

EXISTENCIA DEL ATRACTOR GLOBAL EN UN MODELO DE CADENA ALIMENTICIA CON RETARDO DISTRIBUIDO EN EL QUIMIÓSTATO

PRESENCE OF THE GLOBAL ATTRACTOR IN A FOOD CHAIN MODEL WITH DISTRIBUTED DELAY IN THE CHEMOSTAT

SAEL ROMERO Y MARIO CAVANI

*Universidad de Oriente. Escuela de Ciencias. Departamento de Matemáticas, Cumaná. Venezuela.
E. mail: sromero@sucre.udo.edu.ve*

RESUMEN

En este trabajo consideramos un modelo de cadena alimenticia, la competencia tiene lugar en el quimióstat, una pieza básica de laboratorio que ocupa un lugar central en los modelos utilizados en ecología matemática. Consideramos que existen tres niveles tróficos, una fuente primaria de nutrientes $S(t)$, para una población $P(t)$, que a su vez sirve de nutriente (presa) para otra población (depredadora) $Q(t)$ ubicada en el último eslabón de la cadena. Adicionalmente suponemos que la dinámica de la población depredadora depende de la historia pasada de la presa por medio un retardo distribuido que toma un promedio de la respuesta funcional de Michaelis-Menten de la presa $P(t)$, y que el nutriente $S(t)$ y la población $P(t)$ tienen una dinámica que no dependen del pasado. En este trabajo introducimos el modelo, estudiamos algunas de sus propiedades fundamentales y demostramos la existencia de un atractor global para las soluciones del sistema.

PALABRAS CLAVES: Ecuación con Retardo, Quimióstat, Atractor Global.

ABSTRACT

This study portrays a food chain model. Competition is elicited in the chemostat, a key laboratory apparatus commanding a central role in mathematical ecology models. Our model contemplates a tritrophic interaction: a primary nutrient source $S(t)$ for a population $P(t)$, which in turn constitutes the prey for another predatory population $Q(t)$ located at the bottom of the chain. We assume that the dynamics of the predating population depends upon the past history of the prey by means of a distributed delay that takes a mean average of the prey's $P(t)$ Michaelis-Menten functional response, whereas the nutrient $S(t)$ and the population $P(t)$ share a dynamic relationship not dependant upon the past. In this work we introduce the model, analyze some of its fundamental properties, and demonstrate the existence of a global attractor for the solutions to the system.

KEY WORDS: Equation with delay, chemostat, global attractor

INTRODUCCIÓN

Modelar la competencia entre especies es uno de los aspectos más adelantadores en la biomatemática. Un axioma que muchas veces se plantea es que la competencia entre las especies es una condición fundamental de la naturaleza para mantener su equilibrio.

La forma más simple de competencia ocurre cuando dos o más poblaciones compiten por el mismo recurso, tal como un suplemento alimenticio o un nutriente, sin interferencia entre rivales. En este caso se habla de *competencia por medio de explotación*. Un ejemplo sencillo de este tipo de competencia ocurre en un ensayo de laboratorio que se realiza en un aparato denominado

quimióstat o reactor de cultivo continuo, que modela la competencia en un lago. Este aparato es importante en estudios ecológicos porque se puede modelar matemáticamente y los experimentos relevantes son posibles (pero no necesariamente fáciles). Su lugar en la ecología teórica está bien documentada en una extensa gama bibliográfica. Una buena referencia para el estudio del quimióstat puede verse en Smith H. L. y Waltman P. (1995).

El quimióstat consiste de tres vasos conectados como se muestra en el esquema de la Figura 1. El vaso más a la izquierda es llamado *botella alimentaria* y contiene todos los nutrientes necesarios para el crecimiento de un microorganismo, todos en exceso excepto uno, el cual es

dado a conocer como el *nutriente límite*. El segundo vaso es llamado *vaso de cultivo*, y es aquí donde la acción tiene lugar, el tercer vaso es el vaso de desperdicio o *vaso colector*, en este vaso es donde se recogen los productos del vaso de cultivo. Este contendrá nutrientes, organismos, y quizás productos de estos organismos.



Fig. 1. Esquema del quimiostato simple

Denotemos por V el volumen del vaso de cultivo (V tiene unidades de l^3 donde l es una medida de longitud), y denotemos por F el promedio de flujo volumétrico (F es dado en unidades de l^3/t donde t es el tiempo). La concentración del nutriente de entrada, denotado por $S^{(0)}$ se mantiene constante, y tiene unidades de masa/l^3 . Para explicar las ecuaciones diferenciales que se desprenden para este modelo, empezamos considerando el desarrollo de un sólo organismo en el quimiostato. La razón de cambio del nutriente puede ser expresada como $\text{razón de cambio} = \text{tasa de crecimiento} - \text{tasa de desperdicio}$

Denotemos por $S(t)$ la concentración de nutriente en el vaso de cultivo en el tiempo t , $S(t)$ será la cantidad de nutriente en el vaso en el tiempo t . La tasa de cambio del nutriente es la diferencia entre la cantidad de nutriente que ha sido bombeado dentro del vaso por unidad de tiempo y la cantidad de nutriente bombeado fuera del vaso por unidad de tiempo. Si no hubo ningún organismo y en consecuencia ningún consumo, entonces la ecuación para el nutriente sería

Es de observar que las unidades de cada lado son expresadas en términos $\text{masa}/\text{tiempo}$. Como V es constante, la cantidad en el lado izquierdo se puede escribir como $VS'(t)$ y ambos lados divididos por V . La cantidad F/V llamada la tasa de dilución (o de desperdicio), es denotada por D y tiene unidades de

tiempo recíproco $1/t$. Entonces la ecuación se transforma en: $S'(t) = S^{(0)}D - S(t)D$.

La formulación del término de consumo, basada en evidencias experimentales, se remonta a lo hecho por Monod J. (1942) y (1950). El término es proporcional a $\frac{mSP}{a+S}$, donde P es la concentración del organismo (en unidades de masa/l^3), m es la tasa máxima de crecimiento (en unidades de $1/t$), y a es la constante de Michaelis-Menten (o constante de semisaturación) con unidades de concentración, es decir, a es el valor de S para el cual la respuesta funcional alcanza la mitad de su máximo. De esta forma la ecuación diferencial para S toma la forma

$$S' = (S^{(0)} - S)D - \frac{mS}{a+S} P \gamma, \quad (1)$$

mientras que la ecuación correspondiente a los microorganismos, asumiendo que el crecimiento es proporcional al consumo, es

$$P' = P \left(\frac{mS}{a+S} - D \right) \quad (2)$$

donde γ es una constante de "productividad" que refleja la conversión de nutriente al organismo. La constante γ se puede determinar (en cultivos por hornadas) por medio del cociente

$$\frac{\text{masa del organismo formado}}{\text{masa del sustrato usado}}$$

de aquí que γ no tiene dimensiones.

Las condiciones iniciales son $S(0) > 0$ y $P(0) > 0$, se puede observar que el número de parámetros en el sistema es excesivo, por tanto conviene realizar algunos cambios de escala. Primero que nada, note que $S^{(0)}$ y D (la concentración entrante y la tasa de desperdicio) están bajo el control de los experimentos. El término $S^{(0)}$ tiene unidades de concentración y D tiene unidades de tiempo recíproco. Las ecuaciones (1) y (2) pueden ser escritas como:

$$\frac{S'}{S^{(0)}} = \left(1 - \frac{S}{S^{(0)}}\right) D - \frac{mS/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S/S^{(0)}} \frac{P}{S^{(0)}\gamma};$$

$$\frac{P'}{S^{(0)}\gamma} = \left(\frac{P}{S^{(0)}\gamma}\right) \left(\frac{mS/S^{(0)}}{a/S^{(0)} + S/S^{(0)}} - D\right).$$

Midiendo S , a y P/γ en unidades de $S^{(0)}$ y el tiempo en unidades de D^{-1} y haciendo el siguiente cambio de variables

$$\bar{S} = \frac{S}{S^{(0)}}, \quad \bar{P} = \frac{P}{\gamma S^{(0)}},$$

$$\bar{a} = \frac{a}{S^{(0)}}, \quad \bar{m} = \frac{m}{D}, \quad \bar{t} = Dt,$$

además sustituyendo en las ecuaciones previas y eliminando las barras sobre las variables y parámetros, uno obtiene las siguientes ecuaciones diferenciales sin dimensiones

$$S'(t) = 1 - S - \frac{mS(t)P(t)}{a + S(t)},$$

$$P'(t) = P(t) \left(\frac{mS(t)}{a + S(t)} - 1 \right), \quad (3)$$

$$S(0) \geq 0, \quad P(0) > 0.$$

En el trabajo desarrollamos un análisis global del comportamiento asintótico del modelo de cadena alimenticia tridimensional sin retardo (5) dado en la próxima sección, el cual se desarrolla en el Quimióstato. Este modelo ha sido estudiado entre otros por Kuang Y. (1989). Luego siguiendo las ideas de Wolkowics G., Xia H. y Ruan S. (1997). Introducimos un retardo distribuido para mejorar la modelación.

La estructura del trabajo es la siguiente:

En la sección 2, incluimos una tercera ecuación correspondiente a un depredador el cual queda ubicado en el último eslabón de la cadena alimenticia.

En la sección 3, introducimos un retardo distribuido al cual se le realiza un análisis local del comportamiento asintótico, se muestra la disipatividad originando así la existencia de un atractor global.

Modelo Tridimensional Relacionado con el Quimióstato: Una Cadena Alimenticia Simple

Tomemos el modelo del quimióstato descrito en la sección previa, con nutriente entrante $S(t)$ y organismo $P(t)$ que crece a expensa del nutriente, pero ahora añadimos un organismo depredador de la especie $P(t)$. Denotaremos esta nueva especie por $Q(t)$. Se asume que tanto el nutriente absorbido e incorporado al organismo $P(t)$ como el producto de la depredación por $Q(t)$ sigue también la respuesta de funcionamiento de Michaelis-Menten.

Las ecuaciones básicas son

$$S'(t) = (S^{(0)} - S(t)) D - \frac{m_1 S(t) P(t)}{\gamma_1 (a_1 + S(t))},$$

$$P'(t) = P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - D - \frac{m_2 Q(t)}{\gamma_2 (a_2 + P(t))} \right), \quad (4)$$

$$Q'(t) = Q(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - D \right),$$

$$S(0) = S_0 \geq 0, \quad P(0) = P_0 > 0, \quad Q(0) = Q_0 > 0, \quad t \geq 0;$$

donde $\gamma_1, \gamma_2, m_1, D, a_1, a_2$ son constantes positivas. Haciendo aquí un cambio de escala como antes, sustituyendo en la ecuación (4) y eliminando las barras por comodidad, tenemos

$$S'(t) = 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t) P(t)}{(a_1 + S(t))},$$

$$P'(t) = P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{(a_2 + P(t))} \right), \quad (5)$$

$$Q'(t) = Q(t) \left(\frac{m_2 P(t)}{a_2 + P(t)} - 1 \right),$$

$$S(0) \geq 0, \quad P(0) = P_0 > 0, \quad Q(0) = Q_0 > 0, \quad t \geq 0.$$

Sobre este modelo de cadena alimenticia, realizamos un análisis asintótico en el quimióstato, se asume que existe un único equilibrio inestable en el interior de una

región triangular de atracción. Se localizan los ciclos límites, se muestra que existe un rango en el espacio de los parámetros que garantiza la unicidad de cualquier ciclo límite del sistema, en este modelo se preserva la coexistencia de las especies. Toda esta afirmación sobre el modelo (5) puede verse en Kuang Y. (1989).

Un Modelo de Cadena Alimenticia con Retardo Distribuido

La aceptación de la existencia de tiempos de retardo en la respuesta a los cambios de crecimiento de una población en el medio ambiente ha conducido extensivos estudios teóricos y experimentales. Para modelar mejor sus datos observados, Caperon J. (1969) introdujo un *retardo discreto*, así como también, un retardo distribuido en una de las ecuaciones del modelo de quimiostato del tipo Monod. El modelo usado por Caperon J. (1969), sin embargo, permitió a la concentración de nutriente tomar valores negativos. Este problema fue corregido por Thingstad T. F. y Langeland T. I. (1974), quienes adoptaron el modelo Monod original e incorporaron un retardo discreto en la ecuación de especies en crecimiento. En un intento para analizar datos de laboratorio existentes, MacDonald N. (1976) consideró modelos de retardo distribuido y discutió la estabilidad lineal de los modelos considerados. Los modelos de retardo distribuido (o ecuaciones integro-diferenciales) han sido usados en modelos biológicos como el de Volterra (ver Scudo F. M. y Ziegler J. R. (1978) y son considerados más reales que los modelos con retardo discreto (ver por ejemplo Caperon J. (1969); Caswell H. A. (1972) y May R. M. (1974)). Las monografías de Cushing J. M. (1977) y MacDonald N. (1978) dan descripciones excelentes de modelos que involucran ecuaciones integro-diferenciales y discuten su análisis matemático. Sin embargo, ha habido poco énfasis en retardo distribuido incluido en modelos de quimiostato (ver Wolkowics G., Xia H. y Ruan S. (1997) y su extensa bibliografía).

El objetivo principal de nuestro trabajo consiste en introducir un retardo distribuido para mejorar la modelación de una cadena alimenticia que se desarrolla en el quimiostato, tomando como punto de partida el modelo (5) y siguiendo las ideas de Wolkowics G., Xia H. y Ruan S. (1997).

Como en el modelo anterior, se supone que existe una fuente primaria de nutrientes, S , para una población P , que a su vez sirve de nutriente (presa) para otra población Q (depredadora) ubicada en el último eslabón de la cadena. Suponemos que el nutriente S y la población

P tienen una dinámica de crecimiento instantáneo, mientras que la población Q tiene una dinámica que depende del pasado.

Las ecuaciones en cuestión, están dadas por

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t) P(t)}{(a_1 + S(t))}, \\ P'(t) &= P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{(a_2 + P(t))} \right), \\ Q'(t) &= \int_{-\infty}^t \frac{m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} e^{-(t-\tau)} \left(\alpha e^{-\alpha(t-\tau)} \right) d\tau - Q(t), \end{aligned} \quad (6)$$

Todos los parámetros involucrados en las ecuaciones que describen el modelo se consideran positivos y tienen el mismo significado que en el modelo sin retardo descrito en la sección anterior. Ahora, como puede verse, para la ecuación de crecimiento de la especie Q , la parte derecha depende de un promedio en el pasado, lo que distingue esta formulación es que incluye el factor de desecho en el promedio de la función de peso del tipo Michaelis-Menten o función de Monod de la función desconocida Q , dado por la siguiente integral

$$R(t) = \int_{-\infty}^t \frac{m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} e^{-(t-\tau)} \left(\alpha e^{-\alpha(t-\tau)} \right) d\tau. \quad (7)$$

Esta formulación del modelo sigue los lineamientos dados por Wolkowics G., Xia H. y Ruan S. (1997). Hemos utilizado el retardo distribuido con función de peso de la forma

$$K(u) = \alpha e^{-\alpha u}, \quad (8)$$

el cual recibe comunmente el nombre de núcleo de *retardo débil*. Este núcleo se ha usado frecuentemente en la modelación de sistemas biológicos, su implementación claramente implica que la influencia del pasado decae exponencialmente. El núcleo representa la distribución de el tiempo de retardo involucrado en la conversión de la presa a nuevos microorganismos. Debido al flujo en el quimiostato, solamente $e^{-(t-\tau)} K(t-\tau)$, en lugar de $Q(t)$, de los $Q(\tau)$ microorganismos que consumieron nutrientes $t-\tau$ unidades previamente, sobreviven en el quimiostato las unidades de tiempo necesarias para completar el proceso de convertir a la presa en nuevos

microorganismos. Al número α se le suele interpretar como la medida de influencia del pasado. De modo que podemos decir que mientras menor sea α , mayor será la longitud del intervalo de tiempo en el pasado en el cual los valores de R son tomados en cuenta (ver Cushing J. M. (1977) y MacDonald N. (1978)). El núcleo posee la propiedad siguiente

$$\int_{-\infty}^t \alpha \exp(-\alpha(t-\tau)) d\tau = \int_0^{\infty} \alpha \exp(-\alpha s) ds.$$

En este trabajo se realiza un análisis local del comportamiento asintótico de este sistema.

Para ello utilizaremos el llamado “truco de la cadena lineal”. Esto consiste en considerar la ecuación (7) como un cambio de variable, lo que da como resultado el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\begin{aligned} S'(t) &= 1 - S(t) - \frac{m_1 S(t) P(t)}{(a_1 + S(t))} \\ P'(t) &= P(t) \left(\frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{(a_2 + P(t))} \right) \\ Q'(t) &= R(t) - Q(t) \\ R'(t) &= \frac{\alpha m_2 P(t) Q(t)}{a_2 + P(t)} - (\alpha + 1) R(t), \end{aligned} \quad (9)$$

que como puede verse contiene una ecuación lineal. De esta manera, el sistema (6) es “equivalente” al sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias cuatri-dimensional (9). Entendemos esta relación de “equivalencia” como sigue:

si $(S, P, Q): [0, +\infty) \rightarrow \mathfrak{R}_+^3$, es solución de (6) que corresponde a las funciones iniciales continuas y acotadas

$\tilde{K} = (\tilde{S}, \tilde{P}, \tilde{Q}): (-\infty, 0] \rightarrow \mathfrak{R}_+^3$, entonces para

$R(t)$ definida en (7), $(S, P, Q, R): [0, +\infty) \rightarrow \mathfrak{R}_+^4$

es solución de (9) con condiciones iniciales

$$\begin{aligned} S(0) &= \tilde{S}(0), P(0) = \tilde{P}(0), Q(0) = \tilde{Q}(0) \\ R(0) &= R_0 = \int_{-\infty}^0 \frac{\alpha m_2 \tilde{P}(\tau) \tilde{Q}(\tau)}{a_2 + \tilde{P}(\tau)} e^{(\alpha+1)\tau} d\tau, \end{aligned} \quad (10)$$

de lo que se deduce que a toda solución del sistema (6) le corresponde una solución del sistema (9).

Recíprocamente, si (S, P, Q, R) es una solución de (9) definida en toda la recta real y tal que $R(-\infty) = 0$ entonces R está dada por (10), de modo que (S, P, Q) satisface (6) (claramente, si los valores iniciales relacionados al sistema (9) son dados entonces la función \tilde{K} no es determinada únicamente).

El problema (6) requiere del espacio BC_+^3 de todas las funciones continuas y acotadas definidas de $(-\infty, 0]$ al octante positivo \mathfrak{R}_+^3 para tomar condiciones iniciales. Estas condiciones iniciales deben ser funciones continuas de $(-\infty, 0]$ en \mathfrak{R}_+^3 . De la teoría general de las ecuaciones integro-diferenciales (ver Burton T. A. (1983) y Miller R. K. (1971), para cualquier dato inicial

$$\phi = (S, P, Q) \in BC_+^3$$

existe una única solución

$$\varphi(\phi, t) := (S(\phi, t), P(\phi, t), Q(\phi, t)),$$

para $t \geq 0$, que satisface,

$$\varphi(\phi, 0) \Big|_{(-\infty, 0]} = \phi.$$

Usaremos $(S(t), P(t), Q(t))$ para denotar la solución $\varphi(\phi, t)$ con $\phi \in BC_+^3$ cuando no surja confusión en el contexto.

Definición 1. Una solución positiva $(S(t), P(t), Q(t))$ del sistema (6) es una solución de este sistema con dato inicial $\phi \in BC_+^3$ y tal que cada componente es una función positiva para todo $t > 0$.

Aquí, damos dos resultados preliminares acerca del sistema (6). El primero de ellos nos indica que el modelo se comporta bien biológicamente, esto es, para condiciones iniciales positivas las soluciones siguen siendo positivas para $t \geq 0$.

Lema 1. Para cualquier $\phi \in BC_+^3$ con $\tilde{S}(0) \geq 0, \tilde{P}(0) \geq 0, \tilde{Q}(0) > 0$, la solución

permanece positiva para todo $t > 0$.

Demostración. Si $S(\xi) = 0$ para algún $\xi \geq 0$, la primera ecuación de (6) da

Esto implica que $S(t) > 0$ para todo $t > 0$ mientras existe la solución.

Veamos que $P(t) > 0$; de la segunda ecuación de (6), en el caso que $P(\xi) = 0$, para algún $\xi \geq 0$, se procede como en el caso anterior, mientras que para tenemos

$$\frac{P'(t)}{P(t)} = \frac{m_1 S(t)}{a_1 + S(t)} - 1 - \frac{m_2 Q(t)}{a_2 + P(t)},$$

de donde

Como $P(0) > 0$, entonces $P(t)$ es positiva para $t > 0$ mientras existe solución.

Para mostrar que $Q(t) > 0$ para todo $t > 0$, suponemos lo contrario, es decir, que no es cierto. Sea $\tilde{t} = \inf\{t > 0; Q(t) = 0, \text{ y } Q(\tau) > 0 \text{ para } 0 \leq \tau < t\} < \infty$.

Entonces $Q'(\tilde{t}) \leq 0$. Pero de (6), tenemos

$$\begin{aligned} Q'(\tilde{t}) &= \int_{-\infty}^{\tilde{t}} \frac{\alpha m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} \exp(-(\alpha+1)(\tilde{t}-\tau)) d\tau - Q(\tilde{t}) \\ &= \int_{-\infty}^{\tilde{t}} \frac{\alpha m_2 P(\tau) Q(\tau)}{a_2 + P(\tau)} \exp(-(\alpha+1)(\tilde{t}-\tau)) d\tau > 0. \end{aligned}$$

Esto es una contradicción. Por lo tanto, $Q(t) > 0$ para cualquier $t > 0$.

El siguiente lema dice que el sistema (6) es disipativo en el sentido que cada solución positiva es acotada.

Lema 2. Todas las soluciones positivas del modelo (6) son acotadas para $t > 0$.

Demostración. Haciendo

$$W = S + P + Q + \frac{R}{\alpha}$$

con la condición inicial

$$W(0) = S_0 + P_0 + Q_0 + R_0,$$

Tenemos el sistema lineal

$$W' + W = 1$$

que claramente como solución

$$W(t) = 1 + (W(0) - 1)e^{-t} = 1 + \rho(t), \quad (11)$$

donde $\rho(t)$ es una función continua y tiende exponencialmente a 0, cuando t tiende a $+\infty$. El acotamiento de la solución se deduce de (11). Evidentemente el acotamiento implica la existencia global de las soluciones. (Ver corolario 3.1, pag 14. Hartman P. (1982)).

Lema 3. El problema de valor inicial (9)-(10) es puntualmente disipativo. Específicamente, el conjunto ω -límite de cualquier solución del problema está contenido en el conjunto

Demostración. Como $\rho(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow +\infty$, esto implica que para t suficientemente grande, por (11) y por lo tanto, el conjunto ω -límite de cualquier solución estará contenida en $\{(S, P, Q, R) \in \mathbb{R}^4; S, P, Q, R \geq 0, S + P + Q + \frac{R}{\alpha} = 1\}$. Evidentemente, esta propiedad implica la disipatividad puntual del sistema.

Corolario 1. El problema de valor inicial (9)-(10) posee un atractor global. Además, todo atractor de las soluciones del problema (9) está contenido en

Demostración. La existencia de un atractor global se desprende del Teorema 3.4.7 dado en Hale J. (1988). La segunda parte del corolario es consecuencia inmediata del lema 3.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BURTON, T. A. 1983. *Volterra Integral Differential Equations*, Academic Press, New York.
- CAPERON, J. 1969. Time lag in population growth response of *Isochysis galbana* to a variable nitrate environment, *Ecology*, 50, pp. 188-192.
- CASWELL, H. A. 1972. A simulation study of a time lag population model, *J. Theoret. Biol.*, 34, pp. 419-439.
- CUSHING, J. M. 1977. *Integrodifferential Equations and Delay Models in Populations Dynamics*, Lecture Notes in Biomathematics 20, Springer-verlag, Heidelberg.
- HALE, J. K. 1988. *Asymptotic Behavior of Dissipative Systems*, American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, 1988.
- HARTMAN, P. 1982. *Ordinary Differential Equations*, Second Edition, Birkhäuser, Boston.
- HOLLING, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism, *Canadian Entomologist* 91: 385-95.
- KUANG, Y. 1989. Limit cycles in a chemostat related model', *SIAM J. Appl. Math.* Vol. 49, N_o 6, pp 1759-67.
- MACDONALD, N. 1976. Time Lag in Simple Chemostat Models, *Biotechnol. Bioengr.*, 18 (1976), pp 805-812.
- MACDONALD, N. 1978. *Time Lags in Biological Models*, Lecture notes in Biomathematics 27, Springer-Verlag, Heidelberg.
- MAY, R. M. 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Monograph in Population Biology 6, 2nd ed., Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MILLER, R. K. 1971. *Nonlinear Volterra Integral Equations*, Benjamin, New York.
- MONOD, J. 1942. *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*. Paris : Hermann.
- MONOD, J. 1950. La technique de culture continue; théorie et applications, *Annales de l'Institut Pasteur* 79: 390-401.
- SCUDO, F. M. Y ZIEGLER, J. R. 1978. *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940*, Lecture Notes in Biomathematics 22, Springer-Verlag, Berlin.
- SMITH H. L. Y WALTMAN, P. 1995. *The Theory of the Chemostat Dinamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press.
- THINGSTAD, T. F. Y LANGELAND, T. I. 1974. Dynamics of Chemostat Culture: the Effect of a Delay in Cell Response", *J. Theoret. Biol.*, 48, pp. 149-159.
- WOLKOWICZ, G., XIA, H. Y RUAN, S. 1997. Competition in Chemostat: A Distributed Delay Model and Its Global Asymtotic Behavior, *SIAM J, Appl. Math.* vol 57, N_o 5, pp. 1281-1310.