对接经典的生态学与生物化学理论框架, 便于进行严谨的定性分析和数值模拟。其中 $\delta > 0$ 为粘合强度。 $G(W)$ 满足 $G(0) = 0$, $G'(0) = \delta > 0$, 且当 W 充分大时趋于饱和值 δ 。 $W_0(x)$, $S_0(x)$, $U_0(x)$, $V_0(x)$ 均为在 $[0, 1]$ 上非负连续函数。为体现絮凝是在原生动物促进下逐步发生的过程, 本文在数值模拟中设定 $V_0(x) \equiv 0$ 。

对于(1.1)统一系数使得线性算子部分完全解耦, 在利用极值原理、构造上下解或求特征值时, 可以直接提取公因子, 这可能大幅简化了常数稳态解的局部稳定性判别。在三维空间中, Sobolev 嵌入紧性较差, 而一维空间的假设, Sobolev 嵌入为紧嵌入, 这为证明系统解的整体存在性和全局吸引子提供了极大的便利。在这种高度对称的框架下, 空间齐次稳态解(常数解)往往会占据极大的吸引域。因此, 这些条件给予证明全局渐近稳定性很多便利性。

本文结构如下: 在第 2 节中, 给出了特征值和扩散系数以及稳定性的关系。在第 3 节中, 对平凡以及非平凡解进行了定性讨论。在第 4 节中, 通过数值模拟探究不同参数对上述系统动力学行为的影响, 以此验证理论的正确性。

2. 扩散系数的确定

2.1. 稳态系统与非负解

考虑系统(1.1)对应的稳态系统:

$$\begin{cases} dS_{xx} - F_1(S, U, V)U - F_2(S, U, V)V = 0, & 0 < x < 1, \\ dU_{xx} + F_1(S, U, V)U - G(W)U^2 + bV - H(U)W = 0, & 0 < x < 1, \\ dV_{xx} + F_2(S, U, V)V + G(W)U^2 - bV = 0, & 0 < x < 1, \\ dW_{xx} + H(U)W - \alpha W = 0, & 0 < x < 1, \end{cases} \quad (2.1)$$

对应的边界条件为:

$$\begin{cases} S_x(0) = -S^0, S_x(1) + \gamma S(1) = 0, \\ U_x(0) = U_x(1) + \gamma U(1) = 0, \\ V_x(0) = V_x(1) + \gamma V(1) = 0, \\ W_x(0) = W_x(1) + \gamma W(1) = 0, \end{cases} \quad (2.2)$$

注意到当 $U(x) \equiv 0$ 时, 由方程组的结构可推 $V(x) \equiv 0$ 且 $W(x) \equiv 0$ 。因此, 系统始终存在一个所有生物种群均灭绝的平凡稳态解, 记作 $(S, U, V, W) = (z(x), 0, 0, 0)$, 其中 $z(x)$ 满足 $dz_{xx} = 0$, $0 < x < 1$; $z_x(0) = -S^0$, $z_x(1) + \gamma z(1) = 0$ 。求解这个方程, 就可以得到平凡解:

$$z(x) = S^0 \left(\frac{1+\gamma}{\gamma} - x \right), x \in [0, 1] \quad (2.3)$$

$z(x)$ 表示没有任何生物消耗时, 营养在恒化器中沿空间方向呈现线性分布的浓度剖面。该平凡解的存在

性与扩散系数 d 无关, 对一切 $d > 0$ 成立。该解的具体形式依赖于一个关键的扩散系数阈值, 需要通过特征值分析来确定。

2.2. 特征值问题与主特征值

考虑如下特征值问题:

$$d\psi_{xx} + m(x)\psi = \lambda\psi, \quad 0 < x < 1; \quad \psi_x(0) = \psi_x(1) + \gamma\psi(1) = 0 \quad (2.4)$$

其中 $d > 0$ 为扩散系数, $m(x) \in C[0, 1]$ 。根据特征值理论[2], 问题(2.4)存在一个主特征值, 记为 $\lambda_1(d, m(x))$, 并且

$$\lambda_1(d, m(x)) = \sup_{\psi \in H^1(0, 1), \psi \neq 0} \frac{-d\gamma\psi^2(1) - d\int_0^1 \psi_x^2 dx + \int_0^1 m(x)\psi^2(x) dx}{\int_0^1 \psi^2(x) dx}. \quad (2.5)$$

关于主特征值 $\lambda_1(d, m(x))$, 文献[12]给出了以下三个基本性质。

性质 1: $\lambda_1(d, m(x))$ 关于在 $(0, +\infty)$ 上连续可微且严格单调递减。即扩散越强, 物质越难在有利位置聚集, 种群的总体增长率就越低。

性质 2: 若在 $[0, 1]$ 上 $m_1(x) \geq m_2(x)$ 且两者不恒等, 则 $\lambda_1(d, m_1(x)) > \lambda_1(d, m_2(x))$ 。即局部增长率越高, 整体的主特征值也越大, 入侵越容易成功。

性质 3: 当 $d \rightarrow 0^+$ 时 $\lambda_1(d, m(x))$ 趋于 $m(x)$ 在 $[0, 1]$ 上的最大值; 当 $d \rightarrow +\infty$ 时, $\lambda_1(d, m(x))$ 趋于 $-\infty$ 。这表明极小扩散时种群可以在最有利的地点定点生长, 而极大扩散时种群必然灭绝。

通过主特征值的符号判断稳态解线性的稳定性。若 $\lambda_1 < 0$, 则对应的稳态解是线性稳定的, 小扰动会随时间衰减; 若 $\lambda_1 > 0$, 则稳态解不稳定, 扰动将增长并可能导致物种入侵成功。 $\lambda_1 = 0$ 的情形通常标志着稳定性的临界转变, 对应着分支点的出现。

2.3. 两个关键扩散系数

考虑孤立细菌 U 在平凡解 $(z(x), 0, 0, 0)$ 处的线性化, 可得 $F_1(z, 0, 0) = \frac{z}{k_1 + z}$ 。 U 的线性化方程为

$$dU_{xx} + F_1(z, 0, 0)U = \lambda U. \quad \text{令 } m_1(x) = F_1(z(x), 0, 0) = \frac{z(x)}{k_1 + z(x)} > 0, \quad \text{由性质 3, } d \rightarrow 0^+ \text{ 时当}$$

$\lambda_1(d, m_1) \rightarrow \max m_1 > 0$; $d \rightarrow +\infty$ 时当 $\lambda_1(d, m_1) \rightarrow -\infty$ 。由性质 1 的严格单调性, 存在唯一的 $\hat{d} \in (0, +\infty)$ 满足 $\lambda_1(\hat{d}, m_1) = 0$, 且

$$\begin{cases} \lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) > 0, & 0 < d < \hat{d}, \\ \lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) = 0, & d = \hat{d}, \\ \lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) < 0, & d > \hat{d}, \end{cases} \quad (2.6)$$

对于絮凝体 V 在平凡解处的入侵, 同上类似的讨论, 可得存在唯一的 $\tilde{d} \in (0, \hat{d})$ 满足 $\lambda_1(\tilde{d}, H(\omega_{\tilde{d}})) = \alpha$, 且

$$\begin{cases} \lambda_1(d, H(\omega)) > \alpha, & 0 < d < \tilde{d}, \\ \lambda_1(d, H(\omega)) = \alpha, & d = \tilde{d}, \\ \lambda_1(d, H(\omega)) < \alpha, & \tilde{d} < d < \hat{d}, \end{cases} \quad (2.7)$$

$\tilde{d} < \hat{d}$ 表明原生物对扩散的耐受范围比孤立细菌更窄。

3. 动力学分析

本章以扩散系数 d 为划分依据, 研究系统(1.1)在不同扩散范围内的长时间动力学行为。记

$Q = \{(S, U, V, W) \in C([0, 1]; \mathbb{R}_+^4)\}$, $Q_0 = \{(S, U, V, W) \in Q, U \neq 0, W \neq 0\}$, 其中 $\mathbb{R}_+ = [0, +\infty)$ 。考虑初始值 $R_0 = (S_0(x), U_0(x), V_0(x), W_0(x))$ 满足 $V_0(x) \equiv 0$, $x \in [0, 1]$ 。

3.1. 解的先验估计

引理 3.1 设 $d > 0$ 固定, 条件(I)成立, 则对任意 $R_0 \in Q_0$, 系统(1.1)存在唯一的解 $(S(x, t), U(x, t), V(x, t), W(x, t))$, 且存在依赖于初值的正常数 η_1 , 使得对一切 $t > 0$, $x \in [0, 1]$ 有 $0 < S(x, t) \leq \eta_1$, $0 < U(x, t) \leq \eta_1$, $0 < V(x, t) \leq \eta_1$, $0 < W(x, t) \leq \eta_1$ 。

证明: 这证明了系统(1.1)的右端项关于变量连续可微, 满足局部 Lipschitz 条件, 由抛物型方程的标准理论[8]知存在唯一的局部解。

由于 $R_0 \in Q_0$ 知 $S_0 \geq 0$, $U_0 \geq 0$, $V_0 \geq 0$, $W_0 \geq 0$, 且 $U_0 \neq 0$, $W_0 \neq 0$ 。对 S 的方程, 在 $x=0$ 处有营养流入条件 $S_x(0, t) = -S^0 < 0$, 由强极值原理得 $S(x, t) > 0$ 。对于 U 和 W 的方程, 由 $U_0 \neq 0$, $W_0 \neq 0$ 及极值原理得 $U(x, t) > 0$, $W(x, t) > 0$ 。

现分析 V 。由于初值 $V_0(x) \equiv 0$, 若存在某个最早时刻 $\tau > 0$ 使得 $V(x, \tau) \equiv 0$ 在 $[0, 1]$ 上成立, 则由 V 的方程 $dV_{xx}(\tau) + G(W(\tau))U^2(\tau) = 0$ 。因为 $U > 0$, $W > 0$, 可以得到 $G(W) > 0$, 故 $G(W)U^2 > 0$, 由极值原理得 V 不可能在内部达到零最小值, 矛盾。因此 $V(x, t) > 0$ 对一切 $t > 0$ 成立。

下证有界性。令 $K(x, t) = S(x, t) + U(x, t) + V(x, t) + W(x, t)$, 即

$$S_t + U_t + V_t + W_t = (S + U + V + W)_t = K_t,$$

将系统(1.1)四个方程相加得

$$\begin{aligned} K_t &= S_t + U_t + V_t + W_t \\ &= (dS_{xx} - F_1U - F_2V) + (dU_{xx} + F_1U - G(W)U^2 + bV - H(U)W) \\ &\quad + (dV_{xx} + F_2V + G(W)U^2 - bV) + (dW_{xx} + H(U)W - \alpha W) \\ &= d(S_{xx} + U_{xx} + V_{xx} + W_{xx}) + (-F_1U + F_1U) + (-F_2V + F_2V) \\ &\quad + (-G(W)U^2 + G(W)U^2) + (bV - bV) + (-H(U)W + H(U)W) - \alpha W \\ &= dK_{xx} - \alpha W. \end{aligned}$$

由于 $\alpha > 0$, $W \geq 0$, 有 $K_t \leq dK_{xx}$ 。

由边界条件(1.2)得

$$K_x(0, t) = S_x(0, t) + U_x(0, t) + V_x(0, t) + W_x(0, t) = -S^0, K_x(1, t) + \gamma K(1, t) = 0.$$

作辅助函数 $\bar{K}(x, t)$, 其中 $\bar{K}(x, t)$ 满足

$$\begin{cases} \bar{K}_t = d\bar{K}_{xx}, & 0 < x < 1, t > 0, \\ \bar{K}_x(0, t) = -S^0, \bar{K}_x(1, t) + \gamma \bar{K}(1, t) = 0, & t > 0, \\ \bar{K}(x, 0) = S_0(x) + U_0(x) + V_0(x) + W_0(x), & 0 \leq x \leq 1. \end{cases}$$

由抛物方程的比较原理 $K(x, t) \leq \bar{K}(x, t)$, 对所有 $x \in [0, 1], t > 0$ 都成立。

该线性抛物方程的解和平凡解求解相同, 即满足 $\lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{K}(x, t) = z(x)$ 在 $[0, 1]$ 上一致成立。故 $K(x, t)$ 一致有上界, 从而 S, U, V, W 均有上界 η_1 。证毕。

3.2. 平凡解的全局渐近稳定性

当扩散系数 d 超过 $\hat{d}$ 时, 孤立细菌即使在空环境中也无法存活, 导致了所有种群灭绝。

定理 3.2 假设 $F_2(z(0), 0, 0) < b$ 且 $H(z(0)) > \alpha$ 。若 $d > \hat{d}$, 则对任意 $R_0 \in Q_0$, 平凡稳态解 $(z(x), 0, 0, 0)$ 全局渐近稳定。

证明: 令 $\varphi(x, t) = U(x, t) + V(x, t)$, 将(1.1)中 U 和 V 的方程相加:

$$\varphi_t = U_t + V_t = d\varphi_{xx} + F_1(S, U, V)U + F_2(S, U, V)V - H(U)W.$$

由 F_1 和 F_2 的表达式, 当 $V = 0$ 时有 $F_1(S, U, 0) = \frac{S}{k_1 + S} \frac{l_1}{l_1 + U}$, $F_2(S, U, 0) = \frac{S}{k_2 + S} \frac{l_2}{l_2 + bU}$ 。因密度抑制因子均超过 1, 固对于 (S, U, V) 有 $F_1(S, U, V) \leq \frac{S}{k_1 + S}$, $F_2(S, U, V) \leq \frac{S}{k_2 + S}$, 由假设 $F_1 \geq F_2$ 利用 $S(x, t) \leq z(x)$,

得特征值方程: $\varphi_t \leq d\varphi_{xx} + \frac{z}{k_1 + z}\varphi$ 。注意 $m_1(x) = \frac{z(x)}{k_1 + z(x)} = F_1(z(x), 0, 0)$ 。 $m_1(x)$ 在这个方程里面为特征值, $m_1(x) > \hat{d}$, 由(2.6), 当 $d > \hat{d}$ 时 $\lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) < 0$ 。考虑辅助的线性抛物方程: $\bar{\varphi}_t = d\bar{\varphi}_{xx} + \frac{z}{k_1 + z}\bar{\varphi}$,

其初始条件与边界条件均与 φ 相同。该方程右端为线性项, 解可展开为特征函数级数 $\bar{\varphi}(x, t) = \sum_{k=1}^{\infty} c_k e^{\lambda_k t} \psi_k(x)$ 。因主特征值 $\lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) < 0$, 故所有特征值均为负, 故 $\lim_{t \rightarrow +\infty} \bar{\varphi}(x, t) = 0$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。由 φ 满足的不等式 $\varphi_t \leq d\varphi_{xx} + \left[\frac{z}{k_1 + z} \right] \varphi$ 及抛物方程的比较原理, 有 $0 \leq \varphi(x, t) \leq \bar{\varphi}(x, t)$, 结合 $\bar{\varphi}$ 趋于零, 得 $\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi(x, t) = 0$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。由于 $\varphi = U + V$ 且 $U \geq 0$, $V \geq 0$, 得 $\lim_{t \rightarrow +\infty} U(x, t) = 0$, $\lim_{t \rightarrow +\infty} V(x, t) = 0$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。

现分析 W 。由 $U \rightarrow 0$, 有 $H(U) = \frac{\sigma U^2}{U^2 + k_3} \rightarrow 0$ 。对任意 $\varepsilon > 0$, 存在 $T_1 > 0$ 使得当 $t > T_1$ 时存在

$H(U(x, t)) < \varepsilon$ 。取 $\varepsilon = \frac{\alpha}{2}$, 对 $t > T_1$ 有

$$W_t = dW_{xx} + H(U)W - \alpha W \leq dW_{xx} - \frac{\alpha}{2}W.$$

由极值原理得 $\lim_{t \rightarrow +\infty} W(x, t) = 0$ 一致成立。

最后, 由 $U, V, W \rightarrow 0$, S 的方程退化为 $S_t = dS_{xx}$, 满足与 z 相同的边界条件, 故 $\lim_{t \rightarrow +\infty} S(x, t) = z(x)$ 一致成立。证毕。

3.3. 半平凡解的全局渐近稳定性

当 $\tilde{d} < d < \hat{d}$ 时, 孤立细菌可以存活, 但原生动物无法入侵。

定理 3.3 假设 $F_2(z(0), 0, 0) < b$ 且 $H(z(0)) > \alpha$ 。若 $\tilde{d} < d < \hat{d}$, 则对任意的 $R_0 \in Q_0$, 半平凡稳态解 $(z(x) - \omega(x, d), \omega(x, d), 0, 0)$ 全局渐近稳定。

证明: 仍设 $\varphi = U + V$, 并令 $\Theta(x, t) = S(x, t) + U(x, t) + V(x, t)$ 。将 S 和 φ 的方程相加可得

$$\begin{aligned}\Theta_t &= S_t + \varphi_t \\ &= dS_{xx} - F_1(S, U, V)U - F_2(S, U, V)V + d\varphi_{xx} + F_1(S, U, V)U + F_2(S, U, V)V - H(U)W \\ &= d\Theta_{xx} - H(U)W.\end{aligned}$$

由于 $H(U) \geq 0$, $W \geq 0$, 有 $\Theta_t \leq d\Theta_{xx}$. Θ 满足与 K 相同的边界条件, 由比较原理得 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \Theta(x, t) \leq z(x)$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。

下面对 φ 进行更精细的估计。由 $\Theta = S + \varphi$ 有 $S \leq \Theta - \varphi$, 故

$$F_1(S, U, V)U + F_2(S, U, V)V \leq F_1(\Theta - \varphi, \varphi, 0)\varphi.$$

进而 $\varphi_t = d\varphi_{xx} + F_1(S, U, V)U + F_2(S, U, V)V - H(U)W \leq d\varphi_{xx} + F_1(\Theta - \varphi, \varphi, 0)\varphi$. 由 φ_t 的上界估计及 $d < \hat{d}$ 时 $\lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) > 0$, 由文献[13]中单物种方程的结果可得 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \varphi(x, t) \leq \omega(x, d)$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。因此存在 $t_0 > 0$ 和任意小的 $\varepsilon > 0$, 使对所有 $t > t_0$ 有 $U(x, t) \leq \varphi(x, t) \leq \omega(x, d) + \varepsilon$.

考虑 W 的方程。当 $t > t_0$ 时,

$$W_t = dW_{xx} + H(U)W - \alpha W \leq dW_{xx} + H(\omega + \varepsilon)W - \alpha W.$$

由假设 $d > \tilde{d}$ 和 (2.9) 知 $\lambda_1(d, H(\omega)) < \alpha$. 取 ε 充分小, 由特征值连续性得 $\lambda_1(d, H(\omega + \varepsilon)) < \alpha$. 由抛物方程理论, 线性问题的主特征值为负, 同上文 $\bar{\varphi}$ 趋于零的证明, 故 $\lim_{t \rightarrow +\infty} W(x, t) = 0$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。

再分析 V . 因 $W \rightarrow 0$, 有絮凝促进函数 $G(W) = \frac{\delta W}{1+W} \rightarrow 0$. 对于任意小的 $\varepsilon_1 > 0$, 存在 $T_2 > 0$ 使得 $t > T_2$ 时 $G(W(x, t)) < \varepsilon_1$. V 满足

$$V_t = dV_{xx} + F_2(S, U, V)V + G(W)U^2 - bV \leq dV_{xx} + F_2(z, 0, 0)V + \varepsilon_1\eta_1^2 - bV.$$

由 (2.7) 知 $\lambda_1(d, F_2(z, 0, 0)) < b$.

考虑线性非齐次方程 $\tilde{V}_t = d\tilde{V}_{xx} + (F_2(z + \varepsilon, 0, 0) - b)\tilde{V} + G(\varepsilon_1)M_2$, 边界条件齐次。由于主特征值为负, 其稳态解满足

$$d(\tilde{V}_\infty)_{xx} + (F_2(z + \varepsilon, 0, 0) - b)\tilde{V}_\infty + G(\varepsilon_1)M_2 = 0,$$

且 $\|\tilde{V}_\infty\|_\infty \leq CG(\varepsilon_1)$, 令 $\varepsilon_1 \rightarrow 0$, 得 $\tilde{V}_\infty \rightarrow 0$. 再由比较原理 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} V(x, t) \leq \tilde{V}_\infty(x)$ 可得: $\lim_{t \rightarrow +\infty} V(x, t) = 0$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。

现已有 $V \rightarrow 0$, $W \rightarrow 0$, 可以得到 $\limsup U \leq \omega(x, d)$, 由上文可得 $\liminf \Theta \geq z$. 因此对任意 $\varepsilon > 0$, 存在 t_3 , 使得 $\Theta \geq z - \varepsilon$, 则 $S = \Theta - \varphi \geq z - \varepsilon - \varphi$. 代入并且忽略掉非负项, 可得

$$\varphi_t \geq d\varphi_{xx} + F_1(z - \varepsilon - \varphi, \varphi, 0)\varphi + F_2(z - \varepsilon - \varphi, \varphi, 0)\varphi.$$

接着我们可以得到 $\liminf_{t \rightarrow +\infty} \varphi(x, t) \geq \omega(x, d)$, 所以 $\varphi \rightarrow \omega(x, d)$.

再由 $V \rightarrow 0$, 可得 $U \rightarrow \omega(x, d)$, 即 $\lim_{t \rightarrow +\infty} U(x, t) = \omega(x, d)$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。由 $\Theta = S + U + V$ 及 $\Theta \rightarrow z$, $U \rightarrow \omega$, $V \rightarrow 0$ 得 $\lim_{t \rightarrow +\infty} S(x, t) = z(x) - \omega(x, d)$ 在 $[0, 1]$ 一致成立。

3.4. 一致持久性

当 $0 < d < \tilde{d}$ 时, 所有物种均能持续生存。

定理 3.4 假设 $H(z(0)) > \alpha$ 。若 $0 < d < \tilde{d}$ ，则系统(1.1)~(1.3)关于 $R_0 \in Q_0$ 一致持久。即存在常数 $\eta^* > 0$ 使得

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} S(x, t) \geq \eta^*, \liminf_{t \rightarrow +\infty} U(x, t) \geq \eta^*, \liminf_{t \rightarrow +\infty} V(x, t) \geq \eta^*, \liminf_{t \rightarrow +\infty} W(x, t) \geq \eta^*$$

对一切 $x \in (0, 1)$ 一致成立。

证明：记 $\Gamma_t: Q \rightarrow Q$ 为系统生成的解半流。由引理 3.1 知 $\Gamma_t: Q_0 \subseteq Q_0$ 对所有 $t > 0$ 成立。根据一致持久性理论[13]，需完成以下步骤。

步骤 1. 刻画边界上的 ω -极限集。令

$$\partial Q_0 = Q \setminus Q_0, M_\partial = \{R_0 \in \partial Q_0 \mid \Gamma_t(R_0) \in \partial Q_0, \forall t \geq 0\}.$$

若 $U(x, t, R_0) \equiv 0$ ，则由系统结构知 $V \equiv 0$ ， $W \rightarrow 0$ ， $\omega(R_0) = (z, 0, 0, 0)$ 。若存在 τ 使 $U(\tau) \neq 0$ 但 $W(t) \equiv 0$ 对 $t > \tau^*$ 成立，则 $G(W) \equiv 0$ ， V 的方程退化为 $V_t = dV_{xx} + F_2(S, U, V)V - bV$ 。且由 $F_2(S, U, V) \leq F_2(z, 0, 0)$ ，可得

$$\lambda_1(d, F_2(S, U, V)) - b \leq \lambda_1(d, F_2(z, 0, 0)) - b < 0.$$

再由 $\lambda_1(d, F_2(z, 0, 0)) < b$ 知 $V \rightarrow 0$ ，从而 $\omega(R_0) = (z - \omega, \omega, 0, 0)$ 。因此

$$\bigcup_{R_0 \in M_\partial} \omega(R_0) = \{(z, 0, 0, 0), (z - \omega, \omega, 0, 0)\}.$$

步骤 2. 证平凡解是 Q_0 的一致弱排斥子。在平凡解附近， U 的线性化方程为 $U_t = dU_{xx} + F_1(z, 0, 0)U$ 。由于 $d < \tilde{d} < \hat{d}$ ，由(2.6)知 $\lambda_1(d, F_1(z, 0, 0)) > 0$ 。该正特征值保证零解不稳定，从而存在 $\varepsilon_1 > 0$ 使得从 Q_0 中充分接近平凡解的初值出发的轨道满足

$$\limsup_{t \rightarrow +\infty} \|U(\cdot, t)\|_\infty \geq \varepsilon_1.$$

步骤 3. 证半平凡解是 Q_0 的一致弱排斥子。在半平凡解附近， W 的线性化方程为 $W_t = dW_{xx} + H(\omega)W - \alpha W$ 。由于 $d < \tilde{d}$ ，由(2.9)知 $\lambda_1(d, H(\omega)) > \alpha$ ，故零解对 W 不稳定。存在 $\varepsilon_2 > 0$ 使得 $\limsup_{t \rightarrow +\infty} \|W(\cdot, t)\|_\infty \geq \varepsilon_2$ 。

步骤 4. 构造广义距离函数并完成证明。定义

$$I(S, U, V, W) = \min \left\{ \min_{[0,1]} U, \min_{[0,1]} V, \min_{[0,1]} W \right\}.$$

若 $I(\Phi) > 0$ 或 $\Phi \in Q_0$ 且 $I(\Phi) = 0$ ，由强极值原理知 $I(\Gamma_t(\Phi)) > 0$ 对所有 $t > 0$ 成立。由引理 3.1， Γ_t 有全局吸引子。

步骤 2 和步骤 3 表明 $(z, 0, 0, 0)$ 和 $(z - \omega, \omega, 0, 0)$ 是孤立不变集，且其稳定流形与 $I^{-1}(0, +\infty)$ 不相交。因此 ∂Q_0 中不存在由这两个集合构成的链。由持久性理论[20]，存在 $\eta_2 > 0$ 使对任意 $R_0 \in Q_0$ ，有 $\min_{\Phi \in \omega(R_0)} I(\Phi) > \eta_2$ 。同时由 S 的方程和比较原理，存在 $\eta_3 > 0$ 使 $\liminf_{t \rightarrow +\infty} S(x, t) \geq \eta_3$ 。取 $\eta_3 = \min_{x \in [0,1]} S^*(x)$ ，取 $\eta^* = \min\{\eta_2, \eta_3\}$ 即得结论。证毕。

本节以第二节确定的关键扩散系数 $\hat{d}$ 和 $\tilde{d}$ 为分界点，完整刻画了系统(1.1)的全局动力学行为：

- (1) 当 $d > \hat{d}$ 时，平凡解全局渐近稳定，所有生物种群灭绝；
- (2) 当 $\tilde{d} < d < \hat{d}$ 时，半平凡解全局渐近稳定，原生动物和絮凝体灭绝，仅孤立细菌存活；
- (3) 当 $0 < d < \tilde{d}$ 时，系统一致持久，所有物种共存。

这一结论清晰揭示了扩散系数 d 在驱动物种共存与灭绝中的阈值效应：扩散越小，越有利于生物多样性维持。

4. 数值模拟

本节主要借助数值模拟探究不同参数对系统(1.1)~(1.3)动力学行为的影响，为贴合实际生物背景，选取非线性絮凝促进函数 $G(W) = \frac{\delta W}{1+W}$ 。其中常数 $\delta > 0$ 代表微生物之间的粘合作用强度。由于实际生物环境中粘合效率 $G(W)$ 恒小于 1。

本文数值模拟所用基础参数统一选取如表 1 所示。在固定其余参数保持不变的前提下，依次探究扩散系数 d 、粘合强度 δ 与营养物质初始浓度 S^0 三类关键参数对于系统(1.1)~(1.3)动力学演化规律的影响。此外，在所有数值模拟过程中，统一设定絮凝体种群 V 的初始分布满足 $V_0(x) \equiv 0$ 。

Table 1. Parameter configuration
表 1. 参数的设置

参数符号	参数值	参数符号	参数值
S^0	20	γ	0.5
a_1	3.5	k_1	4
a_2	0.5	k_2	10
a_3	2.5	k_3	4
b	0.9	d	0.5
δ	0.001	α	0.5
l_1	100	l_2	100
η_1	0.5	η_2	0.5

4.1. 扩散系数 d 的动力学效应

固定其余参数为默认值，选取六个扩散系数： $d = 0.05, 0.5, 2.5, 3.5, 5.0, 8.0$ 进行模拟。结果如图 1 所示。

1. $d_0 = 0.05$ 与 $d_0 = 0.5$ (弱扩散区，共存区)：系统收敛于全局渐近稳定的正稳态解(共存态)。所有物种 (S, U, V, W) 均以恒定的浓度长期共存。其中 $d_0 = 0.05$ 时，扩散系数比较小，每种生物都很少。而时 $d_0 = 0.5$ 营养物浓度更高，此时所有物种也均以恒定的稍微更高一点的浓度共存。这直观地证实了理论的核心预言：在扩散足够微弱($0 < d < \tilde{d}$)时，系统能够支持多物种的稳定共存。

2. $d = 3.5$ 与 $d = 2.5$ (中等扩散区)：系统失去稳态，进入持续的周期性振荡状态。所有物种的种群数量呈现规则的、此消彼长的周期性波动，形成一个稳定的极限环。

3. $d = 5$ (中高扩散区)：系统稳定于半平凡解。游离细菌 U 成功定殖并成为优势种群，而原生动物 W 及其促进形成的絮体 V 均无法存活，这对应理论中 $\tilde{d} < d < \hat{d}$ 的动力学区域，即仅有孤立细菌可以存活的生态系统。

4. $d = 8$ (强扩散区)：系统迅速演化为平凡解(灭绝态)。营养物 S 因扩散过快而无法被有效利用，所有微生物种群 (U, V, W) 因“洗出”效应远快于生长而全部灭绝，验证了理论中当 $d > \hat{d}$ 时的全局稳定性。

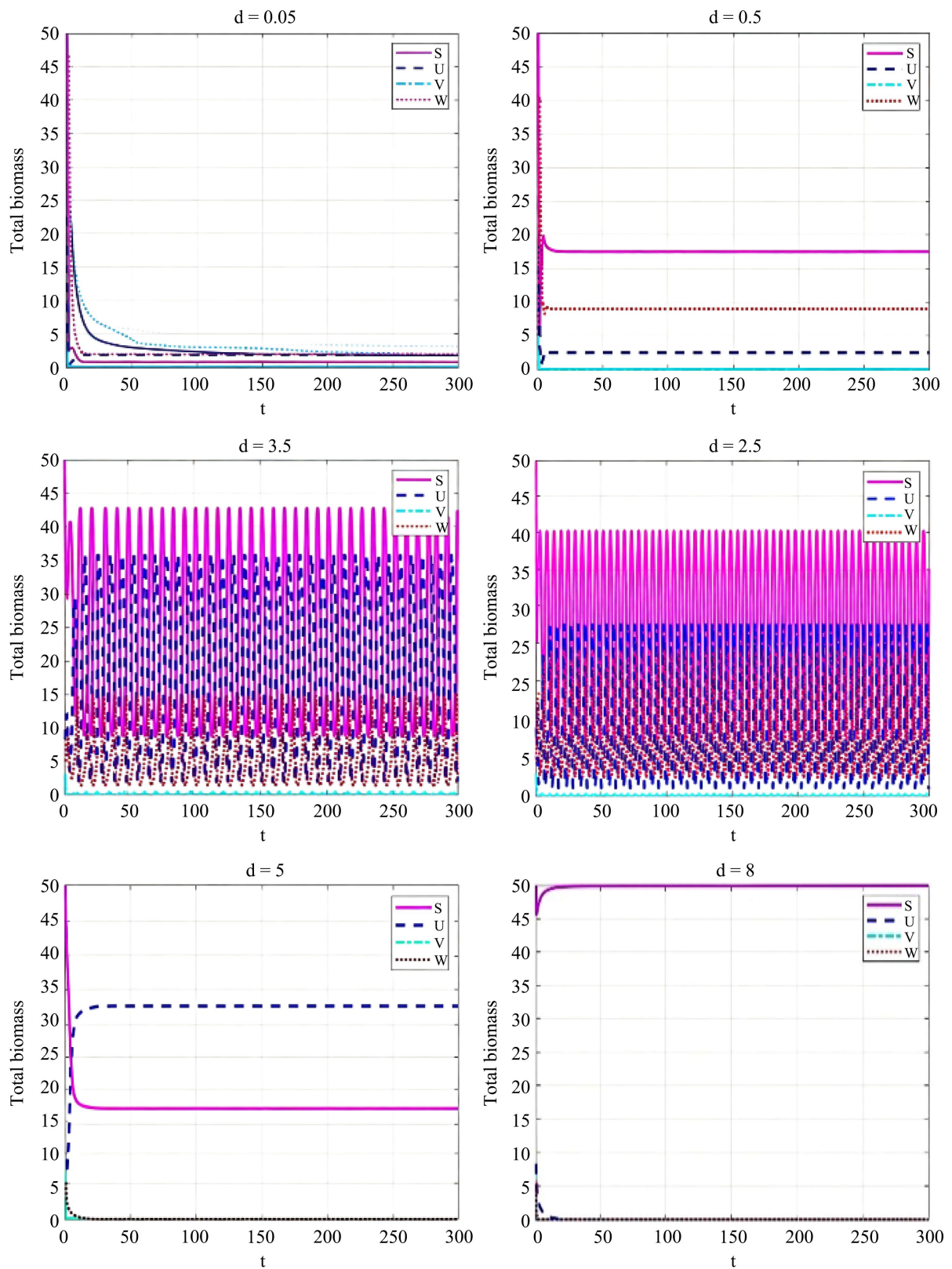


Figure 1. The effect of the diffusion function

图 1. 扩散函数的影响

4.2. 絮凝强度 δ 的影响

固定 $d = 2.5$, $S^0 = 20$, 改变絮凝强化参数 δ 。选取 $\delta = 0, 0.005, 0.14, 0.8$ 四组值来模拟。

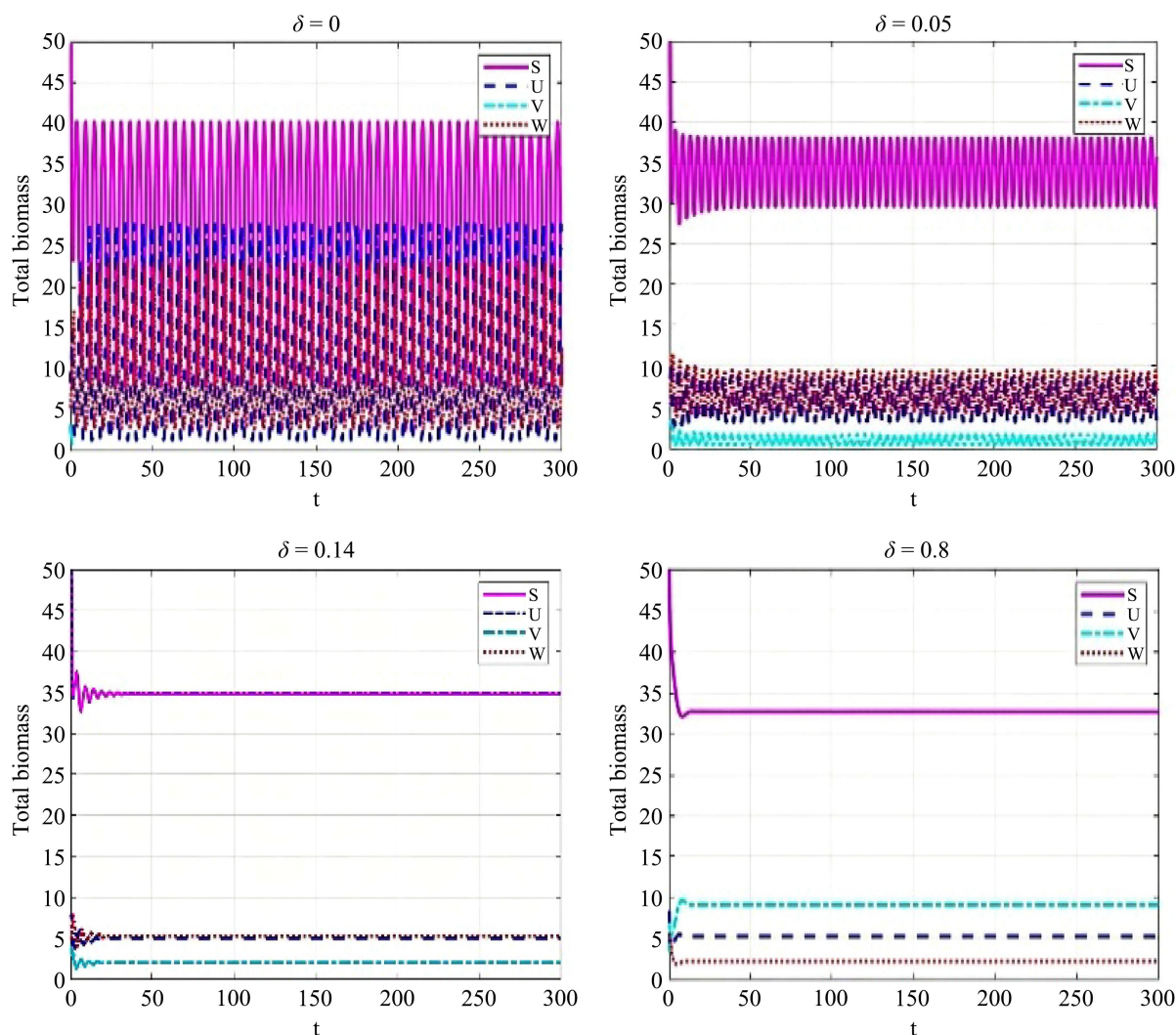


Figure 2. The effect of flocculation strength δ

图 2. 絮凝强度 δ 的影响

1. $\delta = 0$ 时, 系统处于强烈振荡状态, S, U, W 均呈现大幅度周期性波动, V 保持恒定为零(即絮凝促进函数无法絮凝)
2. $\delta = 0.05$ 时, S 保持数值较高的大幅度震荡, U, V, W 震荡幅度很小, 已趋于或正在趋近于一个波动较小的准稳态。
3. $\delta = 0.14$ 时, 全局渐近稳定的共存态。系统在经历一个短暂的初始波动后, 四条曲线(S, U, V, W)迅速收敛并保持为水平直线, 不再随时间变化。这表明系统已稳定, 所有物种共存。
4. $\delta = 0.8$ 时, 系统依然保持稳定, 但稳态的生态结构发生了根本性重组。更强的絮凝促使细菌更多地以絮体形态存在, 从而改变了种间竞争和捕食关系, 最终导致了一个以絮体为主导、营养利用效率更高的新稳定共存态。

这说明了絮凝参数 δ 绝非模型中的一个次要参数，而是一个能同时调控系统是否稳定与物种如何组成、资源如何利用的核心变量。

基金项目

中文基金长安大学中央高校基本科研业务费专项资金资助(300102124201, 300102124205)。

参考文献

- [1] Smith, H.L. and Waltman, P. (1995) The Theory of the Chemostat: Dynamics of Microbial Competition. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511530043>
- [2] Cantrell, R.S. and Cosner, C. (2003) Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations. Wiley.
- [3] Nie, H., Shi, Y. and Wu, J.H. (2022) The Effect of Diffusion on the Dynamics of a Predator-Prey Chemostat Model. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, **82**, 821-848. <https://doi.org/10.1137/21m1432090>
- [4] Fekih-Salem, R., Rapaport, A. and Sari, T. (2016) Emergence of Coexistence and Limit Cycles in the Chemostat Model with Flocculation for a General Class of Functional Responses. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, **439**, 692-720.
- [5] Rapaport, A., Sari, T., Lobry, C., *et al.* (2011) About the Modelling of Flocculation in the Chemostat. arXiv Preprint, 2011: 1106.6038. <https://hal.science/file/index/docid/604633/filename/hal-RLSH.pdf>
- [6] Shi, Y. and Bao, X.X. (2023) Coexistence of Competing Species with Flocculation in an Unstirred Chemostat. *Applied Mathematics Letters*, **137**, Article ID: 108507. <https://doi.org/10.1016/j.aml.2022.108507>
- [7] Holling, C.S. (1959) The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist*, **91**, 293-320. <https://doi.org/10.4039/ent91293-5>
- [8] 王明新. 非线性抛物型方程[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [9] 陈兰荪, 陈健. 非线性生物动力系统[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [10] Shi, J. and Wang, X. (2009) On Global Bifurcation for Quasilinear Elliptic Systems on Bounded Domains. *Journal of Differential Equations*, **246**, 2788-2812. <https://doi.org/10.1016/j.jde.2008.09.009>
- [11] Crandall, M.G. and Rabinowitz, P.H. (1973) Bifurcation, Perturbation of Simple Eigenvalues, and Linearized Stability. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, **52**, 161-180. <https://doi.org/10.1007/bf00282325>
- [12] 李荣华, 刘播. 偏微分方程数值解法[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [13] Magal, P. and Zhao, X.Q. (2005) Global Attractors and Steady States for Uniformly Persistent Dynamical Systems. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, **37**, 251-275. <https://doi.org/10.1137/s0036141003439173>