

ΠΟΛΥΤΕΧΝΕΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΜΗΧΑΝΙΚΩΝ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ



ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

ΜΕΛΕΤΗ ΔΥΝΑΜΙΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΕ
ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

ΠΑΛΟΓΟΣ ΙΩΑΝΝΗΣ

ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

ΚΑΡΑΦΥΛΛΗΣ ΙΑΣΩΝΑΣ (ΕΠΙΚΟΥΡΟΣ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ-ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ)

ΚΑΛΟΓΕΡΑΚΗΣ ΝΙΚΟΛΑΟΣ (ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ)

ΚΑΤΣΑΟΥΝΗΣ ΑΛΕΞΑΝΔΡΟΣ (ΛΕΚΤΟΡΑΣ)

ΧΑΝΙΑ 2008

ΣΥΜΒΟΛΑ-ΣΥΝΤΟΜΟΓΡΑΦΙΕΣ	4
ΠΡΟΛΟΓΟΣ	5
ΠΕΡΙΛΗΨΗ	6
1^ο ΚΕΦΑΛΑΙΟ	9
1.1 <i>ΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ</i>	10
1.2 <i>ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗ ΑΝΑΠΤΥΞΗ</i>	13
1.2.1 <i>ΚΙΝΗΤΙΚΗ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ</i>	13
1.2.2 <i>ΜΟΝΤΕΛΟΠΟΙΗΣΗ ΚΙΝΗΤΙΚΗΣ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ</i>	14
1.2.3 <i>ΕΙΣΩΣΕΙΣ ΥΠΟΛΟΓΙΣΜΟΥ ΤΟΥ ΕΙΔΙΚΟΥ ΡΥΘΜΟΥ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ</i>	14
1.2.4 <i>ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΣΕ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑ ΣΥΝΕΧΟΥΣ ΕΡΓΟΥ</i>	17
1.3 <i>ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΕΣ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ</i>	20
1.3.1 <i>ΕΙΣΑΓΩΓΗ</i>	20
1.3.2 <i>ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΗ ΕΚΦΡΑΣΗ ΤΩΝ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΩΝ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΩΝ</i>	21
1.4 <i>ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΣ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ</i>	23
1.4.1 <i>ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ</i>	23
1.4.2 <i>ΟΡΙΣΜΕΝΑ ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑΤΑ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΥ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ</i>	25
1.4.3 <i>Η ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ VOLTERA ΓΙΑ ΤΟΝ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟ</i>	26
1.4.4 <i>ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΣ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ ΣΤΟΝ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ</i>	27
2^ο ΚΕΦΑΛΑΙΟ	32
2.1 <i>ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ 2 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ</i>	33
2.1.1 <i>ΕΥΡΕΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ</i>	35
2.1.2 <i>ΜΕΛΕΤΗ ΑΣΥΜΠΤΩΤΙΚΗΣ ΕΥΣΤΑΘΕΙΑΣ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ</i>	40
2.2 <i>ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ 3 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ</i>	53
2.2.1 <i>ΕΥΡΕΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ</i>	55
2.2.2 <i>ΜΕΛΕΤΗ ΑΣΥΜΠΤΩΤΙΚΗΣ ΕΥΣΤΑΘΕΙΑΣ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ</i>	63
3^ο ΚΕΦΑΛΑΙΟ	84
3.1 <i>ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ 2 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ</i>	85
3.1.1 <i>ΑΝΑΛΥΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ</i>	85
3.1.2 <i>ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΤΩΝ ΛΥΣΕΩΝ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ (Σ₂)</i>	88
3.2 <i>ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ 3 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ</i>	104
3.2.1 <i>ΑΝΑΛΥΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ</i>	105
3.2.2 <i>ΓΡΑΦΙΚΗ ΑΝΑΠΑΡΑΣΤΑΣΗ ΤΩΝ ΛΥΣΕΩΝ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ (Σ₄)</i>	108
3.3 <i>ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ</i>	126
Βιβλιογραφία	129
Παράρτημα:	131

Ευχαριστίες

Ολοκληρώνοντας την παρούσα Διπλωματική Εργασία θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Επιβλέποντα καθηγητή κ Καραφύλλη Ιάσωνα, Επίκουρο καθηγητή του τμήματος Μηχανικών Περιβάλλοντος του Πολυτεχνείου Κρήτης για τη βοήθεια του καθώς και τους κυρίους Καλογεράκη Νικόλαο, καθηγητή και Κατσαούνη Αλέξανδρο, λέκτορα του τμήματος αμφοτέρους καθηγητές του τμήματος Μηχανικών Περιβάλλοντος του Πολυτεχνείου Κρήτης.

Η Διπλωματική Εργασία είναι αφιερωμένη στην οικογένειά μου για την στήριξη της όλα αυτά τα χρόνια.

ΣΥΜΒΟΛΑ-ΣΥΝΤΟΜΟΓΡΑΦΙΕΣ

ΣΥΜΒΟΛΟ	ΣΗΜΑΣΙΑ	ΜΟΝΑΔΕΣ
μ	Ειδικός ρυθμός ανάπτυξης, συντελεστής ανάπτυξης του Voltera.	$[T^{-1}]$
μ_{\max}	Μέγιστος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης	$[T^{-1}]$
K_s	Σταθερά κορεσμού ή ημίσειας ταχύτητας	$[ML^{-3}]$
S	Συγκέντρωση του υποστρώματος	$[ML^{-3}]$
S_0	Αρχική συγκέντρωση υποστρώματος	$[ML^{-3}]$
K_I	Σταθερά αναστολής του υποστρώματος	$[ML^{-3}]$
Y	Συντελεστής μεταβολής της συγκέντρωσης του υποστρώματος σε κυτταρική μάζα	
X	Συγκέντρωση κυτταρικής μάζας	$[ML^{-3}]$
V	Όγκος αντιδραστήρα	$[L^3]$
F_{in} , F_{out}	Ογκομετρικές παροχές εισόδου-εξόδου	$[M^3T^{-1}]$
b	Ρυθμός θνησιμότητας	$[T^{-1}]$
n	Διάνυσμα των ειδών	
n_i	Στοιχεία ίσα με τον αριθμό των ειδών των i οργανισμών στο σύστημα, αριθμός ειδών του Voltera.	
m	Το διάνυσμα των παραμέτρων που χαρακτηρίζουν περιβάλλον των οργανισμών	
A	πίνακας κοινωνιών, Ιακωβιανός πίνακας	
a_{ij}	Τα στοιχεία του πίνακα των κοινωνιών	
n_s	Σταθερά χρονικό διάνυσμα	
x_i	Η συγκέντρωση της μάζας	$[ML^{-3}]$
n_i	Το πλήθος των κυττάρων των ειδών	
h_1, h_2	Αδιάστατες σταθερές του Voltera	
D	Ρυθμός αραίωσης	$[T^{-1}]$
r_1 και r_2	Συντελεστές μεταβολής της συγκέντρωσης του υποστρώματος σε κυτταρική μάζα	
τ	Αδιάστατος χρόνος.	
x_i	Αδιάστατη τιμή συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του μικροοργανισμού i	
s	Αδιάστατη τιμή συγκέντρωσης του περιοριστικού υποστρώματος.	
$\tilde{\mu}$	Αδιαστατοποιημένος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης	
$\tilde{\mu}_{\max}$	Αδιαστατοποιημένος μέγιστος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης	
\tilde{b}	Αδιαστατοποιημένος ρυθμός θνησιμότητας	
LAS	Locally asymptotically stable (Τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές)	

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η παρακάτω διπλωματική εργασία αφορά τη μελέτη μικροοργανισμών σε ανταγωνισμό στο μοντέλο του χημειοστάτη. Οι μικροοργανισμοί κυρίως σε μεικτές καλλιέργειες παίζουν σημαντικό ρόλο στη φύση. Χρησιμοποιούνται ως αποικοδομητές της νεκρής βιομάζας και έτσι συμμετέχουν στους κύκλους των διαφόρων στοιχείων (C,Na,P,κτλ.). Σημαντικός επίσης είναι ο ρόλος τους στην αποικοδόμηση ρυπαντικών φορτίων (π.χ. στους βιολογικούς καθαρισμούς) και στις βιομηχανικές διεργασίες για την παραγωγή προϊόντων. Αυτός ο σημαντικός τους ρόλος λοιπόν μας δίνει έναυσμα για την μελέτη των μικροβιακών αλληλεπιδράσεων και εστιάζουμε κυρίως τη μελέτη αυτή στον ανταγωνισμό σε καλλιέργειες συνεχούς έργου.

Στο πρώτο κεφάλαιο της εργασίας δίνονται εισαγωγικές έννοιες του χημειοστάτη όπως η έννοια του χημειοστάτη, έννοιες που περιγράφουν τη μικροβιακή ανάπτυξη σε καλλιέργειες συνεχούς έργου, γίνεται αναφορά στις μικροβιακές αλληλεπιδράσεις και κυρίως στον ανταγωνισμό. Στο δεύτερο κεφάλαιο γίνεται η μελέτη της δυναμικής συμπεριφοράς του συστήματος μικροοργανισμών στο μοντέλο του χημειοστάτη με την ανάλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας των σημείων ισορροπίας των συστημάτων των διαφορικών εξισώσεων για 2 και για τρεις μικροοργανισμούς. Τέλος στο τελευταίο κεφάλαιο αυτής της εργασίας παρουσιάζονται οι γραφικές παραστάσεις των λύσεων των συστημάτων για διαφορετικές αρχικές συνθήκες και παρουσιάζονται τα συμπεράσματα της εργασίας αυτής.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Στο πρώτο κεφάλαιο της μελέτης αυτής δίνονται οι ορισμοί και οι βασικές έννοιες που εξηγούν τι είναι το μοντέλο του χημειοστάτη, τι είναι η μικροβιακή ανάπτυξη και ποιες εξισώσεις υπάρχουν για να την εκφράζουν. Αναλύονται τα ισοζύγια μάζας της συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας και της μεταβολής της συγκέντρωσης του υποστρώματος σε καλλιέργειες συνεχούς έργου. Επίσης γίνεται αναφορά στις μικροβιακές αλληλεπιδράσεις των οποίων η μαθηματική έκφραση παρουσιάζεται σε κατάλληλο πίνακα και καταλήγει στον ανταγωνισμό των μικροοργανισμών για ένα περιοριστικό υπόστρωμα. Στο δεύτερο κεφάλαιο γίνεται η μελέτη της δυναμικής συμπεριφοράς των συστημάτων ανταγωνισμού με δύο και με τρεις ανταγωνιστές και γίνεται η ανάλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας για τα συστήματα των διαφορικών εξισώσεων που εκφράζουν τα παραπάνω συστήματα.

Από την ανάλυση του αδιαστατοποιημένου συστήματος για τους δύο μικροοργανισμούς προκύπτει ότι, ο μικροοργανισμός 1 είναι νικητής, για τις τιμές του συντελεστή αραιώσης που ικανοποιούν τις ανισότητες:

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1) \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right].$$

Ο μικροοργανισμός 2 επιβιώνει όταν ικανοποιούνται οι ανισότητες:

$$\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2) \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

Και οι δύο μικροοργανισμοί, οδηγούνται σε έκπλυση, όταν ο συντελεστής αραιώσης ικανοποιεί τις ανισότητες:

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$$

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$$

Τέλος αποδεικνύεται ότι αν υπάρχει συνύπαρξη μεταξύ των δύο μικροοργανισμών, τότε υπάρχουν άπειρα σημεία ισορροπίας όπου η συνύπαρξη υφίσταται. Τα σημεία ισορροπίας ανήκουν σε ευθύγραμμο τμήμα και δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή.

Η αριθμητική προσομοίωση της ανάλυσης γίνεται για τους μικροοργανισμούς *E.coli* και *Vinelandii*. Τα αποτελέσματα δείχνουν ότι το *E.coli* επικρατεί για τιμές του συντελεστή αραίωσης $0 < D < 0.563h^{-1}$.

Το *Vinelandii* επικρατεί για τις τιμές $0.563h^{-1} < D < 1.394h^{-1}$. Και οι δύο μικροοργανισμοί οδηγούνται σε έκπλυση από τον χημειοστάτη για τιμές του συντελεστή αραίωσης που ικανοποιούν την ανισότητα $D > 1.394h^{-1}$.

Από την ανάλυση του αδιαστατοποιημένου συστήματος για τους τρεις μικροοργανισμούς προκύπτει ότι, ο μικροοργανισμός 1 είναι νικητής, για τις τιμές του συντελεστή αραίωσης που ικανοποιούν τις ανισότητες:

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right], \quad \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \quad \text{και}$$

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1).$$

Ο μικροοργανισμός 2 επιβιώνει όταν ικανοποιούνται οι ανισότητες:

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right], \quad \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \quad \text{και}$$

$$\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2).$$

Ο μικροοργανισμός 3 επιβιώνει όταν ικανοποιούνται οι ανισότητες:

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right], \quad \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right] \text{ και}$$

$$\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3).$$

Τέλος αποδεικνύεται ότι αν υπάρχει συνύπαρξη μεταξύ των τριών ή περισσότερων μικροοργανισμών, τότε υπάρχουν άπειρα σημεία ισορροπίας όπου η συνύπαρξη υφίσταται. Τα σημεία ισορροπίας ανήκουν σε ευθύγραμμο τμήμα και δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή.

Η αριθμητική προσομοίωση της ανάλυσης γίνεται για τους μικροοργανισμούς *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca*. Τα αποτελέσματα δείχνουν ότι το *E.coli* δεν επικρατεί ποτέ. Το *Vinelandii* επικρατεί για τις τιμές $0.822h^{-1} < D < 1.394h^{-1}$. Το *Klebsiella oxytoca* επικρατεί για τις τιμές $0.h^{-1} < D < 0.822h^{-1}$. Και οι τρεις μικροοργανισμοί οδηγούνται σε έκπλυση από τον χημειοστάτη για τιμές του συντελεστή αραίωσης που ικανοποιούν την ανισότητα $D > 1.394h^{-1}$.

Στο τρίτο κεφάλαιο παρουσιάζονται οι γραφικές παραστάσεις των λύσεων του συστήματος ανταγωνισμού για 2 και για τρεις μικροοργανισμούς, με διαφορετικές αρχικές συνθήκες. Τα γραφήματα επαληθεύουν τα θεωρητικά αποτελέσματα για την ασυμπτωτική ευστάθεια των σημείων ισορροπίας.

1⁰ ΚΕΦΑΛΑΙΟ

ΕΙΣΑΓΩΓΙΚΕΣ ΕΝΝΟΙΕΣ

1.1 ΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

Το μοντέλο του χημειοστάτη, που είναι γνωστό σαν αντιδραστήρας συνεχούς έργου πλήρους ανάδευσης (CSTR - Continuous Stirred Tank Reactor), αναπτύχθηκε από τους Jacques Monod, Aaron Novick και Leo Szilard. Το μοντέλο αυτό ήταν αποτέλεσμα της ιδέας των ερευνητών, σαν ένας τρόπος να μελετηθούν απλούστερα οι μικροβιακοί πληθυσμοί σε σταθερή κατάσταση, δίνοντας παράλληλα την δυνατότητα τους ερευνητές να ελέγχουν τους ρυθμούς ανάπτυξης καθώς και τις υπόλοιπες παραμέτρους όπως η θερμοκρασία, τα επίπεδα του pH και την παροχή οξυγόνου. (βλέπε [1-15]).

Το μοντέλο του χημειοστάτη από την ανακάλυψη του και μετά αποτελεί θεμελιώδες μαθηματικό εργαλείο για την μελέτη της μικροβιακής φυσιολογίας και του μικροβιακού μεταβολισμού. Η θεωρία του μοντέλου του χημειοστάτη απευθύνεται σε πολλές μελέτες στην μικροβιακή οικολογία, στη δυναμική των πληθυσμών, στη μαθηματική βιολογία και στη βιοχημική μηχανική. Το μοντέλο του χημειοστάτη έχει χρησιμοποιηθεί για τη μελέτη ενός μεγάλου εύρους συστημάτων. Χρησιμοποιείται ως μοντέλο στην επεξεργασία υγρών αποβλήτων καθώς και για βιομηχανικές διεργασίες παραγωγής προϊόντων από γενετικά μεταλλαγμένους μικροοργανισμούς. Χρησιμοποιείται επίσης για τη μοντελοποίηση της συμπεριφοράς μιας λίμνης, αλλά και για τη μοντελοποίηση της δυναμικής συμπεριφοράς των αλληλεπιδράσεων μικροοργανισμών. Αποτελεί το ιδανικό μαθηματικό μοντέλο για τη μελέτη του ανταγωνισμού, (βλέπε [1-15]).

Στη βιολογία υπάρχουν αρκετά μαθηματικά μοντέλα, τα οποία είναι αποδεκτά. Το μοντέλο του χημειοστάτη είναι ένα από αυτά και ίσως αποτελεί το μοναδικό μοντέλο που φαίνεται να έχει ευρεία αποδοχή. Αυτό είναι αληθές, γιατί οι φυσικές παράμετροι μπορούν να μετρηθούν και τα πειράματα αποδεικνύουν ότι μεταξύ των μαθηματικών και της θεωρίας της βιολογίας υπάρχει σύγκλιση. Το μοντέλο του χημειοστάτη είναι ένα δυναμικό σύστημα με συνεχείς εισόδους και εξόδους υλικών. Έτσι επιτυγχάνεται η μοντελοποίηση ανοικτού του χαρακτήρα συστήματος και της χρονικής συνέχειας στη φύση.

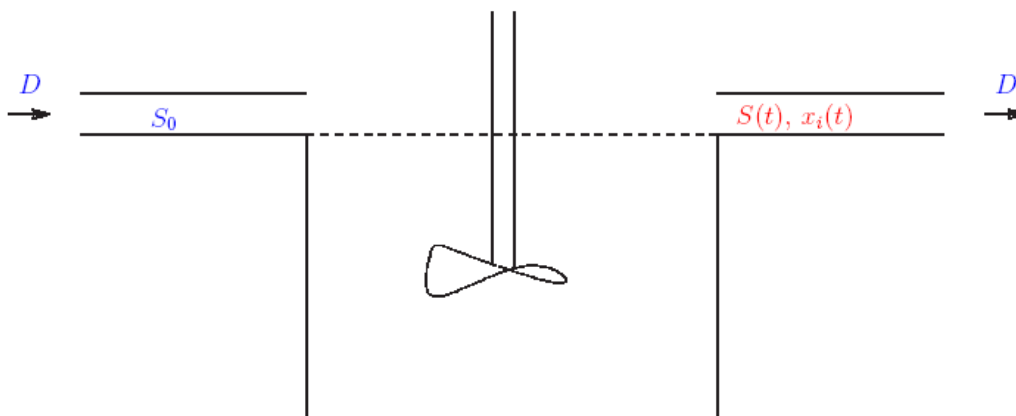
Ένα οικοσύστημα είναι τόσο πολύπλοκο να το κατανοήσουμε. Ακόμα αν επιχειρήσουμε τη μελέτη των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των σύνθετων μερών του *in situ*. Είναι συχνά πολύ πιθανό το ποσοστό της αποτυχίας εξαιτίας της έλλειψης αυστηρών ελέγχων των αλληλεπιδράσεων που λαμβάνουν χώρα μέσα στο οικοσύστημα. Κάτω από τέτοιες καταστάσεις η δυναμική συμπεριφορά του οικοσυστήματος, φανερώνεται από μία κοινή

συνισταμένη αλληλεπιδράσεων, η οποία αποδίδεται από ένα αριθμό φαινομένων. Συνεπώς εάν επιθυμούμε την κατανόηση των μηχανισμών με τους οποίους οι μικροοργανισμοί αλληλεπιδρούν, πρέπει να τους μελετήσουμε κάτω από απλοποιημένες, εργαστηριακές συνθήκες και το μοντέλο του χημειοστάτη αποτελεί ένα ενδεικτικό τρόπο της μελέτης αυτής. Οι αλληλεπιδράσεις των μικροοργανισμών μπορούν να μοντελοποιηθούν για θεωρητική γνώση. Κάτω από ιδεατές καταστάσεις η εκτιμωμένη συμπεριφορά των αλληλεπιδράσεων μπορεί να είναι αναμενόμενη για μια ποικιλία συνθηκών, οι οποίες επιβάλλονται από τους ερευνητές.

Για την μελέτη της συμπεριφοράς των αλληλεπιδράσεων στις μεικτές καλλιέργειες απλές συσκευές συνεχούς καλλιέργειας αποτελούν ιδεατά συστήματα να μελετήσουμε αρκετά τέτοια οικολογικά φαινόμενα.

Υπάρχουν απλά παραδείγματα που μπορούμε να μελετήσουμε το μοντέλο του χημειοστάτη. Για παράδειγμα σε μια μονάδα επεξεργασίας υγρών αποβλήτων, όπου ένας μικροοργανισμός που έχει συνολική μικροβιακή μάζα (x) καταναλώνει έναν ρυπαντή (υπόστρωμα, S). Με την κατανάλωση του υποστρώματος καταφέρει τη μείωση της συγκέντρωσης του σε επίπεδα αποδεκτά από τη περιβαλλοντική νομοθεσία. Ανάλογα έχουμε παραδείγματα προσομοίωσης του CSTR για το θαλάσσιο περιβάλλον (θαλάσσια χαρακτηριστικά όπως η θερμοκρασία και η ένταση του φωτός μπορούν να αναπαρασταθούν στο εργαστήριο, (βλέπε [2]). Το μοντέλο του χημειοστάτη μπορεί να μοντελοποιήσει τα διάφορα είδη μικροβιακών αλληλεπιδράσεων όπως τη μελέτη της μαθηματικής προσομοίωσης του ανταγωνισμού μικροοργανισμών για ένα περιοριστικό θρεπτικό πόρο, (βλέπε [1-15]).

Ο ιδανικός χημειοστάτης είναι όμοιος με έναν CSTR. Η πλειοψηφία των χημειοστατών απαιτεί ορισμένα συστήματα ελέγχου, όπως μονάδες ελέγχου pH και διαλυμένου οξυγόνου (DO). Στο παρακάτω σχήμα δίνεται ένα απλοποιημένο μοντέλο χημειοστάτη (βλέπε [1], [15], [17]).



Εικόνα 1.1 Απλοποιημένη αναπαράσταση χημειοστάτη .

Όπως έχει αναφερθεί παραπάνω το μοντέλο του χημειοστάτη χρησιμοποιείται σε εφαρμογές ως μέθοδος αντιρύπανσης αλλά και στην μοντελοποίηση του συστήματος μιας λίμνης. Στη περίπτωση μιας μονάδας επεξεργασίας υγρών αποβλήτων, όπου ένας μικροοργανισμός που έχει συνολική μικροβιακή μάζα (x) καταναλώνει έναν ρυπαντή (υπόστρωμα, S). Με την κατανάλωση του υποστρώματος καταφέρνει τη μείωση της συγκέντρωσης του σε αποδεκτά περιβαλλοντικά επίπεδα.

Ένα παράδειγμα είναι η αποικοδόμηση της φαινόλης από το νερό, η οποία αποτελεί ρυπαντή με τοξικές ιδιότητες. Σε έναν βιοαντιδραστήρα που ακολουθεί το μοντέλο του χημειοστάτη, σαν υπόστρωμα χρησιμοποιούμε τη φαινόλη και σαν αποικοδομητή τον μικροοργανισμό *Pseudomonas putida*. Σκοπός είναι η σταθεροποίηση της συγκέντρωσης της φαινόλης σε επιτρεπτά επίπεδα, (βλέπε [11]). Διάφορα είδη της οικογένειας *Pseudomonas putida* χρησιμοποιούνται στο μοντέλο του χημειοστάτη, σε ανταγωνισμό χρησιμοποιώντας το Τολουένιο ως περιοριστικό υπόστρωμα με σκοπό την αποικοδόμηση των συγκεντρώσεων σε επιτρεπτά επίπεδα, (βλέπε [4]). Ένα άλλο παράδειγμα χρήσης του μοντέλου του χημειοστάτη είναι η επεξεργασία του τριχλωροαιθυλενίου (TCE) από το μικροοργανισμό *Variovorax*. Το TCE είναι ένας ρύπος που ανήκει στην κατηγορία των VOCs, ο οποίος υπάρχει σε υπόγεια και επιφανειακά ύδατα και ευθύνεται για καρκινογένεσις (βλέπε [7]).

Επίσης ένα παράδειγμα προσομοίωσης ενός θαλασσίου περιβάλλοντος είναι μελέτη της ανάπτυξης του *Dunaliella tertiolecta* (Χλωροφύλλες φυτοπλαγκτονικό μικροάλγος), το

οποίο αναπτύσσεται σε μοντέλο χημειοστάτη, χρησιμοποιώντας άζωτο (N_2) σαν περιοριστικό υπόστρωμα, (βλέπε [11]).

1.2 ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗ ΑΝΑΠΤΥΞΗ

1.2.1 ΚΙΝΗΤΙΚΗ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ

Οι μικροοργανισμοί καταναλώνουν συστατικά και εκμεταλεύονται άλλες αβιοτικές παραμέτρους για την ανάπτυξη τους. Για παράδειγμα καταναλώνουν θρεπτικά, τα οποία μετατρέπουν σε κυτταρική μάζα. Η τυπική καμπύλη ανάπτυξης των μικροοργανισμών σε διεργασία συνεχούς έργου περιλαμβάνει τις εξής φάσεις:

(1) λανθάνουσα φάση, κατά την οποία το κύτταρο αναπτύσσει τα βιοσυνθετικά μονοπάτια που οδηγούν στην μεγιστοποίηση του ειδικού ρυθμού ανάπτυξης στο φρέσκο θρεπτικό υλικό,

(2) λογαριθμική φάση, όπου η κυτταρική αντιγραφή είναι μέγιστη και η χημική σύσταση του κυτταρικού πληθυσμού είναι σχεδόν σταθερή. Όταν το υπόστρωμα τείνει να εξαντληθεί ή όταν έχουν συσσωρευτεί τοξικά μεταβολικά παραπροϊόντα, ο ρυθμός ανάπτυξης μειώνεται ταχύτατα προκαλώντας σημαντικές αλλαγές στα βιοσυνθετικά μονοπάτια,

(3) φάση στασιμότητας, όπου δεν υπάρχει καθαρή ανάπτυξη. Τα κύτταρα επαναπροσανατολίζουν τον μεταβολικό μηχανισμό τους προκειμένου να αυξήσουν την πιθανότητα μακροχρόνιας επιβίωσης,

(4) φάση θανάτου, στο σημείο αυτό ορισμένα κύτταρα δεν μπορούν να λάβουν επαρκή ενέργεια από αυτή που έχουν ήδη αποθηκευτεί ή από άλλες πρώτες ύλες. Τα νεκρά κύτταρα συχνά υφίστανται λύση. Τα θρεπτικά συστατικά που ελευθερώνονται χρησιμοποιούνται από τους επιβιώσαντες, για τη συνέχιση της κυτταρικής ανάπτυξης, (βλέπε [1], [17], [19],[20]).

1.2.2 ΜΟΝΤΕΛΟΠΟΙΗΣΗ ΚΙΝΗΤΙΚΗΣ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ

Η δυναμική της ανάπτυξης μπορεί να περιγράψει με όρους κινητικούς. Οι φάσεις της κυτταρικής ανάπτυξης εφαρμόζονται τόσο σε μοντέλα διαλείποντος έργου, όσο και σε συνεχούς έργου (πχ χημειοστάτης).

1.2.3 ΕΞΙΣΩΣΕΙΣ ΥΠΟΛΟΓΙΣΜΟΥ ΤΟΥ ΕΙΔΙΚΟΥ ΡΥΘΜΟΥ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ

Ο ειδικός ρυθμός ανάπτυξης ($\mu, [T^{-1}]$) εξαρτάται από διάφορους παράγοντες όπως π.χ. τη συγκέντρωση του υποστρώματος, από τη συγκέντρωση του αναστολέα εφόσον έχουμε αναστολή(από υπόστρωμα, προϊόν ή από τοξικές ουσίες). Στη συγκεκριμένη περίπτωση γίνεται η παραδοχή ότι η συγκέντρωση μιας ουσίας (υποστρώματος), καθορίζει τον ρυθμό ανάπτυξης, Στα μοντέλα μικροβιακής ανάπτυξης ο ειδικός ρυθμός ανάπτυξης θα εξαρτάται μόνο από τη συγκέντρωση του **περιοριστικού** υποστρώματος δηλαδή, $\mu = \mu(S)$.

Η πιο διαδεδομένη εξίσωση που περιγράφει την εξάρτηση του ειδικού ρυθμού ανάπτυξης από τη συγκέντρωση του **περιοριστικού** υποστρώματος είναι η εξίσωση Monod:

$$\mu = \frac{\mu_{\max} S}{K_s + S} \quad (1.1)$$

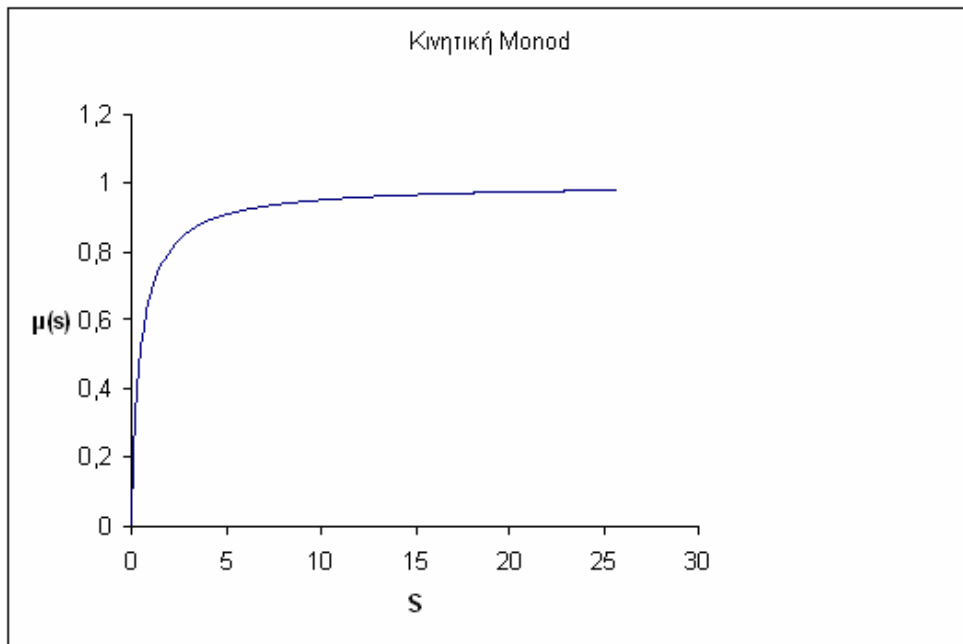
όπου

μ_{\max} = μέγιστος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης όταν $S \gg K_s$, h^{-1}

K_s =σταθερά κορεσμού ή ημίσειας ταχύτητας, g/l

S =συγκέντρωση του υποστρώματος, g/l

Η εξίσωση Monod είναι ημιεμπειρική και προκύπτει από την υπόθεση ότι ένα ενζυμικό σύστημα με κινητική Michaelis-Menten ευθύνεται για τη πρόσληψη S και ότι η ποσότητα του ένζυμου ή η καταλυτική του δράση είναι αρκετά χαμηλή ώστε αυτό να είναι ρυθμό-καθοριστικός του ρυθμού ανάπτυξης. Η εξίσωση Monod αν και δεν ισχύει σε πραγματικά συστήματα, αποτελεί το πλέον διαδεδομένο μοντέλο ανάπτυξης για τους μικροοργανισμούς, (βλέπε [1-17]).



Εικόνα1.2 Γράφημα κινητικής Monod.

Εξισώσεις που έχουν προταθεί, (βλέπε [17]) για τη περιγραφή του ρυθμού ανάπτυξης, περιορισμένου από το υπόστρωμα, εκτός από την εξίσωση Monod, είναι :

$$\text{Εξίσωση Blackman} \quad \mu = \mu_{\max} \quad , S \geq 2K_S \quad \text{ή} \quad \mu = \frac{\mu_{\max} S}{2K_S}, \quad S \leq 2K_S \quad (1.2)$$

$$\text{Εξίσωση Tessier} \quad \mu = \mu_{\max} [1 - e^{-KS}] \quad (1.3)$$

$$\text{Εξίσωση Moser} \quad \mu = \frac{\mu_{\max} S^n}{K_S + S^n} \Rightarrow \mu = \mu_{\max} (1 + K_S S^{-n})^{-1} \quad (1.4)$$

$$\text{Εξίσωση Contois} \quad \mu = \frac{\mu_{\max} S}{K_{sx} X + S} \quad (1.5)$$

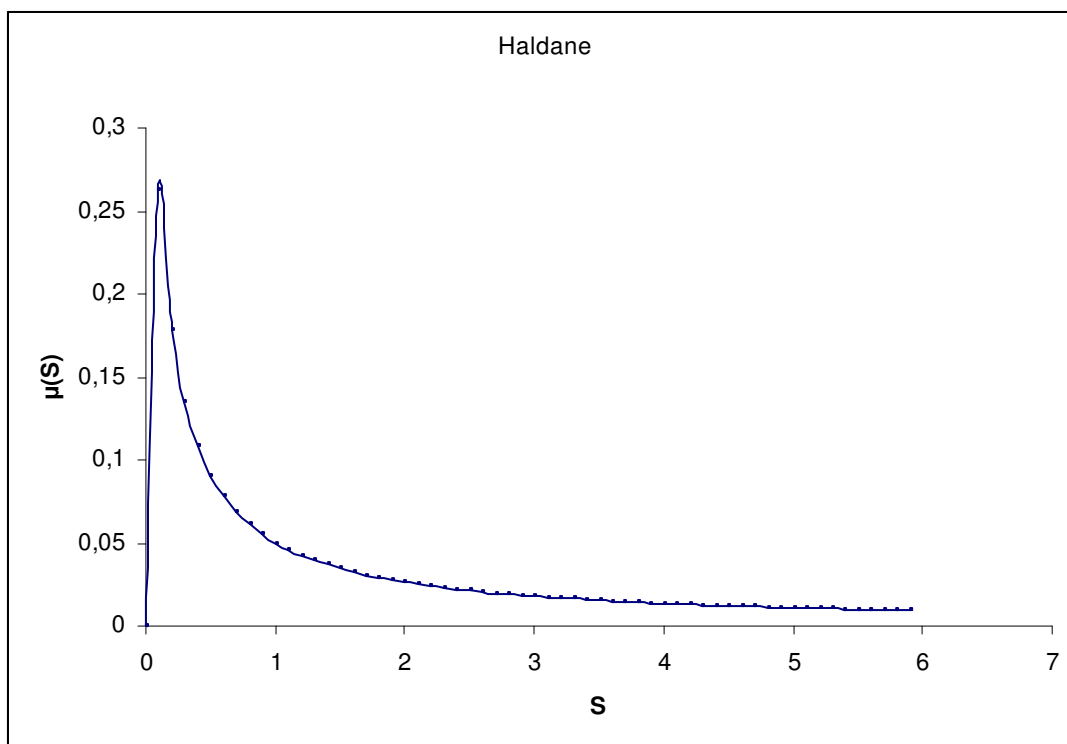
όπου,

K_{sx} = η σταθερά κορεσμού για την (1.5), g/l

$$\text{Εξίσωση Haldane} \quad \mu = \frac{\mu_{\max} S}{K + S + \frac{S^2}{K_I}} \quad (1.6)$$

όπου,

K_I = η σταθερά αναστολής του υποστρώματος για την (1.6), g/l.



Εικόνα 1.3 Γράφημα κινητικής Haldane

Μια σημαντική παράμετρος για την καλύτερη περιγραφή της κινητικής της ανάπτυξης των κυττάρων και σχετίζεται με την στοιχειομετρία των βιολογικών αντιδράσεων, είναι ο συντελεστής μετατροπής, οποίος ορίζεται με βάση το ποσό κατανάλωσης κάποιου συστατικού. Υπάρχουν διάφοροι συντελεστές μετατροπής που σχετίζονται: με το προϊόν

που παράχθηκε ($Y_{p/s}$), με $Y_{p/s} = -\frac{\Delta P}{\Delta S}$ (1.7), το O_2 που καταναλώθηκε (Y_{x/o_2}) με

$$Y_{x/o_2} = -\frac{\Delta X}{\Delta O_2} \quad (1.8) \text{ ή με βάση το υπόστρωμα που καταναλώθηκε } (Y_{x/s}) \text{ με } Y_{x/s} = -\frac{\Delta X}{\Delta S}$$

(1.9). Θεωρούμε ότι η περιεκτικότητα του οξυγόνου στον αντιδραστήρα είναι η ίδια, εξαιτίας της υπόθεσης της πλήρους ανάμειξης. Το γεγονός ότι δεν μας ενδιαφέρει η παραγωγή προϊόντων, εφόσον υποθέτουμε ότι κανένας μικροοργανισμός δεν παράγει προϊόντα που έχουν τοξικές επιδράσεις στον άλλον, στη μελέτη αυτή θα χρησιμοποιηθεί ο συντελεστής μεταβολής της συγκέντρωσης του περιοριστικού υποστρώματος σε κυτταρική μάζα ($Y_{x/s}$), (βλέπε [12]). Για λόγους ευκολίας θα συμβολίζεται με Y ή με

$$r \left(r = \frac{1}{Y} \right).$$

1.2.4 ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΣΕ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑ ΣΥΝΕΧΟΥΣ ΕΡΓΟΥ

Η καλλιέργεια συνεχούς έργου παρέχει σταθερές περιβαλλοντικές συνθήκες τόσο για την ανάπτυξη όσο και για τη παραγωγή προϊόντος. Παρέχει ένα ομοιόμορφο ποιοτικά προϊόν. Αποτελεί σημαντικό εργαλείο στον προσδιορισμό της απόκρισης μικροοργανισμών στο περιβάλλον τους και της παραγωγής των επιθυμητών προϊόντων στις βέλτιστες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η ανάπτυξη και η παραγωγή προϊόντος διατηρούνται για μεγάλο χρονικό διάστημα σε τέτοιες καλλιέργειες. Έπειτα από ορισμένο διάστημα, το σύστημα φτάνει σε σταθερή κατάσταση, όπου οι συγκεντρώσεις των μεταβλητών (κυτταρική μάζα, προϊόν, υπόστρωμα) διατηρούνται σταθερές.

Η κύρια μορφή καλλιέργειας συνεχούς έργου είναι το μοντέλο του χημειοστάτη. Χρησιμοποιώντας την απλοποιημένη μορφή του χημειοστάτη στην εικόνα 1.1, μπορούμε να γράψουμε τα ισοζύγια μάζας για τη μεταβολή της συγκέντρωσης του υποστρώματος και της συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας στον χημειοστάτη. Νέο αποστειρωμένο υλικό τροφοδοτείται στον αεριζόμενο (υποθέτουμε πλήρη ανάμειξη άρα και ομοιογενή συγκέντρωση του οξυγόνου στον αντιδραστήρα), χημειοστάτη και το κυτταρικό αιώρημα απομακρύνεται με τον ίδιο ρυθμό, (βλέπε [2], [15], [17]).

ΜΟΝΤΕΛΟ ΓΙΑ 1 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΟ ΜΕ ΕΝΑ ΠΕΡΙΟΡΙΣΤΙΚΟ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑ

Μπορούμε τώρα να γράψουμε το ισοζύγιο μάζας για το υπόστρωμα :

$$\frac{d(VS)}{dt} = F_{in}S_0 - F_{out}S - \frac{1}{Y}\mu(S)XV \quad (1.10)$$

όπου,

V = Ο όγκος του βιοαντιδραστήρα, l

S, X :Οι συγκεντρώσεις του περιοριστικού υποστρώματος και της μικροβιακής μάζας αντίστοιχα, g/l .

F_{in}, F_{out} = Ογκομετρικές παροχές στην είσοδο και στην έξοδο αντίστοιχα, l/h

S_0 : Η συγκέντρωση του περιοριστικού υποστρώματος στην είσοδο, g/l .

Y : Ο συντελεστής μετατροπής του υποστρώματος σε μικροβιακή μάζα.

$\mu(S)$: Ο ειδικός ρυθμός μικροβιακής ανάπτυξης, h^{-1} .

Υπολογίζουμε την παράγωγο στο αριστερό μέλος της (1.10), οπότε προκύπτει:

$$S \frac{dV}{dt} + V \frac{dS}{dt} = F_{in} S_0 - F_{out} S - \frac{1}{Y} \mu(S) X V \quad (1.11)$$

$$\dot{V} S + V \dot{S} = F_{in} S_0 - F_{out} S - \frac{1}{Y} \mu(S) X V \quad (1.12)$$

$$\text{Ισχύει} \quad \frac{dV}{dt} = \dot{V} = F_{in} - F_{out} \quad (1.13)$$

$$\text{Η (1.12) γίνεται } (F_{in} - F_{out}) S + V \dot{S} = F_{in} S_0 - F_{out} S - \frac{1}{Y} \mu(S) X V$$

$$\Rightarrow V \dot{S} = F_{in} (S_0 - S) - \frac{1}{Y} \mu(S) X V$$

$$\Rightarrow \dot{S} = \frac{F_{in}}{V} (S_0 - S) - \frac{1}{Y} \mu(S) X \quad (1.14)$$

Ο λόγος $\frac{F_{in}}{V}$, αναφέρεται γενικότερα ως ρυθμός αραίωσης, ορισμένος ως D και είναι αντίστροφος του χρόνου παραμονής (τ). Η (1.14) μπορεί να γραφεί ως :

$$\boxed{\dot{S} = D(S_0 - S) - \frac{\mu(S) X}{Y}} \quad (1.15)$$

όπου

D : Ο ρυθμός αραίωσης, h^{-1} .

$\mu(S)$: Ο ειδικός ρυθμός μικροβιακής ανάπτυξης, h^{-1} .

S_0 : Η συγκέντρωση του περιοριστικού υποστρώματος στην είσοδο, g/l .

Y : Ο συντελεστής μετατροπής του υποστρώματος σε μικροβιακή μάζα.

S, X : Οι συγκεντρώσεις του περιοριστικού υποστρώματος και της μικροβιακής μάζας αντίστοιχα, g/l .

Το αντίστοιχο ισοζύγιο για τη κυτταρική μάζα γίνεται :

$$\frac{d(XV)}{dt} = F_{in} X_0 - F_{out} X + \mu(S)XV - bXV \quad (1.16)$$

όπου,

V = Ο όγκος του βιοαντιδραστήρα, l

S, X :Οι συγκεντρώσεις του περιοριστικού υποστρώματος και της μικροβιακής μάζας αντίστοιχα, g/l .

F_{in}, F_{out} = Ογκομετρικές παροχές στην είσοδο και στην έξοδο αντίστοιχα, l/h

$\mu(S)$: Ο ειδικός ρυθμός μικροβιακής ανάπτυξης, h^{-1} .

b , είναι ο ρυθμός θνησιμότητας των μικροοργανισμών, h^{-1} .

Η (1.16) γίνεται:

$$\dot{X}V + X\dot{V} = F_{in}X_0 - F_{out}X + \mu(S)XV - bXV \quad (1.17)$$

Άρα η (1.17), λόγω της (1.13) γίνεται

$$\dot{X}V + (F_{in} - F_{out})X = F_{in} \cdot X_0 - F_{out}X + \mu(S)XV - bXV$$

$$\stackrel{X_0=0}{\Rightarrow} XV - F_{in}X + \mu(S)XV - bXV \Rightarrow$$

$$\Rightarrow \dot{X} = (\mu(S) - b)X - \frac{F_{in}X}{V} \stackrel{\frac{F_{in}}{V}=D}{\Rightarrow}$$

$$\dot{X} = (\mu(S) - b)X - DX .$$

Το ισοζύγιο γράφεται ως:

$$\boxed{\dot{X} = (\mu(S) - b - D)X} \quad (1.18)$$

D : Ο ρυθμός αραιώσης, h^{-1} .

$\mu(S)$: Ο ειδικός ρυθμός μικροβιακής ανάπτυξης, h^{-1} .

X : Η συγκέντρωση της μικροβιακής μάζας, g/l .

1.3 ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΕΣ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ

1.3.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Στα φυσικά οικοσυστήματα υπάρχουν αρκετά μικροβιακά είδη τα οποία συνυπάρχουν και αλληλεπιδρούν. Αυτές οι μικροβιακές αλληλεπιδράσεις παίζουν σημαντικό ρόλο σε διαδικασίες που γίνονται στη φύση, όπως κύκλοι στοιχείων (π.χ. κύκλοι C,N). Παίζουν ρόλο στη βιοσύνθεση και στη βιοαποικοδόμηση, σε βιομηχανικές διαδικασίες όπως στην επεξεργασία υγρών αποβλήτων αλλά και σε εμπορικές διαδικασίες όπως η παρασκευή τυριού. Η συμπεριφορά των μεικτών καλλιέργειών δεν είναι μια μερικώς αθροιστική σύνθεση από τις συμπεριφορές διακριτών καλλιεργειών από ατομικά είδη, αλλά απεικονίζει την χωρική και φυσιολογική σχέση μεταξύ των ειδών.

Στα οικοσυστήματα, οι μικροβιακοί πληθυσμοί είναι δομημένοι από ένα σχετικά μικρό αριθμό ειδών. Αυτό είναι αποτέλεσμα εκλεκτικών περιβαλλοντικών παραγόντων, όπως συντελεστές ανάπτυξης, το pH ή η θερμοκρασία, οι οποίοι επιβάλλουν όρια στην πιθανή ταξινομική ετερογενητικότητα των μικροβιακών πληθυσμών. Επιπρόσθετα τα θρεπτικά συστατικά μεταφέρονται από τα χαμηλότερα στα υψηλότερα επίπεδα στη τροφική αλυσίδα. Ένα από τα ενδιαφέροντα για τους οικολόγους των πληθυσμών είναι να εξετάσουν τη σταθερότητα αυτού του συστήματος πολλαπλών επιπέδων συναρτήσεως του αριθμού των ειδών στο σύστημα.

Εξετάζοντας το εύρος των πιθανών μικροβιακών αλληλεπιδράσεων, θα είναι χρήσιμο να μελετήσουμε ένα σύστημα δύο ή τριών ειδών καθώς αυτό εξηγεί τα σημαντικά χαρακτηριστικά τους χωρίς απαίτηση μεγάλης πολυπλοκότητας. Οι αλληλεπιδράσεις μπορούν να ταξινομηθούν να ταξινομηθούν βάσει του κριτηρίου με το οποίο ένας επωφελείται, ζημιώνεται ή δεν επηρεάζεται από την παρουσία άλλου οργανισμού.

Οι πιο συνηθισμένοι τύποι αλληλεπιδράσεων είναι:

- Ουδετερότητα: Η ουδετερότητα συνάγεται έλλειψη αλληλεπίδρασης μεταξύ των ειδών, τα είδη δεν έχουν την ευκαιρία να αλληλεπιδράσουν, έτσι τα χαρακτηριστικά ανάπτυξης ενός είδους μένουν ανεπηρέαστα από τη παρουσία του άλλου. Αυτό σημαίνει ότι είτε λόγω φυσικής απομόνωσης είτε εξαιτίας παροδικού διαχωρισμού των δραστηριοτήτων τους (π.χ. τα είδη πρέπει να έχουν διαφορετικά περιορισμένα υποστρώματα ανάπτυξης, τα προϊόντα τους δεν επηρεάζουν άλλα είδη), δεν αλληλεπιδρούν μεταξύ τους. Όπως είναι πιθανά

αναμενόμενο, αυτό δεν παρατηρείται συχνά και υπάρχουν λίγα παραδείγματα απλής ουδετερότητας που έχουν αναφερθεί σε πειραματικά συστήματα.

- Παρασιτισμός: Στον παρασιτισμό ένας οργανισμός απαιτεί προϊόν από τον άλλο για να αναπτυχθεί, μέχρι να μην επηρεάζει τον άλλο οργανισμό σε ένα εκτιμητό βαθμό. Ένας άλλος τύπος παρασιτικής αλληλεπίδρασης συμβαίνει όταν ένας οργανισμός αποσπά ένα τοξικό προϊόν από το περιβάλλον καθιστώντας ικανό το δεύτερο είδος να αναπτυχθεί.
- Αμοιβαιότητα: οι αλληλεπιδράσεις αμοιβαιότητας έχουν αποτέλεσμα σε συστήματα όπου η ανάπτυξη και η επιβίωση των δύο ειδών είναι πιθανές μόνο με την θετική επίδραση του ενός στο άλλο. Κανείς από τους δύο δεν επιβιώνει χωρίς τον άλλο. Η αμοιβαιότητα συμπεριλαμβάνει αρκετούς μηχανισμούς. Ένας τέτοιος μηχανισμός είναι η ανταλλαγή των συντελεστών ανάπτυξης, όπως ανταλλαγή ουσιών ή απομάκρυνση τοξικών μεταβολικών προϊόντων, έτσι κάθε είδος επωφελείται από το άλλο. Όταν η αμοιβαιότητα αποτελεί μια βασική ανάγκη για ανάπτυξη, τότε καλείται συμβίωση.
- Αντιπαλότητα: Στην αντιπαλότητα συμβαίνει το εντελώς αντίθετο του παρασιτισμού. Εδώ τα υπόλοιπα είδη επηρεάζονται αρνητικά από τη παρουσία και την αλληλεπίδραση του πρώτου.
- Ανταγωνισμός: Στον ανταγωνισμό, θα αναφερθούμε εκτενώς παρακάτω, έχουμε αποτέλεσμα έντονου αγώνα μεταξύ των οργανισμών για ένα κοινό περιορισμένο πόρο, όπως θρεπτικά, νερό, φως ή χώρο.
- Θήρευση: Στην αλληλεπίδραση της θήρευσης ισχύει ότι και στον παρασιτισμό, γιατί ο ένας οργανισμός λειτουργεί σε βάρος του άλλου. Η σχέση θηρευτή-θηράματος περιλαμβάνει την πρόσληψη του θηράματος από το σώμα του κυνηγού. (βλέπε [1], [13], [17], [19],[20]).

1.3.2 ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΗ ΕΚΦΡΑΣΗ ΤΩΝ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΩΝ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΩΝ

Η ταξινόμηση αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ζευγών διαφορετικών ειδών βασίζονται πάνω στις δυναμικές ιδιότητες των μεικτών καλλιιεργειών. Αυτές οι δυναμικές ιδιότητες χαρακτηρίζονται από περιγραφή γραμμικών συστημάτων. Ορίζοντας ως n το διάνυσμα που περιλαμβάνει n_i στοιχεία ίσα με τον αριθμό των ειδών των i οργανισμών στο σύστημα, αριθμός των ισοζυγίων στο καλά αναμειγμένο σύστημα μπορεί να γραφεί με τη μορφή :

$$\frac{dn(t)}{dt} = f(n(t), m) \quad (1.19)$$

όπου m είναι το διάνυσμα των παραμέτρων που χαρακτηρίζουν το περιβάλλον των οργανισμών. Στο περιβάλλον των μεικτών καλλιεργειών, ο πίνακας A των αντίστοιχων γραμμικοποιημένων μοντέλων με τα οποία εισάγουν:

$$\alpha_{ij} = \frac{\partial f_i(n_s, m)}{\partial n_j} \quad (1.20)$$

Καλείται πίνακας κοινωνιών. Όπου n_s ορίζει ένα χρονικά αναλοίωτο διάνυσμα n που είναι η σταθερή κατάσταση της (1.19).

Οι μεταβλητές που περιγράφουν τις συγκεντρώσεις των ειδών σε μεικτές καλλιέργειες, αξίζουν προσοχής. Μελέτες της παροδικής ανάπτυξης ακέραιων καλλιεργειών, δείχνει αλλαγές στο μέσο όρο της απλής κυτταρικής μάζας, το οποίο σημαίνει ότι η συγκέντρωση της μάζας των κυττάρων και ο αριθμός των κυττάρων, ακολουθούν διαφορετικές τροχιές. Καθορισμένος διαφορετικά ο λόγος $\frac{x}{n}$, αλλάζει με το χρόνο όπου x και n οι συγκεντρώσεις της μάζας και το πλήθος των κυττάρων των ειδών αντίστοιχα. Μελέτες που μοντελοποιούν την κινητική, δείχνουν ότι οι περιγραφές της κινητικής ανάπτυξης είναι ουσιαστικά απλούστερες, κατέχοντας αναφορικά τις ακριβείς λειτουργικές περιγραφές οι οποίες βασίζονται στην συνολική μάζα παρά στο αριθμό των κυττάρων.

Η αλληλεπίδραση μεταξύ δύο ειδών κοντά στη σταθερή κατάσταση, έχει χαρακτηριστεί από δύο εισόδους στον πίνακα κοινωνιών A . Μελετώντας για μια στιγμή τα είδη i και j , θα προσέξουμε ότι μια μικρή αύξηση στον πληθυσμό j από τη τιμή της σταθερής του κατάστασης $[x_j(0) > 0]$, συνεισφέρει ένα όρο $a_{ij}x_j(0)$ στην αρχική παράγωγο του x_i (για να αποφύγουμε τη σύγχυση με την πυκνότητα της μάζας των κυττάρων η απόκλιση $[n_i(t) - n_{is}]$ θα δηλώνεται ως $x_i(t)$). Έτσι αν όλοι οι πληθυσμοί είναι αρχικά στις τιμές της αρχικής τους κατάστασης $[x_k(0) = 0, k \neq j]$. Ο όρος $\frac{dx_i(0)}{dt}$ εξαρτάται από τον όρο a_{ij} . Μπορούμε να πούμε ότι αν $a_{ij} > 0$, τότε το είδος j έχει θετική επιρροή στο είδος i και αν $a_{ij} < 0$ μια παρεμποδιστική επιρροή είναι ευδιάκριτη. Καμία αλληλεπίδραση δεν λαμβάνει χώρα όταν $a_{ij} = 0$. Ο ίδιος ορισμός ισχύει για να προσδιοριστεί η επίδραση του είδους i στο είδος j , η επίδραση είναι διεγερτική για $a_{ji} > 0$, παρεμποδιστική για $a_{ji} < 0$ και ουδέτερη για $a_{ji} = 0$.

Όλοι οι πιθανοί συνδυασμοί των αλληλεπιδράσεων, ορισμένοι κατά αυτό τον τρόπο, δίνονται στον παρακάτω πίνακα. Βλέπουμε όλα τα είδη αλληλεπιδράσεων ενός ζεύγους, επίσης βλέπουμε και ακόμα ένα είδος αλληλεπίδρασης, τη θήρευση.

Πίνακας 1. Ταξινόμηση αλληλεπιδράσεων ενός ζεύγους, βασισμένες στις ενδείξεις των εισόδων a_{ji} και a_{ij} από τον πίνακα των κοινωνιών.

	Επίδραση είδους j στο είδος i (a_{ij})		
Επίδραση είδους i στο είδος j (a_{ji})	-	0	+
	--	-0	--
	Ανταγωνισμός	Αντιπαλότητα	Θήρευση
	0-	00	0+
0	Αντιπαλότητα	Ουδετερότητα	Παρασιτισμός
+	++	+0	++
	Θήρευση-	Παρασιτισμός	Αμοιβαιότητα

1.4 ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΣ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ

1.4.1 ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ

Η αλληλεπίδραση του ανταγωνισμού αντιστοιχεί στη σχέση δύο πληθυσμών που απαιτούν τους ίδιους περιορισμένους πόρους στο περιβάλλον, στο οποίο διαβιώνουν. Οι πόροι που βρίσκονται σε περιορισμό, μπορεί να είναι φώς, χώρος, τροφή κ.λπ. Κάθε πληθυσμός προσπαθεί να εμποδίσει την ανάπτυξη του άλλου και να επωφεληθεί μόνον αυτός από τον διαθέσιμο και υπό περιορισμό πόρο, (βλέπε [1], [15], [17],[19], [20]).

Η σημαντικότητα του ανταγωνισμού μεταξύ διαφορετικών ειδών, προκύπτει από το επιστημονικό έργο του Δαρβίνου πάνω στη φυσική επιλογή των οργανισμών. Η κατανάλωση αυτού του κοινού περιοριστικού συντελεστή ανάπτυξης από κάθε είδος, περιορίζει την διάθεση του στα υπόλοιπα είδη. Για το λόγο αυτό οι ρυθμοί ανάπτυξης των ειδών επηρεάζονται αρνητικά, (βλέπε [1])

Σε μια ανταγωνιστική κατάσταση, ενδιαφερόμαστε στο να εξερευνήσουμε εάν το ένα ή το άλλο από τα είδη απολαμβάνουν φυσικό πλεονέκτημα, δηλαδή την δυνατότητα να επιβιώσει ο ένας εκ των δύο σε βάρος του άλλου, ο οποίος οδηγείται σε έκπλυση. Μια σκέψη προτείνει ότι το είδος με υψηλότερο ρυθμό ανάπτυξης θα είναι ικανό να αξιοποιήσει περισσότερο από τον διαθέσιμο περιορισμένο πόρο σε σχέση με οργανισμούς που έχουν πιο αργούς ρυθμούς ανάπτυξης. Πειραματικά αποτελέσματα και μαθηματικές αναλύσεις να υποστηρίζουν την ιδέα αυτή, (βλέπε [1], [15], [17],[19], [20]).

Μια έκβαση του ανταγωνισμού είναι η εξάλειψη του πιο αδύναμου ανταγωνιστή. Η αρχή του αποκλειστικού ανταγωνισμού, αποτελεί σημαντική θεωρία της οικολογίας και της δυναμικής των πληθυσμών. Η θεωρία αυτή υποστηρίζει ότι όταν δύο πληθυσμοί διεκδικούν τους ίδιους περιορισμένους πόρους, τότε ο ανταγωνισμός τους δεν μπορεί να διαρκέσει απεριόριστο χρόνο, αν οι περιβαλλοντικές συνθήκες είναι σταθερές. Αποτέλεσμα είναι ότι ένας από τους δύο πληθυσμούς θα αποδειχθεί ικανός στη χρησιμοποίηση των πόρων και θα επικρατήσει, ενώ ο άλλος θα εξαφανιστεί.

Η έκβαση αυτή είναι αναγκαία, με την προϋπόθεση ότι οι συνθήκες παραμένουν αμετάβλητες, έτσι ώστε το σχετικό φυσικό πλεονέκτημα που διαθέτει ένας πληθυσμός να διατηρείται για αρκετό χρόνο, δηλαδή μέχρις ότου εξαληφθεί ο ανταγωνιστής του. Αν οι συνθήκες του περιβάλλοντος μεταβάλλονται, έτσι ώστε να ευνοούν εναλλακτικά τα ανταγωνιστικά είδη, είναι δυνατό να μη διατηρεί κανένας πληθυσμός το φυσικό πλεονέκτημα για αρκετό χρόνο, ώστε να εξαλείψει τους ανταγωνιστές του, οπότε μπορεί να προκύψει μόνιμη συνύπαρξη. Απαραίτητη επίσης προϋπόθεση για την επικράτηση του ενός ανταγωνιστή, είναι να παραμείνουν σταθερές οι φυσικές παράμετροι ανάπτυξης των δύο ειδών. Τα ανταγωνιζόμενα είδη που επιτυγχάνουν την εξέλιξη, μπορούν να συνεχίσουν να συνυπάρξουν.

Προϋποθέσεις συνύπαρξης δημιουργούνται επίσης όταν έχουμε χωρική μεταβλητότητα. Σε μια περιοχή του οικοσυστήματος, ο ένας ανταγωνιστής μπορεί να έχει πλεονέκτημα έναντι ενός άλλου και να τον εκτοπίζει, ενώ μπορεί να συμβαίνει το αντίθετο σε άλλη περιοχή του οικοσυστήματος, οπότε οι ανταγωνιστές είναι δυνατόν να συνυπάρχουν. Άλλοι παράγοντες συνύπαρξης ενδέχεται να είναι θηρευτές (αρπακτικοί οργανισμοί ή παράσιτα), που επιτιθέμενοι στο αφθονότερο είδος, είναι δυνατόν να μην το αφήσουν να αυξηθεί αρκετά, ώστε να μπορέσει να εξαλείψει τους ανταγωνιστές του, (βλέπε [1], [15], [17], [20]).

1.4.2 ΟΡΙΣΜΕΝΑ ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑΤΑ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΥ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ

Στον μικροβιακό ανταγωνισμό, επικρατεί μια αρνητική σχέση μεταξύ μικροβιακών πληθυσμών. Ο ανταγωνισμός είναι μεγαλύτερος μεταξύ πληθυσμών που προσπαθούν να καταλάβουν τον ίδιο οικολογικό θώκο. Η επιτυχία όμως του ανταγωνισμού, κατά τη διάρκεια της περιόδου της ανάπτυξης, βασίζεται στον υψηλό ρυθμό ανάπτυξης κάτω από ορισμένες περιβαλλοντικές συνθήκες. Κάτω από συνθήκες στις οποίες δεν έχουμε ανάπτυξη, η επιτυχία του ανταγωνισμού βασίζεται στην ανθεκτικότητα και στην ικανότητα επιβίωσης του, ενώ κάτω από σταθερές συνθήκες έχει ως αποτέλεσμα την επικράτηση του κυρίαρχου πληθυσμού.

Ο ανταγωνισμός ουσιαστικά τείνει να δημιουργήσει οικολογικό διαχωρισμό δύο στενά συσχετιζόμενων πληθυσμών. Μπορούμε παρακάτω να παραθέσουμε ορισμένα παραδείγματα ανταγωνισμού μικροοργανισμών:

Τα πρωτόζωα *Paramecium caudatum* και *P.aurelia*, όταν αναπτύσσονται σε ξεχωριστές καλλιέργειες με επαρκή τροφή, διατηρούν τους πληθυσμούς τους σταθερούς. Όταν τοποθετούνται μαζί, κανείς δεν προσβάλλει τον άλλον με την έκκριση τοξικών προϊόντων. Το αποτέλεσμα είναι ότι το *P.aurelia* αναπτύσσεται γρηγορότερα σε σχέση με το *Paramecium caudatum* για την διαθέσιμη περιορισμένη τροφή.

Ένα άλλο παράδειγμα είναι ο ανταγωνισμός μεταξύ των πλαγκτονικών φυκών *Asterionella formosa* και *Cyclotella meneghiniana*. Όταν ο περιοριστικός πόρος είναι ο φώσφορος, τότε επικρατεί το *Cyclotella*, ενώ όταν το περιοριστικό πόρο αποτελούν τα πυριτικά, ο μικροοργανισμός που επικρατεί είναι το *Asterionella*.

Εκτός από τη διαθέσιμη περιορισμένη τροφή, υπάρχουν και άλλοι αβιοτικοί παράγοντες όπως η θερμοκρασία, το *pH* και το οξυγόνο. Οι παράγοντες αυτοί επηρεάζουν τον ειδικό ρυθμό ανάπτυξης των μικροβιακών πληθυσμών και το αποτέλεσμα του ανταγωνισμού. Για παράδειγμα, όταν το περιοριστικό υπόστρωμα είναι πλούσιο σε συγκεντρώσεις θρεπτικών, τότε ο ανταγωνισμός μεταξύ των βακτηρίων *Spirillum* και *E.coli* οδηγεί σε επικράτηση του *E.coli*, ενώ σε χαμηλές συγκεντρώσεις συμβαίνει το αντίθετο με το *Spirillum* να επικρατεί, (βλέπε [17]).

1.4.3 Η ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ VOLTERA ΓΙΑ ΤΟΝ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟ

Μια από τις πρώτες μαθηματικές μελέτες στον ανταγωνισμό, είναι αυτή του Ιταλού μαθηματικού Voltera, ο οποίος μελέτησε δύο είδη n_1 και n_2 σε ένα κλειστό σύστημα να ανταγωνίζονται για ένα κοινό πόρο, με την προϋπόθεση ότι τα δύο είδη μπορούν να αναπτυχθούν με μέγιστους ειδικούς ρυθμούς ανάπτυξης μ_1 και μ_2 αντίστοιχα, όταν τα θρεπτικά παρουσιάζονται σε υπερβολή. Απώτερα όταν η τροφή είναι περιορισμένη, το πρώτο είδος αξιοποιεί την τροφή σε ένα δοσμένο βαθμό ίσο με $h_1 n_1$ και αντίστοιχα το δεύτερο $h_2 n_2$, όπου $h_1, h_2 > 0$.

Αυτό σημαίνει ότι όταν η τροφή είναι περιορισμένη, οι ρυθμοί ανάπτυξης μειώνονται κατά ένα ποσό το οποίο εξαρτάται από τη συγκέντρωση και των δύο ειδών αλλά και τους ρυθμούς κατανάλωσης της τροφής από τα δύο είδη. Το ισοζύγιο μάζας για κάθε είδος που προκύπτει από την ανάλυση του Voltera, είναι :

$$\frac{dn_1}{dt} = [\mu_1 - \gamma_1(h_1 n_1 + h_2 n_2)]n_1 \quad (1.21)$$

$$\frac{dn_2}{dt} = [\mu_2 - \gamma_2(h_1 n_1 + h_2 n_2)]n_2 \quad (1.22)$$

Όπου $\gamma_1, \gamma_2 > 0$, οι συντελεστές μετατροπής για τα είδη 1 και 2 αντίστοιχα.

Η απόλυτη επιρροή του ανταγωνισμού συνάγεται αν πολλαπλασιάσουμε την (1.21) με $\frac{\gamma_2}{n_1}$ και την (1.22) με $\frac{\gamma_1}{n_2}$. Στη συνέχεια αν προσθέσουμε τις εξισώσεις, προκύπτει η εξής εξίσωση:

$$\gamma_2 \frac{d(\ln(n_1))}{dt} - \gamma_1 \frac{d(\ln(n_2))}{dt} = \gamma_2 \mu_1 - \gamma_1 \mu_2 \quad (1.23)$$

Ολοκληρώνοντας την (1.21), λαμβάνουμε την εξής σχέση:

$$\frac{n_1^{\gamma_2}}{n_2^{\gamma_1}} = C \exp(\gamma_2 \mu_1 - \gamma_1 \mu_2)t \quad (1.24)$$

Όπου C είναι η σταθερά της ολοκλήρωσης, η οποία εμπεριέχει τις αρχικές συνθήκες $n_1(0)$ και $n_2(0)$.

Ο λόγος των n_1 και n_2 έτσι αυξάνεται και μειώνεται με το χρόνο, εξαρτώμενος από το πρόσημο της διαφοράς $\gamma_2\mu_1 - \gamma_1\mu_2$. Εάν ισχύει η διαφορά $\gamma_2\mu_1 - \gamma_1\mu_2$, να έχει αρνητικό πρόσημο, τότε σε μεγάλους χρόνους ο λόγος $\frac{n_1^{\gamma_2}}{n_2^{\gamma_1}}$ τείνει να γίνει μηδέν. Μπορούμε να αποκλείσουμε την πιθανότητα ότι το n_2 , μεγαλώνει χωρίς περιορισμό. Εξετάζοντας όμως την (1.20), αυτή δείχνει ότι ο όρος $\frac{dn_2}{dt}$ γίνεται αρνητικός για $n_2 > \frac{\mu_2}{\gamma_2 h_2}$. Αποδεικνύεται ότι το n_2 αυξάνεται με περιορισμένο ρυθμό και το n_1 προκύπτει από την (1.22) ότι πρέπει να τείνει στο μηδέν καθώς αυξάνεται ο χρόνος. Παρόμοιο αποτέλεσμα προκύπτει όταν η παράσταση $\gamma_2\mu_1 - \gamma_1\mu_2$, έχει θετικό πρόσημο. Τότε το n_2 πρέπει να τείνει στο μηδέν. Το αποτέλεσμα που προκύπτει είναι, ότι το ένα είδος επιβιώνει και το άλλο πεθαίνει. Αυτό είναι το αποτέλεσμα της *αρχής του αποκλειστικού ανταγωνισμού*. Τα δύο είδη μπορούν να συνυπάρξουν αν και μόνο αν ισχύει $\gamma_2\mu_1 = \gamma_1\mu_2$. Η αρχή του ανταγωνιστικού ανταγωνισμού μπορεί να επεκταθεί για περισσότερα από δύο είδη, που μπορούν να περιγραφούν σύμφωνα με την εξίσωση

$$\frac{dn_i}{dt} = [\mu_i - \gamma_i F(n_1, n_2, \dots, n_p)] n_i, \quad i = 1, 2, \dots, p \quad (1.25)$$

Ισχύει η ίδια ακριβώς ανάλυση όπως και παραπάνω και το αποτέλεσμα, το οποίο είναι η επικράτηση ενός ανταγωνιστή και η εξάλειψη των υπόλοιπων ανταγωνιστών. Επειδή οι τιμές του μ_i , είναι ανεξάρτητες της συγκέντρωσης των ειδών, τα θρεπτικά είναι απεριόριστα και συνεχώς παρεχόμενα. Για να ακριβολογούμε ότι η αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού απαντάται μόνο σε ανοικτά συστήματα, βλέπε ([1],[14]).

Η ανάλυση αυτή του Volterra εμπεριέχει περισσότερο οικολογικό χαρακτήρα. Σκοπός της εργασίας είναι η ανάλυση του μικροβιακού ανταγωνισμού στο μοντέλο του χημειοστάτη, καθώς το μοντέλο αυτό έχει περισσότερες περιβαλλοντικές εφαρμογές. (βλέπε [4], [7], [11], [15], [17]).

1.4.4 ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΣ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ ΣΤΟΝ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

Μπορούμε να μελετήσουμε τα αποτελέσματα του ανταγωνισμού μικροοργανισμών σε ανοικτά συστήματα, χρησιμοποιώντας το μοντέλο του χημειοστάτη σαν αντιπροσωπευτικό

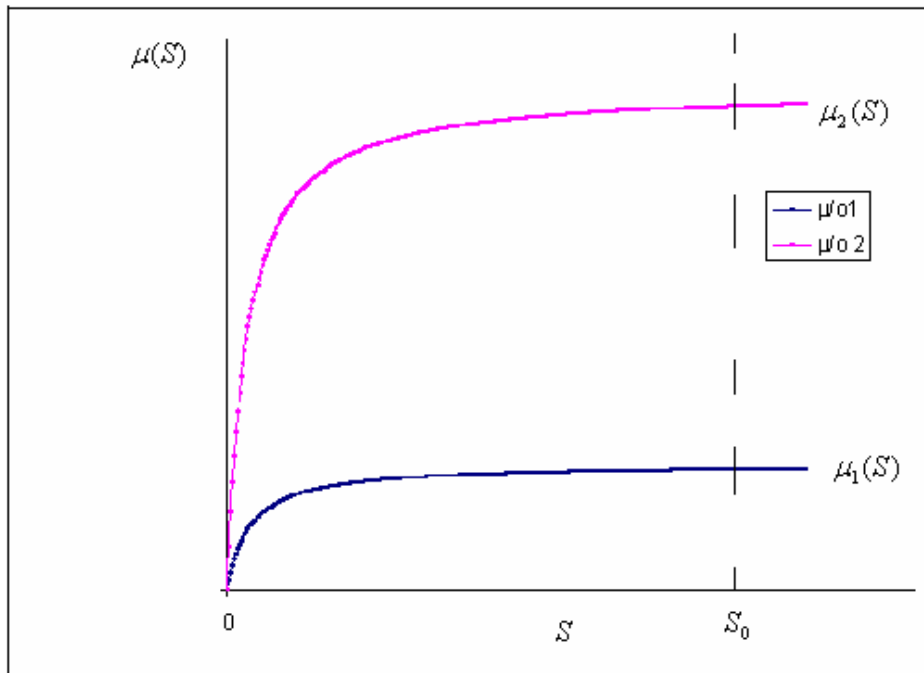
πρότυπο. Όπως έχει αναφερθεί και πιο πάνω το μοντέλο του χημειοστάτη αποτελεί ιδανικό μαθηματικό μοντέλο, για τη μελέτη του ανταγωνισμού μεταξύ δύο ή περισσότερων μικροοργανισμών για ένα περιοριστικό υπόστρωμα. Ξεκινάμε με την υπόθεση ότι οι συνθήκες στον αντιδραστήρα (θερμοκρασία, pH , οξυγόνο) δεν επηρεάζουν τους μικροοργανισμούς που βρίσκονται σε ανταγωνισμό και ο μοναδικός παράγοντας που επηρεάζει την ανάπτυξη τους είναι η συγκέντρωση του περιοριστικού υποστρώματος. Ο ειδικός ρυθμός ανάπτυξης εξαρτάται από την συγκέντρωση του περιοριστικού υποστρώματος, δηλαδή ισχύει ($\mu = \mu(S)$) και υποθέτουμε επίσης ότι οι μικροοργανισμοί

ακολουθούν την κινητική του τύπου Monod $\left(\mu_i(S) = \frac{\mu_{\max,i} S}{K_i + S} \right)$. Μελετάμε λοιπόν τη

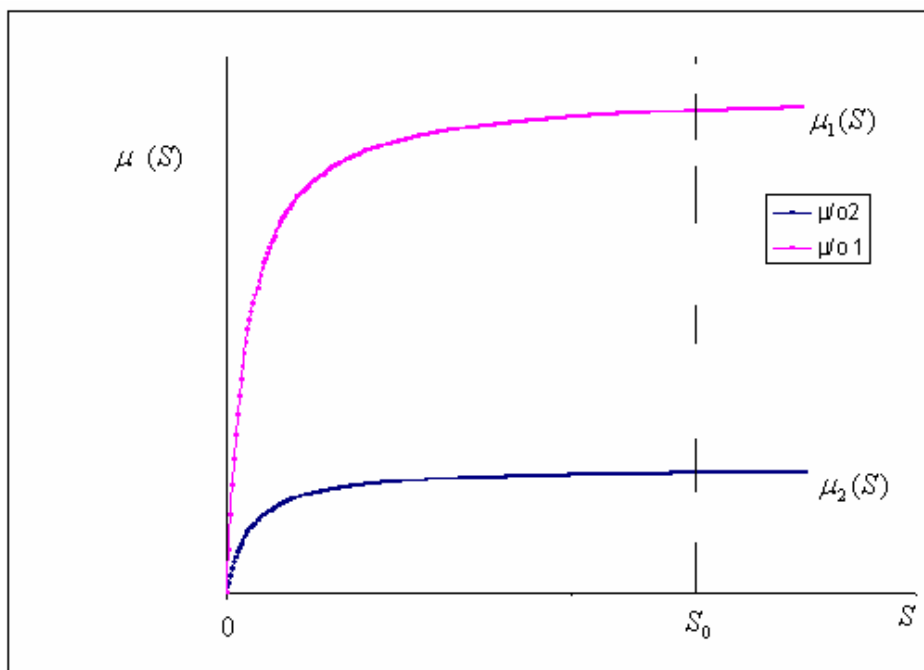
δυναμική συμπεριφορά της συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας των δύο ανταγωνιστών καθώς και τη μεταβολή της συγκέντρωσης του περιοριστικού υποστρώματος, η οποία μπορεί εξαρτάται από τις τιμές των διάφορων παραμέτρων ($\mu(S), D$). Τι γίνεται όταν δύο ή περισσότεροι μικροοργανισμοί βρίσκονται στον χημειοστάτη με σταθερή παροχή υποστρώματος; Το σύστημα των διαφορικών εξισώσεων που περιγράφουν τον ανταγωνισμό μικροοργανισμών στο μοντέλο του χημειοστάτη με ένα περιοριστικό υπόστρωμα, (βλέπε [1], [2], [4], [5], [8-16]), είναι:

$$\begin{aligned} \dot{X}_i &= (\mu_i(S) - b_i - D)X_i, \quad i = 1, \dots, n \\ \dot{S} &= D(S_0 - S) - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(S)X_i}{Y_i} \end{aligned} \quad (\Sigma)$$

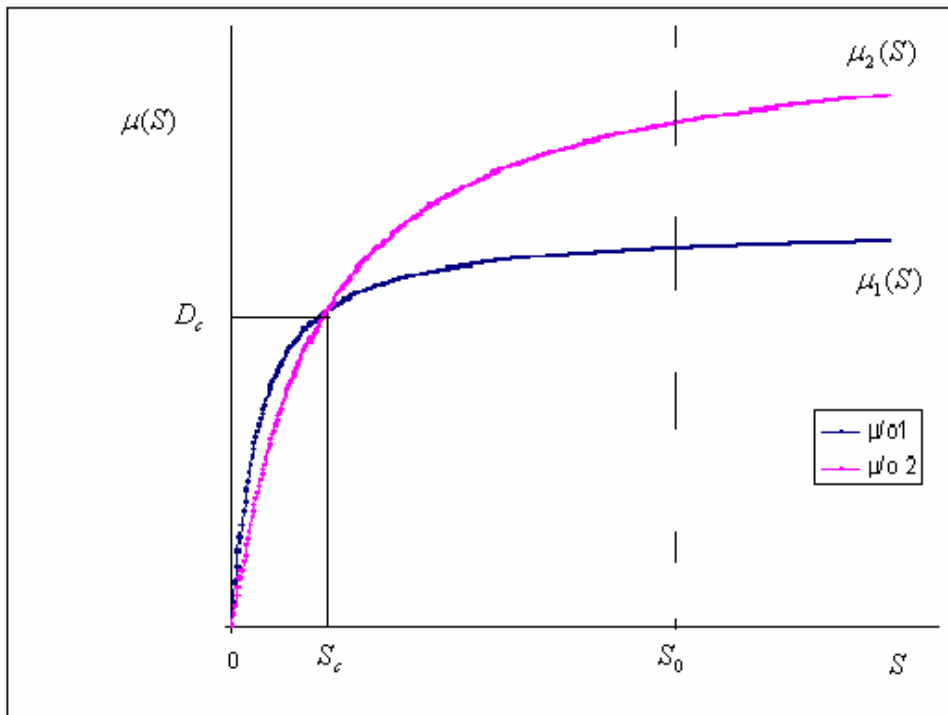
Ας προχωρήσουμε τώρα σε μια απλή μελέτη για τον ανταγωνισμό μεταξύ δύο μικροοργανισμών στο μοντέλο του χημειοστάτη, όταν οι ειδικοί ρυθμοί ανάπτυξης ακολουθούν την εξίσωση του Monod.



Εικόνα 2 Γραφική παράσταση της κινητικής Monod για τους μικροοργανισμούς 1 και 2 στο μοντέλο του χημειοστάτη, όταν $\frac{\mu_{\max,2}}{K_2} > \frac{\mu_{\max,1}}{K_1}$ και $\mu_{\max,2} > \mu_{\max,1}$ για $0 \leq S \leq S_0$



Εικόνα 3 Γραφική παράσταση της κινητικής Monod για τους μικροοργανισμούς 1 και 2 στο μοντέλο του χημειοστάτη, όταν $\frac{\mu_{\max,1}}{K_1} > \frac{\mu_{\max,2}}{K_2}$ και $\mu_{\max,1} > \mu_{\max,2}$ για $0 \leq S \leq S_0$



Εικόνα 4 Γραφική παράσταση της κινητικής Monod για τους μικροοργανισμούς 1 και 2 στο μοντέλο του χημειοστάτη, για $0 \leq S \leq S_0$.

Από τις εικόνες 2, 3 και 4 παρατηρούμε ότι για τους δύο μικροοργανισμούς που ανταγωνίζονται για ένα περιορισμένο υπόστρωμα και ακολουθούν την κινητική Monod σαν μοντέλο ανάπτυξης προκύπτουν οι εξής περιπτώσεις:

Όλα αυτά αναφέρονται στην βιβλιογραφία, (βλέπε[1], [15], [17]). Στην πρώτη περίπτωση που παρουσιάζεται στην εικόνα 2, ο μικροοργανισμός 2 αναπτύσσεται πάντα με μεγαλύτερο ρυθμό σε σχέση με το μικροοργανισμό 1, για όλες τις τιμές της συγκέντρωσης του περιοριστικού υποστρώματος που είναι μικρότερες από την συγκέντρωση στην παροχή. Το αποτέλεσμα είναι ο μικροοργανισμός 1 να οδηγείται σε έκπλυση και ο μικροοργανισμός 2, να είναι ο νικητής. Το αντίθετο συμβαίνει σύμφωνα με την εικόνα 3. Στην περίπτωση αυτή, ο νικητής του ανταγωνισμού, είναι ο μικροοργανισμός 1 γιατί αναπτύσσεται πάντα με μεγαλύτερο ρυθμό σε σχέση με το μικροοργανισμό 2 και ο μικροοργανισμός 2 οδηγείται σε έκπλυση από τον αντιδραστήρα. Η τρίτη περίπτωση και η πιο ενδιαφέρουσα. Σύμφωνα με την τρίτη εικόνα οι ειδικοί ρυθμοί ανάπτυξης τέμνονται. Το σημείο τομής αποτελεί σημείο συνύπαρξης των δύο μικροοργανισμών και ισχύει :

$$\mu_1(S) = \mu_2(S) = D_c \quad (1.24).$$

Αν έχουμε τιμές του ρυθμού αραίωσης για τις οποίες ισχύει $D < D_c$, τότε ο μικροοργανισμός 1 αναπτύσσεται με μεγαλύτερο ρυθμό για συγκεντρώσεις που καλύπτουν τη περιοχή $0 < S < S_c$ και επιβιώνει και τότε ο μικροοργανισμός 2 οδηγείται σε έκπλυση. Για τιμές που ισχύει $D > D_c$, τότε ο μικροοργανισμός 2 αναπτύσσεται με μεγαλύτερο ρυθμό για συγκεντρώσεις που καλύπτουν τη περιοχή $S_c < S < S_0$ και είναι τώρα αυτός που επιβιώνει και το αποτέλεσμα τώρα είναι ότι ο μικροοργανισμός 1 οδηγείται σε έκπλυση. Για τιμές της συγκέντρωσης του περιοριστικού υποστρώματος, ίσες με την συγκέντρωση στην είσοδο του αντιδραστήρα, δηλαδή $S = S_0$, τότε και οι δύο μικροοργανισμοί οδηγούνται σε έκπλυση. Την άλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας αυτών των λύσεων του ανταγωνισμού, δηλαδή την ανάλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας για τις διάφορες λύσεις όπως η έκπλυση των μικροοργανισμών από τον αντιδραστήρα, την επικράτηση του ενός από τους δύο μικροοργανισμών (αρχή του αποκλειστικού αποκλεισμού) αλλά και της συνύπαρξης, θα εξεταστούν λεπτομερώς στο επόμενο κεφάλαιο.

2^ο ΚΕΦΑΛΑΙΟ

ΜΕΛΕΤΗ ΔΥΝΑΜΙΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

2.1 ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ 2 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

Το (Σ) για n=2 μικροοργανισμούς, γίνεται:

$$\begin{aligned}\dot{X}_1 &= (\mu_1(S) - b_1 - D)X_1 \\ \dot{X}_2 &= (\mu_2(S) - b_2 - D)X_2 \\ \dot{S} &= D(S_0 - S) - r_1\mu_1(S)X_1 - r_2\mu_2(S)X_2\end{aligned}\tag{Σ1}$$

όπου r_1 και r_2 είναι ίσα με $\frac{1}{Y_1}$ και $\frac{1}{Y_2}$ αντίστοιχα.

Αδιαστατοποίηση των εξισώσεων

Μπορούμε να απλοποιήσουμε το (Σ1) με αδιαστατοποίηση των εξισώσεων του. Θέτοντας:

$$\tau = Dt\tag{2.1}$$

$$x_1 = \frac{X_1}{Y_1 S_0}\tag{2.2}$$

$$x_2 = \frac{X_2}{Y_2 S_0}\tag{2.3}$$

$$s = \frac{S}{S_0}\tag{2.4}$$

Βρίσκουμε τώρα τη παράγωγο της (2.2), οπότε προκύπτει:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{d\tau} &= \frac{1}{Y_1 S_0} \frac{dX_1}{d\tau} \stackrel{d\tau=Ddt}{=} \frac{1}{Y_1 S_0 D} \frac{dX_1}{dt} = \frac{1}{Y_1 S_0 D} (\mu_1(S) - b_1 - D)X_1 \stackrel{(2.2)}{\Rightarrow} \\ \Rightarrow \frac{dx_1}{d\tau} &= \frac{1}{D} (\mu_1(S) - b_1 - D)x_1 = \left(\frac{\mu_1(S)}{D} - \frac{b_1}{D} - 1 \right) x_1 = (\tilde{\mu}_1(s) - \tilde{b}_1 - 1)x_1\end{aligned}\tag{2.5}$$

$$\text{όπου } \tilde{\mu}_1(s) = \frac{\mu_1(S)}{D} = \frac{\mu_1(S_0 s)}{D} = \frac{\frac{\mu_{\max,1} S_0}{D} s}{K_1 + S_0 s} = \frac{\frac{\mu_{\max,1}}{D} s}{\frac{K_1}{S_0} + s} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} s}{\tilde{K}_1 + s} \text{ και}$$

$$\tilde{\mu}_{\max,1} = \frac{\mu_{\max,1}}{D}, \tilde{K}_1 = \frac{K_1}{S_0} \text{ και } \tilde{b}_1 = \frac{b_1}{D}.$$

Αντίστοιχα για την (2.3), προκύπτει:

$$\frac{dx_2}{d\tau} = \frac{1}{Y_2 S_0} \frac{dX_2}{d\tau} \stackrel{dt=Ddt}{=} \frac{1}{Y_2 S_0 D} \frac{dX_2}{dt} = \frac{1}{Y_2 S_0 D} (\mu_2(S) - b_2 - D) X_2 \stackrel{(2.3)}{\Rightarrow}$$

$$\Rightarrow \frac{dx_2}{d\tau} = \frac{1}{D} (\mu_2(S) - b_2 - D) x_2 = \left(\frac{\mu_2(S)}{D} - \frac{b_2}{D} - 1 \right) x_2 = \left(\tilde{\mu}_2(s) - \tilde{b}_2 - 1 \right) x_2 \quad (2.6)$$

$$\text{όπου } \tilde{\mu}_2(s) = \frac{\mu_2(S)}{D} = \frac{\mu_2(S_0 s)}{D} = \frac{\frac{\mu_{\max,2} S_0}{D} s}{K_2 + S_0 s} = \frac{\frac{\mu_{\max,2}}{D} s}{\frac{K_2}{S_0} + s} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} s}{\tilde{K}_2 + s}$$

$$\text{και } \tilde{\mu}_{\max,2} = \frac{\mu_{\max,2}}{D}, \tilde{K}_2 = \frac{K_2}{S_0} \text{ και } \tilde{b}_2 = \frac{b_2}{D}.$$

Για την παράγωγο της (2.4), ισχύει:

$$\frac{ds}{d\tau} = \frac{1}{S_0} \frac{dS}{d\tau} \stackrel{dt=Ddt}{=} \frac{1}{S_0 D} \frac{dS}{dt} = \frac{1}{S_0 D} \left[D(S_0 - S) - \frac{\mu_1(S) X_1}{Y_1} - \frac{\mu_2(S) X_2}{Y_2} \right]$$

$$\frac{ds}{d\tau} = 1 - s - \tilde{\mu}_1(s) x_1 - \tilde{\mu}_2(s) x_2 \quad (2.7)$$

Μετά την αδιαστατοποίηση το (Σ1) γίνεται:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{d\tau} &= \left(\tilde{\mu}_1(s) - \tilde{b}_1 - 1 \right) x_1 \\ \frac{dx_2}{d\tau} &= \left(\tilde{\mu}_2(s) - \tilde{b}_2 - 1 \right) x_2 \\ \frac{ds}{d\tau} &= 1 - s - \tilde{\mu}_1(s)x_1 - \tilde{\mu}_2(s)x_2\end{aligned}\tag{\Sigma 2}$$

Το δυναμικό σύστημα (Σ2), είναι της μορφής $\dot{y} = f(y(t))$, $x \in \mathfrak{R}^n$, όπου $y(t) \in \mathfrak{R}^3$ είναι το διάνυσμα των καταστάσεων. Για το (Σ2), το διάνυσμα $y(t) \in \mathfrak{R}^3$ των καταστάσεων είναι:

$$y(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ s(t) \end{bmatrix} \text{ και } f(y(t)) = \begin{bmatrix} f_1(y(t)) \\ f_2(y(t)) \\ f_3(y(t)) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (\tilde{\mu}_1(s) - \tilde{b}_1 - 1)x_1 \\ (\tilde{\mu}_2(s) - \tilde{b}_2 - 1)x_2 \\ 1 - s - \tilde{\mu}_1(s)x_1 - \tilde{\mu}_2(s)x_2 \end{bmatrix}$$

2.1.1 ΕΥΡΕΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Η εύρεση των σημείων ισορροπίας, είναι το αρχικό βήμα για την ανάλυση της δυναμικής συμπεριφοράς ενός συστήματος διαφορικών εξισώσεων όπως είναι το (Σ2). Τα σημεία ισορροπίας (μόνιμες καταστάσεις) για το (Σ2), είναι τα παρακάτω:

1^ο Σημείο ισορροπίας (washout)

Για το 1^ο σημείο ισορροπίας, ισχύει:

$$x_1^* = 0$$

$$x_2^* = 0$$

$$s^* = 1$$

Άρα

$$y^* = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix} \quad (2.11)$$

Το σημείο ισορροπίας y^* , έχει πάντοτε φυσική σημασία.

2^ο Σημείο ισορροπίας

Για το 2^ο σημείο ισορροπίας, ισχύει:

$$x_1^{**} = 0$$

$$\tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 = 1 \Rightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} s^{**}}{\tilde{K}_2 + s^{**}} = 1 + \tilde{b}_2 \Rightarrow s^{**} = \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}$$

$$s^{**} = 1 - \tilde{\mu}_2(s^{**})x_2^{**} = 1 - (1 + \tilde{b}_2)x_2^{**} \Rightarrow x_2^{**} = \frac{1 - s^{**}}{(1 + \tilde{b}_2)} = \frac{1 - \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}}{(1 + \tilde{b}_2)}$$

$$\Rightarrow x_2^{**} = \frac{\frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2) - \tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}}{1 + \tilde{b}_2} \Rightarrow x_2^{**} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \frac{1}{1 + \tilde{b}_2}$$

$$\Rightarrow x_2^{**} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)}$$

Άρα

$$y^{**} = \begin{bmatrix} 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} \\ \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{bmatrix} \quad (2.12)$$

Για να έχει το y^{**} φυσική σημασία, θα πρέπει :

$$x_2^{**} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) > 0 \Leftrightarrow$$

$$\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) \quad (2.13)$$

και

$$s^{**} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2) > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2) \quad (2.14)$$

Παρατηρούμε ότι αν ισχύει η (2.13) τότε αναγκαστικά ισχύει και η (2.14). Άρα καταλήγουμε ότι το σημείο ισορροπίας y^{**} υφίσταται αν και μόνο αν ισχύει η (2.13).

3^ο Σημείο ισορροπίας

Για το 3^ο σημείο ισορροπίας, ισχύει:

$$x_2^{***} = 0$$

$$\tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 = 1 \Rightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,1}s^{***}}{\tilde{K}_1 + s^{***}} = 1 + \tilde{b}_1 \Rightarrow s^{***} = \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}$$

$$s^{***} = 1 - \tilde{\mu}_1(s^{***})x_1^{***} = 1 - (1 + \tilde{b}_1)x_1^{***} \Rightarrow x_1^{***} = \frac{1 - s^{***}}{(1 + \tilde{b}_1)} = \frac{1 - \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}}{(1 + \tilde{b}_1)}$$

$$\Rightarrow x_1^{***} = \frac{\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1) - \tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}}{1 + \tilde{b}_1} \Rightarrow x_1^{***} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \frac{1}{1 + \tilde{b}_1}$$

$$\Rightarrow x_1^{***} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)}$$

Άρα

$$y^{***} = \begin{bmatrix} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \end{bmatrix} \quad (2.15)$$

Για να έχει το y^{***} φυσική σημασία, θα πρέπει :

$$\begin{aligned} x_1^{***} > 0 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1) > 0 \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1) \end{aligned} \quad (2.16)$$

και

$$s^{***} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1) > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \quad (2.17)$$

Παρατηρούμε ότι αν ισχύει η (2.16) τότε αναγκαστικά ισχύει και η (2.17). Άρα καταλήγουμε ότι το σημείο ισορροπίας y^{***} υφίσταται αν και μόνο αν ισχύει η (2.16).

4^η Οικογένεια σημείων ισορροπίας (Συνύπαρξη)

Η συνύπαρξη υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* \in (0,1)$, για το οποίο ισχύει:

$$\left. \begin{aligned} \tilde{\mu}_1(s_c^*) - \tilde{b}_1 &= 1 \\ \tilde{\mu}_2(s_c^*) - \tilde{b}_2 &= 1 \end{aligned} \right\} \Leftrightarrow \left. \begin{aligned} s_c^* &= \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \\ s_c^* &= \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{aligned} \right\} \quad (2.18)$$

Ακόμα θα πρέπει να ισχύουν τα παρακάτω:

$$s_c^* = 1 - (1 + \tilde{b}_1)x_{1c}^* - (1 + \tilde{b}_2)x_{2c}^* \Rightarrow x_{1c}^* = \frac{1 - s_c^*}{1 + \tilde{b}_1} - \left(\frac{1 + \tilde{b}_2}{1 + \tilde{b}_1} \right) x_{2c}^* \quad (2.19)$$

και

$$x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2}\right) \quad (2.20)$$

Για να έχει φυσικό νόημα η παραπάνω οικογένεια σημείων ισορροπίας του (Σ2) θα πρέπει:

$$0 < s_c^* < 1$$

που δίνει

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1+\tilde{b}_1)(1+\tilde{K}_1) \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,2} > (1+\tilde{b}_2)(1+\tilde{K}_2) \quad (2.21)$$

Επίσης θα πρέπει να ισχύει ο παρακάτω περιορισμός για τις φυσικές παραμέτρους του συστήματος:

$$\frac{\tilde{K}_1(1+\tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1+\tilde{b}_1)} = \frac{\tilde{K}_2(1+\tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1+\tilde{b}_2)} \quad (2.22)$$

2.1.2 ΜΕΛΕΤΗ ΑΣΥΜΠΤΩΤΙΚΗΣ ΕΥΣΤΑΘΕΙΑΣ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Μελετάμε την ασυμπτωτική ευστάθεια των σημείων ισορροπίας. Για τη μελέτη αυτή αρχικά θα πρέπει να σχηματιστεί ο Ιακωβιανός πίνακας A για κάθε ένα από τα παραπάνω σημεία ισορροπίας. Στη συνέχεια υπολογίζουμε τις ιδιοτιμές κάθε πίνακα αντίστοιχα. Ένα σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, αν οι ιδιοτιμές του Ιακωβιανού πίνακα έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος.

Ο πίνακας A που προκύπτει για το (Σ2) είναι:

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}_1(s) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & \tilde{\mu}'_1(s)x_1 \\ 0 & \tilde{\mu}_2(s) - \tilde{b}_2 - 1 & \tilde{\mu}'_2(s)x_2 \\ -\tilde{\mu}_1(s) & -\tilde{\mu}_2(s) & -1 - \sum_{i=1}^2 \tilde{\mu}'_i(s)x_i \end{bmatrix} \quad (2.23)$$

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 1^ο ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το 1^ο ισορροπίας $y^* = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$, ο πίνακας A είναι :

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & 0 \\ 0 & \tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 - 1 & 0 \\ -\tilde{\mu}_1(1) & -\tilde{\mu}_2(1) & -1 \end{bmatrix} \quad (2.24)$$

Υπολογισμός των ιδιοτιμών του A:

$$(\lambda I - A) = \begin{bmatrix} \lambda - (\tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 - 1) & 0 & 0 \\ 0 & \lambda - (\tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 - 1) & 0 \\ \tilde{\mu}_1(1) & \tilde{\mu}_2(1) & \lambda + 1 \end{bmatrix} \quad (2.25)$$

Επειδή ο παραπάνω πίνακας είναι κάτω τριγωνικός, οι ιδιοτιμές που προκύπτουν είναι:

$$\lambda_1 = \tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 - 1, \lambda_2 = \tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 - 1, \lambda_3 = -1 \quad (2.26)$$

Για να είναι το y^* τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS), θα πρέπει να ισχύει:

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1) \quad (2.27)$$

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$$

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 2^ο ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το 2^ο σημείο ισορροπίας, $y^{**} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)}$, ο πίνακας A είναι:

$$\begin{bmatrix} 0 \\ \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{bmatrix}$$

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**} \\ -\tilde{\mu}_1(s^{**}) & -\tilde{\mu}_2(s^{**}) & -1 - \tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**} \end{bmatrix} \quad (2.28)$$

Υπολογισμός των ιδιοτιμών του A

$$(\lambda I - A) = \begin{bmatrix} \lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 - 1) & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & -\tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**} \\ \tilde{\mu}_1(s^{**}) & \tilde{\mu}_2(s^{**}) & \lambda + (1 + \tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**}) \end{bmatrix} \quad (2.29)$$

Οι ιδιοτιμές του A, είναι όλα τα λ για τα οποία ισχύει: $\det(\lambda I - A) = 0$.

$$\det(\lambda I - A) = [\lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 - 1)] [\lambda^2 + (1 + \tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**})\lambda + (\tilde{\mu}_2(s^{**})\tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**})]$$

Για να είναι το y^{**} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει οι ρίζες του χαρακτηριστικού πολυωνύμου $p(\lambda) = \det(\lambda I - A)$, να έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος.

$$p(\lambda) = \left[\lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 - 1) \right] \underbrace{\left[\lambda^2 + (1 + \tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**})\lambda + (\tilde{\mu}_2(s^{**})\tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**}) \right]}_{Q(\lambda)} \quad (2.30)$$

Η μία ρίζα του $p(\lambda)$, είναι $\lambda_1 = \tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 - 1$ που θα πρέπει να είναι αρνητική δηλαδή πρέπει:

$$\tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 < 1 \quad (2.31)$$

Πρέπει επίσης και το $Q(\lambda)$ να έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος. Για να συμβαίνει αυτό πρέπει:

$$1 + \tilde{\mu}'_2(s^{**})x_2^{**} > 0 \quad \text{και} \quad \tilde{\mu}'_2(s^{**})\tilde{\mu}_2(s^{**})x_2^{**} > 0$$

Οι παραπάνω ανισότητες ισχύουν αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}'_2(s^{**}) > 0 \quad (2.32)$$

που ισχύει γιατί $\tilde{\mu}'_2(s^{**}) = \frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} \tilde{K}_2}{(\tilde{K}_2 + s^{**})^2} > 0$.

Άρα το $Q(\lambda)$, έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος και επομένως για να είναι το y^{**} , ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.31), η οποία δίνει:

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max, 1} s^{**}}{\tilde{K}_1 + s^{**}} < 1 + \tilde{b}_1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max, 1} < (1 + \tilde{b}_1) \frac{\tilde{K}_1 + s^{**}}{s^{**}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max, 1} < (1 + \tilde{b}_1) + \tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1) \frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} - (1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)} \Leftrightarrow \end{aligned}$$

$$\frac{\tilde{\mu}_{\max, 1}}{(1 + \tilde{b}_1)} < 1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \quad (2.33)$$

Καταλήγουμε στο παρακάτω συμπέρασμα: αν ισχύουν οι (2.13) και (2.33) τότε το y^{**} είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS).

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 3^{ου} ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το τρίτο σημείο ισορροπίας, $y^{***} = \begin{bmatrix} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \end{bmatrix}$, ο πίνακας A είναι

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***} \\ 0 & \tilde{\mu}_2(s^{***}) - \tilde{b}_2 - 1 & 0 \\ -\tilde{\mu}_1(s^{***}) & -\tilde{\mu}_2(s^{***}) & -1 - \tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***} \end{bmatrix} \quad (2.34)$$

Υπολογισμός των ιδιοτιμών του A

$$(\lambda I - A) = \begin{bmatrix} \lambda & 0 & -\tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***} \\ 0 & \lambda - (\tilde{\mu}_2(s^{***}) - \tilde{b}_2 - 1) & 0 \\ \tilde{\mu}_1(s^{***}) & \tilde{\mu}_2(s^{***}) & \lambda + (1 + \tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***}) \end{bmatrix} \quad (2.35)$$

Το χαρακτηριστικό πολυώνυμο θα είναι:

$$p(\lambda) = -\left[\lambda - (\tilde{\mu}_2(s^{***}) - \tilde{b}_2 - 1)\right] \underbrace{\left[\lambda^2 + (1 + \tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***})\lambda + \tilde{\mu}_1(s^{***})\tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***}\right]}_{G(\lambda)} \quad (2.36)$$

Η μία ρίζα του $p(\lambda)$ είναι $\lambda_1 = \tilde{\mu}_2(s^{***}) - \tilde{b}_2 - 1$, που θα πρέπει να είναι αρνητική, δηλαδή πρέπει

$$\tilde{\mu}_2(s^{***}) - \tilde{b}_2 < 1 \quad (2.37)$$

Πρέπει επίσης και το $G(\lambda)$ να έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος. Για να συμβαίνει αυτό πρέπει:

$$\tilde{\mu}_1(s^{***})\tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***} > 0 \quad \text{και} \quad 1 + \tilde{\mu}'_1(s^{***})x_1^{***} > 0$$

Οι παραπάνω ανισότητες ισχύουν αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}'_1(s^{***}) > 0 \quad (2.38)$$

που ισχύει γιατί $\tilde{\mu}'_1(s^{***}) = \frac{\tilde{\mu}_{\max,1}\tilde{K}_1}{(\tilde{K}_1 + s^{***})^2} > 0$.

Άρα το $G(\lambda)$, έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος και επομένως για να είναι το y^{**} , ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.37), η οποία δίνει:

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2}s^{**}}{\tilde{K}_2 + s^{**}} < 1 + \tilde{b}_2 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \frac{\tilde{K}_2 + s^{**}}{s^{**}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) + \tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2) \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)} \Leftrightarrow \\ &\frac{\tilde{\mu}_{\max,2}}{(1 + \tilde{b}_2)} < 1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \end{aligned} \quad (2.39)$$

Καταλήγουμε στο παρακάτω συμπέρασμα: αν ισχύουν οι (2.16) και (2.39) τότε το y^{**} είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS).

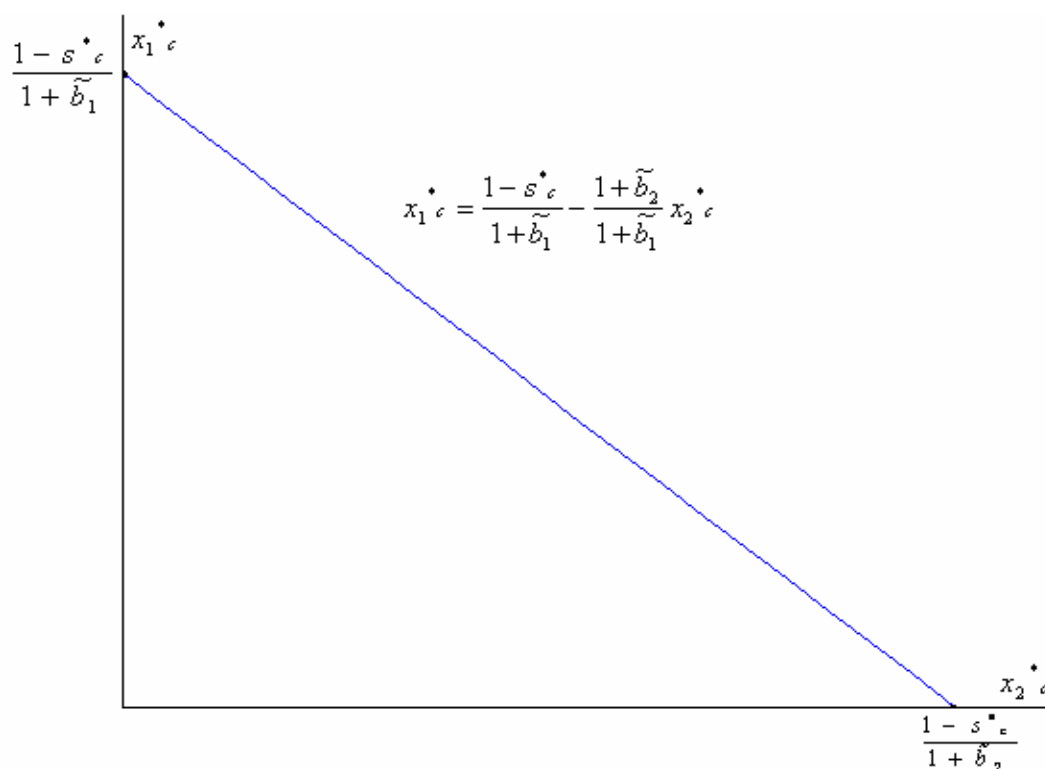
ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ ΣΥΝΥΠΑΡΞΗΣ

Για την οικογένεια των σημείων ισορροπίας συνύπαρξης, $y_c^* = \begin{bmatrix} x_{1c}^* \\ x_{2c}^* \\ s_c^* \end{bmatrix}$ με $x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2}\right)$,

προκύπτει ότι η συνύπαρξη υφίσταται μόνο αν ισχύουν οι (2.18), (2.19), (2.20), (2.21) και (2.22).

Η σχέση (2.19), παριστάνει ένα ευθύγραμμο τμήμα το οποίο επαληθεύουν άπειρες τριάδες της μορφής $y = \left(\frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_1} - \frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} x_{2c}^*, x_{2c}^*, s_c^* \right)$ με $x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2}\right)$. Υπάρχουν λοιπόν άπειρα

σημεία ισορροπίας που ικανοποιούν τις σχέσεις (2.18), (2.19), (2.20), (2.21) και (2.22) (ικανές και αναγκαίες συνθήκες για τη συνύπαρξη). Για τα σημεία αυτά δεν είναι απαραίτητο να χρησιμοποιήσουμε τον Ιακωβιανό πίνακα και την εύρεση των ιδιοτιμών του για την ανάλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας.



Εικόνα 2.1: Ευθύγραμμο τμήμα σημείων συνύπαρξης.

Αρκεί να χρησιμοποιήσουμε τον ορισμό της ασυμπτωτικής ευστάθειας ενός σημείου ισορροπίας. Έστω λοιπόν ένα αυθαίρετο σημείο $y = \left(\frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x_{2c}^*, x_{2c}^*, s_c^* \right)$,

$x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2} \right)$, που ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα (2.19) και έστω ότι αυτό είναι

ασυμπτωτικά ευσταθές. Τότε κάθε λύση $y(t)$ του (Σ2) με αρχική συνθήκη $y(0) = y_0$ όπου y_0 ένα σημείο επαρκώς κοντά στο y θα ικανοποιεί $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y$.

Όμως αν το $y_0 = \left(\frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x, x, s_c^* \right)$ με $x \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2} \right)$ τότε είναι σημείο που

ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα των σημείων συνύπαρξης. Άρα θα ισχύει $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y_0 \neq y$, γιατί το y_0 είναι και αυτό σημείο ισορροπίας που ικανοποιεί την (2.19).

Άρα καταλήγουμε σε **ΑΤΟΠΟ**. Η λύση της συνύπαρξης **ΔΕΝ** είναι ασυμπτωτικά ευσταθής.

ΘΕΩΡΗΜΑ

Αν το σύστημα (Σ2) δέχεται σημείο ισορροπίας για το οποίο υπάρχει συνύπαρξη των 2 μικροοργανισμών, τότε αυτό **ΔΕΝ** είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Απόδειξη

Αν υπάρχει σημείο ισορροπίας $y_c = (x_{1c}, x_{2c}, s_c)$ στο οποίο υπάρχει συνύπαρξη (δηλαδή $x_{1c} > 0, x_{2c} > 0$), τότε θα ικανοποιούνται οι παρακάτω σχέσεις:

$$\tilde{\mu}_1(s_c) = 1 + \tilde{b}_1 \quad (2.40)$$

$$\tilde{\mu}_2(s_c) = 1 + \tilde{b}_2 \quad (2.41)$$

$$x_{1c} = \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_1} - \frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} x_{2c} \quad (2.42)$$

$$x_{2c} \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_2}\right) \text{ και } s_c \in (0,1) \quad (2.43)$$

Παρατηρούμε ότι αναγκαστικά έχουμε άπειρα σημεία ισορροπίας στα οποία έχουμε

συνύπαρξη. Έστω λοιπόν ένα αυθαίρετο σημείο $y = \left(\frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x_{2c}, x_{2c}, s_c \right)$,

$x_{2c} \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_2}\right)$, που ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα (2.42) και έστω ότι αυτό είναι

ασυμπτωτικά ευσταθές. Τότε κάθε λύση $y(t)$ του (Σ2) με αρχική συνθήκη $y(0) = y_0$ όπου y_0 ένα σημείο επαρκώς κοντά στο y θα ικανοποιεί $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y$. Όμως αν το

$y_0 = \left(\frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x, x, s_c \right)$ με $x \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_2}\right)$ τότε είναι σημείο που ανήκει στο

ευθύγραμμο τμήμα των σημείων συνύπαρξης. Άρα θα ισχύει $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y_0 \neq y$, γιατί το y_0 είναι και αυτό σημείο ισορροπίας που ικανοποιεί την (2.42).

Άρα καταλήγουμε σε **ΑΤΟΠΟ**. Η λύση της συνύπαρξης **ΔΕΝ** είναι ασυμπτωτικά ευσταθής. Η απόδειξη έχει ολοκληρωθεί. \triangleleft

Παρατήρηση

Η παραπάνω ανάλυση εγγυάται ότι τα σημεία ισορροπίας της συνύπαρξης δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή για οποιοδήποτε τύπο κινητικής του ειδικού ρυθμού ανάπτυξης που ακολουθούν οι μικροοργανισμοί. Επίσης δεν είναι απαραίτητο να ισχύει $\tilde{b}_1 > 0$ και $\tilde{b}_2 > 0$.

ΣΥΝΟΠΤΙΚΑ ΕΧΟΥΜΕ:

1. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$, τότε έχουμε ένα σημείο ισορροπίας, το y^* (washout), **το οποίο είναι LAS.**

2. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$, τότε έχουμε δύο σημεία ισορροπίας:

A) το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS,**

B) το y^{**} , το οποίο **είναι LAS,** αν

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 < 1 &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2}(1 + \tilde{b}_1) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \end{aligned}$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από τις ανισότητες $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$.

Και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1) < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2).$$

3. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$, τότε έχουμε δύο σημεία ισορροπίας:

A) το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS.**

B) το y^{***} , το οποίο **είναι LAS,** αν

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 < 1 &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} (1 + \tilde{b}_2) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \end{aligned}$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από τις ανισότητες $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$.

Και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2) < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1).$$

4. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$, τότε έχουμε τουλάχιστον τρία σημεία ισοροπίας:

A) το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS**.

B) το y^{**} , το οποίο είναι LAS, αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

Γ) το y^{***} , το οποίο είναι LAS, αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,1} = (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, τότε ισχύει η (2.22). Άρα έχουμε

συνύπαρξη, της οποίας τα σημεία ισοροπίας δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή.

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, τότε αναγκαστικά ισχύει η ανισότητα

$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$, που σημαίνει ότι η περίπτωση

όπου $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)} \right]$ δεν

είναι δυνατόν να υφίσταται.

Άρα θα έχουμε **το πολύ ένα σημείο ισορροπίας το οποίο θα είναι LAS** σε κάθε περίπτωση.

Τα αποτελέσματα της παραπάνω ανάλυσης παρουσιάζονται συνοπτικά στον παρακάτω πίνακα.

Πίνακας 1: Αποτελέσματα Δυναμικής Ανάλυσης για το (Σ2).

	$\tilde{\mu}_{\max 1} > (1+\tilde{b}_1)(1+\tilde{K}_1)$	$\tilde{\mu}_{\max 1} < (1+\tilde{b}_1)(1+\tilde{K}_1)$
	<u>3 τουλάχιστον Σ. Ι.</u>	<u>2 Σ. Ι.</u>
$\tilde{\mu}_{\max 2} > (1+\tilde{b}_2)(1+\tilde{K}_2)$	y^* , όχι LAS y^{**} , LAS αν $\tilde{\mu}_{\max 1} < (1+\tilde{b}_1) + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} (1+\tilde{b}_1) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max 2} - (1+\tilde{b}_2)}{(1+\tilde{b}_2)} \right]$ y^{***} , LAS αν $\tilde{\mu}_{\max 2} < (1+\tilde{b}_2) + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} (1+\tilde{b}_2) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max 1} - (1+\tilde{b}_1)}{(1+\tilde{b}_1)} \right]$	y^* , όχι LAS y^{**} , LAS
$\tilde{\mu}_{\max 2} < (1+\tilde{b}_2)(1+\tilde{K}_2)$	<u>2 Σ. Ι.</u>	<u>1 Σ. Ι.</u>
	y^* , όχι LAS y^{***} , LAS	y^* , LAS

2.2 ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ 3 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

Το (Σ) για $i=3$ μικροοργανισμούς, γίνεται τώρα:

$$\begin{aligned}
 \dot{X}_1 &= (\mu_1(S) - b_1 - D)X_1 \\
 \dot{X}_2 &= (\mu_2(S) - b_2 - D)X_2 \\
 \dot{X}_3 &= (\mu_3(S) - b_3 - D)X_3 \\
 \dot{S} &= D(S_0 - S) - r_1\mu_1(S)X_1 - r_2\mu_2(S)X_2 - r_3\mu_3(S)X_3
 \end{aligned}
 \tag{\Sigma 3}$$

Όπου r_1 , r_2 και r_3 είναι ίσα με $\frac{1}{Y_1}$, $\frac{1}{Y_2}$ και $\frac{1}{Y_3}$ αντίστοιχα.

Αδιαστατοποίηση των εξισώσεων

Αντικαθιστώντας τις μεταβλητές του διανύσματος κατάστασης σύμφωνα με τις σχέσεις (2.1), (2.2), (2.3), (2.4) και προσθέτοντας επιπλέον την αντικατάσταση $x_3 = \frac{X_3}{Y_3 S_0}$, το

σύστημα (Σ3) μετασχηματίζεται στο παρακάτω σύστημα:

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= (\tilde{\mu}_1(s) - \tilde{b}_1 - 1)x_1 \\
 \dot{x}_2 &= (\tilde{\mu}_2(s) - \tilde{b}_2 - 1)x_2 \\
 \dot{x}_3 &= (\tilde{\mu}_3(s) - \tilde{b}_3 - 1)x_3 \\
 \dot{s} &= 1 - s - \tilde{\mu}_1(s)x_1 - \tilde{\mu}_2(s)x_2 - \tilde{\mu}_3(s)x_3
 \end{aligned}
 \tag{\Sigma 4}$$

$$\text{Όπου } \tilde{b}_i = \frac{b_i}{D}, \quad \tilde{\mu}_i(s) = \frac{\mu_i(S)}{D} = \frac{\mu_i(S_0 s)}{D} = \frac{\frac{\mu_{\max,i} S_0}{D} s}{K_i + S_0 s} = \frac{\frac{\mu_{\max,i}}{D} s}{\frac{K_i}{S_0} + s} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,i} s}{\tilde{K}_i + s}, i = 1, 2, 3.$$

Το δυναμικό σύστημα (Σ4), είναι της μορφής $\dot{y} = f(y(t))$, όπου $y(t) \in \mathbb{R}^4$ είναι το διάνυσμα των καταστάσεων. Για το (Σ4), το διάνυσμα $y(t) \in \mathbb{R}^4$ των καταστάσεων και το διανυσματικό πεδίο f δίνονται παρακάτω:

$$y(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ s(t) \end{bmatrix}$$

$$f(y(t)) = \begin{bmatrix} f_1(y(t)) \\ f_2(y(t)) \\ f_3(y(t)) \\ f_4(y(t)) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \left(\tilde{\mu}_1(s) - \tilde{b}_1 - 1 \right) x_1 \\ \left(\tilde{\mu}_2(s) - \tilde{b}_2 - 1 \right) x_2 \\ \left(\tilde{\mu}_3(s) - \tilde{b}_3 - 1 \right) x_3 \\ 1 - s - \tilde{\mu}_1(s)x_1 - \tilde{\mu}_2(s)x_2 - \tilde{\mu}_3(s)x_3 \end{bmatrix}$$

2.2.1 ΕΥΡΕΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για την ανάλυση της δυναμικής συμπεριφοράς του (Σ4) θα ακολουθήσουμε αντίστοιχα τα βήματα για τη μελέτη του (Σ2).

1^ο Σημείο ισορροπίας (washout)

Για το 1^ο σημείο ισορροπίας, ισχύουν τα παρακάτω:

$$x_1^* = 0$$

$$x_2^* = 0$$

$$x_3^* = 0$$

$$s^* = 1$$

Άρα

$$y^* = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix} \quad (2.44)$$

Το 1^ο σημείο ισορροπίας έχει πάντοτε φυσική σημασία.

2° Σημείο ισορροπίας

Για το 2° σημείο ισορροπίας ισχύει:

$$\tilde{\mu}_1(s^{**}) - \tilde{b}_1 = 1 \Rightarrow s^{**} = \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\mu_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}$$

$$x_2^{**} = 0$$

$$x_3^{**} = 0$$

$$x_1^{**} = \frac{1 - s^{**}}{1 + \tilde{b}_1} = \frac{1 - \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\mu_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}}{1 + \tilde{b}_1} = \frac{\mu_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1) - \tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{(\mu_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1))(1 + \tilde{b}_1)} =$$

$$= \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{1 + \tilde{b}_1} \Rightarrow x_1^{**} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)}$$

Άρα

$$y^{**} = \begin{bmatrix} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} \\ 0 \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\mu_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \end{bmatrix} \quad (2.45)$$

Για να έχει το y^{**} φυσική σημασία, θα πρέπει να ισχύει :

$$x_1^{**} > 0 \Rightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1) > 0 \Leftrightarrow$$

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1) \quad (2.46)$$

Και

$$s^{**} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \quad (2.47)$$

Παρατηρούμε ότι αν ισχύει η (2.46) τότε αναγκαστικά ισχύει και η (2.47). Άρα καταλήγουμε ότι το σημείο ισορροπίας y^{**} υφίσταται αν και μόνο αν ισχύει η (2.46).

3^ο Σημείο ισορροπίας

Για το 3^ο σημείο ισορροπίας, ισχύει:

$$\tilde{\mu}_2(s^{***}) - \tilde{b}_2 = 1 \Rightarrow s^{***} = \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}$$

$$x_1^{***} = 0$$

$$x_3^{***} = 0$$

$$x_2^{***} = \frac{1 - s^{***}}{1 + \tilde{b}_2} = \frac{1 - \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}}{1 + \tilde{b}_2} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2) - \tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} =$$

$$\frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} \Rightarrow x_2^{***} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)}$$

Άρα

$$y^{***} = \begin{bmatrix} 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{bmatrix} \quad (2.48)$$

Για να έχει το y^{***} φυσική σημασία, θα πρέπει να ισχύει :

$$x_2^{***} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) > 0 \quad (2.49)$$

και

$$s^{***} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2) > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2) \quad (2.50)$$

Παρατηρούμε ότι αν ισχύει η (2.49) τότε αναγκαστικά ισχύει και η (2.50). Άρα καταλήγουμε ότι το σημείο ισορροπίας y^{***} υφίσταται αν και μόνο αν ισχύει η (2.49).

4^ο Σημείο ισορροπίας

Για το 4^ο σημείο ισορροπίας, ισχύει:

$$\tilde{\mu}_3(s^{****}) - \tilde{b}_3 = 1 \Rightarrow s^{****} = \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\mu_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}$$

$$x_1^{****} = 0$$

$$x_2^{****} = 0$$

$$x_3^{****} = \frac{1 - s^{****}}{1 + \tilde{b}_3} = \frac{1 - \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\mu_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}}{1 + \tilde{b}_3} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3) - \tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} =$$

$$= \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \Rightarrow x_3^{****} = \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)}{[\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)](1 + \tilde{b}_3)}$$

Άρα

$$y^{****} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)}{[\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)](1 + \tilde{b}_3)} \\ \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \end{bmatrix} \quad (2.51)$$

Για να έχει το y^{****} φυσική σημασία, θα πρέπει να ισχύει :

$$x_3^{****} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)}{[\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)](1 + \tilde{b}_3)} > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3) > 0 \Leftrightarrow$$

$$\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3) \quad (2.52)$$

και

$$s^{****} > 0 \Leftrightarrow \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3) > 0 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3) \quad (2.53)$$

Παρατηρούμε ότι αν ισχύει η (2.52) τότε αναγκαστικά ισχύει και η (2.53). Άρα καταλήγουμε ότι το σημείο ισορροπίας x^{**} υφίσταται αν και μόνο αν ισχύει η (2.52).

ΟΙΚΟΓΕΝΕΙΕΣ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ ΣΥΝΥΠΑΡΞΗΣ

1^η οικογένεια ισορροπίας Συνύπαρξης

Η συνύπαρξη μεταξύ των μικροοργανισμών 1 και 2 υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* > 0$, για το οποίο ισχύουν οι (2.18), (2.19), (2.20), (2.21), (2.22) και (2.23).

Ομοίως προκύπτουν και οι υπόλοιπες οικογένειες σημείων ισορροπίας συνύπαρξης.

2^η οικογένεια ισορροπίας Συνύπαρξης

Η συνύπαρξη μεταξύ των μικροοργανισμών 1 και 3 υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* > 0$, για το οποίο ισχύει:

$$\left. \begin{array}{l} \tilde{\mu}_1(s_c^*) - \tilde{b}_1 = 1 \\ \tilde{\mu}_3(s_c^*) - \tilde{b}_3 = 1 \end{array} \right\} \Leftrightarrow \left. \begin{array}{l} s_c^* = \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \\ s_c^* = \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \end{array} \right\} \quad (2.54)$$

Ακόμα θα πρέπει να ισχύουν τα παρακάτω:

$$s_c^* = 1 - (1 + \tilde{b}_1)x_{1c}^* - (1 + \tilde{b}_3)x_{2c}^* \Rightarrow x_{1c}^* = \frac{1 - s_c^*}{1 + \tilde{b}_1} - \frac{1 + \tilde{b}_3}{1 + \tilde{b}_1} x_{3c}^* \quad (2.55)$$

και

$$x_{3c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_3} \right) \quad (2.56)$$

Για να έχει φυσικό νόημα η παραπάνω οικογένεια σημείων ισοροπίας του (Σ4) θα πρέπει:

$$0 < s_c^* < 1$$

που δίνει

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1+\tilde{b}_1)(1+\tilde{K}_1) \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,3} > (1+\tilde{b}_3)(1+\tilde{K}_3) \quad (2.57)$$

Επίσης θα πρέπει να ισχύει ο παρακάτω περιορισμός για τις φυσικές παραμέτρους του συστήματος:

$$\frac{\tilde{K}_1(1+\tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1+\tilde{b}_1)} = \frac{\tilde{K}_3(1+\tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1+\tilde{b}_3)} \quad (2.58)$$

3^η οικογένεια ισοροπίας Συνύπαρξης

Η συνύπαρξη μεταξύ των μικροοργανισμών 2 και 3 υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* > 0$, για το οποίο ισχύει:

$$\left. \begin{array}{l} \tilde{\mu}_3(s_c^*) - \tilde{b}_3 = 1 \\ \tilde{\mu}_2(s_c^*) - \tilde{b}_2 = 1 \end{array} \right\} \Leftrightarrow \left. \begin{array}{l} s_c^* = \frac{\tilde{K}_3(1+\tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1+\tilde{b}_3)} \\ s_c^* = \frac{\tilde{K}_2(1+\tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1+\tilde{b}_2)} \end{array} \right\} \quad (2.59)$$

Ακόμα θα πρέπει να ισχύουν τα παρακάτω:

$$s_c^* = 1 - (1+\tilde{b}_3)x_{3c}^* - (1+\tilde{b}_2)x_{2c}^* \Rightarrow x_{3c}^* = \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_3} - \frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_3} x_{2c}^* \quad (2.60)$$

και

$$x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2} \right) \quad (2.61)$$

Για να έχει φυσικό νόημα η παραπάνω οικογένεια σημείων ισοροπίας του (Σ2) θα πρέπει:

$$0 < s_c^* < 1$$

που δίνει

$$\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3) \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) \quad (2.62)$$

Επίσης θα πρέπει να ισχύει ο παρακάτω περιορισμός για τις φυσικές παραμέτρους του συστήματος:

$$\frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} = \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \quad (2.63)$$

4^η οικογένεια ισορροπίας Συνύπαρξης

Η συνύπαρξη μεταξύ των μικροοργανισμών 1,2 και 3 υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* > 0$, για το οποίο ισχύει:

$$\left. \begin{array}{l} \tilde{\mu}_1(s_c^*) - \tilde{b}_1 = 1 \\ \tilde{\mu}_2(s_c^*) - \tilde{b}_2 = 1 \\ \tilde{\mu}_3(s_c^*) - \tilde{b}_3 = 1 \end{array} \right\} \Leftrightarrow \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} = \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} = \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \quad (2.64)$$

Ακόμα θα πρέπει να ισχύουν τα παρακάτω:

$$\begin{aligned} s_c^* &= 1 - (1 + \tilde{b}_1)x_{1c}^* - (1 + \tilde{b}_2)x_{2c}^* - (1 + \tilde{b}_3)x_{3c}^* \\ \Rightarrow x_{1c}^* &= \frac{1 - s_c^*}{1 + \tilde{b}_1} - \frac{1 + \tilde{b}_2}{1 + \tilde{b}_1}x_{2c}^* - \frac{1 + \tilde{b}_3}{1 + \tilde{b}_1}x_{3c}^* \end{aligned} \quad (2.65)$$

και

$$x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1 - s_c^*}{1 + \tilde{b}_2}\right) \text{ και } x_{3c}^* \in \left(0, \frac{1 - s_c^*}{1 + \tilde{b}_3}\right) \quad (2.66)$$

Για να έχει φυσικό νόημα η παραπάνω οικογένεια σημείων ισορροπίας του (Σ2) θα πρέπει:

$$0 < s_c^* < 1$$

που δίνει

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1), \tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3) \quad (2.67)$$

Επίσης θα πρέπει να ισχύει ο παρακάτω περιορισμός για τις φυσικές παραμέτρους του συστήματος:

$$\frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} = \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} = \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \quad (2.68)$$

2.2.2 ΜΕΛΕΤΗ ΑΣΥΜΠΤΩΤΙΚΗΣ ΕΥΣΤΑΘΕΙΑΣ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Όπως και με τη περίπτωση όπου μελετήσαμε τη δυναμική συμπεριφορά του μοντέλου ανταγωνισμού για δύο μικροοργανισμούς, έτσι και για τους τρεις μικροοργανισμούς, μελετάμε την ασυμπτωτική ευστάθεια των λύσεων ισορροπίας. Για τη μελέτη αυτή αρχικά θα πρέπει να ανασχηματιστεί ο Ιακωβιανός πίνακας A για κάθε μια από τις παραπάνω οικογένειες λύσεων. Στη συνέχεια υπολογίζουμε τις ιδιοτιμές κάθε πίνακα αντίστοιχα.

Ο Ιακωβιανός πίνακας A για το δυναμικό σύστημα (Σ4), είναι:

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}'_1(s) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & 0 & \tilde{\mu}'_1(s)x_1 \\ 0 & \tilde{\mu}'_2(s) - \tilde{b}_2 - 1 & 0 & \tilde{\mu}'_2(s)x_2 \\ 0 & 0 & \tilde{\mu}'_3(s) - \tilde{b}_3 - 1 & \tilde{\mu}'_3(s)x_3 \\ -\tilde{\mu}_1(s) & -\tilde{\mu}_2(s) & -\tilde{\mu}_3(s) & -1 - \sum_{i=1}^3 \tilde{\mu}'_i(s)x_i \end{bmatrix} \quad (2.69)$$

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 1^{ου} ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το πρώτο σημείο ισορροπίας, $y^* = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$, ο πίνακας A προκύπτει:

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 - 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tilde{\mu}_3(1) - \tilde{b}_3 - 1 & 0 \\ -\tilde{\mu}_1(1) & -\tilde{\mu}_2(1) & -\tilde{\mu}_3(1) & -1 \end{bmatrix} \quad (2.70)$$

Για τον πίνακα (2.51) ισχύει ότι είναι κάτω τριγωνικός, άρα οι ιδιοτιμές του είναι ίσες με τα στοιχεία της κυρίας διαγώνιου του πίνακα A . Δηλαδή οι ιδιοτιμές είναι:

$$\lambda_1 = \tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 - 1, \lambda_2 = \tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 - 1, \lambda_3 = \tilde{\mu}_3(1) - \tilde{b}_3 - 1 \text{ και } \lambda_4 = -1.$$

Για να είναι το x^* τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει όλες οι ιδιοτιμές να έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος.

Θα πρέπει να ισχύει:

$$\tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 - 1 < 0 \Rightarrow \tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 < 1$$

$$\tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 - 1 < 0 \Rightarrow \tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 < 1 \quad (2.71)$$

$$\tilde{\mu}_3(1) - \tilde{b}_3 - 1 < 0 \Rightarrow \tilde{\mu}_3(1) - \tilde{b}_3 < 1$$

Ισχύει συνολικά:

$$\begin{aligned}
\tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 &< 1 \\
\tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 &< 1 \\
\tilde{\mu}_3(1) - \tilde{b}_3 &< 1
\end{aligned} \tag{2.72}$$

Η οποία δίνει:

$$\begin{aligned}
\tilde{\mu}_1(1) - \tilde{b}_1 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,1}}{\tilde{K}_1 + 1} < (1 + \tilde{b}_1) \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1) \\
\tilde{\mu}_2(1) - \tilde{b}_2 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2}}{\tilde{K}_2 + 1} < (1 + \tilde{b}_2) \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) \\
\tilde{\mu}_3(1) - \tilde{b}_3 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,3}}{\tilde{K}_3 + 1} < (1 + \tilde{b}_3) \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)
\end{aligned}$$

Θα πρέπει δηλαδή να ισχύει:

$$\begin{aligned}
\tilde{\mu}_{\max,1} &< (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1) \\
\tilde{\mu}_{\max,2} &< (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2) \\
\tilde{\mu}_{\max,3} &< (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)
\end{aligned} \tag{2.73}$$

Για να είναι λοιπόν το σημείο ισορροπίας, y^* τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η σχέση (2.71).

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 2^ο ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το 2^ο σημείο ισορροπίας, $y^{**} =$
$$\begin{bmatrix} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} \\ 0 \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \end{bmatrix}$$
, ο πίνακας A είναι:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \tilde{\mu}'_1(s^{**})x_1^{**} \\ 0 & \tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 - 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 - 1 & 0 \\ -\tilde{\mu}_1(s^{**}) & -\tilde{\mu}_2(s^{**}) & -\tilde{\mu}_3(s^{**}) & -1 - \mu'_1(s^{**})x_1^{**} \end{bmatrix} \quad (2.74)$$

Υπολογισμός των ιδιοτιμών του A

$$(\lambda I - A) = \begin{bmatrix} \lambda & 0 & 0 & -\tilde{\mu}'_1(s^{**})x_1^{**} \\ 0 & \lambda - (\tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 - 1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda - (\tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 - 1) & 0 \\ \tilde{\mu}_1(s^{**}) & \tilde{\mu}_2(s^{**}) & \tilde{\mu}_3(s^{**}) & \lambda + (1 + \tilde{\mu}'_1(s^{**})x_1^{**}) \end{bmatrix} \quad (2.75)$$

Οι ιδιοτιμές του A , είναι όλα τα λ για τα οποία ισχύει: $\det(\lambda \cdot I - A) = 0$.

$$p(\lambda) = \left[\lambda - (\tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 - 1) \right] \cdot \left[\lambda - (\tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 - 1) \right] \cdot \left[\underbrace{\lambda^2 + (1 + \tilde{\mu}'_1(s^{**})x_1^{**})\lambda + \tilde{\mu}'_1(s^{**})\tilde{\mu}_1(s^{**})x_1^{**}}_{F(\lambda)} \right] \quad (2.76)$$

Για να είναι το y^{**} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει οι ρίζες του χαρακτηριστικού πολυωνύμου $p(\lambda) = \det(\lambda I - A)$, να έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος.

Οι δύο ιδιοτιμές (ρίζες του $p(\lambda)$) του χαρακτηριστικού πολυωνύμου, είναι

$$\lambda_1 = \tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 - 1, \lambda_2 = \tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 - 1$$

Θα πρέπει λοιπόν να ισχύει $\lambda_1, \lambda_2 < 0$

$$\tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 - 1 < 0 \Rightarrow \tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 < 1$$

και

(2.77)

$$\tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 - 1 < 0 \Rightarrow \tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 < 1$$

Και το τριώνυμο $F(\lambda)$, έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος. Για να συμβαίνει αυτό πρέπει:

$$1 + \tilde{\mu}'_1(s^{**})x_1^{**} > 0 \quad \text{και} \quad \mu'_1(s^{**})\mu_1(s^{**})x_1^{**} > 0$$

Που ισχύει αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}'_1(s^{**}) > 0$$

$$\text{που ισχύει γιατί } \tilde{\mu}'_1(s^{**}) = \frac{\tilde{K}_1 \tilde{\mu}_{\max,1}}{(\tilde{K}_1 + s^{**})^2} > 0$$

Το τριώνυμο $F(\lambda)$, πράγματι έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος και επομένως για να είναι το y^{**} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.77) η οποία δίνει:

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} s^{**}}{\tilde{K}_2 + s^{**}} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \frac{\tilde{K}_2 + s^{**}}{s^{**}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) + \tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2) \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)} \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2}}{(1 + \tilde{b}_2)} < 1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \end{aligned}$$

και

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} s^{**}}{\tilde{K}_3 + s^{**}} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \frac{\tilde{K}_3 + s^{**}}{s^{**}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) + \tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3) \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)} \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,3}}{(1 + \tilde{b}_3)} < 1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \end{aligned}$$

Προκύπτει δηλαδή :

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \quad \text{και} \quad \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right] \quad (2.78)$$

Το y^{**} είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές για αν και μόνον αν ικανοποιούνται οι ανισότητες (2.78) και (2.46)

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 3^{ου} ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το 3^ο σημείο ισορροπίας, $y^{***} =$
$$\begin{bmatrix} 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{bmatrix}$$
, ο πίνακας A είναι

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***} \\ 0 & 0 & \tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 - 1 & 0 \\ -\tilde{\mu}_1(s^{***}) & -\tilde{\mu}_2(s^{***}) & -\tilde{\mu}_3(s^{***}) & -1 - \tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***} \end{bmatrix} \quad (2.79)$$

Υπολογισμός των ιδιοτιμών του A

$$(\lambda I - A) = \begin{bmatrix} \lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 - 1) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 & -\tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***} \\ 0 & 0 & \lambda - (\tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 - 1) & 0 \\ \tilde{\mu}_1(s^{***}) & \tilde{\mu}_2(s^{***}) & \tilde{\mu}_3(s^{***}) & \lambda + (1 + \tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***}) \end{bmatrix} \quad (2.80)$$

Οι ιδιοτιμές του A, είναι όλα τα λ για τα οποία ισχύει: $\det(\lambda \cdot I - A) = p(\lambda) = 0$.

$$p(\lambda) = -[\lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 - 1)] \cdot [\lambda - (\tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 - 1)] \cdot \underbrace{\left[\lambda^2 + (1 + \tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***})\lambda + (\tilde{\mu}_2(s^{***})\tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***}) \right]}_{\Phi(\lambda)} \quad (2.81)$$

Οι ιδιοτιμές του $p(\lambda)$, είναι

$$\lambda_1 = \tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 - 1 \quad \text{και} \quad \lambda_2 = \tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 - 1$$

Για να είναι το y^{***} ασυμπτωτικά ευσταθές θα πρέπει να ισχύει $\lambda_1, \lambda_2 < 0$

$$\tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 < 1$$

και (2.82)

$$\tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 < 1$$

Πρέπει επίσης το $\Phi(\lambda)$ να έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος. Για να συμβαίνει αυτό πρέπει:

$$1 + \tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***} > 0 \text{ και } (\tilde{\mu}_2(s^{***})\tilde{\mu}'_2(s^{***})x_2^{***}) > 0$$

Οι παραπάνω ανισότητες ισχύουν αν και μόνο αν:

$$\tilde{\mu}'_2(s^{***}) > 0$$

$$\text{που ισχύει γιατί } \tilde{\mu}'_2(s^{***}) = \frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} \tilde{K}_2}{(\tilde{K}_2 + s^{***})^2} > 0 .$$

Το τριώνυμο $\Phi(\lambda)$, πράγματι έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος και επομένως για να είναι το y^{***} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.82) η οποία δίνει:

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max, 1} s^{***}}{\tilde{K}_1 + s^{***}} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max, 1} < (1 + \tilde{b}_1) \frac{\tilde{K}_1 + s^{***}}{s^{***}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max, 1} < (1 + \tilde{b}_1) + \tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1) \frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} - (1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)} \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max, 1}}{(1 + \tilde{b}_1)} < 1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \end{aligned}$$

και

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max, 3} s^{***}}{\tilde{K}_3 + s^{***}} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max, 3} < (1 + \tilde{b}_3) \frac{\tilde{K}_3 + s^{***}}{s^{***}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max, 3} < (1 + \tilde{b}_3) + \tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3) \frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} - (1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)} \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max, 3}}{(1 + \tilde{b}_3)} < 1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max, 2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \end{aligned}$$

Προκύπτει δηλαδή :

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right] \quad (2.83)$$

Το y^{***} είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές όταν ικανοποιούνται οι ανισότητες (2.49) και (2.83).

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ 4^ο ΣΗΜΕΙΟΥ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

Για το 4^ο σημείο ισορροπίας, $y^{****} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)}{[\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)](1 + \tilde{b}_3)} \\ \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \end{bmatrix}$, ο πίνακας A είναι

$$A = \begin{bmatrix} \tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 - 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 - 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \tilde{\mu}_3'(s^{****})x_3^{****} \\ -\tilde{\mu}_1(s^{****}) & -\tilde{\mu}_2(s^{****}) & -\tilde{\mu}_3(s^{****}) & -1 - \tilde{\mu}_3'(s^{****})x_3^{****} \end{bmatrix} \quad (2.84)$$

Υπολογισμός των ιδιοτιμών του A

$$(\lambda I - A) = \begin{bmatrix} \lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 - 1) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda - (\tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 - 1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda & -\tilde{\mu}'_3(s^{****}) \cdot x_3^{****} \\ \tilde{\mu}_1(s^{****}) & \tilde{\mu}_2(s^{****}) & \tilde{\mu}_3(s^{****}) & \lambda + (1 + \tilde{\mu}'_3(s^{****}) x_3^{****}) \end{bmatrix} \quad (2.85)$$

Οι ιδιοτιμές του A, είναι όλα τα λ για τα οποία ισχύει: $\det(\lambda I - A) = 0$

$$p(\lambda) = [\lambda - (\tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 - 1)] [\lambda - (\tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 - 1)] \underbrace{\left[\lambda^2 + (1 + \tilde{\mu}'_3(s^{****}) x_3^{****}) \lambda + (\tilde{\mu}_3(s^{****}) \tilde{\mu}'_3(s^{****}) x_3^{****}) \right]}_{P(\lambda)} \quad (2.86)$$

Δύο ιδιοτιμές του $p(\lambda)$ είναι $\lambda_1 = \tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 - 1$ και $\lambda_2 = \tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 - 1$, θα πρέπει σύμφωνα και με τις αναλύσεις των προηγούμενων σημείων ισορροπίας να είναι:

$$\tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 < 1$$

$$\text{και} \quad (2.87)$$

$$\tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 < 1$$

Και το $P(\lambda)$ να έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος. Για να συμβαίνει αυτό πρέπει:

$$1 + \tilde{\mu}'_3(s^{****}) x_3^{****} > 0 \quad \text{και} \quad (\tilde{\mu}_3(s^{****}) \tilde{\mu}'_3(s^{****}) \cdot x_3^{****}) > 0$$

Οι παραπάνω ανισότητες ισχύουν αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}'_3(s^{****}) > 0$$

$$\text{που ισχύει γιατί } \tilde{\mu}'_3(s^{****}) = \frac{\tilde{\mu}_{\max, 3} \tilde{K}_3}{(\tilde{K}_3 + s^{****})^2} > 0 .$$

Το τριώνυμο $P(\lambda)$, πράγματι έχει ρίζες με αρνητικό πραγματικό μέρος και επομένως για να είναι το y^{****} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.87) η οποία δίνει:

$$\begin{aligned} \tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 < 1 &\Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} s^{****}}{\tilde{K}_1 + s^{****}} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \frac{\tilde{K}_1 + s^{****}}{s^{****}} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) + \tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1) \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)} \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,1}}{(1 + \tilde{b}_1)} < 1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right] \end{aligned}$$

$$\tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 < 1 \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} s^{****}}{\tilde{K}_2 + s^{****}} \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \frac{\tilde{K}_2 + s^{****}}{s^{****}} \Leftrightarrow$$

και

$$\Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) + \tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2) \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)} \Leftrightarrow \frac{\tilde{\mu}_{\max,2}}{(1 + \tilde{b}_2)} < 1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

Προκύπτει δηλαδή :

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right] \text{ και } \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right] \quad (2.88)$$

Το y^{****} είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές όταν ικανοποιούνται οι ανισότητες (2.88) και (2.52).

ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΣΥΝΥΠΑΡΞΗΣ

Τα τρία πρώτα σημεία συνύπαρξης παρουσιάζουν συνύπαρξη των τριών μικροοργανισμών ανά δύο ζεύγη, δηλαδή στην 1^η λύση συνυπάρχουν οι μικροοργανισμοί 1 και 2, στην 2^η λύση συνυπάρχουν οι μικροοργανισμοί 1 και 3 και στην 3^η λύση συνυπάρχουν οι μικροοργανισμοί 2 και 3. Χρησιμοποιώντας το θεώρημα που αναφέρεται στο χαρακτηρισμό της ασυμπτωτικής ευστάθειας της λύσης όπου δύο μικροοργανισμοί μπορούν να συνυπάρξουν, αποδεικνύεται ότι οι λύσεις αυτές **δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθείς**.

Ανάλυση σημείου συνύπαρξης και των τριών μικροοργανισμών

Η συνύπαρξη μεταξύ των μικροοργανισμών 1,2 και 3 υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* > 0$, για το οποίο ισχύουν οι (2.63), (2.64), (2.65), (2.66) και (2.67).

Για το σημείο ισορροπίας της συνύπαρξης, $y_c^* = \begin{bmatrix} x_{1c}^* \\ x_{2c}^* \\ x_{3c}^* \\ s_c^* \end{bmatrix}$, προκύπτει ότι η συνύπαρξη

υφίσταται μόνο αν ισχύουν οι (2.64), (2.65), (2.66), (2.67) και (2.68). Η σχέση (2.65), παριστάνει ένα ευθύγραμμο τμήμα το οποίο επαληθεύουν άπειρες τετράδες της μορφής

$$y = \left(\frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x_{2c}^* - \left(\frac{1+\tilde{b}_3}{1+\tilde{b}_1} \right) x_{3c}^*, x_{2c}^*, s_c^* \right) \text{ με } x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2} \right) \text{ και } x_{3c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_3} \right).$$

Υπάρχουν λοιπόν άπειρα σημεία ισορροπίας που ικανοποιούν της σχέσεις (2.64), (2.65), (2.66), (2.67) και (2.68). (ικανές και αναγκαίες συνθήκες για τη συνύπαρξη). Για τα σημεία αυτά δεν είναι απαραίτητο να χρησιμοποιήσουμε τον Ιακωβιανό πίνακα και την εύρεση των ιδιοτιμών του για την ανάλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας.

Έστω λοιπόν ένα αυθαίρετο σημείο $y = \left(\frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x_{2c}^* - \left(\frac{1+\tilde{b}_3}{1+\tilde{b}_1} \right) x_{3c}^*, x_{2c}^*, s_c^* \right)$,

$x_{2c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2} \right)$ και $x_{3c}^* \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_3} \right)$, που ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα (2.65) και έστω

ότι αυτό είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Τότε κάθε λύση $y(t)$ του (Σ4) με αρχική συνθήκη $y(0) = y_0$ όπου y_0 ένα σημείο επαρκώς κοντά στο y θα ικανοποιεί $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y$. Όμως

αν το $y_0 = \left(\frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1} \right) x_2 - \left(\frac{1+\tilde{b}_3}{1+\tilde{b}_1} \right) x_3, x_2, x_3, s_c^* \right)$ με $x_2 \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_2} \right)$ και

$x_3 \in \left(0, \frac{1-s_c^*}{1+\tilde{b}_3} \right)$, τότε είναι σημείο που ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα των σημείων

συνύπαρξης. Άρα θα ισχύει $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y_0 \neq y$, γιατί το y_0 είναι και αυτό σημείο ισορροπίας που ικανοποιεί την (2.65).

Άρα καταλήγουμε σε **ΑΤΟΠΟ**. Η λύση της συνύπαρξης **ΔΕΝ** είναι ασυμπτωτικά ευσταθής.

Μπορούμε να επεκτείνουμε το παραπάνω θεώρημα και για την περίπτωση n μικροοργανισμών. Το σύστημα των διαφορικών εξισώσεων είναι :

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (\tilde{\mu}_i(s) - \tilde{b}_i - 1) \cdot x_i, \quad i = 1, \dots, n \\ \dot{s} &= 1 - s - \sum_{i=1}^n \tilde{\mu}_i(s) \cdot x_i \\ i &= 1, \dots, n \end{aligned} \quad (\Sigma)$$

Έστω ότι υπάρχει σημείο συνύπαρξης s^*_c με $0 < s^*_c < 1$ για το οποίο συνυπάρχουν περισσότεροι από δύο μικροοργανισμοί. Τότε το σημείο αυτό **ΔΕΝ** είναι **ασυμπτωτικά ευσταθές**.

Απόδειξη

Αν υπάρχει σημείο ισορροπίας $y_c = (x_{1c}, x_{2c}, x_{3c}, s_c)$ στο οποίο υπάρχει συνύπαρξη (δηλαδή $x_{1c} > 0, x_{2c} > 0, x_{3c} > 0$), τότε θα ικανοποιούνται οι σχέσεις: (2.39) και (2.40), ενώ ισχύει και η σχέση $\tilde{\mu}_3(s_c) = 1 + \tilde{b}_3$, έχουμε δηλαδή:

$$\tilde{\mu}_1(s_c) = 1 + \tilde{b}_1$$

$$\tilde{\mu}_2(s_c) = 1 + \tilde{b}_2$$

$$\tilde{\mu}_3(s_c) = 1 + \tilde{b}_3$$

Οι (2.41) και (2.42) θα γίνουν:

$$x_{1c} = \frac{1 - s_c}{1 + \tilde{b}_1} - \frac{1 + \tilde{b}_2}{1 + \tilde{b}_1} x_{2c} - \frac{1 + \tilde{b}_3}{1 + \tilde{b}_1} x_{3c} \quad (2.89)$$

$$x_{2c} \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_2}\right), x_{3c} \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_3}\right) \text{ και } s_c \in (0,1) \quad (2.90)$$

Παρατηρούμε ότι αναγκαστικά έχουμε άπειρα σημεία ισορροπίας στα οποία έχουμε συνύπαρξη.

Έστω λοιπόν ένα αυθαίρετο σημείο $y = \left(\frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_1} - \left(\frac{1+\tilde{b}_2}{1+\tilde{b}_1}\right)x_{2c} - \left(\frac{1+\tilde{b}_3}{1+\tilde{b}_1}\right)x_{3c}, x_{2c}, x_{3c}, s_c\right)$,

$x_{2c} \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_2}\right), x_{3c} \in \left(0, \frac{1-s_c}{1+\tilde{b}_3}\right)$, που ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα (2.89) και έστω ότι

αυτό είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Τότε κάθε λύση $y(t)$ του (Σ4) με αρχική συνθήκη $y(0) = y_0$ όπου y_0 ένα σημείο επαρκώς κοντά στο y θα ικανοποιεί $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y$. Όμως αν το y_0 τότε είναι σημείο που ανήκει στο ευθύγραμμο τμήμα των σημείων συνύπαρξης. Άρα θα ισχύει $\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = y_0 \neq y$, γιατί το y_0 είναι και αυτό σημείο ισορροπίας που ικανοποιεί την (2.89).

Άρα καταλήγουμε σε **ΑΤΟΠΟ**. Η λύση της συνύπαρξης **ΔΕΝ** είναι ασυμπτωτικά ευσταθής.

Η απόδειξη έχει ολοκληρωθεί. \triangleleft

ΣΥΝΟΠΤΙΚΑ ΕΧΟΥΜΕ:

1. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$, $\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$

τότε έχουμε ένα σημείο ισορροπίας:

το y^* (washout), το οποίο **είναι LAS**.

2. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$

τότε έχουμε δύο σημεία ισορροπίας:

Α) το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS**.

B) το y^{****} , το οποίο είναι LAS, αν και μόνο αν

$$\tilde{\mu}_1(s^{****}) - \tilde{b}_1 < 1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3}(1 + \tilde{b}_1) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από την ανισότητα

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1).$$

και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1) < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3).$$

Και

$$\tilde{\mu}_2(s^{****}) - \tilde{b}_2 < 1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3}(1 + \tilde{b}_2) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από την ανισότητα

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2).$$

και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2) < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3).$$

3 .Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$ τότε έχουμε τουλάχιστον τρία σημεία ισορροπίας:

A) το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS**.

B) το y^{***} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

Γ) το y^{****} , το οποίο **είναι LAS**, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,3} = (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, τότε έχουμε συνύπαρξη, της οποίας τα σημεία ισορροπίας δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή.

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, τότε αναγκαστικά ισχύει η ανισότητα

$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$, που σημαίνει ότι η περίπτωση όπου

$\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$ δεν

είναι δυνατόν να υφίσταται.

Άρα θα έχουμε το πολύ ένα σημείο ισορροπίας το οποίο θα είναι LAS σε κάθε περίπτωση.

4. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$ τότε έχουμε δύο σημεία ισορροπίας:

Α) το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS**.

Β) το y^{***} , το οποίο **είναι LAS**, αν

$$\tilde{\mu}_1(s^{***}) - \tilde{b}_1 < 1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} (1 + \tilde{b}_1) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από την ανισότητα

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1).$$

και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1) < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2).$$

Και

$$\tilde{\mu}_3(s^{***}) - \tilde{b}_3 < 1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} (1 + \tilde{b}_3) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από την ανισότητα

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3).$$

και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3) < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2).$$

5. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$ τότε έχουμε τουλάχιστον τρία σημεία ισορροπίας:

A) το y^* (washout), το οποίο δεν είναι LAS.

B) το y^{**} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

Γ) το y^{***} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,1} = (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, τότε έχουμε συνύπαρξη, της οποίας τα σημεία ισορροπίας δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή.

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$, τότε αναγκαστικά ισχύει η ανισότητα

$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$, που σημαίνει ότι η περίπτωση

που $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$ και $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$ δεν

είναι δυνατόν να υφίσταται.

Άρα θα έχουμε το πολύ ένα σημείο ισορροπίας το οποίο θα είναι LAS σε κάθε περίπτωση.

6. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$ τότε έχουμε τουλάχιστον τρία σημεία ισορροπίας:

A) το y^* (washout), **το οποίο δεν είναι LAS.**

B) το y^{**} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

Γ) Το y^{***} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,1} = (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$, τότε έχουμε συνύπαρξη, της οποίας τα σημεία ισορροπίας δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή.

Αν ισχύει $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$, τότε αναγκαστικά ισχύει η ανισότητα

$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$, που σημαίνει ότι η περίπτωση

που $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$ δεν

είναι δυνατό να υφίσταται..

Άρα θα έχουμε το πολύ ένα σημείο ισορροπίας το οποίο θα είναι LAS σε κάθε περίπτωση.

7. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$ τότε έχουμε δύο σημεία ισορροπίας:

A) το y^* (washout), **το οποίο δεν είναι LAS.**

B) το y^{**} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_2(s^{**}) - \tilde{b}_2 < 1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} (1 + \tilde{b}_2) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από την ανισότητα

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2).$$

και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2) < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1).$$

Και

$$\tilde{\mu}_3(s^{**}) - \tilde{b}_3 < 1 \Leftrightarrow \tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} (1 + \tilde{b}_3) \left[\frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

Όμως η παραπάνω ανισότητα προκύπτει άμεσα από την ανισότητα

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3).$$

και την ανισότητα $(1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3) < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$, που ισχύει γιατί

$$\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1).$$

8. Αν $\tilde{\mu}_{\max,1} > (1 + \tilde{K}_1)(1 + \tilde{b}_1)$, $\tilde{\mu}_{\max,2} > (1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2)$ και $\tilde{\mu}_{\max,3} > (1 + \tilde{K}_3)(1 + \tilde{b}_3)$ τότε

έχουμε τουλάχιστον τέσσερα σημεία ισοροπίας:

Α)το y^* (washout), το οποίο **δεν είναι LAS**.

Β)το y^{**} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

και

$$\tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_1} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)}{(1 + \tilde{b}_1)} \right]$$

Γ)το y^{***} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,3} < (1 + \tilde{b}_3) \left[1 + \frac{\tilde{K}_3}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right]$$

και

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_2} \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}{(1 + \tilde{b}_2)} \right].$$

Δ)Το y^{****} , το οποίο είναι LAS, αν

$$\tilde{\mu}_{\max,1} < (1 + \tilde{b}_1) \left[1 + \frac{\tilde{K}_1}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right]$$

και

$$(1 + \tilde{K}_2)(1 + \tilde{b}_2) < \tilde{\mu}_{\max,2} < (1 + \tilde{b}_2) \left[1 + \frac{\tilde{K}_2}{\tilde{K}_3} \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)}{(1 + \tilde{b}_3)} \right].$$

3^ο ΚΕΦΑΛΑΙΟ

ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

3.1 ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ 2 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ

Μελετάμε τον ανταγωνισμό μεταξύ δύο μικροοργανισμών στο μοντέλο του χημειοστάτη για ένα περιοριστικό υπόστρωμα. Ένα τυπικό παράδειγμα είναι ο ανταγωνισμός μεταξύ των μικροοργανισμών *E.coli* και *Vinelandii* σε αντιδραστήρα συνεχούς έργου που ακολουθεί το μοντέλο του χημειοστάτη. Η συγκέντρωση του περιοριστικού υποστρώματος στη τροφοδοσία (γλυκόζη) είναι $S_0 = 5 \text{ g/l}$.

Και οι δύο μικροοργανισμοί ακολουθούν την κινητική Monod, σαν μοντέλο ειδικού ρυθμού ανάπτυξης της κυτταρικής τους μάζας. Το σύστημα των διαφορικών εξισώσεων που ακολουθούν αυτό το μοντέλο του ανταγωνισμού, είναι το (Σ2).

Οι φυσικές παράμετροι για τους δύο μικροοργανισμούς είναι, (βλέπε[17]):

E.coli:

μέγιστος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης, $\mu_{\max,1} = 1 \text{ h}^{-1}$,
σταθερά κορεσμού, $K_1 = 0.01 \text{ g/l}$
ρυθμός θνησιμότητας, $b_1 = 0.05 \text{ h}^{-1}$.
συντελεστής μετατροπής, $Y_1 = 0.5 \text{ g dw/g γλυκόζης}$.

Vinelandii:

μέγιστος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης, $\mu_{\max,2} = 1.5 \text{ h}^{-1}$,
σταθερά κορεσμού, $K_2 = 0.02 \text{ g/l}$
ρυθμός θνησιμότητας, $b_2 = 0.1 \text{ h}^{-1}$.
συντελεστής μετατροπής, $Y_2 = 0.35 \text{ g dw/g γλυκόζης}$.

3.1.1 ΑΝΑΛΥΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

- Το 1^ο σημείο ισορροπίας του συστήματος είναι το y^* (washout),

$$y^* = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$

Το y^* , έχει πάντα φυσική σημασία. Μπορούμε λοιπόν να εξετάσουμε πότε αυτό είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Όπως αναλύθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, για να είναι το y^* τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS), θα πρέπει να ισχύει η (2.27). Στην οποία αν

αντικαταστήσουμε με τις $\tilde{\mu}_{\max,1} = \frac{\mu_{\max,1}}{D}$, $\tilde{K}_1 = \frac{K_1}{S_0}$ και $\tilde{b}_1 = \frac{b_1}{D}$, προκύπτει ότι το πεδίο τιμών του συντελεστή αραίωσης D είναι:

$$D > 1.394h^{-1} \quad (3.1)$$

- Το 2^ο σημείο ισοροπίας του συστήματος y^{**} είναι

$$y^{**} = \begin{bmatrix} 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} \\ \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{bmatrix}$$

Για να έχει το y^{**} φυσική σημασία, θα πρέπει να ισχύει η (2.13), ενώ για να είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.32). Αναλύοντας περαιτέρω τις παραπάνω ανισότητες, η (2.13) και η (2.32), δίνουν ότι για να είναι το y^{**} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS) θα πρέπει:

$$0.563h^{-1} < D < 1.394h^{-1} \quad (3.2)$$

- Το 3^ο σημείο ισοροπίας του συστήματος y^{***} είναι

$$\text{Άρα, } y^{***} = \begin{bmatrix} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \end{bmatrix}$$

Για να έχει το y^{***} φυσική σημασία, θα πρέπει να ισχύει η (2.13), ενώ για να είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, θα πρέπει να ισχύει η (2.32). Αναλύοντας περαιτέρω τις παραπάνω ανισότητες, η (2.13) και η (2.32), δίνουν ότι για να είναι το y^{***} τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS) θα πρέπει ευσταθές:

$$0 < D < 0.563h^{-1} \quad (3.3)$$

- ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΩΝ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ ΣΥΝΥΠΑΡΞΗΣ

Η συνύπαρξη σύμφωνα με τα προηγούμενα, υφίσταται μόνο αν υπάρχει $s_c^* > 0$, για το οποίο ισχύει:

$$\left. \begin{array}{l} \tilde{\mu}_1(s_c^*) - \tilde{b}_1 = 1 \\ \tilde{\mu}_2(s_c^*) - \tilde{b}_2 = 1 \end{array} \right\} \Leftrightarrow \left. \begin{array}{l} s_c^* = \frac{\tilde{K}_1 \cdot (1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \\ s_c^* = \frac{\tilde{K}_2 \cdot (1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{array} \right\}$$

Η λύση της (2.18), θα πρέπει να ισχύει για τις φυσικές παραμέτρους του συστήματος είναι:

$$\frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} = \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)}$$

Αναλύοντας την παραπάνω ανισότητα, προκύπτει ότι ο συντελεστής αραίωσης για το σημείο ισορροπίας της συνύπαρξης είναι: $D = 0.563$. Για την τιμή $D = 0.563$, η τιμή της συγκέντρωσης του περιοριστικού υποστρώματος στο οποίο επικρατεί η συνύπαρξη προκύπτει από την (2.18): $s_c^* = 0.00312$ και το ευθύγραμμο τμήμα της συνύπαρξης (2.19), θα είναι:

$$x_{1c}^* = \frac{1 - s_c^*}{1 + \tilde{b}_1} - \frac{1 + \tilde{b}_2}{1 + \tilde{b}_1} x_{2c}^* \Rightarrow x_{1c}^* = \frac{1 - 0.00312}{1 + \frac{0.05}{0.56}} - \frac{1 + \frac{0.10}{0.56}}{1 + \frac{0.05}{0.56}} x_{2c}^* \Rightarrow x_{1c}^* = \frac{0.996}{1.09} - \frac{1.179}{1.09} x_{2c}^*$$

$$\Rightarrow x_{1c}^* = 0.91 - 1.08x_{2c}^*$$

$$\text{με } x_{2c}^* \in (0, 0.842).$$

Πράγματι η (2.19), αποτελεί ένα ευθύγραμμο τμήμα το οποίο επαληθεύουν άπειρα σημεία..

Συγκεντρωτικά παρουσιάζεται ο πίνακας στον οποίο παρουσιάζονται οι περιοχές των τιμών του συντελεστή αραίωσης, για τις οποίες κάθε σημείο ισορροπίας υφίσταται και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Πίνακας 2: Περιοχή τιμών D και ασυμπτωτική ευστάθεια Σ.Ι.

	y^*	y^{**}	y^{***}
$D > 1.394h^{-1}$	LAS		
$0.563h^{-1} < D < 1.394h^{-1}$		LAS	
$D = 0.563h^{-1}$			
$0h^{-1} < D < 0.563h^{-1}$			LAS

3.1.2 ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΤΩΝ ΛΥΣΕΩΝ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ (Σ2)

Η παραπάνω ανάλυση είχε σαν αποτέλεσμα την εύρεση των πεδίων τιμών του συντελεστή αραίωσης για τις οποίες κάθε σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Αυτό ουσιαστικά σημαίνει ότι σε μεγάλο χρονικό διάστημα, η λύση του συστήματος τείνει να είναι το σημείο ισορροπίας.

Μπορούμε λοιπόν τώρα να κάνουμε δοκιμές για μερικές τιμές του συντελεστή αραίωσης (D) και με τη βοήθεια του λογισμικού EXCEL, να εξετάσουμε αν όντως τα σημεία ισορροπίας επαληθεύονται και γραφικά.

Για την επίλυση θα χρησιμοποιήσουμε την προς τα εμπρός παράγωγο Euler με βήμα διακριτοποίησης $h = 0.001$. Σε όλες τις γραφικές παραστάσεις χρησιμοποιούνται οι αδιάστατες μεταβλητές που ορίζονται από τις (2.1), (2.2), (2.3), (2.4).

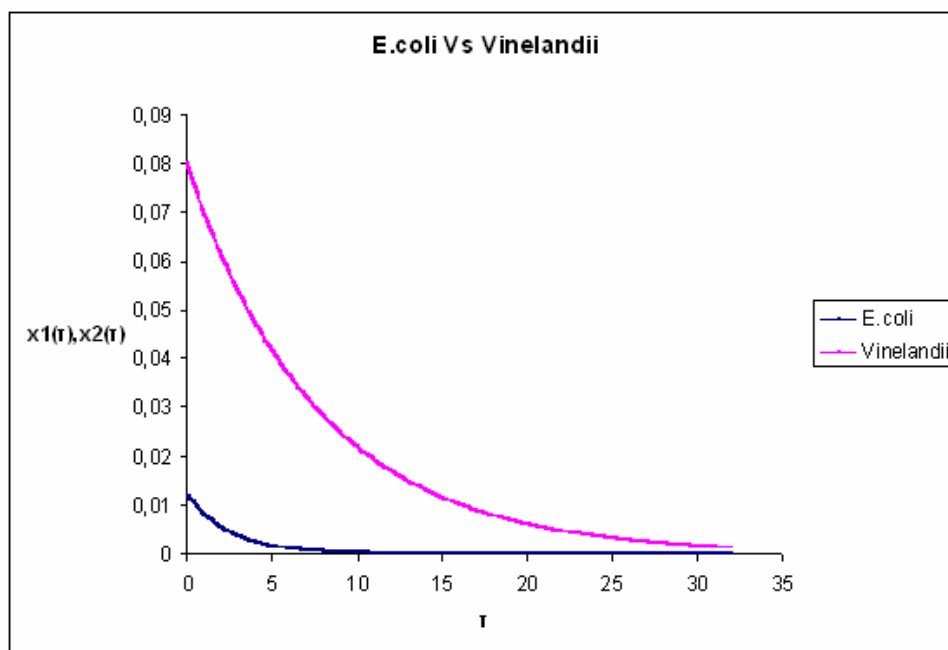
A) Για $D = 1.6h^{-1} > 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 1,2.

2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 3,4.

3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 5,6.

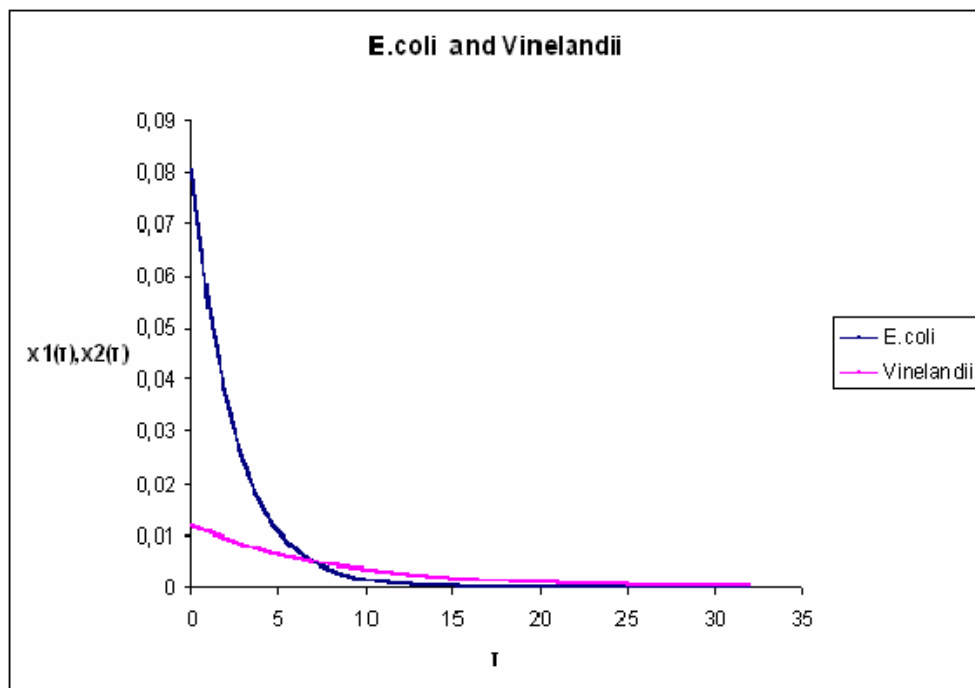
Προκύπτουν οι εξής γραφικές παραστάσεις:



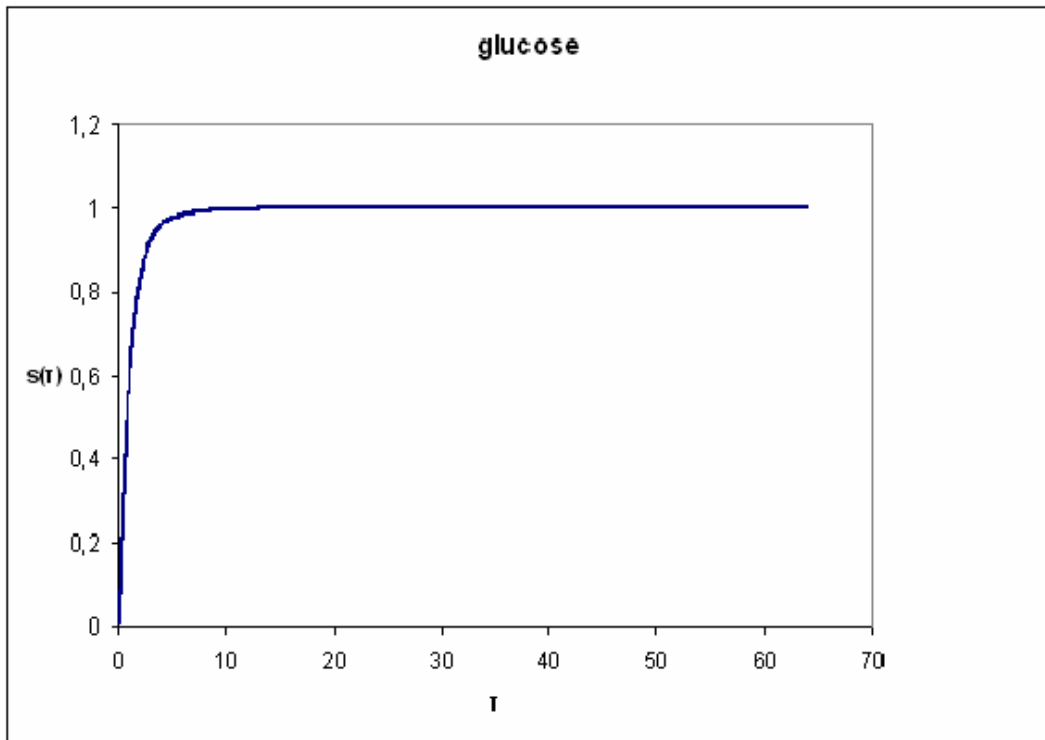
Εικόνα 1:Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



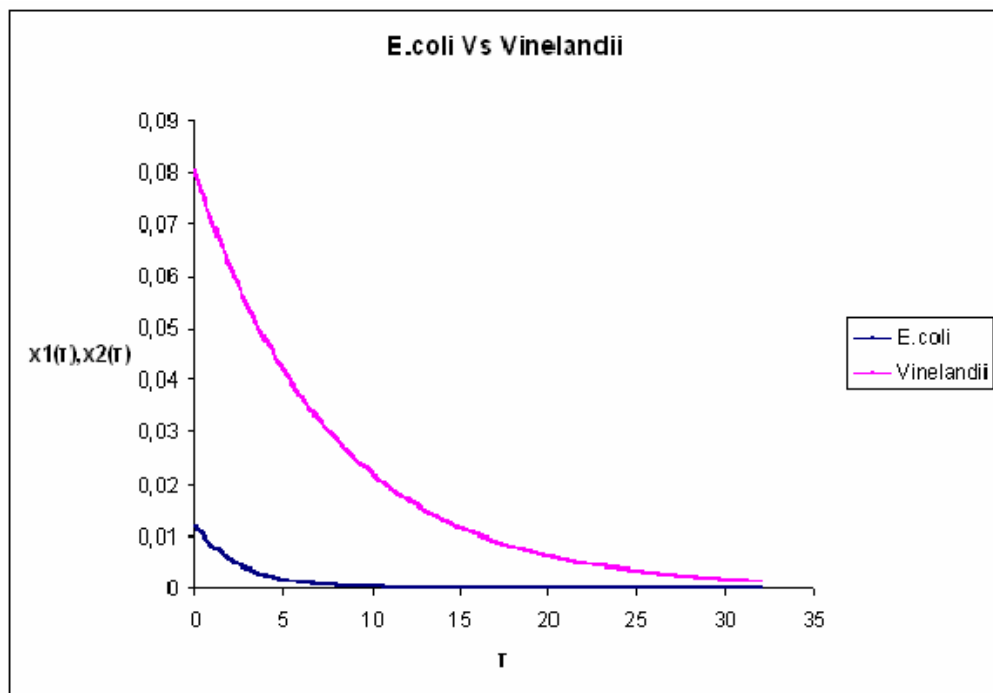
Εικόνα 2: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



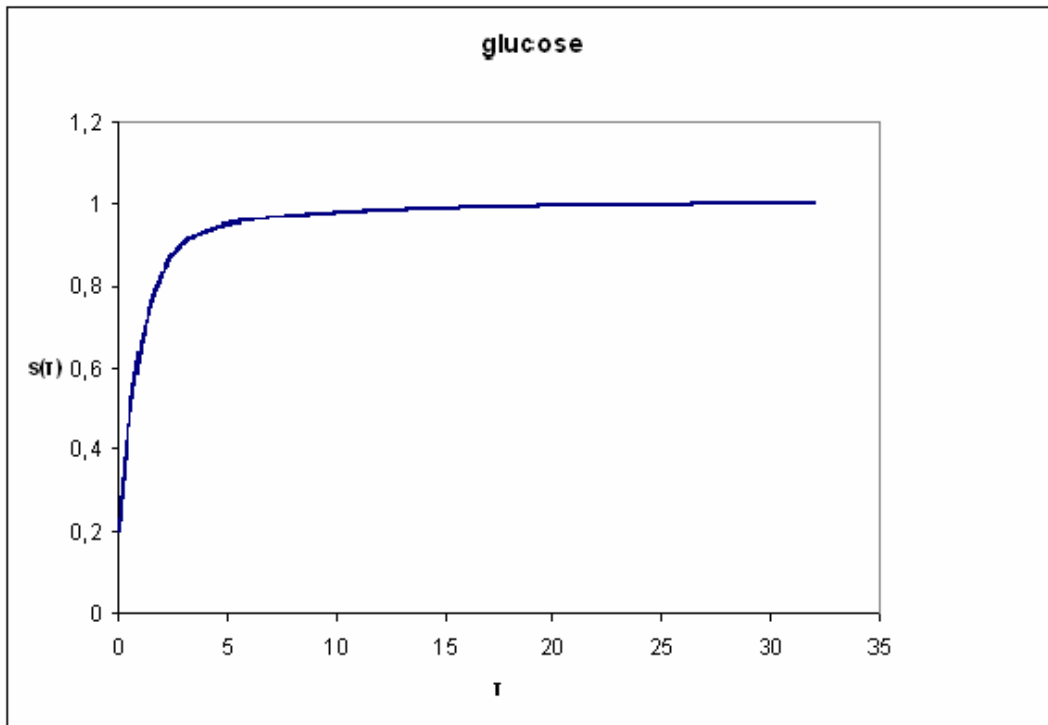
Εικόνα 3: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 4: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 5: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των $E.coli$ και $Vinelandii$ για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 6: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις ότι για τιμές του συντελεστή αραιώσης D , με $D > 1.394h^{-1}$ οι λύση του συστήματος, οδηγείται στο washout για οποιεσδήποτε αρχικές συνθήκες.

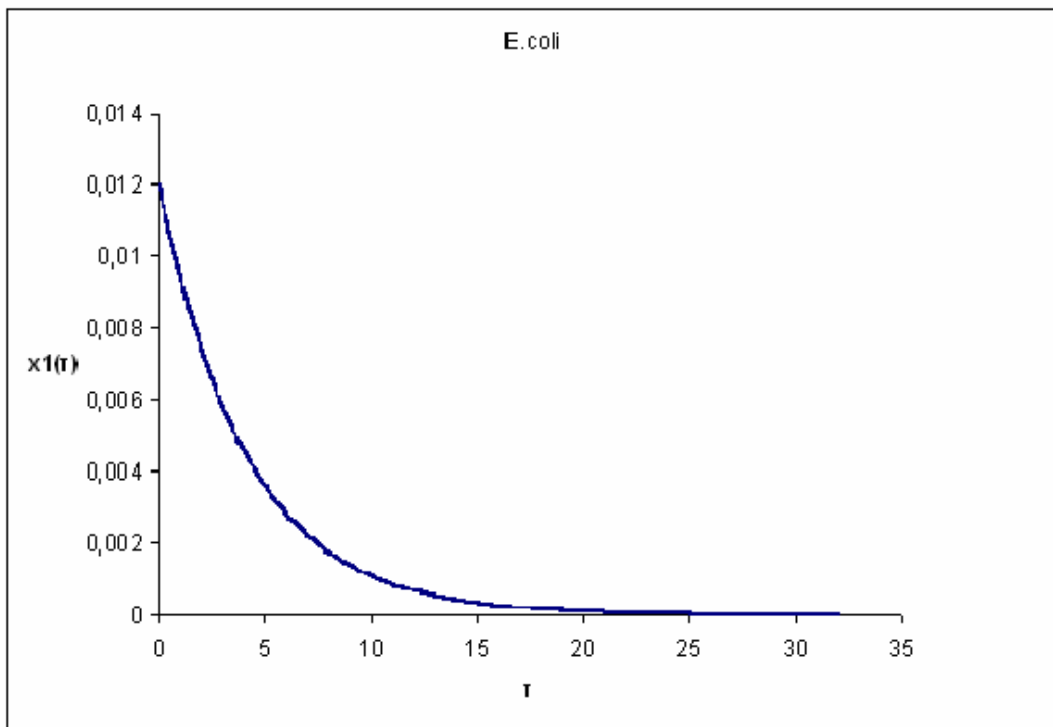
Β) Για $0.563h^{-1} < D = 1.25h^{-1} < 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 7, 8 και 9.

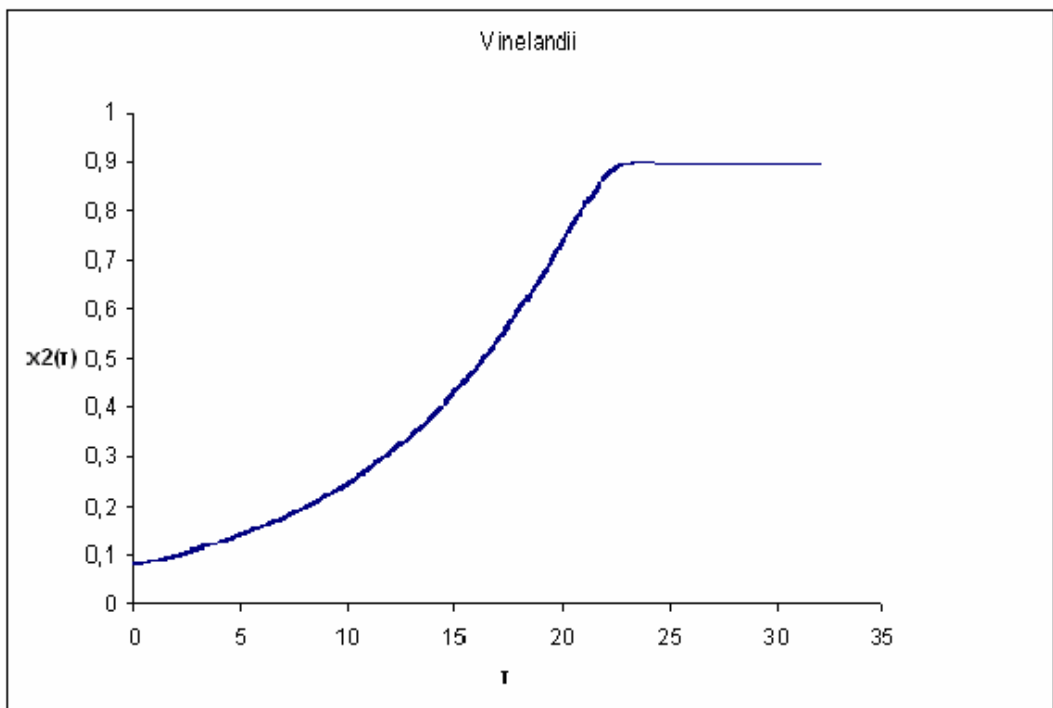
2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 10, 11 και 12.

3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 13, 14 και 15.

προκύπτουν οι εξής γραφικές παραστάσεις:



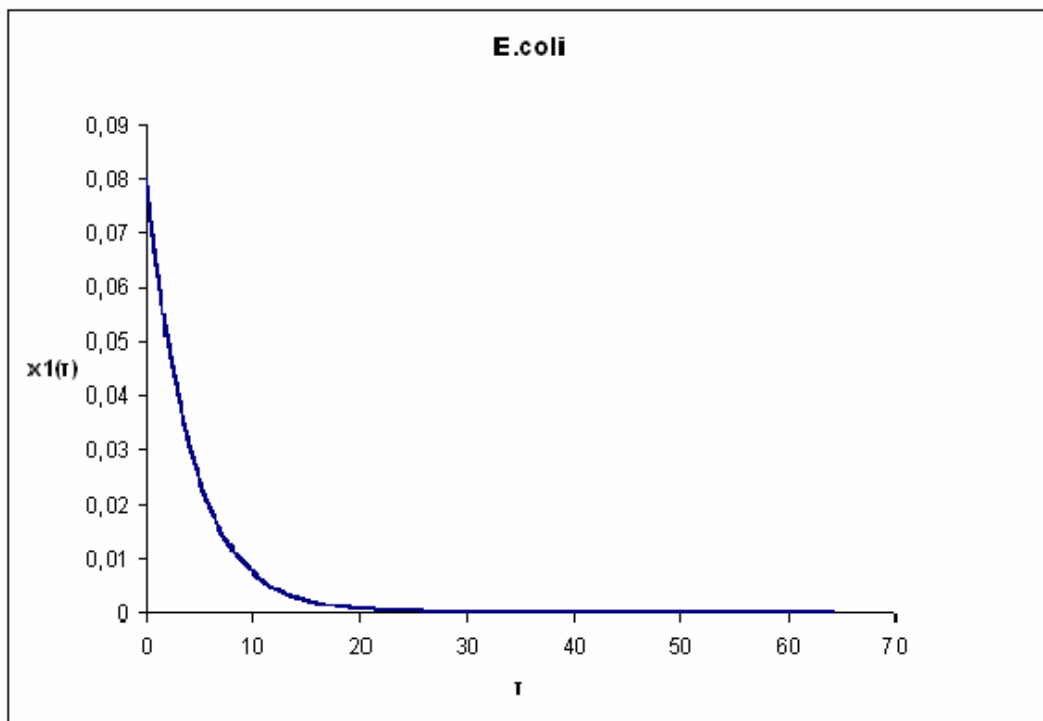
Εικόνα 7: Γραφική παράσταση της αδιάστατης συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας του *E.coli* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



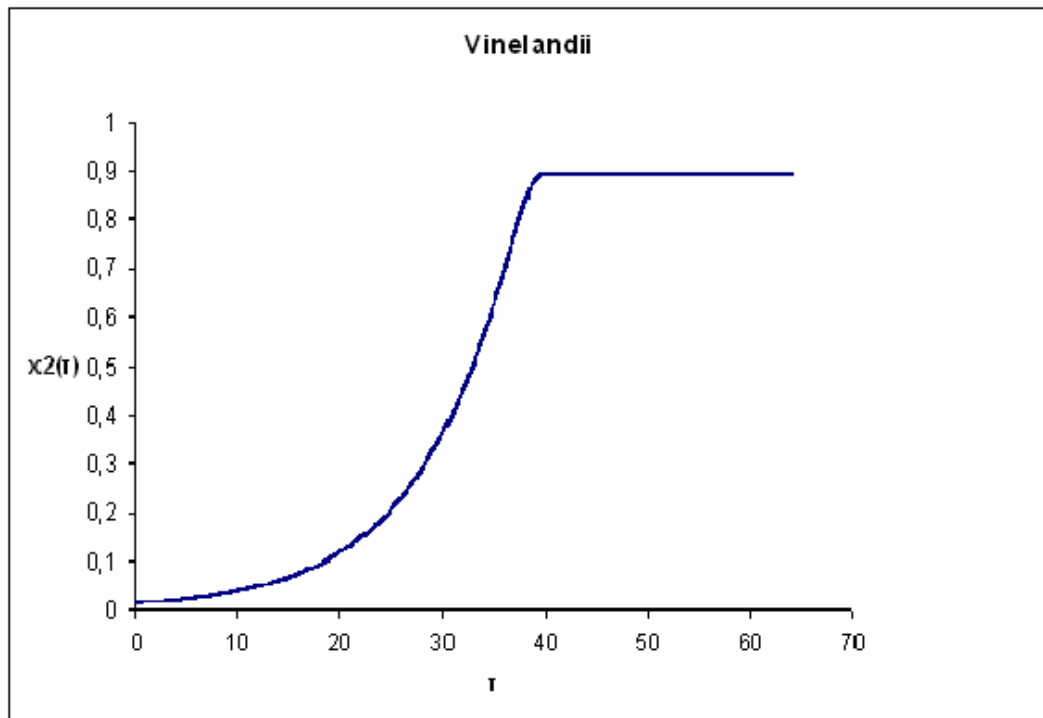
Εικόνα 8: Γραφική παράσταση της αδιάστατης συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας του *Vinelandii* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



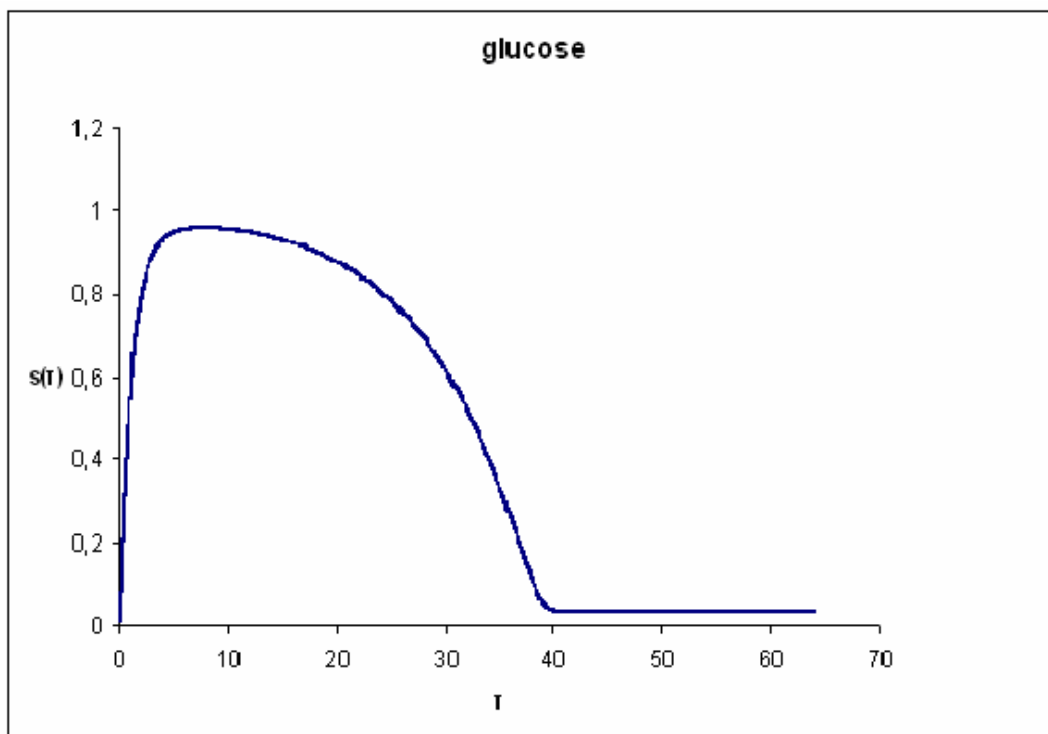
Εικόνα 9: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



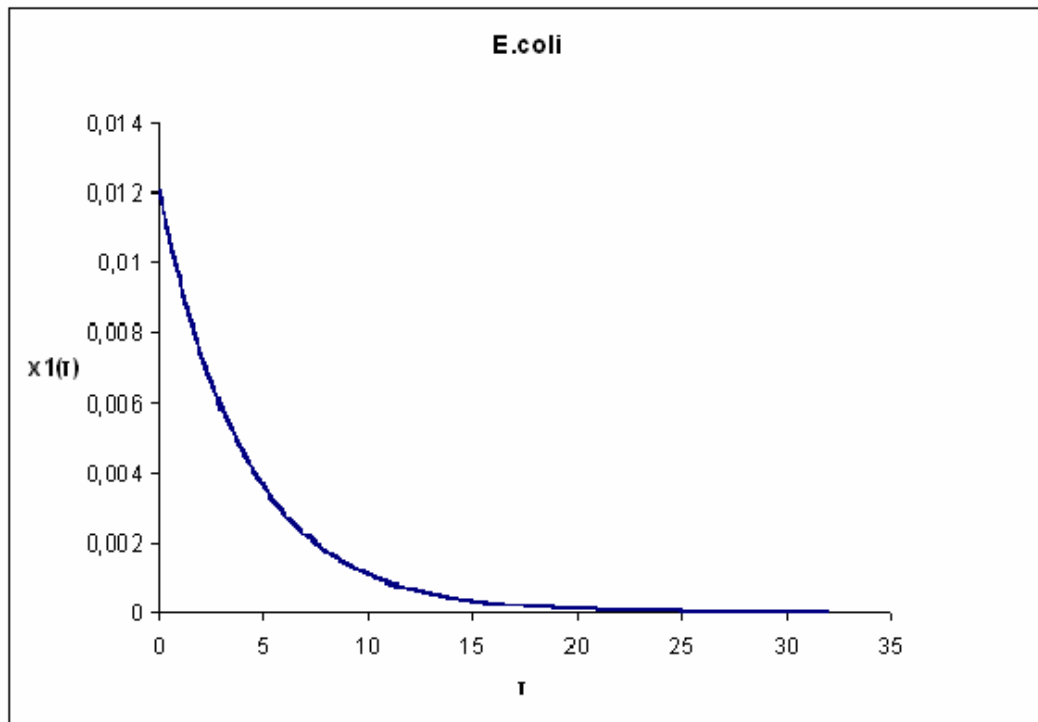
Εικόνα 10: Γραφική παράσταση της αδιάστατης συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας του *E.coli* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



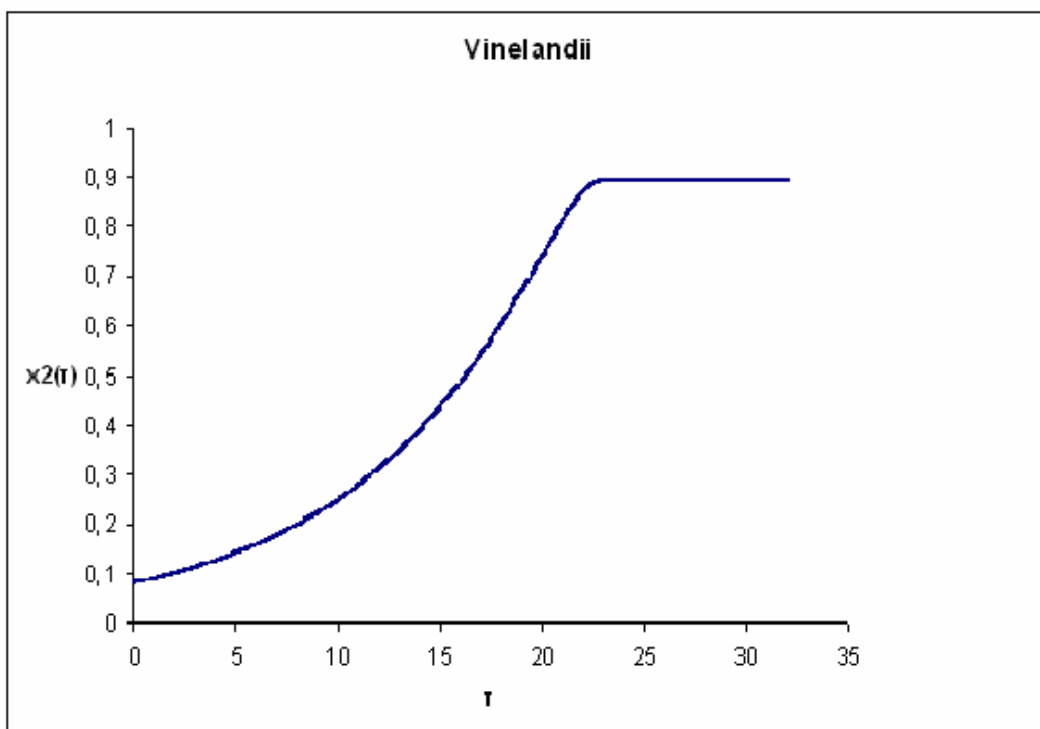
Εικόνα 11: Γραφική παράσταση της αδιάστατης συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας του *Vinelandii* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 12: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 13: Γραφική παράσταση της αδιάστατης συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας του *E.coli* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 14: Γραφική παράσταση της αδιάστατης συγκέντρωσης της μικροβιακής μάζας του *Vinelandii* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 15: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις ότι για τιμές του συντελεστή αραίωσης D , με $0.563h^{-1} < D = 1.25h^{-1} < 1.394h^{-1}$ οι λύση του συστήματος, οδηγείται στο σημείο ισορροπίας y^{**} για οποιεσδήποτε αρχικές συνθήκες.

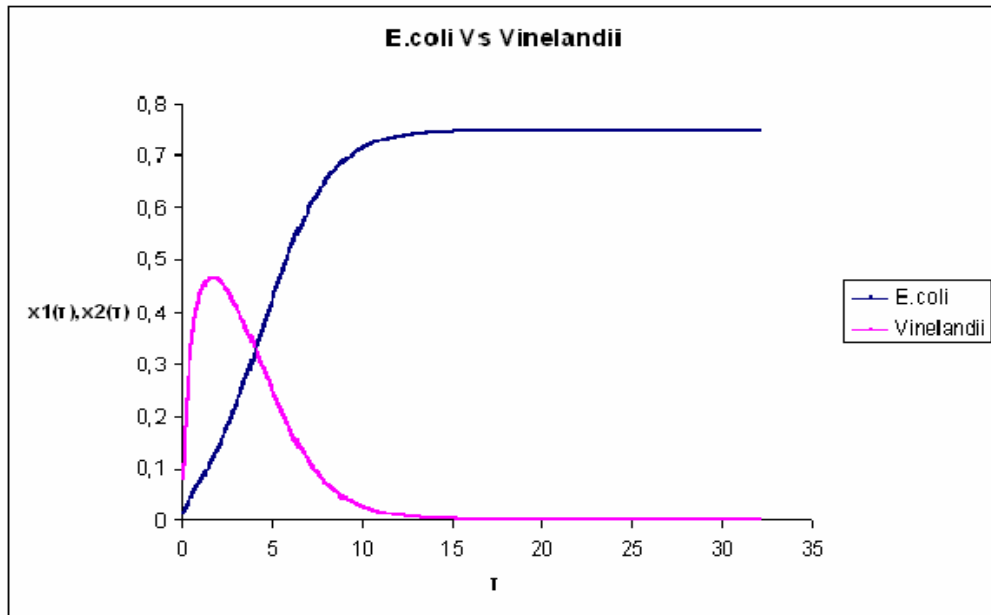
Γ) Για $0.h^{-1} < D = 0.15h^{-1} < 0.563h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 16 και 17.

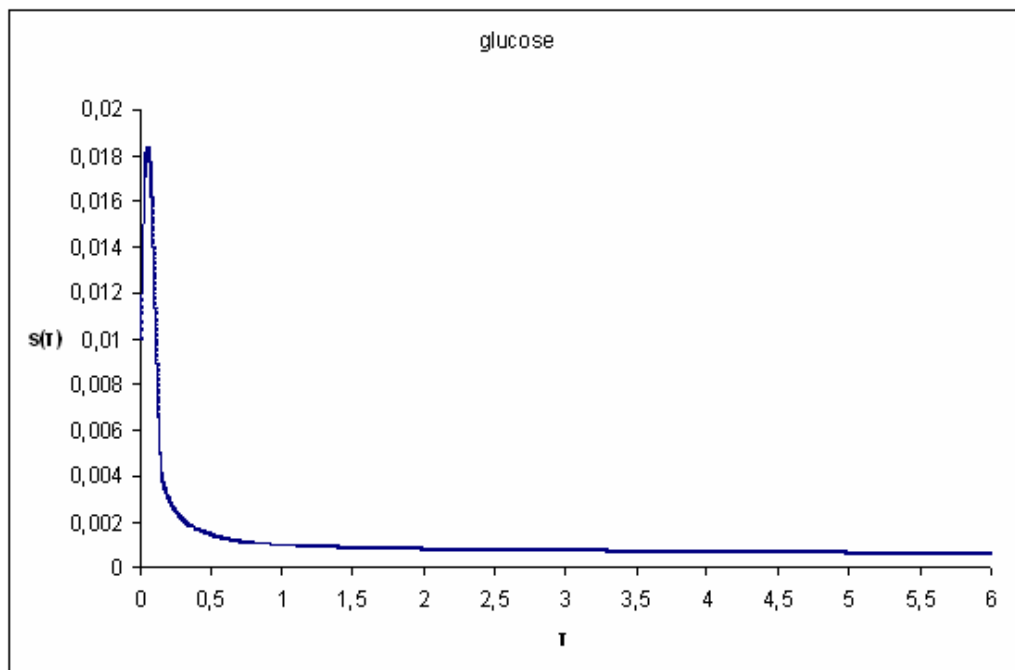
2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 18 και 19.

3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 20 και 21.

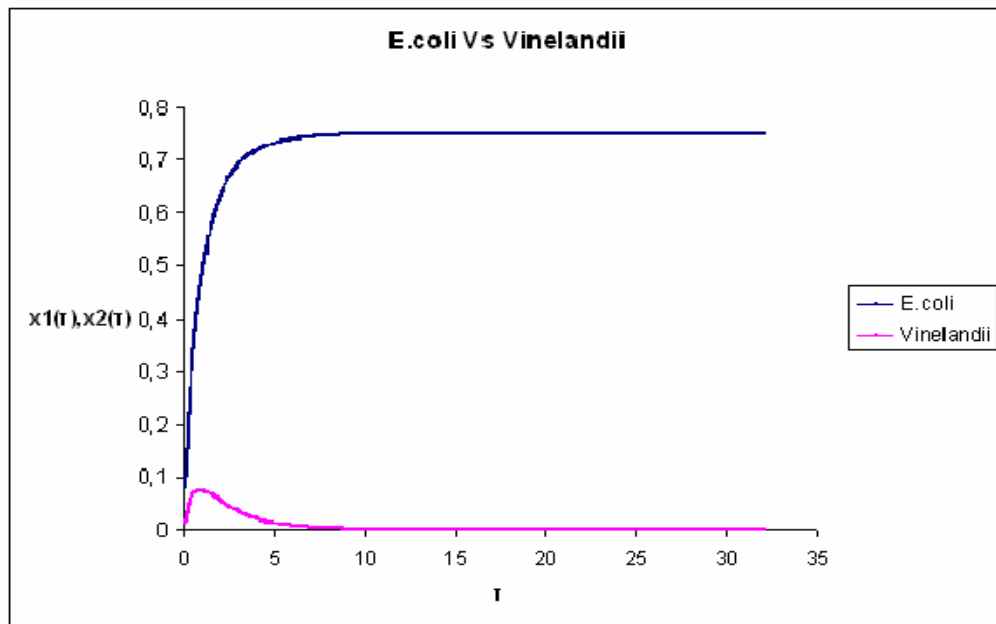
προκύπτουν οι εξής γραφικές παραστάσεις:



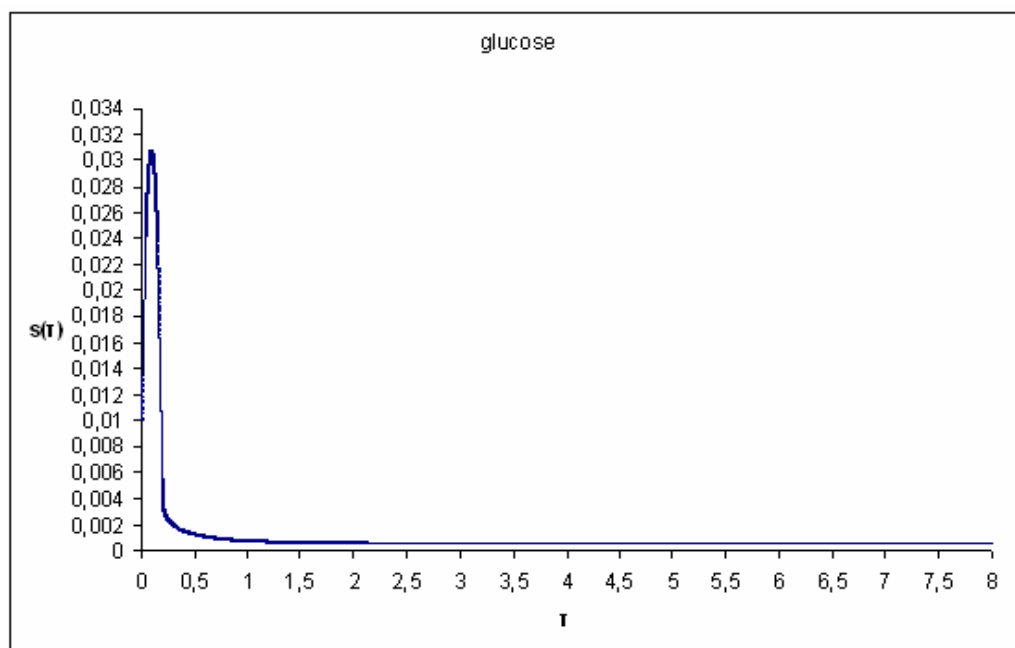
Εικόνα 16: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 0.15h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



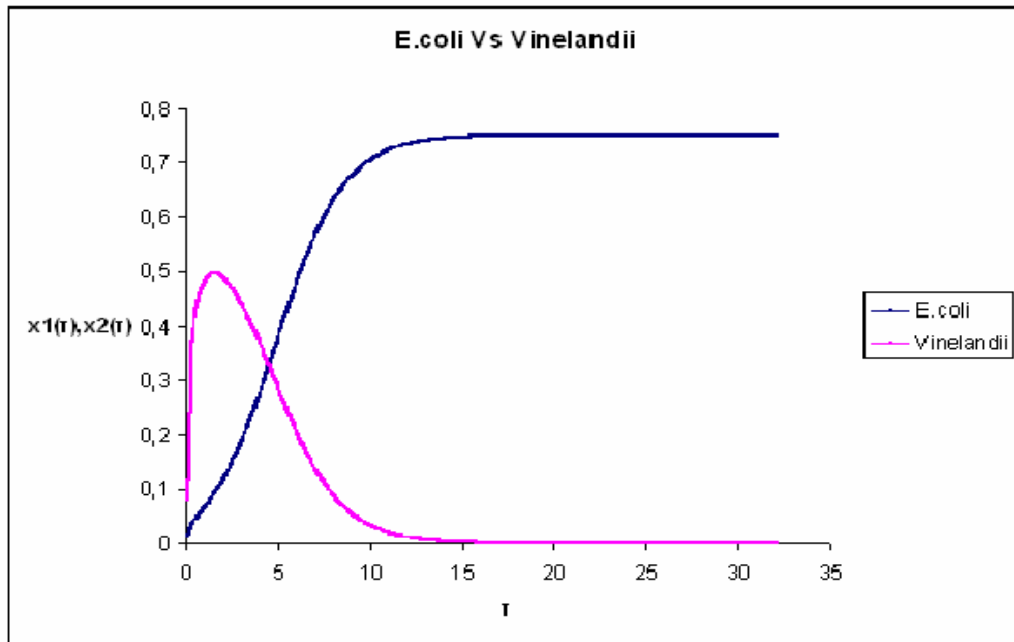
Εικόνα 17:Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.15h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



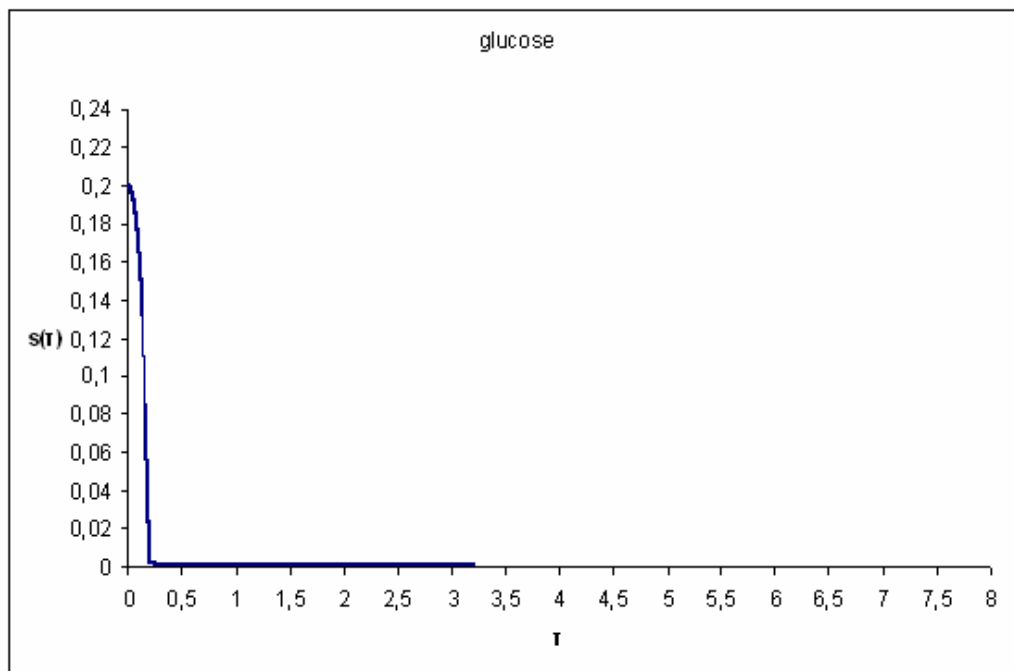
Εικόνα 18: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 0.15h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 19: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.15h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 20: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 0.15h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 21: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.15h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις ότι για τιμές του συντελεστή αραίωσης D , με $0.h^{-1} < D = 0.15h^{-1} < 0.563h^{-1}$ οι λύση του συστήματος, οδηγείται στο σημείο ισορροπίας y^{***} για οποιεσδήποτε αρχικές συνθήκες.

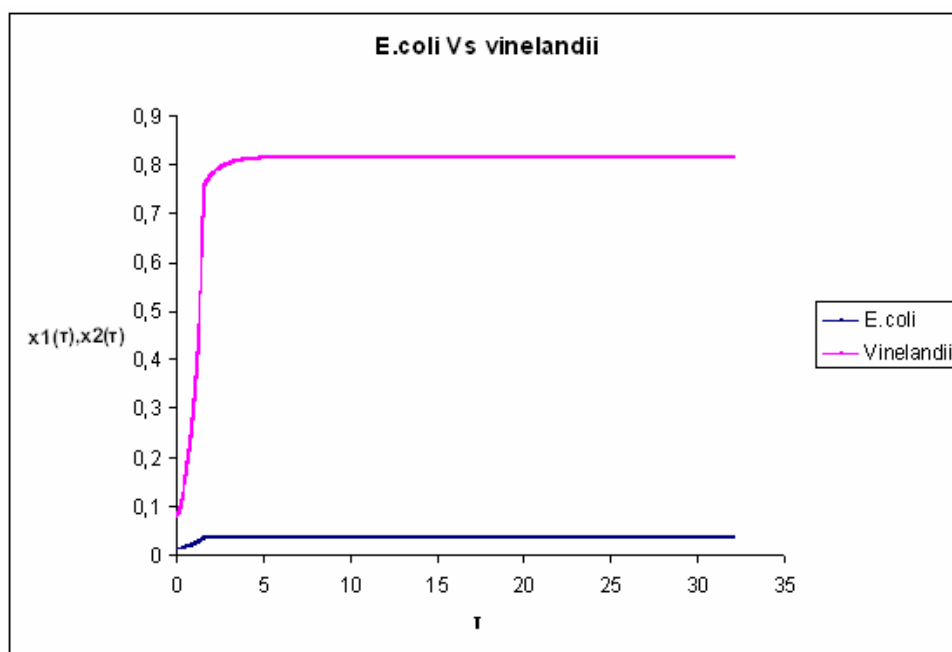
Δ) Για $D = 0.563h^{-1}$, όπου έχουμε συνύπαρξη, δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 22 και 23.

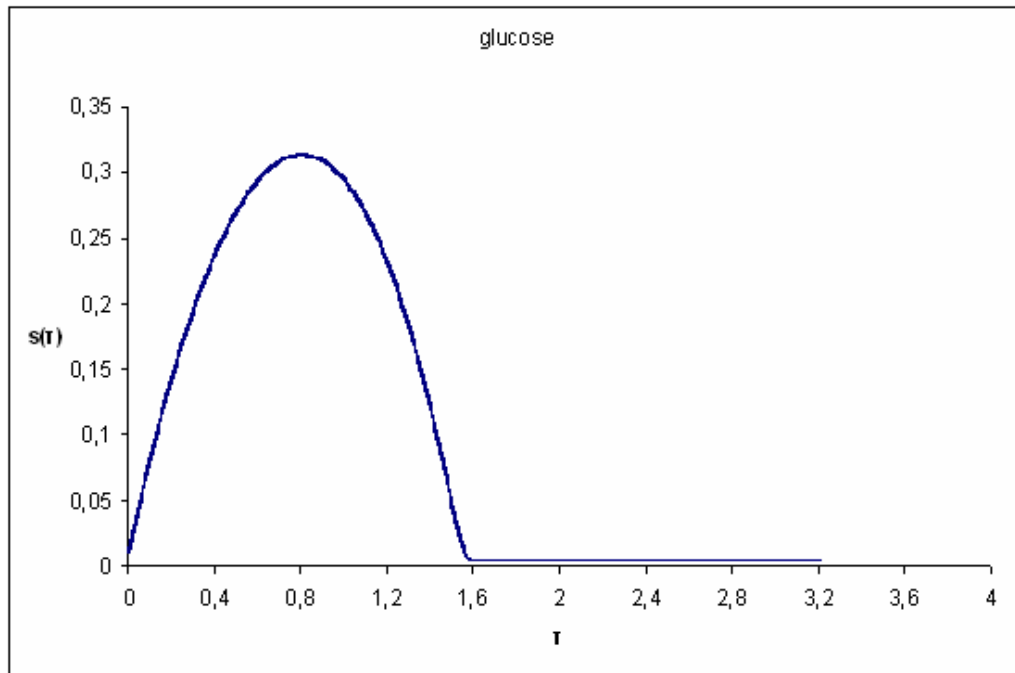
2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 24 και 25.

3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 26 και 27.

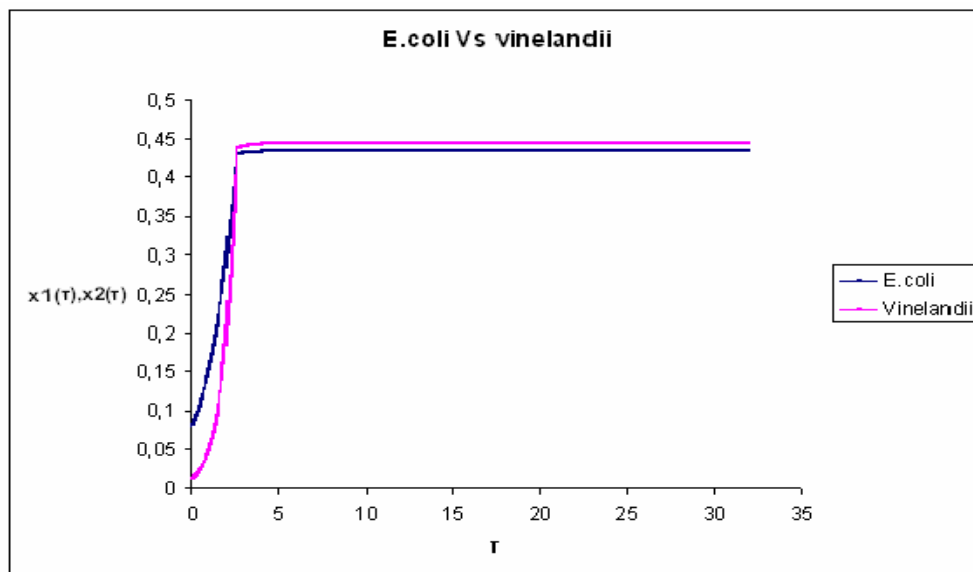
προκύπτουν οι εξής γραφικές παραστάσεις:



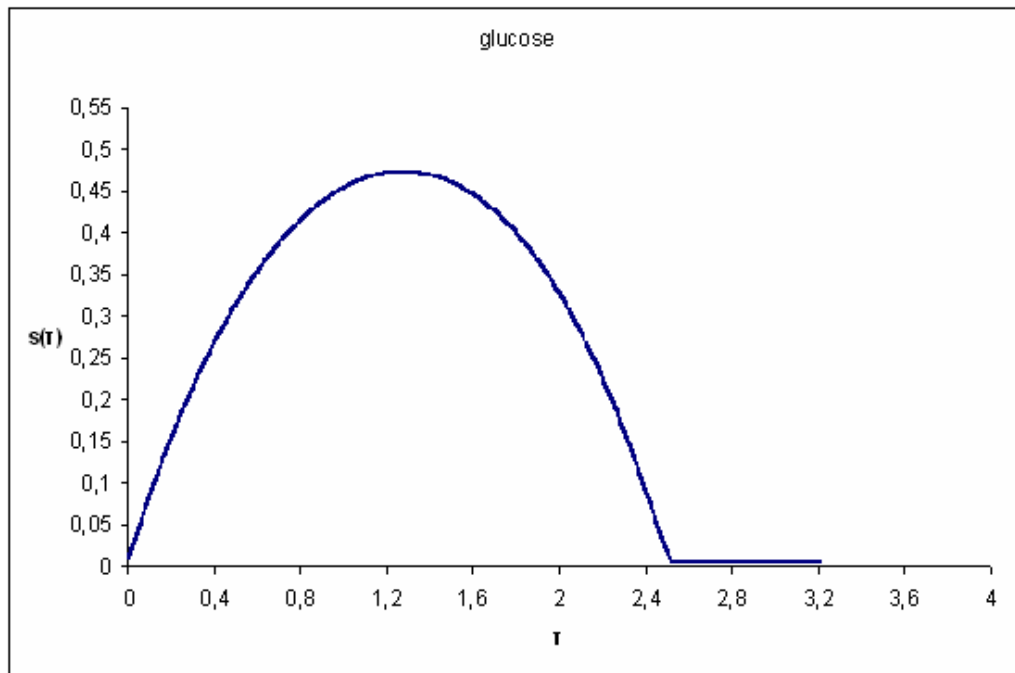
Εικόνα 22: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 0.563h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



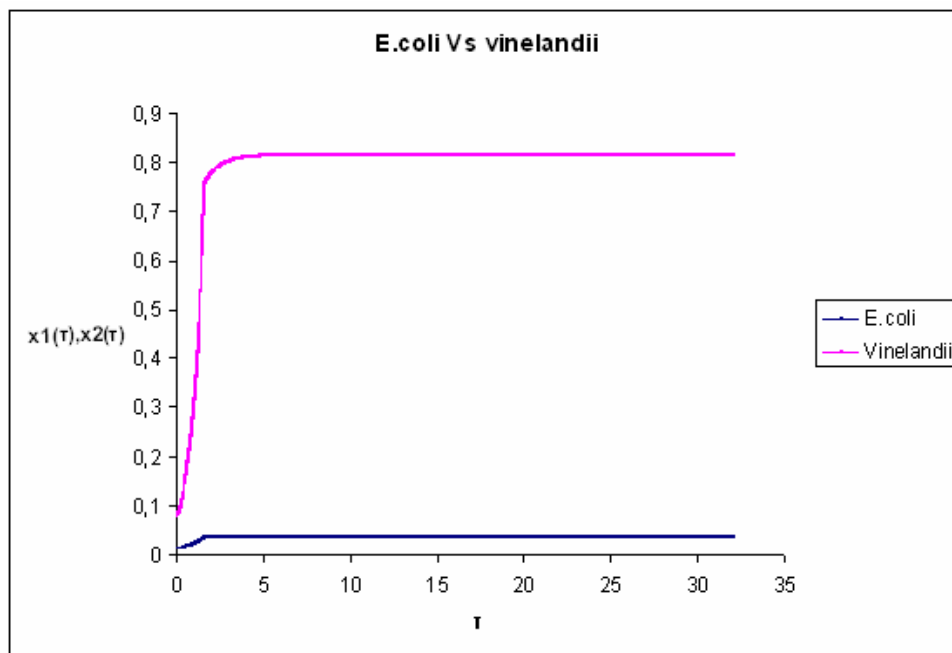
Εικόνα 23: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.563h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



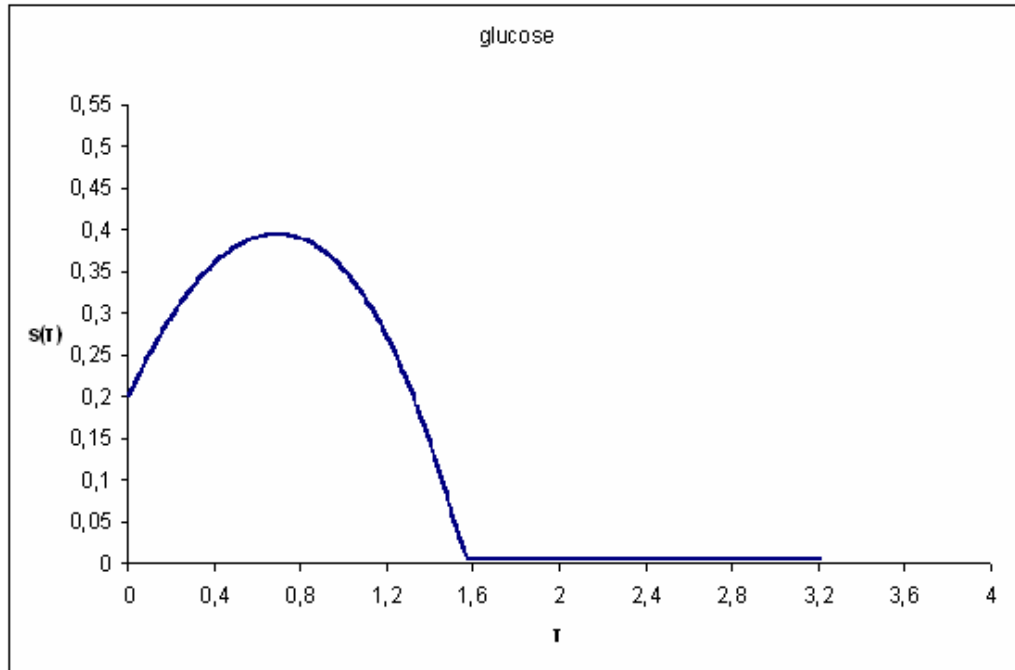
Εικόνα 24: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 0.563h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 25: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.563h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 26: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli* και *Vinelandii* για $D = 0.563h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 27: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.563h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις, ότι για τιμές του συντελεστή αραίωσης D , με $D = 0.563h^{-1}$ που υπάρχει η συνύπαρξη η λύση του συστήματος, οδηγείται σε διαφορετικό σημείο ισορροπίας αν αλλάξουν οι αρχικές συνθήκες.

3.2 ΑΡΙΘΜΗΤΙΚΗ ΠΡΟΣΟΜΟΙΩΣΗ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΥ 3 ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΟΥ ΧΗΜΕΙΟΣΤΑΤΗ.

Στο προηγούμενο σύστημα ανταγωνισμού προσθέτουμε ένα ακόμη μικροοργανισμό που χρησιμοποιεί ως περιοριστικό υπόστρωμα τη γλυκόζη. Ο μικροοργανισμός αυτός είναι το *Klebsiella oxytoca*. Η κινητική ανάπτυξης που ακολουθεί, είναι η Monod. Τα δεδομένα για τις φυσικές παραμέτρους του *Klebsiella oxytoca*, είναι, (βλέπε[3]):

μέγιστος ειδικός ρυθμός ανάπτυξης, $\mu_{\max,3} = 1.08h^{-1}$,

σταθερά κορεσμού, $K_3 = 0.01g/l$

ρυθμός θνησιμότητας, $b_3 = 0h^{-1}$.

συντελεστής μετατροπής, $Y_3 = 0.52gdw/g$ γλυκόζης.

3.2.1 ΑΝΑΛΥΣΗ ΣΗΜΕΙΩΝ ΙΣΟΡΡΟΠΙΑΣ

- Το 1^ο σημείο ισορροπίας του συστήματος είναι το y^* (washout),

$$y^* = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$

Το y^* , έχει πάντα φυσική σημασία. Μπορούμε λοιπόν να εξετάσουμε πότε αυτό είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Όπως αναλύθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, για να είναι το y^* τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS), θα πρέπει να ισχύει η (2.71).

Αναλύοντας περαιτέρω τις παραπάνω ανισότητες και γνωρίζοντας ότι ισχύει :

Προκύπτει:

$$\left. \begin{array}{l} D > 0.948h^{-1} \\ D > 1.394h^{-1} \\ D > 1.078h^{-1} \end{array} \right\} \Rightarrow D > 1.394h^{-1} \quad (3.4)$$

Για τις τιμές του ρυθμού αραίωσης, D για τον οποίο ισχύει $D > 1.394h^{-1}$, το σημείο y^* είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές (LAS).

- Το 2^ο σημείο ισορροπίας του συστήματος είναι το:

$$y^{**} = \begin{bmatrix} \frac{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)(1 + \tilde{K}_1)}{[\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)](1 + \tilde{b}_1)} \\ 0 \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_1(1 + \tilde{b}_1)}{\tilde{\mu}_{\max,1} - (1 + \tilde{b}_1)} \end{bmatrix}$$

Για να έχει το y^{**} φυσική σημασία και να είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, αν και μόνο αν ισχύουν οι σχέσεις (2.45) και (2.76):

Αναλύοντας περαιτέρω τις παραπάνω ανισότητες, έχουμε:

Από την (2.45), προκύπτει ότι θα πρέπει $D < 0.948h^{-1}$

Και ομοίως η πρώτη ανισότητα της (2.73) δίνει ότι $0.h^{-1} < D < 0.563h^{-1}$, ενώ η δεύτερη ανισότητα δίνει ότι $D < -0.675$, που είναι αδύνατο γιατί πρέπει ο συντελεστής αραιώσης θα πρέπει να έχει πάντα θετικές τιμές.

Προκύπτει δηλαδή ότι για τις συγκεκριμένες τιμές των φυσικών παραμέτρων των μικροοργανισμών, το σημείο ισοροπίας y^{**} , **δεν είναι ποτέ LAS**.

- Το 3^ο σημείο ισοροπίας του συστήματος είναι το:

$$y^{***} = \begin{bmatrix} 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)(1 + \tilde{K}_2)}{[\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)](1 + \tilde{b}_2)} \\ 0 \\ \frac{\tilde{K}_2(1 + \tilde{b}_2)}{\tilde{\mu}_{\max,2} - (1 + \tilde{b}_2)} \end{bmatrix}$$

Το y^{***} , υφίσταται και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, αν και μόνο αν ισχύουν οι σχέσεις (2.48) και (2.81).

Αναλύοντας περαιτέρω τις παραπάνω ανισότητες, έχουμε:

Από την (2.48), προκύπτει ότι θα πρέπει $D < 1.394h^{-1}$

Και ομοίως η πρώτη ανισότητα της (2.81) δίνει ότι $D > 0.563h^{-1}$, ενώ η δεύτερη ανισότητα δίνει ότι $D > 0.822h^{-1}$. Συνδυάζοντας τα παραπάνω αποτελέσματα, για να είναι το σημείο ισοροπίας y^{***} LAS πρέπει ο συντελεστής αραίωσης να είναι:

$$0.822.h^{-1} < D < 1.394h^{-1} \quad (3.5)$$

- Το 4^ο σημείο ισοροπίας του συστήματος είναι το:

$$y^{****} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \frac{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)(1 + \tilde{K}_3)}{[\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)](1 + \tilde{b}_3)} \\ \frac{\tilde{K}_3(1 + \tilde{b}_3)}{\tilde{\mu}_{\max,3} - (1 + \tilde{b}_3)} \end{bmatrix}$$

Το y^{****} υφίσταται και είναι τοπικά ασυμπτωτικά ευσταθές όταν ικανοποιούνται οι ανισότητες (2.86) και (2.51).

Αναλύοντας περαιτέρω τις παραπάνω ανισότητες, έχουμε:

Από την (2.51), προκύπτει ότι θα πρέπει $D < 1.078h^{-1}$ Και ομοίως η πρώτη ανισότητα της (2.86) δίνει ότι $D > 0h^{-1}$ που ισχύει πάντα, ενώ η δεύτερη ανισότητα δίνει ότι $D < 0.822h^{-1}$. Συνδυάζοντας τα παραπάνω αποτελέσματα, για να είναι το σημείο ισοροπίας y^{***} LAS πρέπει ο συντελεστής αραίωσης να είναι:

$$0.h^{-1} < D < 0.822h^{-1} \quad (3.6)$$

Πίνακας 3: Περιοχή τιμών D και ασυμπτωτική ευστάθεια Σ.Ι.

	y^*	y^{***}	y^{****}
$D > 1.394$	LAS		
$0.822 < D < 1.394$		LAS	
$0 < D < 0.822$			LAS

3.2.2 ΓΡΑΦΙΚΗ ΑΝΑΠΑΡΑΣΤΑΣΗ ΤΩΝ ΛΥΣΕΩΝ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ (Σ4)

Οι παραπάνω ανάλυση είχε σαν αποτέλεσμα την εύρεση των πεδίων τιμών του συντελεστή αραίωσης για τις οποίες κάθε σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Αυτό πρακτικά σημαίνει ότι σε μεγάλο χρονικό διάστημα, η λύση του συστήματος τείνει είναι το σημείο ισορροπίας.

Μπορούμε λοιπόν τώρα να κάνουμε δοκιμές για μερικές τιμές του συντελεστή αραίωσης (D) και με τη βοήθεια του λογισμικού EXCEL, να εξετάσουμε αν όντως τα σημεία ισορροπίας επαληθεύονται και γραφικά. Για την επίλυση θα χρησιμοποιήσουμε την προς τα εμπρός παράγωγο Euler με βήμα διακριτοποίησης $h = 0.001$.

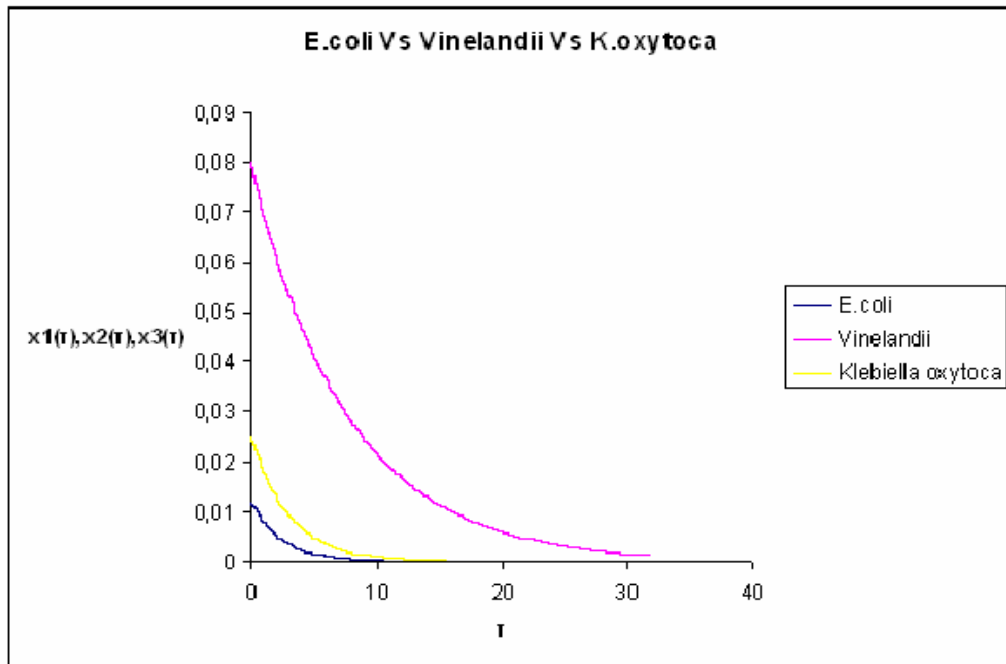
A) Για $D = 1.6h^{-1} > 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 28 και 29.

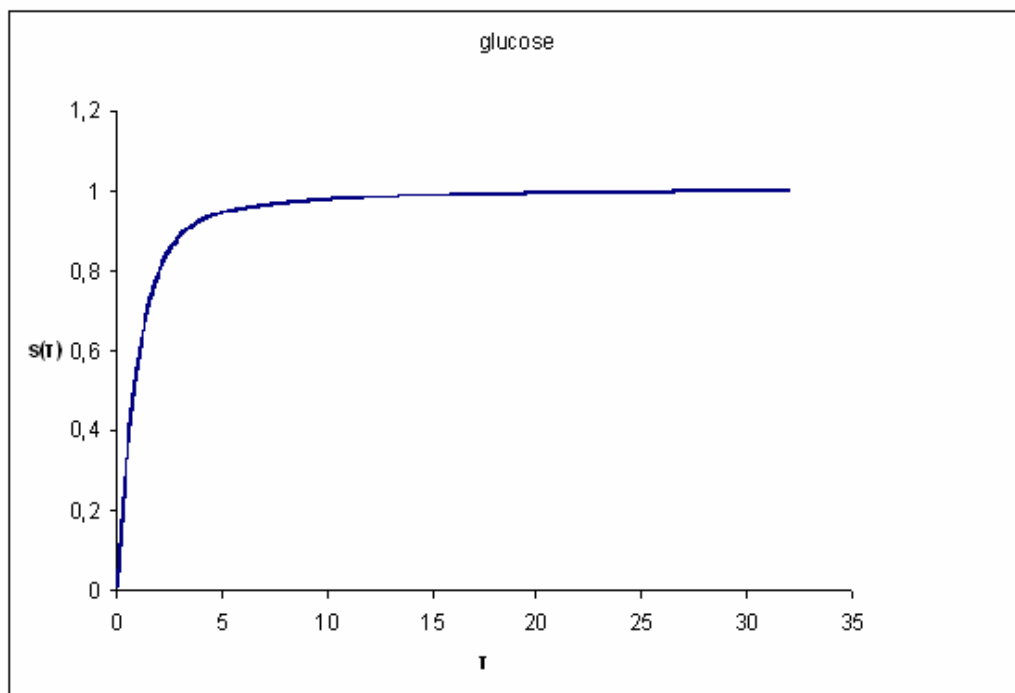
2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 30 και 31.

3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 32 και 33.

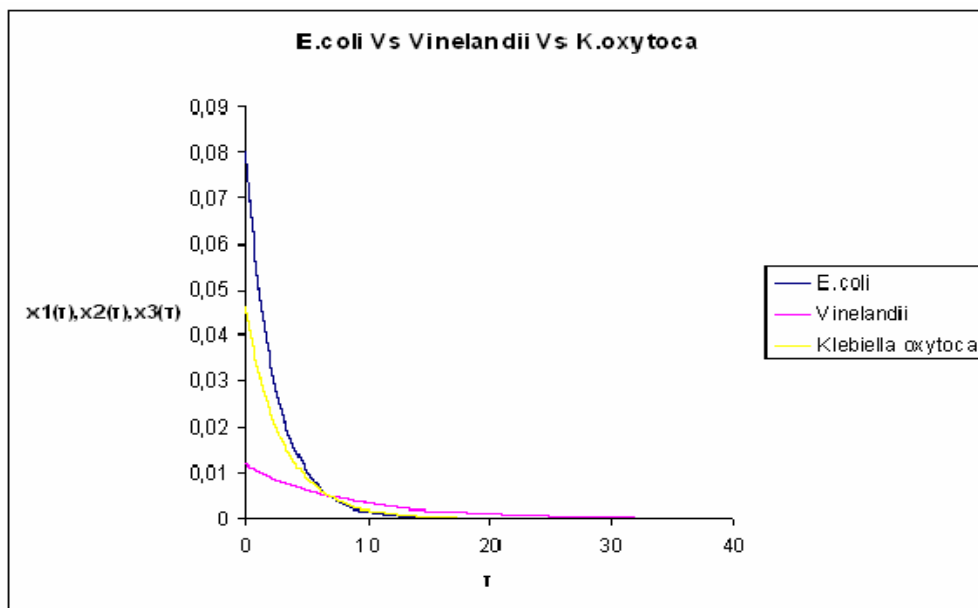
προκύπτουν οι εξής γραφικές παραστάσεις:



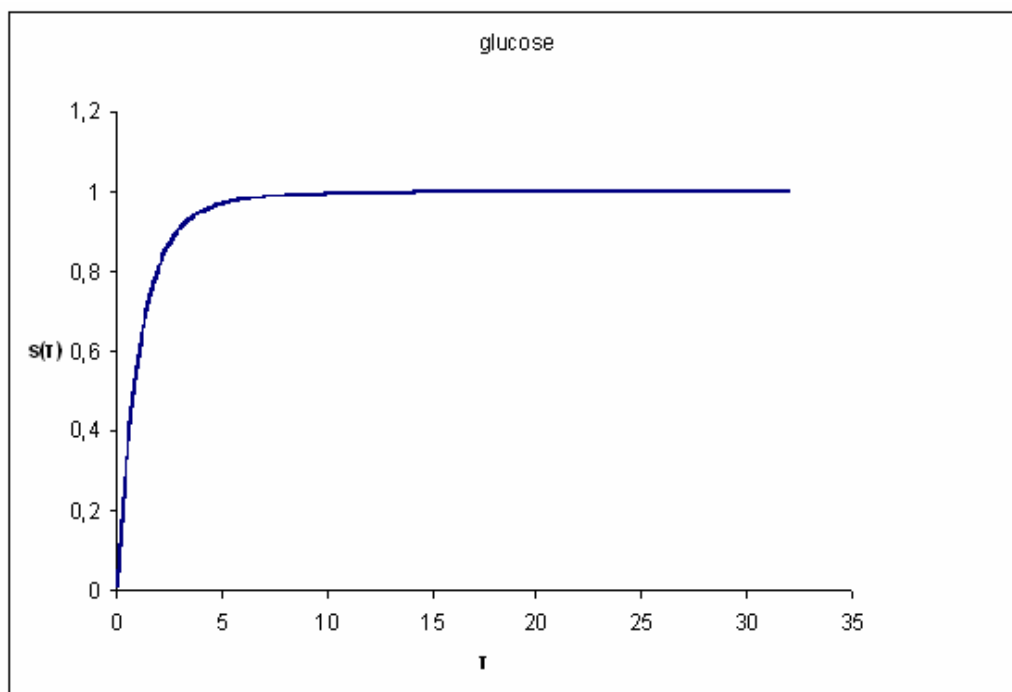
Εικόνα 28: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



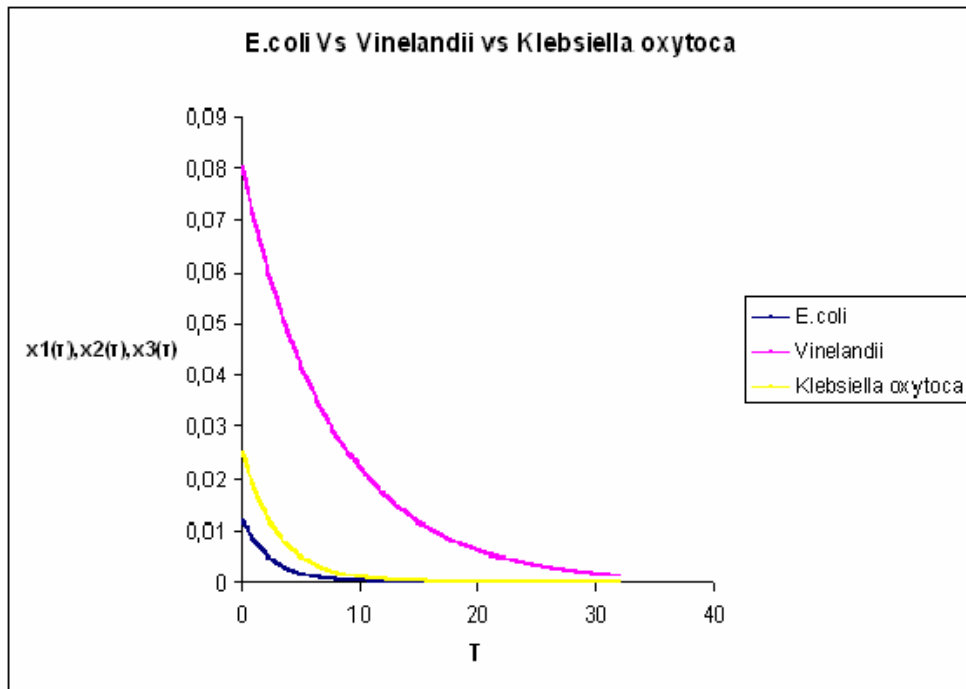
Εικόνα 29: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



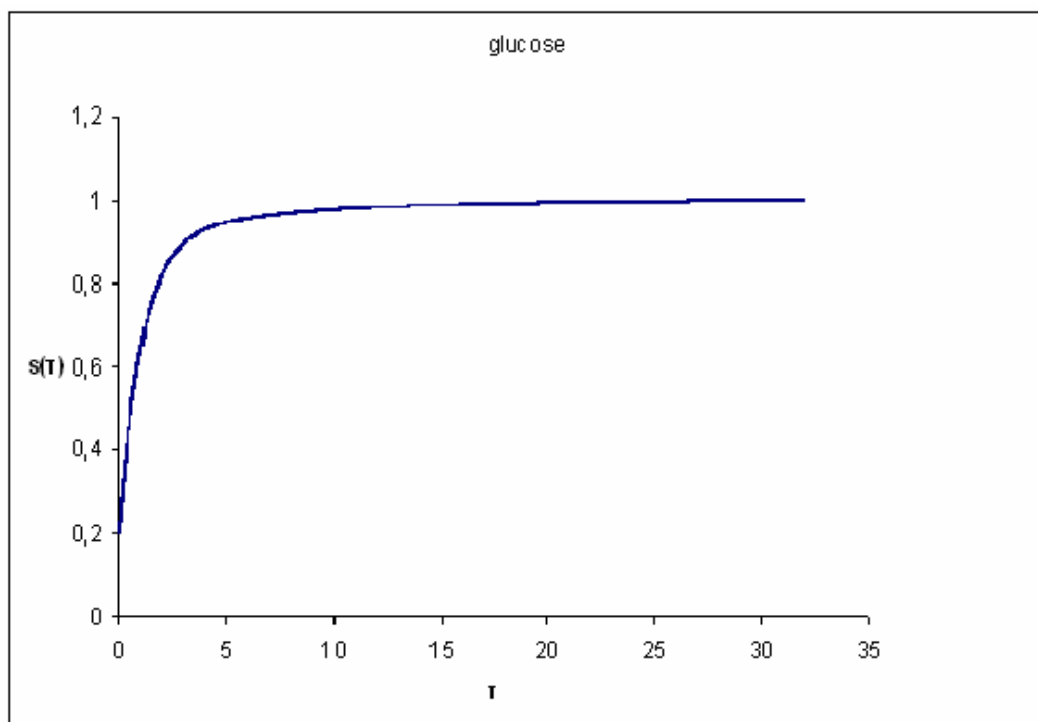
Εικόνα 30: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 31: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 32: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 33: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.60h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

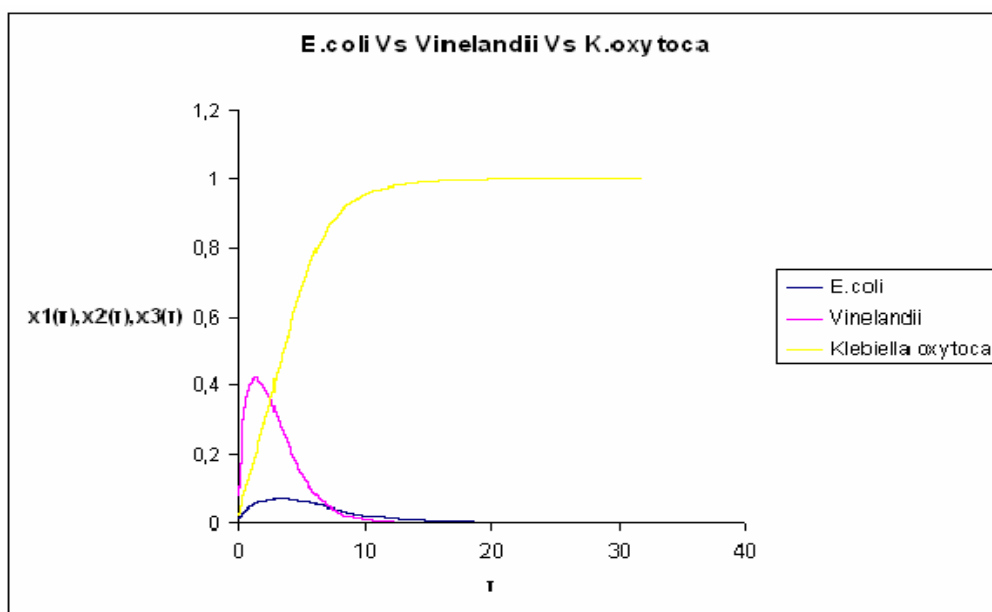
Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις ότι για τιμές του συντελεστή αραίωσης D , με $D > 1.394h^{-1}$ οι λύση του συστήματος, οδηγείται στο washout για οποιοδήποτε αρχικές συνθήκες.

B) Για $0h^{-1} < D = 0.25h^{-1} < 0.822h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

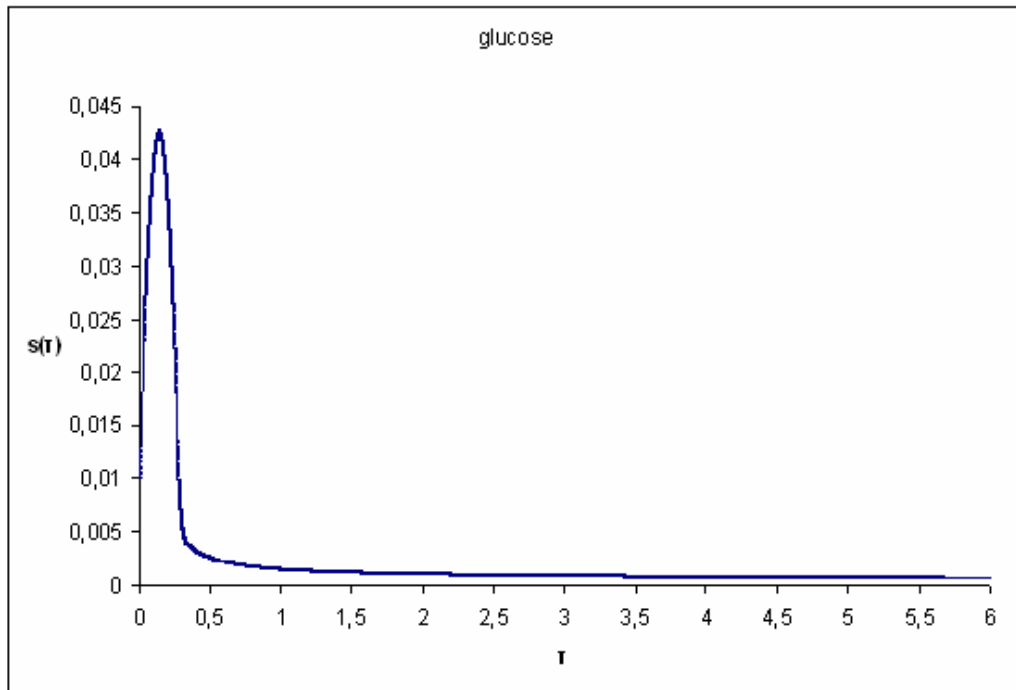
1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 34 και 35.

2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 36, 37, 38 και 39.

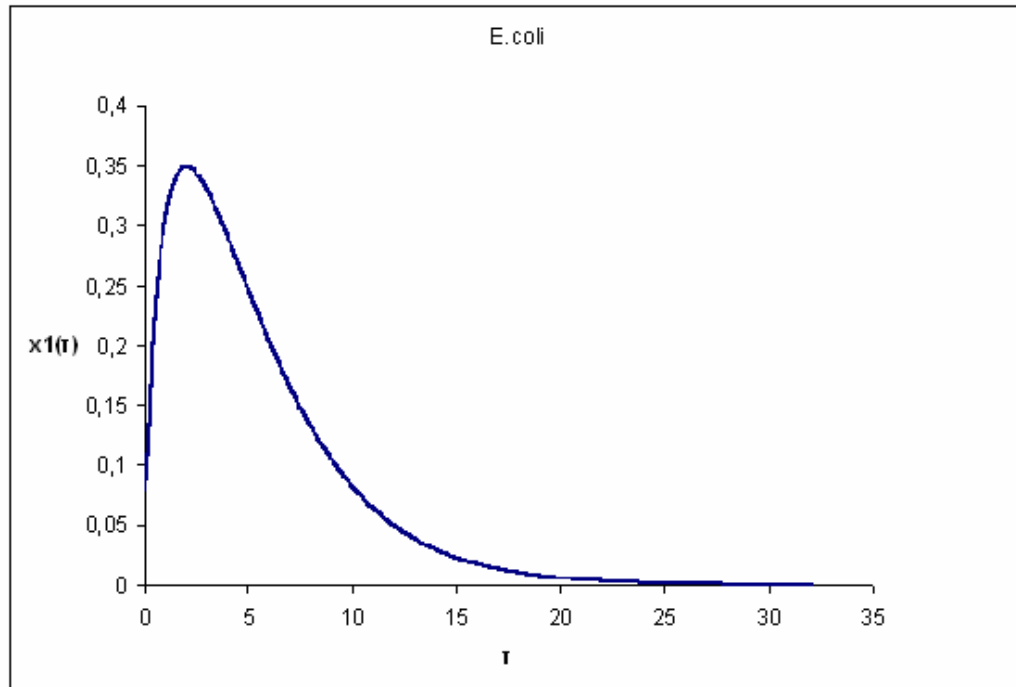
3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 40 και 41.



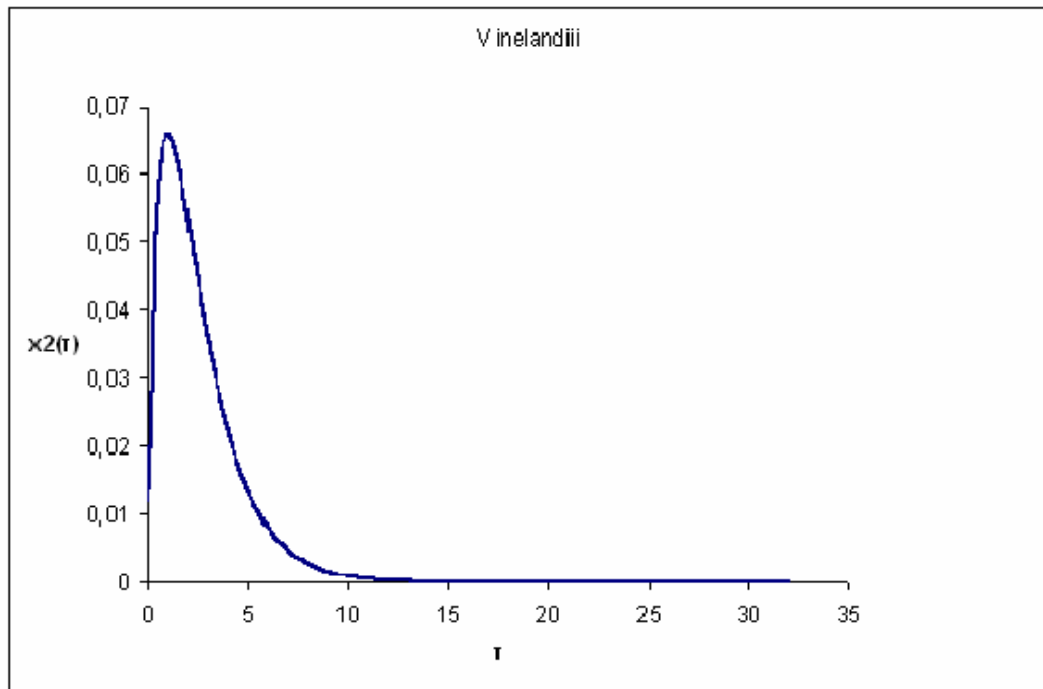
Εικόνα 34: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



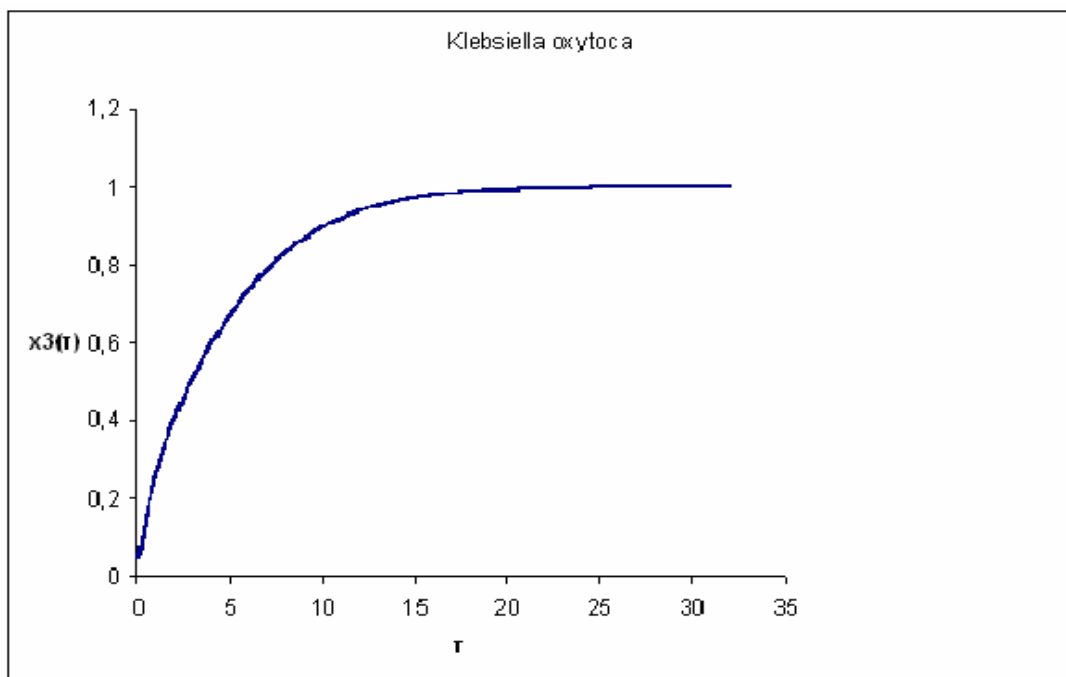
Εικόνα 35: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



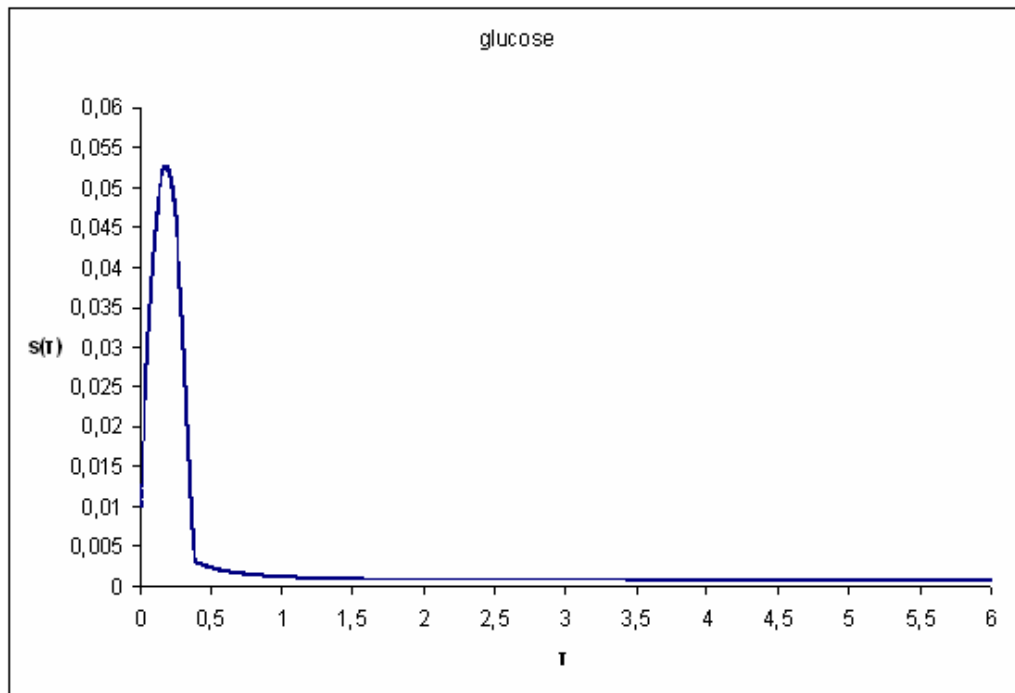
Εικόνα 36: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *E.coli*, για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



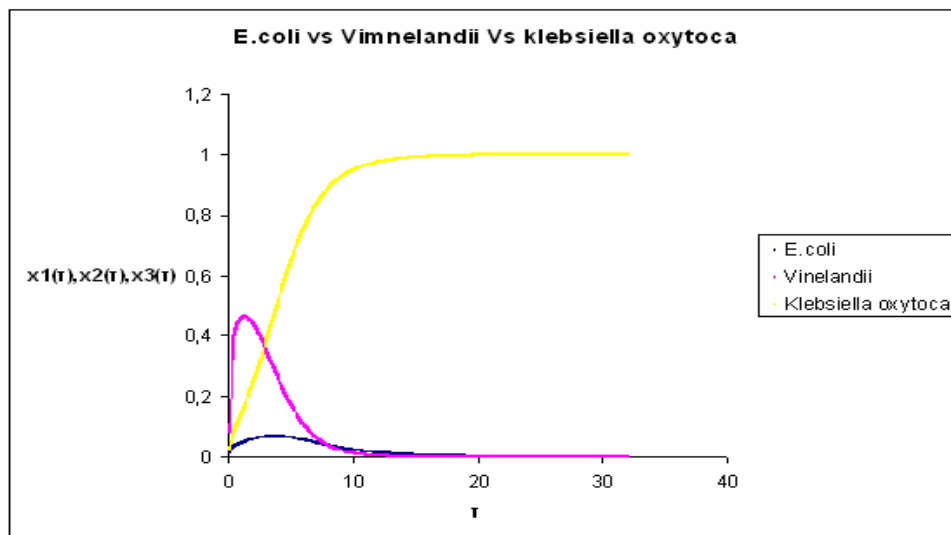
Εικόνα 37: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Vinelandii*, για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



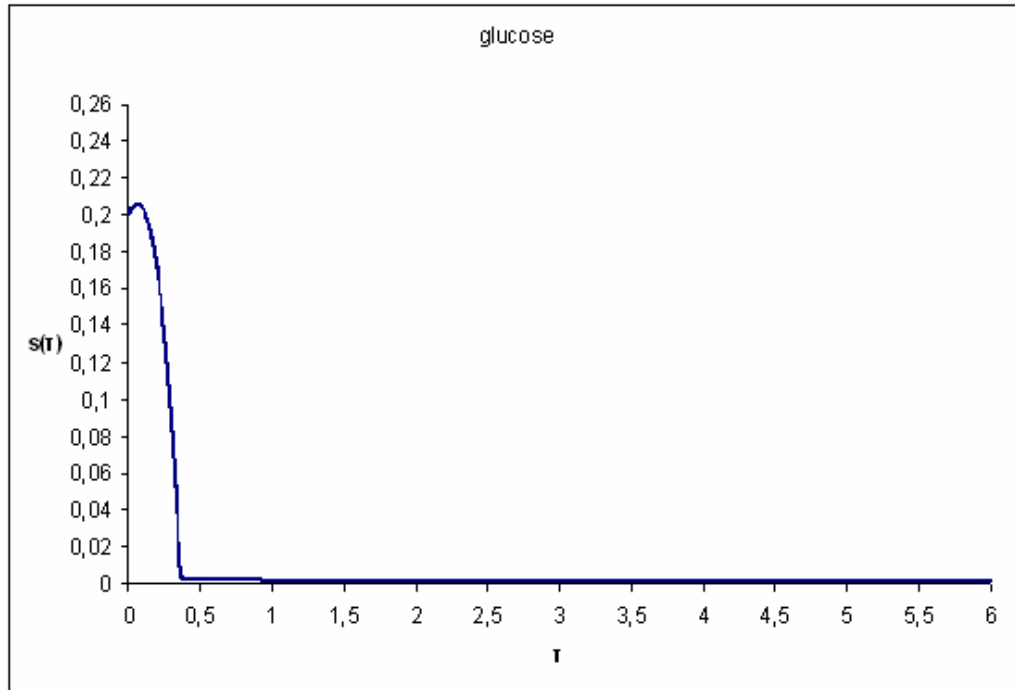
Εικόνα 38: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Klebsiella oxytoca*, για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 39: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 40: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.col*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 41: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

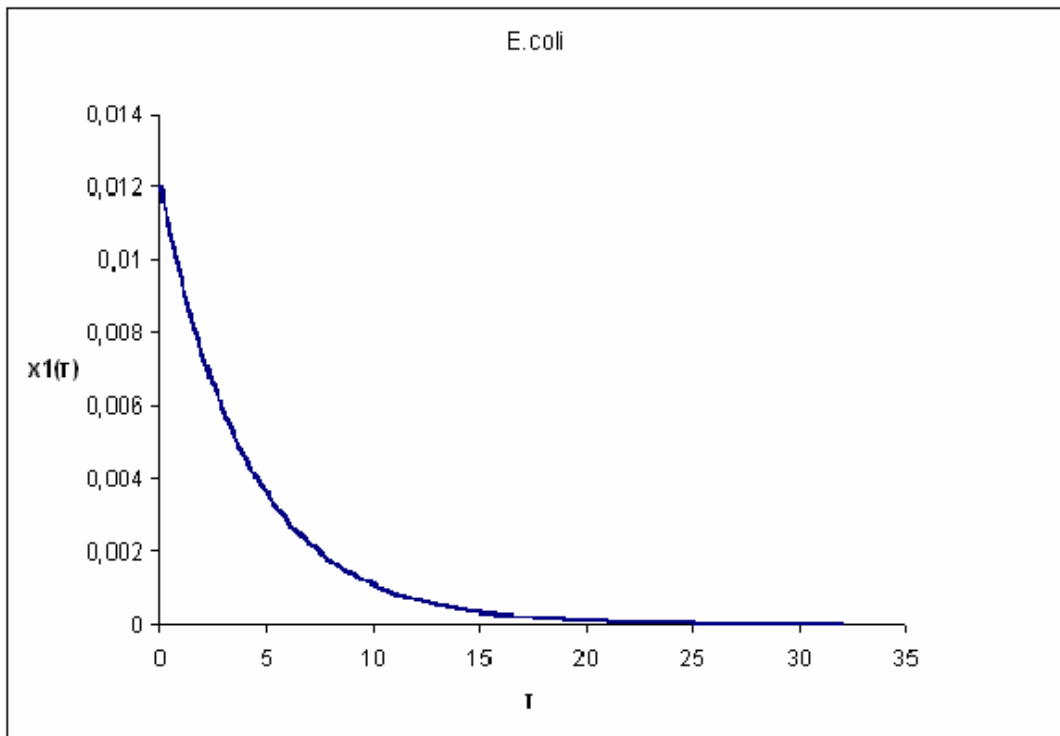
Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις ότι για τιμές του συντελεστή αραίωσης D , με $0.h^{-1} < D = 0.25h^{-1} < 0.822h^{-1}$ οι λύση του συστήματος, οδηγείται στο σημείο ισορροπίας y^{****} για οποιεσδήποτε αρχικές συνθήκες.

Γ) Για $0.822h^{-1} < D = 1.25h^{-1} < 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

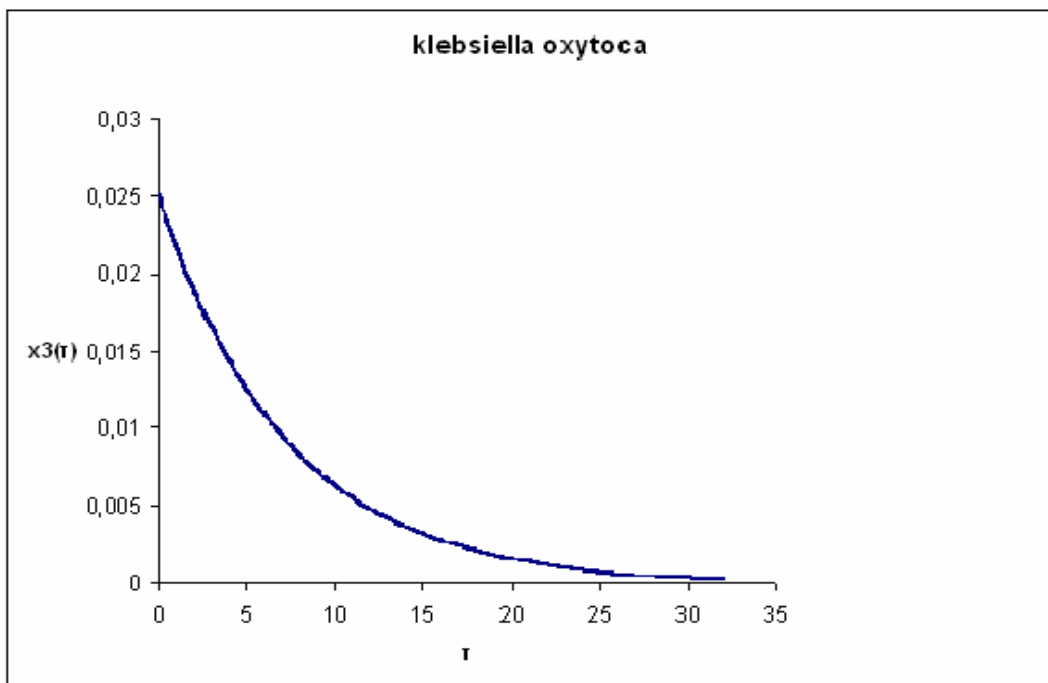
1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 42, 43, 44 και 45.

2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 46, 47, 48 και 49.

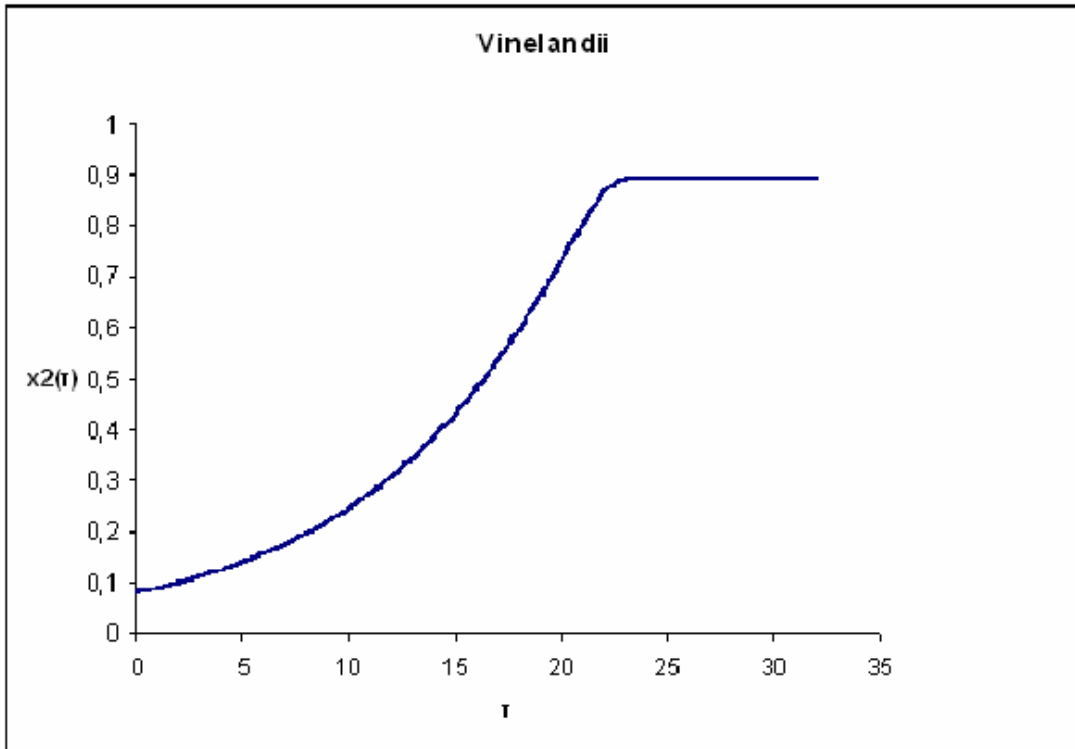
3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 50, 51, 52 και 53.



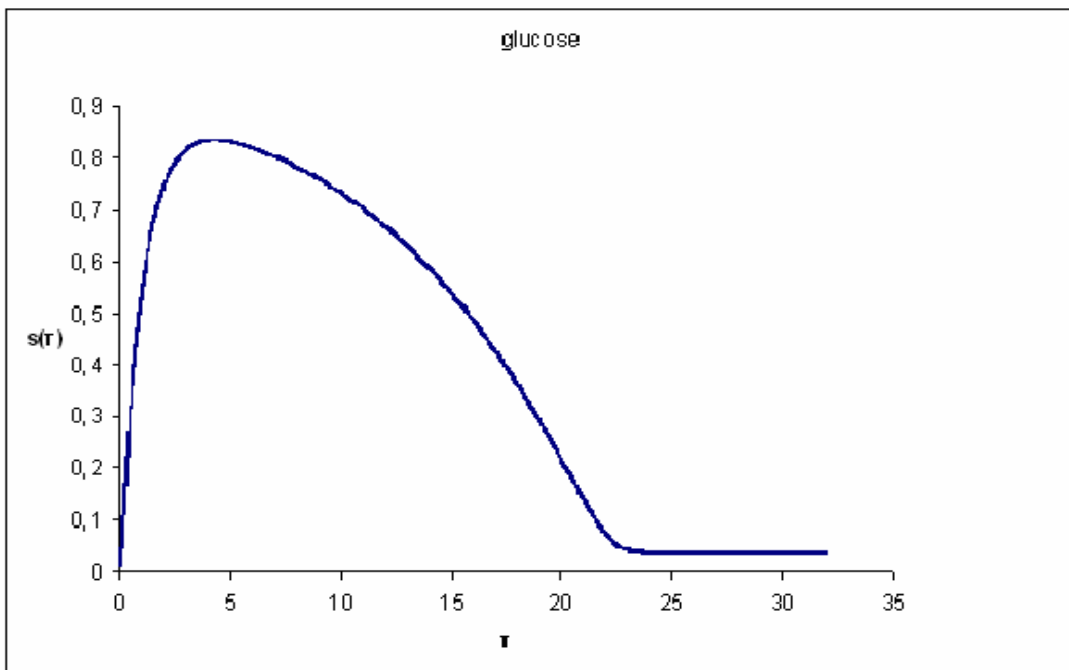
Εικόνα 42: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *E.coli*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



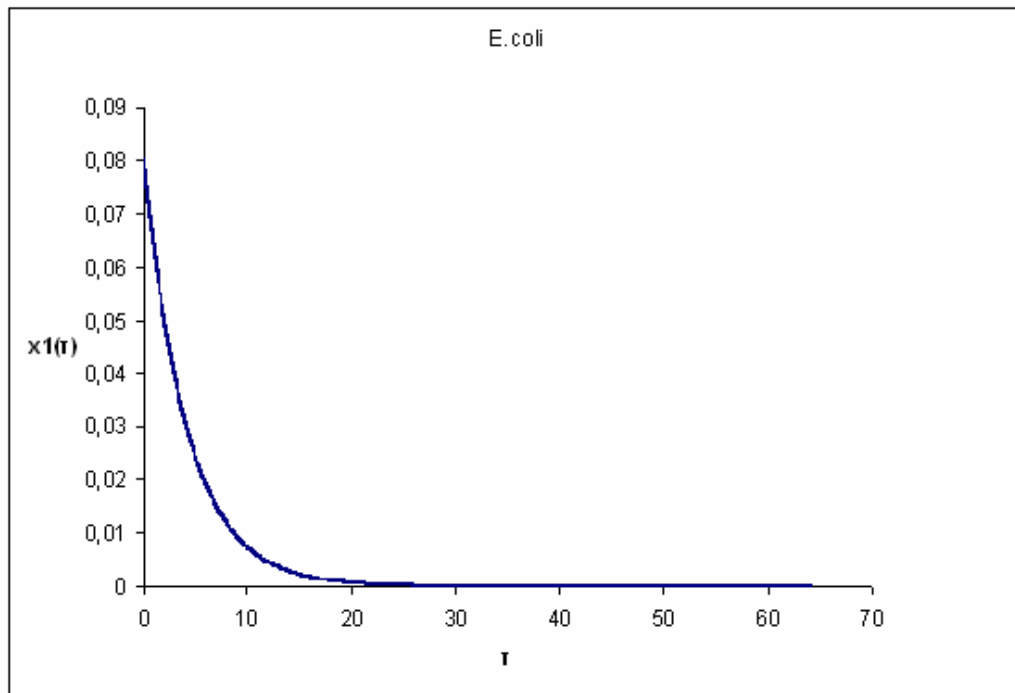
Εικόνα 43: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Klebsiella oxytoca* για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



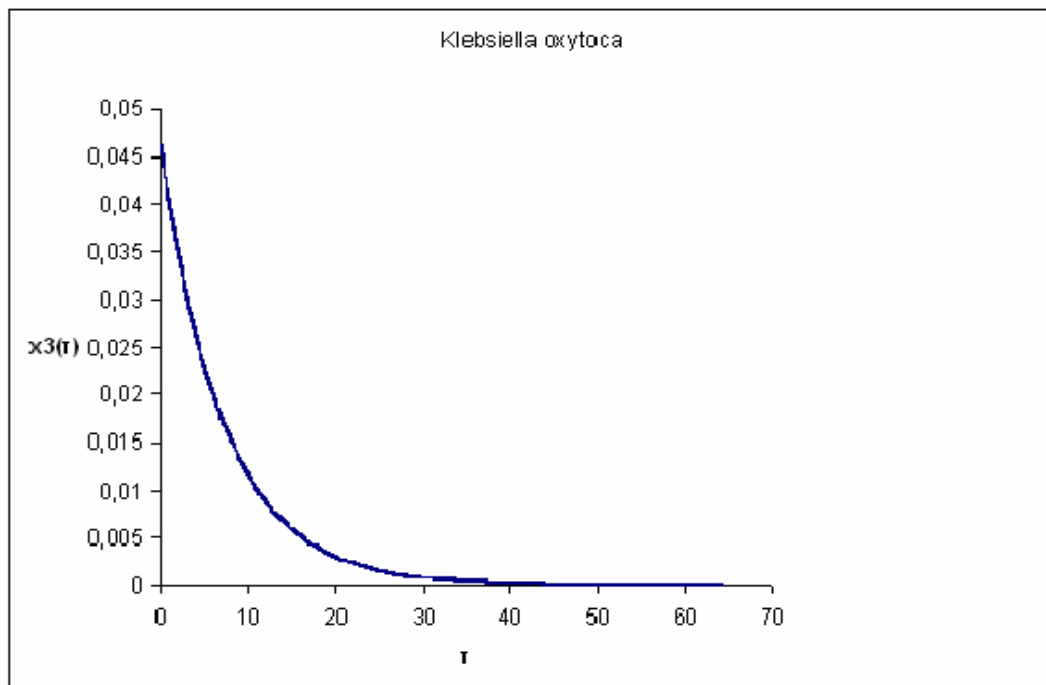
Εικόνα 44: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Vinelandii* για $D=1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



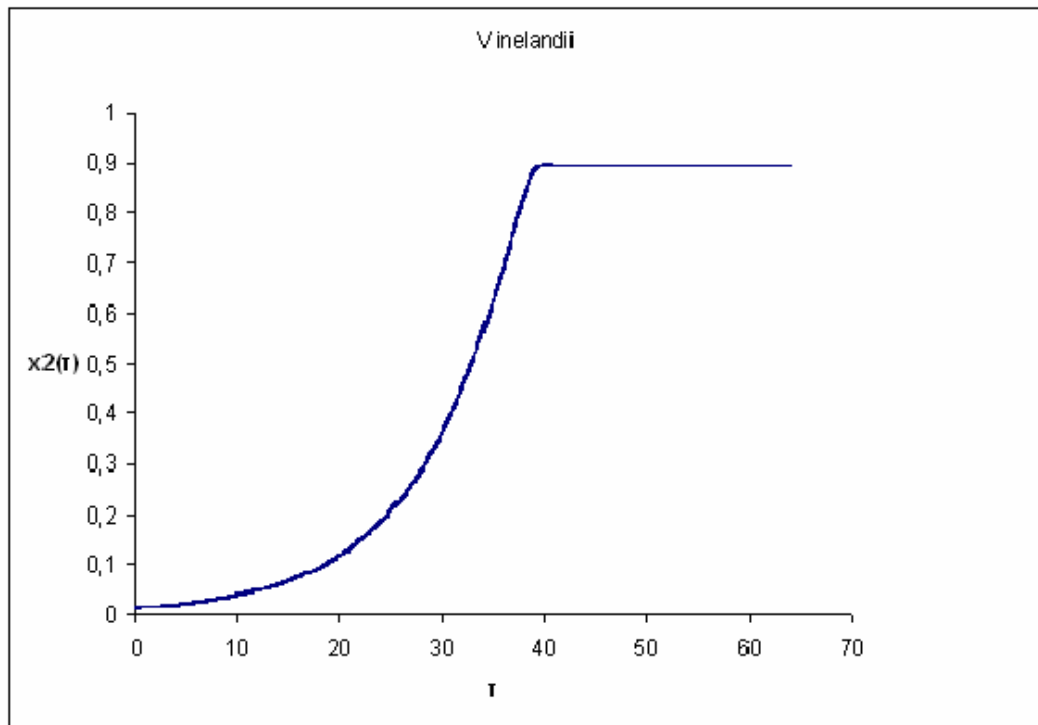
Εικόνα 45: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D=1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



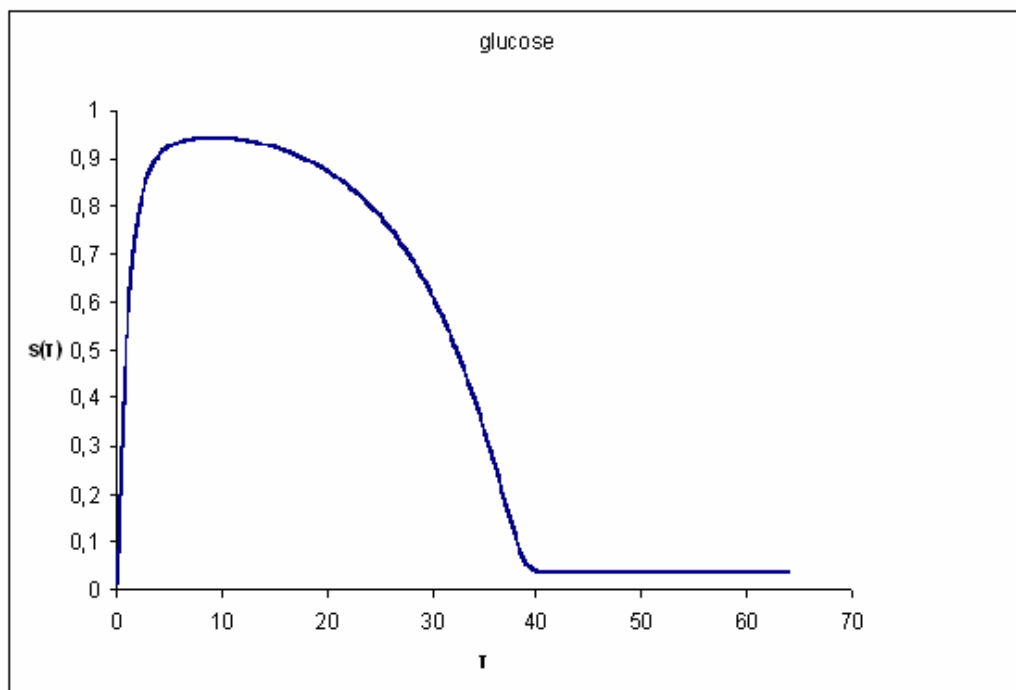
Εικόνα 46: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *E.coli*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



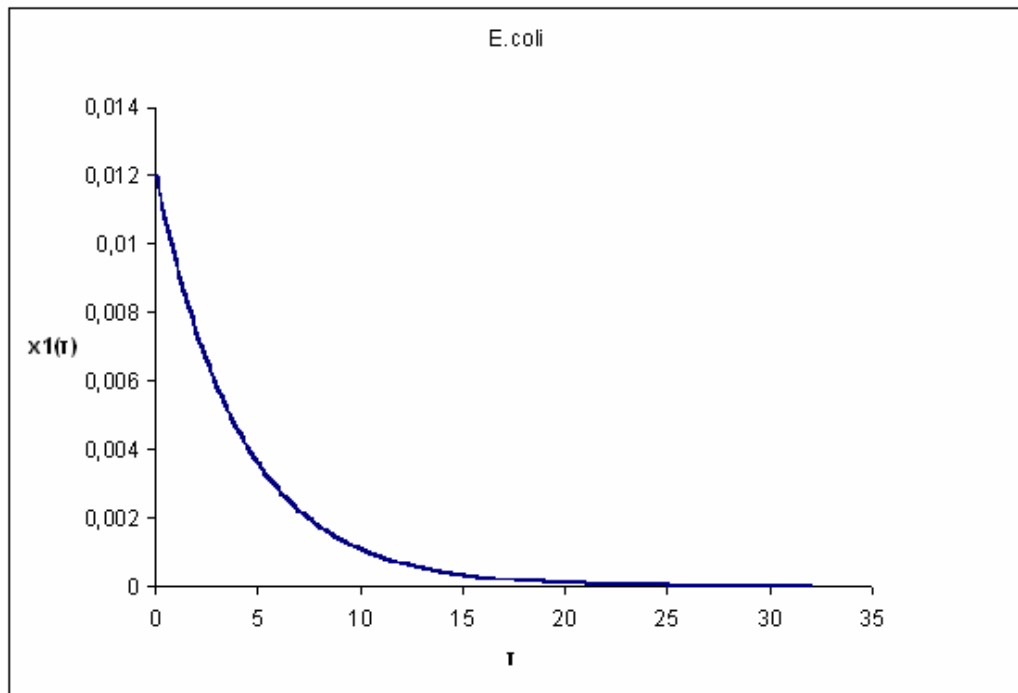
Εικόνα 47: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Klebsiella oxytoca*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



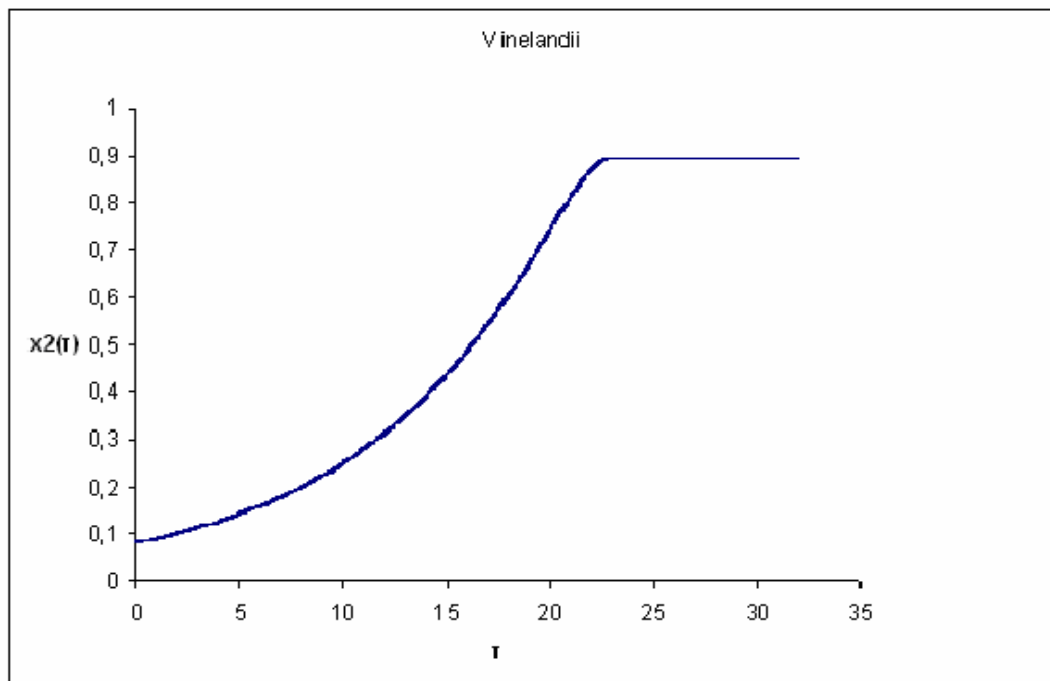
Εικόνα 48: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Vinelandii*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



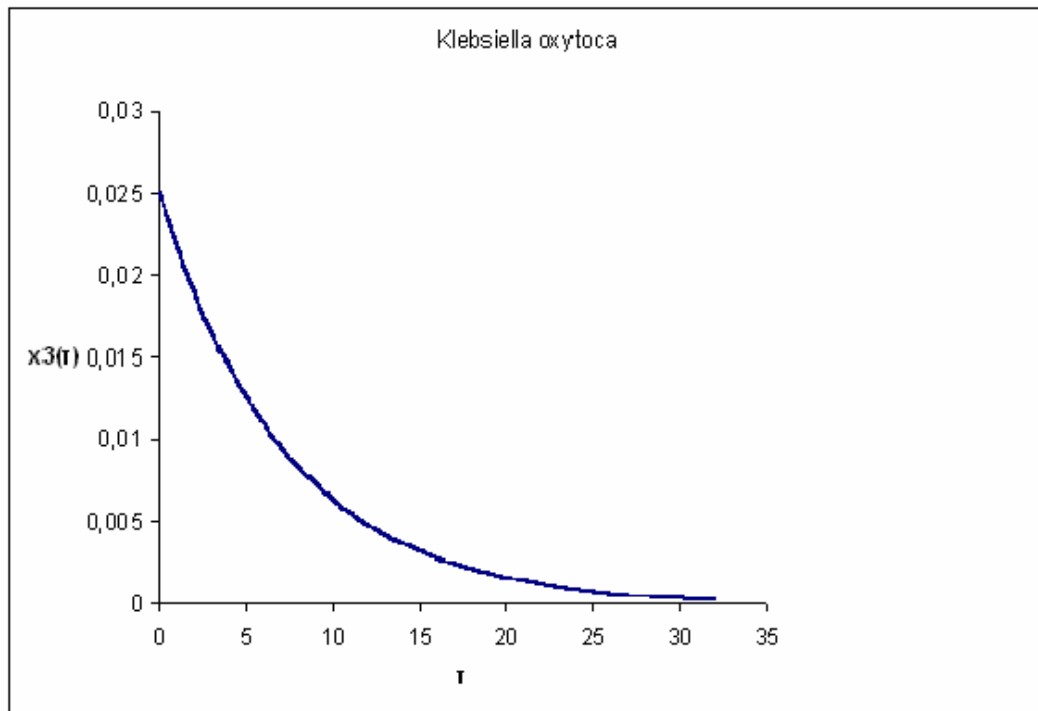
Εικόνα 49: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



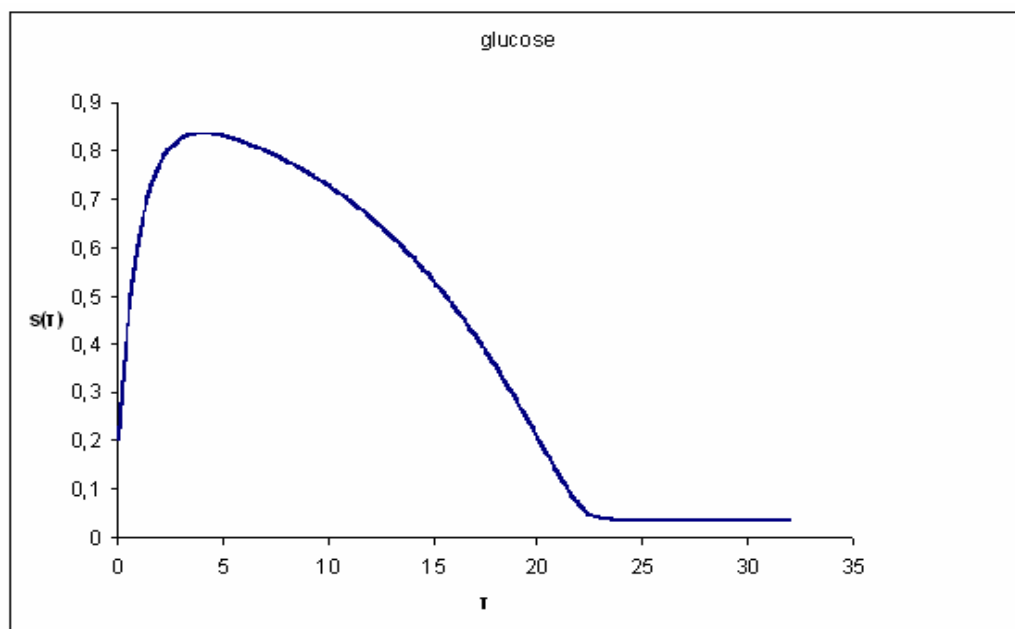
Εικόνα 50: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *E.coli*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 51: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Vinelandii*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 52: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της κυτταρικής μάζας του *Klebsiella oxytoca*, για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$..



Εικόνα 53: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 1.25h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

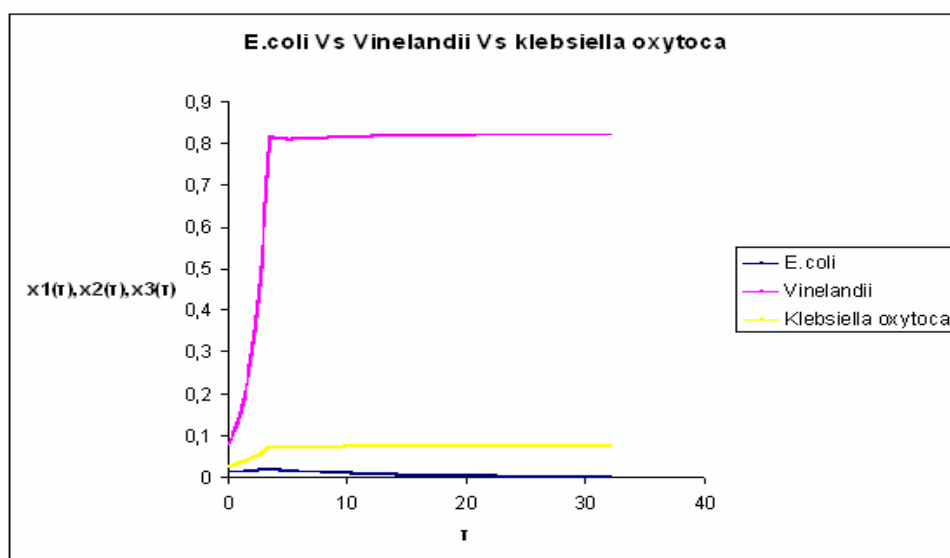
Παρατηρούμε από τις γραφικές παραστάσεις ότι για τιμές του συντελεστή αραίωσης D , με $0.822h^{-1} < D = 1.25h^{-1} < 1.394h^{-1}$ οι λύση του συστήματος, οδηγείται στο σημείο ισορροπίας y^{***} για οποιοσδήποτε αρχικές συνθήκες.

Δ) Για $D = 0.822h^{-1}$, που έχουμε συνύπαρξη, δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες:

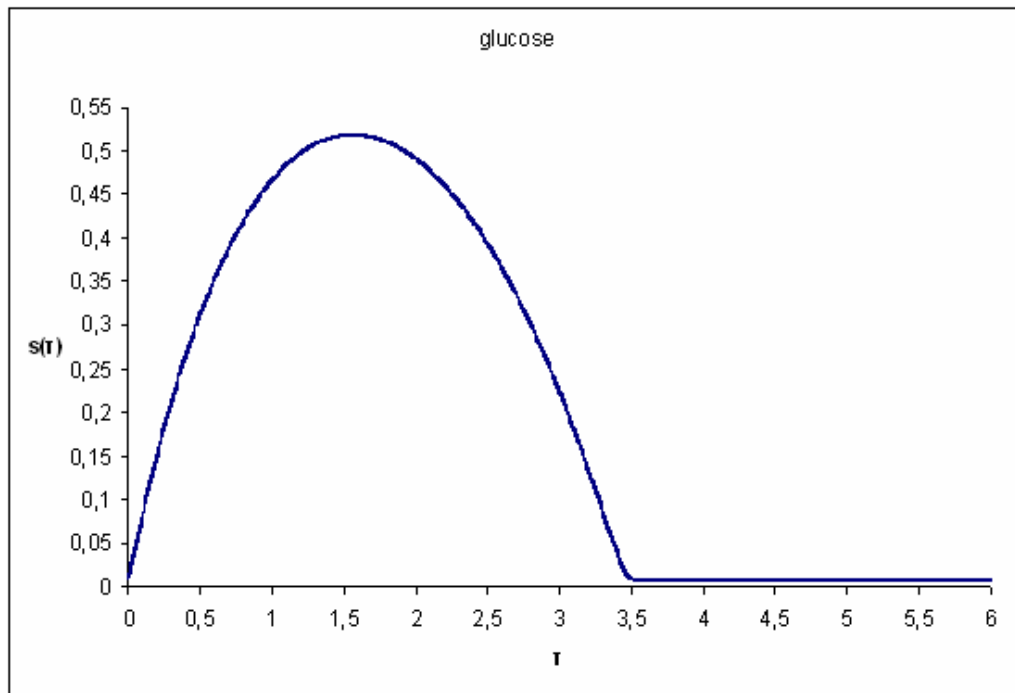
1) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για αυτήν την περίπτωση φαίνονται στις Εικόνες 54 και 55.

2) $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 56 και 57.

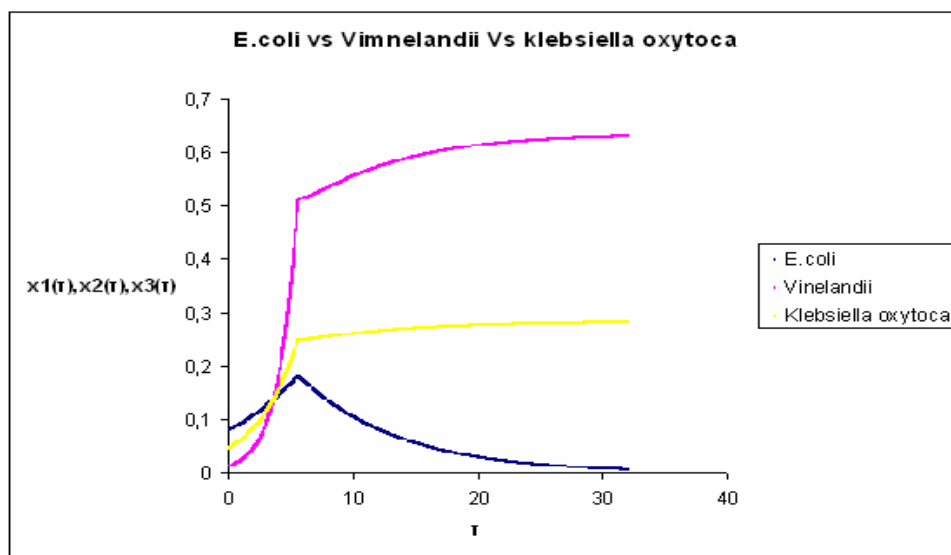
3) $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$. Τα αποτελέσματα για την περίπτωση αυτή φαίνονται στις Εικόνες 58και 59.



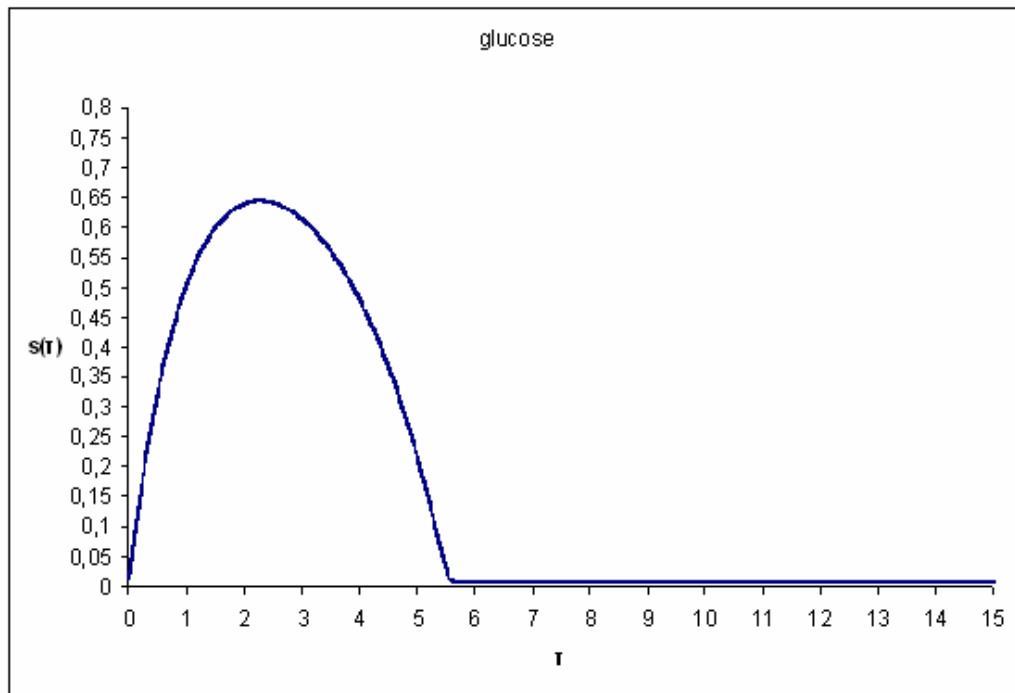
Εικόνα 54: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 0.822h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



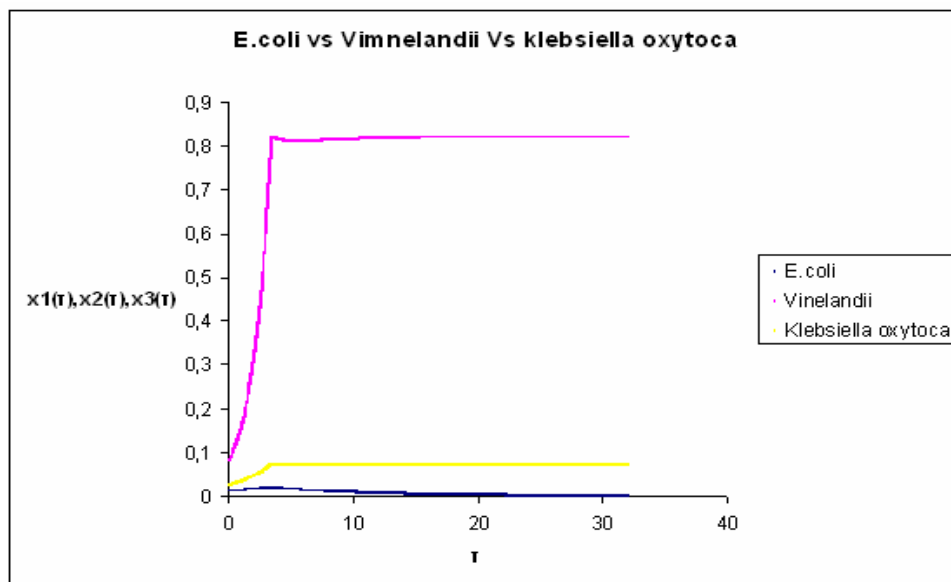
Εικόνα 55: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.822h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



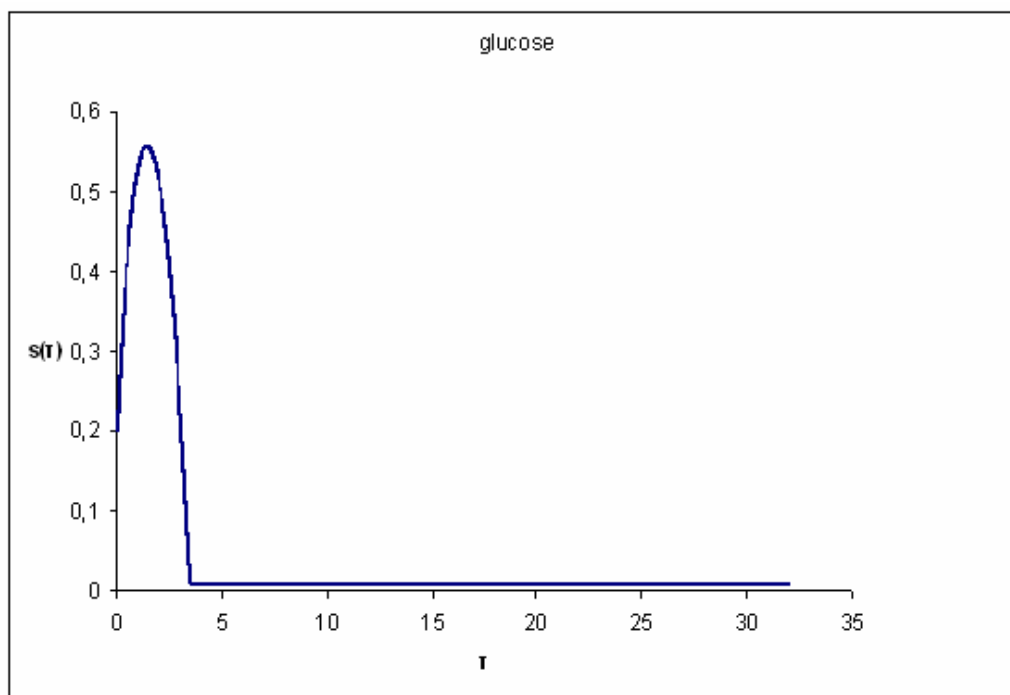
Εικόνα 56: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 0.822h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 57: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της γλυκόζης για $D = 0.822h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.15gdw/l$, $X_{2,0} = 0.03gdw/l$, $X_{3,0} = 0.12gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$.



Εικόνα 58: Γραφική παράσταση των αδιάστατων συγκεντρώσεων των μικροβιακών μαζών των *E.coli*, *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca* για $D = 0.822h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.



Εικόνα 59: Γραφική παράσταση της τιμής της αδιάστατης συγκέντρωσης της της γλυκόζης για $D = 0.822h^{-1}$ με $X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$, $X_{3,0} = 0.065gdw/l$ και $S(0) = 1g/l$.

3.3 ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Από τη μελέτη για τον ανταγωνισμό των δύο μικροοργανισμών στο μοντέλο του χημειοστάτη με σταθερή παροχή του περιοριστικού υποστρώματος προκύπτουν τα εξής συμπεράσματα:

Σε κάθε περίπτωση έχουμε το πολύ ένα σημείο ισορροπίας το οποίο είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Το πρώτο σημείο ισορροπίας y^* (washout), έχει πάντα φυσική σημασία και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές για τιμές του συντελεστή αραιώσης που επαληθεύουν τις ανισότητες της σχέσης (2.27). Το σημείο ισορροπίας y^{**} , όπου επικρατεί ο μικροοργανισμός 2 (*Vinelandii*), έχει φυσική σημασία και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, όταν ισχύουν οι ανισότητες (2.13) και (2.33). Ομοίως για το σημείο ισορροπίας όπου επικρατεί ο μικροοργανισμός 1 (*E.coli*), έχει φυσική σημασία και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, όταν ισχύουν οι ανισότητες (2.16) και (2.39).

Το πιο σημαντικό συμπέρασμα που προκύπτει από τη μελέτη αυτή αφορά τα σημεία ισορροπίας της συνύπαρξης **δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή**. Αυτό σημαίνει ότι στο σύστημα δύο μικροοργανισμών σε ανταγωνισμό στο μοντέλο του χημειοστάτη, μπορεί να υπάρχουν σημεία ισορροπίας της συνύπαρξης που να έχουν φυσική σημασία, αλλά αυτά δεν είναι ασυμπτωτικά ευσταθή. Ισχύει η αρχή του αποκλειστικού ανταγωνισμού. Ένας το πολύ μικροοργανισμός θα επικρατήσει στον βιοαντιδραστήρα.

Το θεώρημα της μη ασυμπτωτικής ευστάθειας των σημείων ισορροπίας της συνύπαρξης, επεκτείνεται και την περίπτωση που έχουμε σύστημα τριών (ή και περισσότερο) μικροοργανισμών. Και στην περίπτωση αυτή ορίζονται οι περιοχές των τιμών του D για τις οποίες επικρατεί ένας από τους τρεις μικροοργανισμούς. Η περίπτωση τώρα όπου το σημείο ισορροπίας y^* , που έχουμε washout είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, ισχύει για τιμές του συντελεστή αραιώσης που επαληθεύουν τις ανισότητες της σχέσης (2.73). Το σημείο ισορροπίας όπου επικρατεί ο μικροοργανισμός 2 (*Vinelandii*) (y^{**}), έχει φυσική σημασία και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, όταν ισχύουν οι ανισότητες (2.49) και (2.83). Ομοίως για το σημείο ισορροπίας όπου επικρατεί ο μικροοργανισμός 3 (*Klebsiella oxytoca*) (y^{***}), έχει φυσική σημασία και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, όταν ισχύουν οι ανισότητες (2.52) και (2.88)

Στη μελέτη αυτή προέκυψε ότι ένας μικροοργανισμός είναι δυνατόν να μην επικρατεί ποτέ. Αυτό σημαίνει ότι οι φυσικές παράμετροι δεν επαληθεύουν τις ανισότητες οι οποίες είναι αναγκαίες και ικανές για να έχουμε την επικράτηση του μικροοργανισμού (για την ασυμπτωτική ευστάθεια του αντίστοιχου σημείου ισορροπίας). Χαρακτηριστικό είναι το παράδειγμα του μικροοργανισμού *E.coli*. Το *E.coli* σε ανταγωνισμό με τους μικροοργανισμούς *Vinelandii* και *Klebsiella oxytoca*, δεν επικρατεί ποτέ και οδηγείται σε έκπλυση.

Οι συνθήκες που για τις οποίες οι τιμές του συντελεστή αραιώσης καθορίζουν ποιο σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθές επαληθεύονται ποιοτικά από τις γραφικές παραστάσεις των αδιάστατων τιμών για τις συγκεντρώσεις της κυτταρικής μάζας των μικροοργανισμών και της συγκέντρωσης του υποστρώματος.

Η ασυμπτωτική ευστάθεια των σημείων ισορροπίας επαληθεύεται ακόμα και με την αλλαγή των αρχικών τιμών των συγκεντρώσεων.

Τόσο για την περίπτωση του ανταγωνισμού των δύο μικροοργανισμών όσο και τριών μικροοργανισμών, τα αποτελέσματα της ανάλυσης επαληθεύονται με αριθμητική προσομοίωση χάρις στην επίλυση του συστήματος των διαφορικών εξισώσεων που περιγράφουν τον ανταγωνισμό. Χρησιμοποιείται η αριθμητική μέθοδος Euler προς τα εμπρός με κατάλληλο βήμα διακριτοποίησης.

Βιβλιογραφία

- [1] Bailey, J. E. and D. F. Ollis, “Biochemical Engineering Fundamentals”, 2nd Edition McGraw-Hill Book Co., New York, 1986.
- [2] M. M. Ballyk, D. A. Jones and H. L. Smith, “Microbial competition in reactors with wall attachment: A comparison of chemostat and plug flow models”, *Microbial Ecology*, Vol 41, 2001, pp 210-221.
- [3] B. W. Brandt, Fleur D. L. Kelpin, Ingeborg M.M. van Leewen and Sebastian A. L. M. Kooijman, “ Modeling Microbial Adaption of Changing Availability of substrates”, *ELSEVIER*, Vol 39, 2004, pp 1003-1013.
- [4] W.A. Duetz, C. de Jong, P.A. Williams and J.G van Andel “Competition in Chemostat Culture between *Pseudomonas* strains That use Different Pathways for the Degradation of Toluene”, *Applied and Environmental Microbiology*, 60, 1994, 2858-2863
- [5] P. De Leenheer, H. L. Smith, “Feedback control for Competition models”, *J. Math. Biol.*, 46, 2003, 48-70
- [6] P. De Leenheer, B. Li and H. L. Smith, “Competition in the Chemostat: some Remarks”, *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 11, 2003, 229-248
- [7] H. Futamata, Y. Nagano, K. Watanabe and A. Hiraishi, “Unique Kinetic Properties of Phenol-Degrading *Variovorax* strains for Efficient Trichloroethylene Degradation in achemostat Enrichment Culture”, *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 2005, 904-911
- [8] P. De Leenheer, H. Smith, “Feedback control for chemostat: some remarks”, *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 11, 2003, 229-248.
- [9] Gail, S. K. Wolkowicz and H. Xia, “Global asymptotic behavior of a chemostat model with discrete delays”, *Siam J. Appl. Math.*, 4, 1997, 1019-1043.

- [10] J. L. Gouze and G. Robledo, “Feedback control for competition models with mortality in the chemostat”, *Proceedings of the 45th IEEE conference on decision & control. Biol.*, 46, 2006, 2098-2103.
- [11] J. L. Gouze and G. Robledo, “Robust control for an uncertain chemostat model”, *International Journal of Robust and Nonlinear Control*, 16, 2006, 133-155.
- [12] J. P. Grivet, “Nonlinear Population Dynamics in The Chemostat”, *Computing in Science & Engineering*, 3, 2001, 48-55.
- [13] B. Li, G. S. K. Wolkowicz and Y. Kuang, “Global asymptotic behavior of a chemostat model with two perfectly complementary resources and distributed delay”, *Siam J. Appl. Math.*, 6, 2000, 2058-2086.
- [14] F. Mazenc, M. Malisoff and P. De Leenheer, “On The Stability Of Periodic Solutions In the Perturbed Chemostat”, *Mathematical bioscience and Engineering*, 4, 2007, 319-338.
- [15] H. L. Smith and P. Waltman, “The theory of the chemostat”, Cambridge University press, Cambridge, U. K., 1996.
- [16] M.S. Zaki, “Global dynamic Of a mathematical model of competition in the chemostat”, *international journal of physical science*, 2(4), 2002, 82-88.
- [17] M.L. Shuler and F. Kargi, “Μηχανική βιοδιεργασιών, βασικές έννοιες”, Πανεπιστημιακές εκδόσεις Ε. Μ. Π., Αθήνα, 2005
- [18] Ι. Καραφύλλης, Πανεπιστημιακές εκδόσεις μαθήματος “Δυναμική Συστημάτων και Αυτόματος Έλεγχος”, Χανιά, 2006
- [19] Κ. Χατζημίρος, “Οικολογία, Οικοσυστήματα και Προστασία του Περιβάλλοντος”, Εκδόσεις Συμμετρία, Αθήνα, 2001
- [20] Θεόδωρος Σ. Κουσούρης, “Μικροβιακή οικολογία”, Εκδόσεις Χρήστος Ε. Δαρδάνος, Αθήνα, 2000

Παράρτημα:

Έστω ένα δυναμικό σύστημα

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathfrak{R}^n \quad (1)$$

Ας υποθέσουμε ότι έχουμε βρεί μια τέτοια λύση, δηλαδή, έχουμε βρεί διάνυσμα $x^* \in \mathfrak{R}^n$, τέτοιο ώστε:

$$x(t) = x^*, \quad \text{για όλα τα } t \geq 0 \quad (2)$$

Επειδή η παραπάνω εξίσωση δίνει $\dot{x}(t) = 0$ για όλα τα $t \geq 0$ και επειδή $\dot{x} = f(x)$, καταλήγουμε στο ότι το διάνυσμα $x^* \in \mathfrak{R}^n$ πρέπει να είναι τέτοιο ώστε

$$f(x^*) = 0 \quad (3)$$

Καταλήγουμε στον παρακάτω ορισμό:

Ορισμός Σημείου Ισορροπίας

Κάθε σημείο $x^* \in \mathfrak{R}^n$ που ικανοποιεί την εξίσωση $f(x^*) = 0$, ονομάζεται σημείο ισορροπίας ή μόνιμη ατάσταση του δυναμικού συστήματος (1).

Ορισμός Ευστάθειας Σημείου Ισορροπίας

Ένα ευσταθές σημείο ισορροπίας $x^* \in \mathfrak{R}^n$ του δυναμικού συστήματος (1) είναι ευσταθές αν για κάθε $\varepsilon > 0$ υπάρχει $\delta > 0$, τέτοιο ώστε αν $|x(0) - x^*| < \delta$ τότε $|x(t) - x^*| < \varepsilon$ για όλα τα $t \geq 0$, όπου $x(t)$ η λύση του (1) με αρχική συνθήκη $x(0) \in \mathfrak{R}^n$.

Ορισμός Τοπικής Ασυμπτωτικής Ευστάθειας Σημείου Ισορροπίας

Ένα σημείο ισορροπίας $x^* \in \mathfrak{R}^n$ θα είναι Τοπικά Ασυμπτωτικά Ευσταθές (Locally Asymptotically Stable), εάν υπάρχει $\eta > 0$ για το οποίο ισχύει:

$$|x(0) - x^*| < \eta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^* .$$

Θεώρημα Lyapunov για Τοπική Ασυμπτωτική Ευστάθεια Σημείου Ισορροπίας

Ένας τετραγωνικός πίνακας $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ καλείται Hurwitz, εάν και μόνο αν οι ιδιοτιμές, δηλαδή οι ρίζες του χαρακτηριστικού πολυωνύμου $p(s) = \det(\lambda I - A)$, είναι αρνητικές ή έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος. Αν για ένα σημείο ισορροπίας $x^* \in \mathbb{R}^n$ του (1), ο πίνακας $A = \frac{\partial f}{\partial x}(x^*)$ είναι Hurwitz, τότε το $x^* \in \mathbb{R}^n$ είναι Τοπικά Ασυμπτωτικά Ευσταθές (LAS).

Κώδικες (ή σελίδες Excel) που χρησιμοποιήθηκαν για τις προσομιώσεις.

Η μέθοδος επίλυσης που χρησιμοποιήθηκε για την επίλυση του συστήματος, είναι η μέθοδος προς τα εμπρός του Euler για την εύρεση μιας συνάρτησης:

$$x(t+h) = x(t) + hf(x(t))$$

Όπου h , είναι το βήμα της διακριτοποίησης.

Χρησιμοποιώντας την παραπάνω μέθοδο αριθμητικής επίλυσης του συστήματος, προέκυψαν τα παρακάτω αποτελέσματα από το Excel :

A) Για $D = 1.6h^{-1} > 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες για το *E.coli* σε ανταγωνισμό με το *Vinelandii*:

$X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα από το Excel φαίνονται παρακάτω:

t	X1(t)	X2(t)	S(t)
0	0,012	0,08	0,01
0,001	0,011994	0,079969	0,01093
0,002	0,011988	0,079938	0,011858
0,003	0,011982	0,07991	0,012784
0,004	0,011976	0,079882	0,013707
0,005	0,01197	0,079855	0,014629
0,006	0,011964	0,079829	0,015549
0,007	0,011959	0,079804	0,016467
0,008	0,011953	0,079779	0,017384
0,009	0,011947	0,079755	0,018299
0,01	0,011942	0,079732	0,019213
0,011	0,011936	0,079709	0,020125
0,012	0,011931	0,079686	0,021036
0,013	0,011925	0,079664	0,021945
0,014	0,01192	0,079643	0,022853
0,015	0,011914	0,079622	0,02376
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
65,514	3,02E-14	1,7E-05	0,999982
65,515	3,02E-14	1,7E-05	0,999982
65,516	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,517	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,518	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,519	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,52	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,521	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,522	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,523	3,01E-14	1,7E-05	0,999982
65,524	3E-14	1,7E-05	0,999982
65,525	3E-14	1,7E-05	0,999982
65,526	3E-14	1,7E-05	0,999982
65,527	3E-14	1,7E-05	0,999982
65,528	3E-14	1,7E-05	0,999982
65,529	3E-14	1,7E-05	0,999982

B) Για $0.563h^{-1} < D = 1.25h^{-1} < 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες για το *E.coli* σε ανταγωνισμό με το *Vinelandii*:

$X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα από το

Excel φαίνονται παρακάτω:

t	X1(t)	X2(t)	S(t)
0	0,012	0,08	0,01
0,001	0,011996	0,079982	0,010913
0,002	0,011991	0,079966	0,011824
0,003	0,011987	0,079951	0,012732
0,004	0,011983	0,079938	0,013638
0,005	0,011979	0,079926	0,014542
0,006	0,011975	0,079915	0,015444
0,007	0,011971	0,079905	0,016344
0,008	0,011967	0,079895	0,017242
0,009	0,011963	0,079887	0,018138
0,01	0,011959	0,079879	0,019033
0,011	0,011955	0,079872	0,019926
0,012	0,011951	0,079866	0,020818
0,013	0,011948	0,07986	0,021708
0,014	0,011944	0,079854	0,022596
0,015	0,01194	0,07985	0,023484
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
65,516	2,63E-10	0,892593	0,036
65,517	2,63E-10	0,892593	0,036
65,518	2,63E-10	0,892593	0,036
65,519	2,63E-10	0,892593	0,036
65,52	2,63E-10	0,892593	0,036
65,521	2,63E-10	0,892593	0,036
65,522	2,63E-10	0,892593	0,036
65,523	2,63E-10	0,892593	0,036
65,524	2,63E-10	0,892593	0,036
65,525	2,63E-10	0,892593	0,036
65,526	2,63E-10	0,892593	0,036
65,527	2,63E-10	0,892593	0,036
65,528	2,63E-10	0,892593	0,036
65,529	2,62E-10	0,892593	0,036
65,53	2,62E-10	0,892593	0,036
65,531	2,62E-10	0,892593	0,036

Γ) Για $0.h^{-1} < D = 0.15h^{-1} < 0.563h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες για το *E.coli* σε ανταγωνισμό με το *Vinelandii*:

$X_{1,0} = 0.03gdw/l$, $X_{2,0} = 0.15gdw/l$ και $S(0) = 0.05g/l$. Τα αποτελέσματα από το Excel φαίνονται παρακάτω:

t	X1(t)	X2(t)	S(t)
0	0,012	0,08	0,01
0,001	0,012051	0,080438	0,010352
0,002	0,012102	0,080884	0,010694
0,003	0,012154	0,081338	0,011027
0,004	0,012206	0,081799	0,01135
0,005	0,012259	0,082268	0,011665
0,006	0,012312	0,082743	0,011971
0,007	0,012366	0,083226	0,012268
0,008	0,012421	0,083715	0,012558
0,009	0,012476	0,08421	0,012839
0,01	0,012531	0,084712	0,013112
0,011	0,012587	0,08522	0,013377
0,012	0,012643	0,085734	0,013635
0,013	0,0127	0,086254	0,013885
0,014	0,012757	0,086779	0,014127
0,015	0,012814	0,087311	0,014362
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
65,516	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,517	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,518	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,519	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,52	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,521	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,522	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,523	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,524	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,525	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,526	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,527	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,528	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,529	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,53	0,749625	1,03E-15	0,0005
65,531	0,749625	1,03E-15	0,0005

A) Για $D = 1.6h^{-1} > 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες για το E.coli σε ανταγωνισμό με το *Vinelandii* και το *Klebsiella oxytoca*:

t	X1(t)	X2(t)	x3(t)	S(t)
0	0,012	0,08	0,025	0,2
0,001	0,011995	0,079989	0,024992	0,200702
0,002	0,01199	0,079977	0,024983	0,201404
0,003	0,011985	0,079966	0,024975	0,202105
0,004	0,01198	0,079954	0,024967	0,202805
0,005	0,011975	0,079943	0,024959	0,203505
0,006	0,01197	0,079931	0,02495	0,204204
0,007	0,011965	0,07992	0,024942	0,204902
0,008	0,01196	0,079908	0,024934	0,205599
0,009	0,011956	0,079897	0,024925	0,206296
0,01	0,011951	0,079886	0,024917	0,206992
0,011	0,011946	0,079874	0,024909	0,207688
0,012	0,011941	0,079863	0,024901	0,208383
0,013	0,011936	0,079851	0,024892	0,209077
0,014	0,011931	0,07984	0,024884	0,20977
0,015	0,011926	0,079829	0,024876	0,210463
.
.
.
.
.
.
.
.
65,516	3,03E-14	1,72E-05	1,29E-11	0,999982
65,517	3,02E-14	1,72E-05	1,29E-11	0,999982
65,518	3,02E-14	1,72E-05	1,29E-11	0,999982
65,519	3,02E-14	1,72E-05	1,29E-11	0,999982
65,52	3,02E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,521	3,02E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,522	3,02E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,523	3,02E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,524	3,02E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,525	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,526	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,527	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,528	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,529	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,53	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982
65,531	3,01E-14	1,72E-05	1,28E-11	0,999982

B) Για $0.822h^{-1} < D = 1.25h^{-1} < 1.394h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες για το *E.coli* σε ανταγωνισμό με το *Vinelandii* και το *Klebsiella oxytoca*:

Excel φαίνονται παρακάτω:

t	X1(t)	X2(t)	x3(t)	S(t)
0	0,012	0,08	0,025	0,2
0,001	0,011997	0,080008	0,024996	0,200675
0,002	0,011994	0,080015	0,024993	0,201349
0,003	0,011991	0,080023	0,024989	0,202023
0,004	0,011988	0,080031	0,024986	0,202696
0,005	0,011985	0,080039	0,024982	0,203368
0,006	0,011982	0,080046	0,024978	0,20404
0,007	0,011979	0,080054	0,024975	0,204711
0,008	0,011976	0,080062	0,024971	0,205381
0,009	0,011973	0,08007	0,024968	0,20605
0,01	0,01197	0,080077	0,024964	0,206719
0,011	0,011967	0,080085	0,02496	0,207387
0,012	0,011964	0,080093	0,024957	0,208055
0,013	0,011961	0,080101	0,024953	0,208722
0,014	0,011958	0,080109	0,02495	0,209388
0,015	0,011955	0,080116	0,024946	0,210053
.
.
.
.
.
.
.
.
65,516	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,517	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,518	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,519	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,52	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,521	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,522	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,523	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,524	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,525	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,526	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,527	2,63E-10	0,892592	4,29E-07	0,036
65,528	2,63E-10	0,892592	4,28E-07	0,036
65,529	2,62E-10	0,892592	4,28E-07	0,036
65,53	2,62E-10	0,892592	4,28E-07	0,036
65,531	2,62E-10	0,892592	4,28E-07	0,036

Γ) Για $0h^{-1} < D = 0.25h^{-1} < 0.822h^{-1}$ δοκιμάστηκαν οι ακόλουθες αρχικές συνθήκες για το *E.coli* σε ανταγωνισμό με το *Vinelandii* και το *Klebsiella oxytoca*:

t	X1(t)	X2(t)	x3(t)	S(t)
0	0,012	0,08	0,025	0,2
0,001	0,012033	0,080359	0,025082	0,200175
0,002	0,012066	0,080719	0,025164	0,200347
0,003	0,0121	0,081081	0,025247	0,200517
0,004	0,012133	0,081444	0,025329	0,200683
0,005	0,012167	0,081809	0,025412	0,200847
0,006	0,0122	0,082176	0,025496	0,201008
0,007	0,012234	0,082544	0,025579	0,201166
0,008	0,012268	0,082914	0,025663	0,201321
0,009	0,012301	0,083286	0,025747	0,201474
0,01	0,012335	0,083659	0,025832	0,201624
0,011	0,012369	0,084035	0,025916	0,201771
0,012	0,012404	0,084411	0,026001	0,201914
0,013	0,012438	0,08479	0,026086	0,202056
0,014	0,012472	0,08517	0,026172	0,202194
0,015	0,012507	0,085552	0,026258	0,202329
.
.
.
.
.
.
.
.
.
65,516	5,8E-09	1,69E-17	0,999398	0,000602
65,517	5,8E-09	1,69E-17	0,999398	0,000602
65,518	5,8E-09	1,69E-17	0,999398	0,000602
65,519	5,8E-09	1,69E-17	0,999398	0,000602
65,52	5,79E-09	1,69E-17	0,999398	0,000602
65,521	5,79E-09	1,69E-17	0,999398	0,000602
65,522	5,79E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,523	5,79E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,524	5,79E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,525	5,79E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,526	5,78E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,527	5,78E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,528	5,78E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,529	5,78E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,53	5,78E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602
65,531	5,78E-09	1,68E-17	0,999398	0,000602