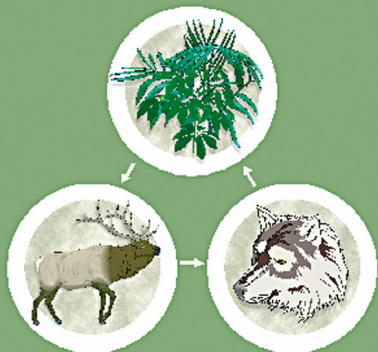


ΘΩΜΑ ΚΥΒΕΝΤΙΔΗ

ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ



ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΖΗΤΗ

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Μέρος πρώτο

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ Ι ΒΑΣΙΚΑ ΜΟΝΤΕΛΑ

1. Λογιστικό μοντέλο - Πειραματική εφαρμογή του..... 4
2. Μοντέλο του Smith..... 7
3. Εξισώσεις επιβίωσης στην ανάπτυξη πληθυσμού..... 9
4. Λογιστικό μοντέλο με χρόνο υστέρησης.....10

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΙΙ ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΔΥΟ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ

1. Μοντέλα ανταγωνισμού.....18
2. Μοντέλα κυνηγού - θηράματος.....25
3. Μοντέλο του Kolmogorov35

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΙΙΙ ΒΕΛΤΙΣΤΗ ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΨΑΡΙΩΝ ΑΠΟ ΦΥΣΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ

1. Βασικό μοντέλο47
2. Επιτρεπόμενη παραγωγή.....49
3. Βέλτιστη παραγωγή.....50
4. Ευστάθεια της δομής αναπαραγωγής51

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΙV ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΜΕ ΣΥΓΚΟΜΙΔΗ

1. Μοντέλα χωρίς χρόνο υστέρησης54
2. Μοντέλα με χρόνο υστέρησης56
3. Μοντέλα για δύο συνυπάρχοντα είδη57

ΚΕΦΑΛΑΙΟ V ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΣΕ ΤΡΟΦΙΚΗ ΑΛΥΣΙΔΑ66

ΚΕΦΑΛΑΙΟ VI ΣΥΓΚΡΙΣΗ ΤΗΣ ΕΥΣΤΑΘΕΙΑΣ ΤΩΝ ΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ ΕΞΙΣΩΣΕΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΚΑΙ ΔΙΑΦΟΡΙΚΩΝ ΕΞΙΣΩΣΕΩΝ.....72

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....77

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Τα βιολογικά προβλήματα και γενικότερα τα προβλήματα του "πραγματικού κόσμου" θέτουν ορισμένους αναγκαίους μαθηματικούς περιορισμούς.

Πρώτον, θεωρούμε συστήματα n -διάστασης χωρίς περιορισμό στο n . Ο περιορισμός σε συστήματα δύο ή τριών διαστάσεων είναι συχνά αρκετά ικανοποιητικός για την περιγραφή προβλημάτων της φυσικής.

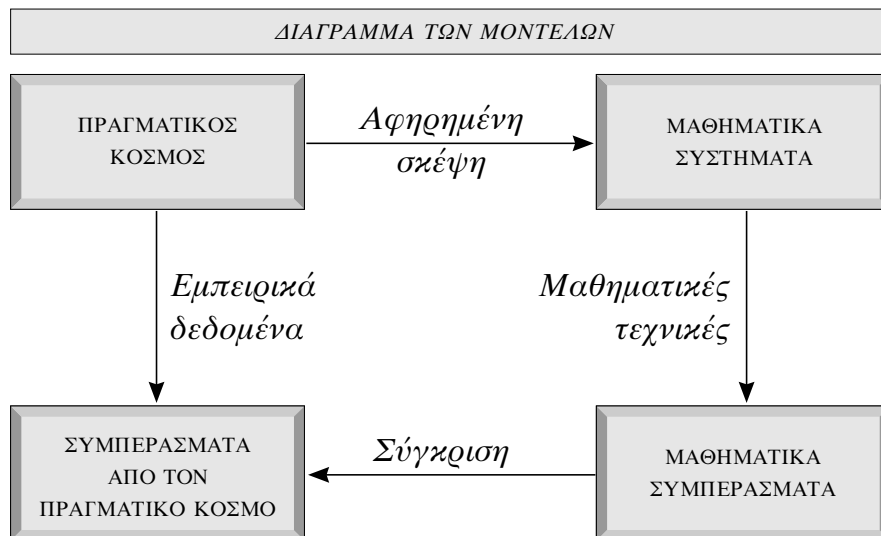
Αλλά τα βιολογικά προβλήματα είναι πολύ πιο πολύπλοκα και σε πολλές περιπτώσεις μια ρεαλιστική τους περιγραφή γίνεται μ' ένα μεγάλο σύνολο μεταβλητών.

Δεύτερον, θεωρούμε μόνον λύσεις των οποίων οι συνιστώσες είναι μη αρνητικές και επιβάλλουμε τέτοιες υποθέσεις έτσι, ώστε αν οι συνιστώσες κάποιας λύσης για δοσμένη χρονική στιγμή t_0 είναι μη αρνητικές, το ίδιο να συμβαίνει και για όλα τα $t \geq t_0$.

Αυτή είναι μια ρεαλιστική υπόθεση όταν οι συνιστώσες παριστάνουν συμπεκνώσεις της βιοχημείας ή ένταση του φωτός ή οποιαδήποτε φυσική μεταβλητή, για τις οποίες αρνητικές τιμές είναι χωρίς νόημα.

Τρίτον, η χρησιμοποίηση των εννοιών της ευστάθειας κατά *Liapunov* είναι ερωτηματική όσον αφορά το πρακτικό τους νόημα. Αυτό είναι αληθινό ειδικά στην περίπτωση των βιολογικών προβλημάτων.

Γενικότερα, κάθε συνεχής μέθοδος (συνεχές μοντέλο) που μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την περιγραφή βιολογικών φαινομένων είναι ερωτηματική, δηλαδή στη φυσική ερμηνεία των αποτελεσμάτων της παρουσιάζονται προβλήματα.



ΚΕΦΑΛΑΙΟ Ι

ΒΑΣΙΚΑ ΜΟΝΤΕΛΑ

1. Λογιστικό μοντέλο

Το πιο απλό μοντέλο αύξησης πληθυσμού είναι

$$\frac{dN}{dt} = aN, \quad (1.1)$$

όπου $N(t)$ είναι ο πληθυσμός το χρόνο t και a είναι η διαφορά γεννήσεων-θανάτων στη μονάδα του χρόνου.

Αυτό το μοντέλο είναι γνωστό ως νόμος του *Malthus* και με ολοκλήρωση δίνει

$$N(t) = N_0 e^{at}, \quad N(0) = N_0. \quad (1.2)$$

Αυτό το μοντέλο ισχύει όταν οι πηγές τροφίμων είναι ανεξάντλητες για τον πληθυσμό. Αλλ' όμως τα όρια των πηγών τροφίμων και ο ανταγωνισμός των μελών του πληθυσμού επιβάλλουν την εισαγωγή ενός όρου συμπεριφοράς στο δεξιό μέλος της (1.1).

Έτσι προκύπτει ο λογιστικός νόμος

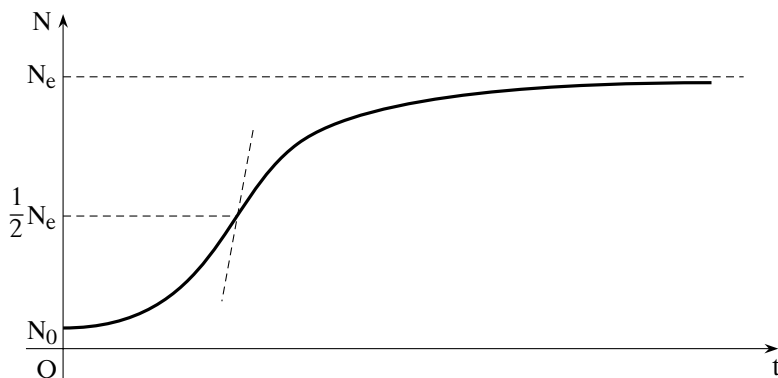
$$\frac{dN}{dt} = N[\alpha - bN]. \quad (1.3)$$

Ολοκληρώνοντας τη δ.ε. (1.3) παίρνουμε

$$N = \frac{N_e}{1 + \left(\frac{N_e}{N_0} - 1\right) e^{-at}}, \quad N_e = \frac{\alpha}{b}.$$

Αυτή η λογιστική καμπύλη έχει ένα σημείο καμπής όταν

$$N = \frac{\alpha}{2b} = \frac{1}{2} N_e.$$



Σημείωση

Αν είναι $b=a$ και $a=\alpha(t)>0$ είναι συνεχής ω -περιοδική συνάρτηση για όλα τα $t \in \mathbb{R}$ (δηλ. $\alpha(t+\omega)=\alpha(t)$, $\forall t \in \mathbb{R}$) τότε όλες οι λύσεις της δ.ε.

$$\frac{dN}{dt} = \alpha(t) N[1-N]$$

τείνουν πάλι στην τιμή $N_e=1$.

Πειραματική εφαρμογή του λογιστικού μοντέλου

Το λογιστικό μοντέλο

$$\frac{dN}{dt} = N[\alpha - bN]$$

μπορεί να γραφεί

$$\int \frac{dN}{N[\alpha - bN]} = \int dt \Rightarrow \frac{N}{\alpha - bN} = ke^{at}, \quad k = \frac{\alpha}{b}.$$

Είναι πρακτικά χρήσιμο η τελευταία εξίσωση να ξαναγραφεί ως εξής:

$$N = \frac{\alpha ke^{at}}{1 + bke^{at}} = \frac{\alpha}{b + \left(\frac{1}{k}\right)e^{-at}} = \frac{\frac{\alpha}{b}}{1 + \left(\frac{1}{bk}\right)e^{-at}} = \frac{k}{1 + e^{\delta - at}}$$

όπου $\delta = -\log(bk)$ και $k = \frac{\alpha}{b}$.

Επειδή είναι $\alpha > 0$ έχουμε $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = k = \frac{\alpha}{b}$.

Στην πράξη, αν γνωρίζουμε τους πληθυσμούς N_0 , N_1 και N_2 τις χρονικές

στιγμές t_0 , t_1 και t_2 , μπορούμε να προσδιορίσουμε τις σταθερές k , δ και α .

Πραγματικά, έχουμε

$$\delta - \alpha t = \log\left(\frac{k-N}{N}\right)$$

όπου α , δ και k είναι οι προσδιοριστέες σταθερές.

Χρησιμοποιώντας τα τρία πειραματικά δεδομένα, τα οποία αναφέρουμε πιο πάνω, έχουμε

$$\delta - \alpha t_0 = \log\left(\frac{k-N_0}{N_0}\right) = A ,$$

$$\delta - \alpha t_1 = \log\left(\frac{k-N_1}{N_1}\right) = B ,$$

$$\delta - \alpha t_2 = \log\left(\frac{k-N_2}{N_2}\right) = \Gamma .$$

Απ' αυτές τις εξισώσεις προκύπτουν οι εξισώσεις

$$B - A = \alpha(t_0 - t_1) , \quad \Gamma - A = \alpha(t_0 - t_2)$$

$$\alpha = \frac{B-A}{t_0-t_1} \quad \text{και} \quad \delta = \alpha t_0 + A.$$

Από το πρώτο ζευγάρι των εξισώσεων έχουμε

$$(t_0 - t_2)(B - A) = (t_0 - t_1)(\Gamma - A) .$$

Για απλότητα στις πράξεις εκλέγουμε τις χρονικές στιγμές έτσι, ώστε

$$t_1 - t_2 = t_1 - t_0 .$$

Τότε

$$2(B - A) = \Gamma - A \Rightarrow 2B = A + \Gamma$$

απ' όπου προκύπτει

$$\log\left(\frac{k-N_1}{N_1}\right)^2 = \log\left(\frac{k-N_0}{N_0}\right) + \log\left(\frac{k-N_2}{N_2}\right)$$

ή ακόμη

$$\left(\frac{k-N_1}{N_1}\right)^2 = \left(\frac{k-N_0}{N_0}\right)\left(\frac{k-N_2}{N_2}\right) .$$

Επειδή τα N_0 , N_1 και N_2 είναι γνωστά έχουμε ένα πολυώνυμο, δεύτε-

ρου βαθμού ως προς k , το οποίο έχει τις ρίζες

$$k_1 = 0 \quad \text{και} \quad k_2 = \frac{N_1(2N_0N_2 - N_0N_1 - N_1N_2)}{N_0N_2 - N_1^2}.$$

Η ρίζα $k_1=0$ αντιστοιχεί στο γεγονός ότι, αν ο πληθυσμός κάποτε πλησιάσει το μηδέν θα μείνει εκεί για πάντα.

Η μη μηδενική ρίζα k_2 δίνει τη μέγιστη δυνατότητα ανάπτυξης.

Μόλις υπολογίσουμε το k_2 με τη βοήθεια των γνωστών τιμών N_0 , N_1 και N_2 , τότε τα A , B και Γ υπολογίζονται εύκολα.

Στη συνέχεια βρίσκουμε τις τιμές α και δ .

2. Μοντέλο του Smith

Από το λογιστικό μοντέλο $\frac{dN}{dt} = aN - bN^2$ φαίνεται ότι ο όρος

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$$

θα πρέπει να είναι γραμμική συνάρτηση του N .

Ο *N. Smith* (1963) ("*Population Dynamics in Daphnia Magnes*", Ecology 44, p. 61) βρήκε πειραματικά, σε μικροβιακές καλλιέργειες, ότι ενώ το γράφημα της $N(t)$ στο χώρο (t, N) είναι σιγμοειδές, το γράφημα του

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \quad \text{στο χώρο} \quad \left(N, \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \right)$$

δεν ήταν μια ευθεία γραμμή αλλά μια κοίλη καμπύλη.

Αυτό σήμαινε πως ο όρος $a - bN$ θα έπρεπε ν' αντικατασταθεί από το ρυθμό μη χρησιμοποίησης από τον πληθυσμό της προσφερόμενης τροφής, δηλαδή από τον όρο

$$\frac{\gamma(S-F)}{S}$$

όπου F είναι ο ρυθμός κατανάλωσης της τροφής και S ο ρυθμός της προσφερόμενης τροφής.

Ο *N. Smith* θεώρησε ότι

$$F = \lambda N + \mu \frac{dN}{dt}, \quad S = \lambda k \quad \left(k = \frac{\alpha}{b} \right)$$

οπότε

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \gamma \frac{S-F}{S} = \frac{\gamma (\lambda k - \lambda N - \mu \frac{dN}{dt})}{\lambda k}$$

$$\dot{\eta} \quad \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \frac{\gamma(k-N)}{k+\nu N} \quad (2.1)$$

όπου $\nu = \frac{\gamma\mu}{\lambda}$.

Αν είναι $N_0 < k$, βρίσκουμε ότι $\frac{dN}{dt} > 0$, ο πληθυσμός αυξάνει μ' ένα ρυθμό ο οποίος ελαττώνεται και τελικά, καθώς το $N \rightarrow k$, ο ρυθμός αύξησης τείνει στο μηδέν. Έτσι το k είναι το οριακό μέγεθος του πληθυσμού.

Αν είναι $N_0 > k$ ο πληθυσμός ελαττώνεται τείνοντας στο οριακό μέγεθος k .

Επίσης έχουμε

$$\frac{1}{\gamma} \frac{d^2N}{dt^2} = -\frac{\nu}{(k+\nu)^2} \left[\left(N + \frac{k}{\nu} \right)^2 - k^2 \left(\frac{1}{\nu} + \frac{1}{\nu^2} \right) \right]$$

οπότε υπάρχει ένα σημείο καμπής όταν

$$\frac{N}{k} = \left[\sqrt{\frac{1}{\nu} + \frac{1}{\nu^2}} - \frac{1}{\nu} \right].$$

Καθώς $\nu \rightarrow 0$ το $\frac{N}{k} \rightarrow \frac{1}{2}$, και καθώς $\nu \rightarrow \infty$ το $\frac{N}{k} \rightarrow 0$ έτσι το σημείο καμπής λαμβάνεται πάντοτε όταν το $N \in (0, \frac{k}{2})$.

Καθώς ν (ή το $\frac{\mu}{\lambda}$) αυξάνει το σημείο καμπής λαμβάνεται για μικρές τιμές του N και αν

$$\nu > \frac{1}{\left(\frac{N_0}{k}\right)^2} - \frac{2}{\frac{N_0}{k}}$$

δεν υπάρχει σημείο καμπής.

Βλέπουμε λοιπόν πως το μοντέλο του *Smith* δίνει καλύτερα αποτελέσματα όταν το σημείο καμπής στη σιγμοειδή καμπύλη λαμβάνεται για N μικρότερα του

$$\frac{1}{2} N_e = \frac{a}{2b}.$$

Σημειώνουμε, ακόμη, πως το μοντέλο (2.1) έχει μια παράμετρο περισσότερο από την (1.3) και προφανώς περιέχει την (1.3) σαν ειδική περίπτωση (για $\nu=0$).

3. Εξισώσεις επιβίωσης στην ανάπτυξη πληθυσμού

Για τη μελέτη της ανάπτυξης του πληθυσμού μερικών ειδών υποθέτουμε ότι τη χρονική στιγμή $t=0$ υπάρχει ένας αριθμός απ' αυτά π.χ. $n(0)$, και όλα της ίδιας ηλικίας ϱ_0 . Σε μία μελλοντική χρονική στιγμή t υπάρχουν $n(t)$ απ' αυτά τα είδη που παραμένουν στον πληθυσμό.

Τότε $n(t)$ και $n(0)$ συνδέονται, με τη χρήση μιας εξίσωσης επιβίωσης $f(t)$, με τη σχέση

$$n(t) = n(0) f(t), \quad t \geq 0 \quad (3.1)$$

όπου $f(0) = 1$.

Επιπλέον υποθέτουμε ότι άτομα του είδους αυτού, και της ίδιας ηλικίας ϱ_0 , τοποθετούνται στον πληθυσμό κάποια χρονική στιγμή $t_1 > 0$ και τα οποία ακολουθούν την παραπάνω εξίσωση επιβίωσης.

Έτσι, αν $m(t_1)$ άτομα τοποθετούνται στον πληθυσμό τη χρονική στιγμή t_1 , τότε σε μια μελλοντική χρονική στιγμή $t > t_1$ θα έχουν μείνει στον πληθυσμό $m(t)$ απ' αυτά, όπου

$$m(t) = m(t_1) f(t - t_1).$$

Θεωρούμε τώρα πως άτομα του ίδιου είδους, ηλικίας ϱ_0 , τοποθετούνται στον πληθυσμό μ' ένα ρυθμό $\mu(t)$ που θα τον λέμε *ρυθμό τοποθέτησης*.

Στο χρονικό διάστημα $[\tau, \tau + \Delta\tau]$, $\mu(\tau_1) \Delta\tau$, $\tau \leq \tau_1 \leq \tau + \Delta\tau$, άτομα του είδους έχουν τοποθετηθεί στον πληθυσμό.

Σύμφωνα με το νόμο της επιβίωσης (3.1)

$$\mu(\tau_1) \Delta\tau f(t - \tau_1)$$

απ' αυτά τα άτομα βρίσκονται ακόμη μέσα στον πληθυσμό.

Διαιρώντας το χρονικό διάστημα $[0, t]$ σε υποδιαστήματα μήκους $\Delta\tau$ και θεωρώντας ότι $\Delta\tau \rightarrow 0$, έχουμε

$$\lim_{\Delta\tau \rightarrow 0} \sum \mu(\tau_1) \Delta\tau f(t - \tau_1) = \int_0^t \mu(\tau) f(t - \tau) d\tau,$$

που είναι τα άτομα που επιβιώνουν απ' αυτά που τοποθετήθηκαν στον πληθυσμό στο χρονικό διάστημα $[0, t]$.

Έτσι ο νόμος επιβίωσης του πληθυσμού στον οποίο τοποθετούνται άτομα, της ίδιας ηλικίας ϱ_0 , με ρυθμό $\mu(t)$, είναι

$$n(t) = n(0) f(t) + \int_0^t \mu(\tau) f(t - \tau) d\tau. \quad (3.2)$$

Παράδειγμα

Υποθέτουμε πως το χρόνο 1981 ήταν 34 λαγοί στην περιοχή A , με εξίσωση επιβίωσής τους $f(t)=e^{-t}$. Υποθέτουμε, ακόμη, ότι λαγοί τοποθετούνται σ' αυτόν τον πληθυσμό με το σταθερό ρυθμό μ_0 .

Πόσοι λαγοί θα υπάρχουν τη χρονική στιγμή t ; Ποια πρέπει να είναι η τιμή μ_0 για να παραμένει ο πληθυσμός σταθερός;

Σύμφωνα με το νόμο επιβίωσης (3.2) έχουμε

$$\begin{aligned} n(t) &= 34e^{-t} + \int_0^t \mu_0 e^{-(t-\tau)} d\tau = \\ &= 34e^{-t} + \mu_0 e^{-t} \int_0^t e^{\tau} d\tau = 34e^{-t} + \mu_0(1 - e^{-t}), \end{aligned}$$

λαγούς τη χρονική στιγμή t .

Προφανώς, αν είναι $\mu_0=34$ τότε $n(t)=34$ για όλα τα t δηλαδή ο πληθυσμός παραμένει σταθερός.

4. Λογιστικό μοντέλο με χρόνο υστέρησης

Μέχρι τώρα υποθέταμε ότι δεν υπάρχει διαφορά μεταξύ των ατόμων μέσα στον πληθυσμό και ότι η εξέλιξη των γεννήσεων και των θανάτων γινόταν συγχρόνως. Αλλά σε πραγματικούς πληθυσμούς η ένταση αυτών των εξελίξεων είναι διαφορετική στις διάφορες ηλικίες. Για παράδειγμα, στα έντομα τα αυγά γίνονται από τους ενήλικες ενώ ο ανταγωνισμός γίνεται περισσότερο στη σκωληροειδή τους φάση. Επίσης έχουμε την επίδραση του περιβάλλοντος, τον κανιβαλισμό κ.λπ., τα οποία περισσότερο επηρεάζουν τις νεαρές ηλικίες, ενώ η έντασή τους εξαρτάται από τον αριθμό των ενηλίκων, δηλαδή ο συντελεστής της φυσικής αύξησης υπόκειται σε αρνητική επίδραση από τα άτομα της προηγούμενης γενεάς.

Ένα λογιστικό μοντέλο αύξησης του πληθυσμού το οποίο λαμβάνει υπόψη του αυτήν την τελευταία επίδραση μπορεί να γραφεί

$$\frac{dN(t)}{dt} = [\alpha - \gamma N(t-\tau)] N(t) \quad (4.1)$$

όπου τ είναι ο μέσος όρος ζωής μιας γενεάς.

Οι αρχικές συνθήκες τώρα είναι

$$N(t) = N_0(t), \quad 0 \leq t \leq \tau$$

όπου $N_0(t)$ είναι μια συνεχής συνάρτηση και $N_0(\tau) > 0$.

Όπως το απλό λογιστικό μοντέλο (1.3) έτσι και η δ.ε. (4.1) έχει ένα σημείο ισορροπίας

$$N^* = \frac{\alpha}{\gamma}.$$

Είναι ενδιαφέρον να γνωρίζουμε για ποιες τιμές των παραμέτρων αυτό το σημείο ισορροπίας είναι ευσταθές. Είναι γνωστό πως για το απλό λογιστικό μοντέλο (1.3) το σημείο ισορροπίας είναι πάντοτε ευσταθές.

Η δ.ε. (4.1) μπορεί να γραφεί

$$\frac{dx(t)}{dt} + \gamma N^* x(t-\tau) = -\gamma x(t)x(t-\tau) \quad (4.2)$$

όπου $x(t) = N(t) - N^*$.

Επειδή έχουμε

$$\frac{|x(t)x(t-\tau)|}{|x(t)| + |x(t-\tau)|} \rightarrow 0$$

όπου $|x(t)| + |x(t-\tau)| \rightarrow 0$, σύμφωνα με το γνωστό θεώρημα για την ευστάθεια των λύσεων των μη γραμμικών δ.ε. διαφορών των *Bellman R. - Cooke K.* [1], p. 118 και p. 336, το σημείο ισορροπίας N^* θα είναι ευσταθές (ασυμπτωτικά) αν οι λύσεις της γραμμικοποιημένης δ.ε.

$$\frac{dx(t)}{dt} + \gamma N^* x(t-\tau) = 0 \quad (4.3)$$

τείνουν προς το μηδέν όταν $t \rightarrow \infty$.

Για να συμβεί αυτό πρέπει και αρκεί οι ρίζες του χαρακτηριστικού πολυωνύμου*

$$P(\lambda\tau) = \lambda\tau e^{\lambda\tau} + \gamma N^* \tau = \mu e^{\mu} + \alpha\tau$$

($\lambda\tau = \mu$, $\gamma N^* = \alpha$) να έχουν πραγματικό μέρος $Re(\mu) < 0$, όταν $0 < \alpha\tau < \frac{\pi}{2}$.

Έχουμε λοιπόν ότι, όταν ισχύει η συνθήκη

$$0 < \alpha < \frac{\pi}{2\tau}, \quad (4.4)$$

τότε το σημείο ισορροπίας N^* είναι ευσταθές για τη δ.ε. (4.1) όπως είναι και για τη δ.ε. (1.3) χωρίς χρόνο υστέρησης.

Η ανισότητα (4.4) ισχύει πάντοτε για πληθυσμούς με μικρούς συντελε-

* Η εξίσωση $\mu e^{\mu} + \alpha = 0$ έχει μελετηθεί στην εργασία: WRIGHT E.M. "Stability criteria and real roots of a transcendental equation", SIAM J. Appl. Math. 9, p.136-148, 1961.

στές φυσικής ανάπτυξης και μικρή διάρκεια ζωής.

Το ότι το σημείο ισορροπίας N^* είναι ασυμπτωτικά ευσταθές σημαίνει ότι για αρκετά μικρό $q = \max\{|N_0(t) - N^*| : 0 \leq t \leq \tau\}$

$$|N(t) - N^*| \rightarrow 0, \text{ όταν } t \rightarrow \infty,$$

δηλαδή αυτό είναι μια τοπική ιδιότητα των λύσεων της δ.ε. (4.1).

Θ' αναφερόμαστε στη συνέχεια, χωρίς τις ενοχλητικές αποδείξεις*, μερικές ιδιότητες της ολικής ασυμπτωτικής συμπεριφοράς των λύσεων της (4.1).

1) Αν $N_0(t) > 0$ οι λύσεις της (4.1) είναι όλες φραγμένες από πάνω και από κάτω με θετικές σταθερές για όλες τις τιμές του t .

2) Για αρκετά μεγάλα t οι καμπύλες $N(t)$ και $\dot{N}(t) = \frac{dN}{dt}$ είναι:

α) είτε μονότονες και $N(t) \rightarrow N^*$, $\dot{N}(t) \rightarrow 0$,

ή β) η $N(t)$ ταλαντεύεται γύρω από την τιμή N^* .

3) Αν είναι $\alpha\tau \leq \frac{37}{24}$ τότε $N(t) \rightarrow N^*$ όταν $t \rightarrow \infty$ (δηλαδή το σημείο ισορροπίας N^* είναι ασυμπτωτικά ευσταθές για όλες τις αρχικές παρεκκλίσεις που μας αφήνουν στο θετικό ημιάξονα).

4) Αν είναι $\alpha\tau > \frac{\pi}{2}$ οι λύσεις που υπάρχουν δεν τείνουν στο N^* όταν το $t \rightarrow \infty$.

5) Αν είναι $\alpha\tau > e^{-1}$ καμιά λύση δεν τείνει μονότονα στο N^* όταν το $t \rightarrow \infty$.

6) Αν είναι $\alpha\tau \leq e^{-1}$ τότε δεν υπάρχουν ταλαντευόμενες λύσεις τέτοιες, ώστε τα διαστήματα μεταξύ των ριζών (τομών με τον άξονα Ot) της συνάρτησης $N(t) - N^*$ να είναι μεγαλύτερα ή ίσα με το χρόνο υστέρησης τ για αρκετά μεγάλα t .

7) Για όλα τα

$$\alpha\tau > \frac{\pi}{2}$$

δεν υπάρχουν μη σταθερές περιοδικές λύσεις.

Οι παραπάνω ιδιότητες προσδιορίζουν την ποιοτική συμπεριφορά των λύσεων της δ.ε. (4.1) (σε μεγάλες τιμές του χρόνου t) για όλες τις τιμές του

* KAKUTANI S. - MARKUS L. "On the Nonlinear Difference-Differential Equation $y'(t) = [A - By(t-\tau)]y(t)$ ", Princeton Univ. Press, Princeton, p. 1-18, 1958 (Contr. Theory nonlinear oscillations, Vol. 4).

συντελεστή της φυσικής ανάπτυξης και της διάρκειας ζωής μιας γενεάς τα οποία σχετίζονται με μια παράμετρο at .

Η τιμή της παραμέτρου at αυξάνει με την αύξηση της ευφορίας και το μήκος της διάρκειας ζωής. Διαπιστώνουμε ότι:

- A. Όταν είναι $at \leq e^{-1}$ το σύστημα (4.1) με χρόνο υστέρησης έχει περίπου την ίδια δυναμική συμπεριφορά με το σύστημα (1.3) χωρίς χρόνο υστέρησης. Έτσι σ' αυτήν την περίπτωση γίνονται ταλαντεύσεις του πληθυσμού και οι περίοδοί τους δεν ξεπερνούν τη διάρκεια ζωής δύο γενεών.
- B. Όταν είναι $e^{-1} < at \leq \frac{37}{24}$ τότε υπάρχουν πάντοτε ταλαντεύσεις του πληθυσμού αλλά χωρίς διαταραχές αυτές οι ταλαντεύσεις ελαττώνονται οποιαδήποτε κι αν είναι η ένταση των αρχικών διαταραχών (βέβαια να μην είναι τέτοιες που να φέρουν τον όλεθρο όλου του πληθυσμού).
- Γ. Αν είναι $\frac{37}{24} < at < \frac{\pi}{2}$ ο πληθυσμός παρουσιάζει μια ιδιόρρυθμη παροδική κατάσταση, στην οποία για αρκετά μικρές παρεκκλίσεις από το σημείο ισορροπίας το $N(t) \rightarrow N^*$ όταν $t \rightarrow \infty$, αλλά υπάρχουν, ενδεχόμενα, τέτοιες παρεκκλίσεις μετά τις οποίες ο πληθυσμός ποτέ δεν επιστρέφει στην κατάσταση του σημείου ισορροπίας.
- Δ. Τέλος, όταν είναι $at > \frac{\pi}{2}$ δεν υπάρχει ένα μεμονωμένο σημείο ισορροπίας του πληθυσμού, ο πληθυσμός μπορεί να μεταβάλλεται κατά τον πιο ακανόνιστο τρόπο μένοντας, παρ' όλα αυτά, φραγμένος και ταλαντευόμενος γύρω από την τιμή N^* . Αυτή η συμπεριφορά του $N(t)$ μοιάζει με την εικόνα των "τυχαίων" διακυμάνσεων του πληθυσμού που έχει παρατηρηθεί σε πολλούς πληθυσμούς οργανισμών με υψηλή ευφορία (π.χ. σε μερικούς πληθυσμούς εντόμων).

Επειδή σ' αυτήν την τελευταία περίπτωση, με την απουσία του σημείου ισορροπίας, το $N(t)$ δε γίνεται μηδέν για κάθε τιμή t , μπορούμε να μιλάμε εδώ για "οικολογική ευστάθεια" κατά την οποία ο πληθυσμός μπορεί να υπάρχει επ' άπειρον χωρίς να εξοντωθεί.

Αλλά οι παράγοντες που επιβάλλουν το χρόνο υστέρησης ελαττώνουν το "χώρο ευστάθειας" του σημείου ισορροπίας περιορίζοντάς τον στον παραμετρικό χώρο.

Αν θεωρήσουμε ότι ο συντελεστής φυσικής ανάπτυξης του πληθυσμού a

δεν είναι σταθερός αλλά μια συνάρτηση του χρόνου t δηλ. $\alpha(t)$, τότε η γραμμικοποιημένη δ.ε. (4.3) γίνεται

$$\frac{dx(t)}{dt} + \alpha(t)x(t-\tau) = 0 \quad (4.3)'$$

όπου $\alpha(t) > 0$ συνεχής συνάρτηση.

Σ' αυτήν την περίπτωση μπορούμε να πάρουμε τα παρακάτω αποτελέσματα*:

i) Αν ισχύει

$$\int_{t_0}^{\infty} \alpha(t) dt = +\infty \quad (t_0 \text{ ο αρχικός χρόνος})$$

και

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \int_{t-\tau}^t \alpha(s) ds < \frac{\pi}{2}$$

τότε κάθε λύση της δ.ε. (4.3)' τείνει στο μηδέν, όταν $t \rightarrow \infty$.

Επειδή $x(t) = N(t) - N^*(t)$ αυτό σημαίνει πως

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} N^*(t) .$$

ii) Αν ισχύει

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \int_{t-\tau}^t \alpha(s) ds < 1$$

τότε κάθε ταλαντευόμενη λύση της δ.ε. (4.3)' τείνει στο 0, όταν $t \rightarrow \infty$.

iii) Αν ισχύει

$$\int_{t_0}^{\infty} \alpha(t) dt = +\infty$$

και

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \int_{t-\tau}^t \alpha(s) ds < 1$$

τότε κάθε λύση της δ.ε. (4.3)' τείνει στο μηδέν, όταν $t \rightarrow \infty$.

Παρατήρηση: Πραγματικά στην πράξη ο συντελεστής φυσικής ανάπτυξης του πληθυσμού α είναι μία περιοδική συνάρτηση του χρόνου t , π.χ. εξαρτάται από τις εποχιακές μεταβολές του περιβάλλοντος.

* G. LADAS et al. "Asymptotic behavior of solutions of retarded differential equations", Proceedings of Amer. Math. Soc., Vol. 88, No2, p. 247-253, 1983.

Παραδείγματα

1. Θεωρούμε τη δ.ε. με χρόνο υστέρησης $\tau=2\pi$

$$\dot{x}(t)+k(2+\sigma\sin t)x(t-2\pi)=0, \quad t \geq 0$$

όπου $0 < k < \frac{1}{8}$.

Παρατηρούμε ότι εδώ είναι $\alpha(t)=k(2+\sigma\sin t)$ και ισχύουν

$$\int_0^{\infty} \alpha(t) dt = +\infty \quad \text{και} \quad \int_{t-2\pi}^t \alpha(s) ds = 4k\pi < \frac{\pi}{2}$$

οπότε ικανοποιούνται οι συνθήκες της i) περίπτωσης.

Επομένως κάθε λύση αυτής της δ.ε. τείνει στο μηδέν όταν $t \rightarrow \infty$.

2. Θεωρούμε τη δ.ε. με χρόνο υστέρησης $\tau=\pi$

$$\dot{x}(t)+k(2+\sigma\sin t)x(t-\pi)=0, \quad t \geq 0$$

όπου $0 < k < \frac{1}{2(\pi+1)}$.

Παρατηρούμε ότι εδώ είναι $\alpha(t)=k(2+\sigma\sin t)$ και ισχύουν

$$\int_0^{\infty} \alpha(t) dt = +\infty$$

και $\int_{t-\pi}^t \alpha(s) ds = \int_{t-\pi}^t k(2+\sigma\sin s) ds = 2k(\pi+\eta\mu t)$.

Επιπλέον έχουμε

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \int_{t-\pi}^t \alpha(s) ds < 2k(\pi+1) < 1$$

οπότε ικανοποιούνται οι συνθήκες της iii) περίπτωσης.

Επομένως κάθε λύση της δ.ε. τείνει στο μηδέν όταν $t \rightarrow \infty$.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΙΙ

ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΔΥΟ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ

Υποθέτουμε ότι έχουμε δύο πληθυσμούς των οποίων το μέγεθος τη χρονική στιγμή t δίνεται από τις συναρτήσεις $x(t)$ και $y(t)$.

Φυσικά υποθέτουμε ότι $x(t) \geq 0$, $y(t) \geq 0$, $\forall t \geq 0$.

Οι ρυθμοί ανάπτυξης των πληθυσμών ανά μέλος είναι

$$\frac{\dot{x}(t)}{x(t)} \quad \text{και} \quad \frac{\dot{y}(t)}{y(t)}$$

για τους δύο πληθυσμούς x και y , αντίστοιχα.

Η επόμενη δουλειά είναι να δώσουμε ευλογοφανείς συνθήκες τις οποίες οι ρυθμοί αυτοί ανάπτυξης θα πρέπει να ικανοποιούν. Κατ' αρχήν πρέπει να υποθέσουμε πως υπάρχει κάποια μορφή αλληλεπίδρασης μεταξύ των δύο πληθυσμών x και y , και επομένως οι ρυθμοί ανάπτυξης τους θα πρέπει να εξαρτώνται από τα μεγέθη τους τη χρονική στιγμή t δηλαδή τα $x(t)$ και $y(t)$.

Αυτό σημαίνει ότι υπάρχουν δύο συναρτήσεις f και g των δύο μεταβλητών τέτοιες, ώστε

$$\frac{\dot{x}(t)}{x(t)} = f(x(t), y(t)) \quad , \quad \frac{\dot{y}(t)}{y(t)} = g(x(t), y(t))$$

ή, ισοδύναμα, ότι αυτό το μοντέλο περιγράφεται από το αυτόνομο σύστημα των δύο δ.ε.

$$\dot{x} = x f(x, y) \quad , \quad \dot{y} = y g(x, y) . \quad (1)$$

Σημειώνουμε ότι δεν υπάρχει κανένας βιολογικός λόγος ο οποίος να μην επιτρέπει οι συναρτήσεις f και g να εξαρτώνται κι' από το χρόνο t .

Θεωρούμε το μοντέλο (1) γιατί ο χώρος φάσης του μένει αμετάβλητος με το χρόνο κι έτσι η ανάλυση της ποιοτικής συμπεριφοράς του είναι πιο εύκολη.

Ποια πρέπει όμως να είναι η φύση των συναρτήσεων f και g ;

Πρώτα απ' όλα, στην απουσία του ενός πληθυσμού, ο ρυθμός ανάπτυξης ανά μέλος του απομένοντος πληθυσμού πρέπει να ικανοποιεί οποιεσδήποτε αρχές έχει αποφασιστεί πως είναι οι κατάλληλες για την ανάπτυξη αυτού του πληθυσμού χωρίς αλληλεπίδραση.

Επειδή η απουσία του πληθυσμού y σημαίνει ότι $y=0$ θα μπορούσαμε να έχουμε για παράδειγμα:

$$f(x, 0) = a > 0 \quad \text{ή} \quad f(x, 0) = -a < 0$$

$$\text{ή} \quad f(x) = r \left(1 - \frac{x}{k} \right), \quad r, k > 0,$$

που είναι εκθετικά αυξανόμενη, εκθετικά μειούμενη και λογιστική ανάπτυξη του πληθυσμού x , αντίστοιχα.

Ανάλογα, η $g(\theta, y)$ πρέπει να ικανοποιεί οποιεσδήποτε αρχές που δίνονται για το ρυθμό ανάπτυξης του πληθυσμού y όταν απουσιάζει ο πληθυσμός x .

Ποια πρέπει να είναι η φύση των f και g όταν συγχρόνως τα x και y δεν είναι μηδέν;

Για ν' απαντήσουμε σ' αυτό το ερώτημα πρέπει να προσδιορίσουμε τον τύπο της αλληλεπίδρασης μεταξύ των πληθυσμών x και y .

Υπάρχουν δύο γενικές κατηγορίες μοντέλων:

1. Μοντέλα ανταγωνισμού

Σ' αυτά τα μοντέλα υποτίθεται πως και οι δύο πληθυσμοί είναι σε ανταγωνισμό για το μοίρασμα των ίδιων πηγών (π.χ. τροφής, νερού, χώρου). Κατά συνέπεια μια αύξηση του y συνεπάγεται μια μείωση του ρυθμού ανάπτυξης του πληθυσμού x . Όμοια, μια αύξηση του x συνεπάγεται μια μείωση του ρυθμού ανάπτυξης του πληθυσμού y .

2. Μοντέλα κνηγού - θηράματος

Ο πληθυσμός y είναι ένας πληθυσμός κνηγών που έχουν το x ως πηγή τροφής, ή αλλιώς θήραμα. Κατά συνέπεια μια αύξηση του x συνεπάγεται μια αύξηση του ρυθμού ανάπτυξης του y , ενώ μια αύξηση του y συνεπάγεται μια μείωση του ρυθμού ανάπτυξης του x .

Σ' αυτά τα μοντέλα κνηγού - θηράματος μερικές φορές υποτίθεται ότι η μόνη πηγή τροφής του y είναι το x και ότι το y καταστρέφεται χωρίς το x . Αυτό σημαίνει ότι η $g(\theta, y)$ είναι αυστηρά αρνητική, π.χ.

$$g(\theta, y) = -ay, \quad a > 0 \quad \text{που αντιστοιχεί σε εκθετική μείωση.}$$

Αν κι αυτές οι υποθέσεις δίνουν ευχάριστα σχήματα στο χώρο φάσης πολύ λίγα οικολογικά συστήματα είναι τόσο απλά.

Παρακάτω θα εξετάσουμε αναλυτικά κάθε μία απ' αυτές τις κλάσεις.

1. Μοντέλα ανταγωνισμού

Επειδή ο ρυθμός ανάπτυξης ανά μέλος του πληθυσμού x είναι $f(x, y)$, λόγω του υποτιθέμενου ανταγωνισμού, η f πρέπει να ελαττώνεται όταν το y αυξάνει και το x μένει σταθερό (βέβαια $x > 0, y > 0$).

Αυτό εκφράζεται με τη συνθήκη

$$\frac{\partial f}{\partial y}(x, y) < 0, \text{ για } x > 0, y > 0.$$

Για ανάλογους λόγους για τον πληθυσμό y συνεπάγεται

$$\frac{\partial g}{\partial x}(x, y) < 0, \text{ για } x > 0, y > 0.$$

Κατά συνέπεια, σ' αυτήν την περίπτωση, το μοντέλο είναι

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x f(x, y) \\ \dot{y} &= y g(x, y) \end{aligned} \tag{1.1}$$

$$\frac{\partial f}{\partial y}(x, y) < 0, \quad \frac{\partial g}{\partial x}(x, y) < 0, \quad x > 0, y > 0$$

όπου $f(x, 0)$ και $g(0, y)$ είναι οι νόμοι ανάπτυξης των πληθυσμών x και y , αντίστοιχα.

Για ν' αναλύσουμε ένα μοντέλο του τύπου (1.1) πρέπει πρώτα να βρούμε όλα τα σημεία ισορροπίας του που βρίσκονται στο θετικό τεταρτημόριο $x \geq 0, y \geq 0$ κι υστέρα να μελετήσουμε την ευστάθειά τους.

Αυτά τα σημεία ισορροπίας μπορεί να είναι τριων τύπων:

I. Σημείο $(0, 0)$

Αυτό το σημείο είναι πάντοτε σημείο ισορροπίας και, αν το σύστημα (1.1) γραμμικοποιηθεί σε περιοχή του, παίρνουμε

$$\dot{x}_1 = f(0, 0) x_1, \quad \dot{x}_2 = g(0, 0) x_2.$$

Το σημείο $(0, 0)$ θα είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, αν τα $f(0, 0)$ και $g(0, 0)$ είναι συγχρόνως αρνητικά. Αυτό σημαίνει πως για μικρά αρχικά μεγέθη πληθυσμών, ο πληθυσμός x θα μηδενιστεί με την απουσία του y και ο πληθυσμός y θα μηδενιστεί με την απουσία του x .

Επειδή όμως συνήθως υποτίθεται πως x και y είναι πληθυσμοί που αυξάνουν με την απουσία του ανταγωνισμού, τα $f(0, 0)$ και $g(0, 0)$ υποτίθενται θετικά και κατά συνέπεια το $(0, 0)$ θα είναι ασταθές σημείο ισορροπίας.

II. Σημεία $(k_1, 0)$ και $(0, k_2)$, όπου $f(k_1, 0) = 0$ και $(ή) g(0, k_2) = 0$

Οι τιμές k_1 και k_2 παριστάνουν τη δυνατή φυσική ανάπτυξη των πληθυσμών x και y , αντίστοιχα, όταν δεν έχουμε ανταγωνισμό.

Αν το σημείο $(k_1, 0)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές αυτό σημαίνει ότι, αν το μέγεθος $x(t)$ είναι κοντά στο k_1 και το $y(t)$ είναι μικρό, τότε ο ανταγωνισμός εννοεί το x και θα επιβιώσει (με οριακή τιμή k_1) ενώ ο πληθυσμός y θα εξαφανιστεί.

Αν το σημείο $(k_1, 0)$ είναι ασταθές, αν το x είναι κοντά στο k_1 και το μέγεθος του y είναι μικρό, ο ανταγωνισμός εννοεί το y και αυτό αυξάνει σε μέγεθος. Αυτό προφανώς σημαίνει πως το $(k_1, 0)$ είναι ένα σαμαροειδές σημείο αστάθειας ([8], Κεφ. 2, § 3.1).

III. Σημεία (x_0, y_0) , $x_0 > 0$, $y_0 > 0$, λύσεις του συστήματος εξισώσεων $f(x, y) = 0$, $g(x, y) = 0$

Αν ένα τέτοιο σημείο είναι ασυμπτωτικά ευσταθές αυτό σημαίνει ότι οι πληθυσμοί x και y έχουν θετικές οριακές τιμές x_0 και y_0 δηλαδή

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = y_0.$$

Αυτή είναι η περίπτωση της *ευσταθούς συνύπαρξης*.

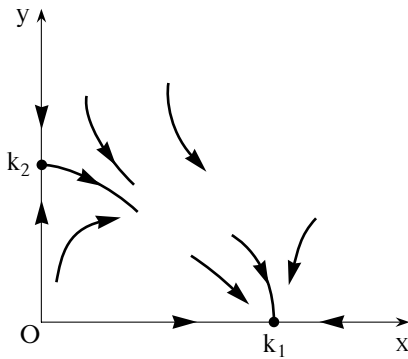
Αν ένα τέτοιο σημείο είναι ασταθές (ή δεν υπάρχει) αυτό συνήθως σημαίνει ότι ένα σημείο της μορφής $(k_1, 0)$ ή $(0, k_2)$ του τύπου II, θα είναι ασυμπτωτικά ευσταθές και μόνον ένας πληθυσμός θα επιβιώσει από τον ανταγωνισμό.

Αυτή είναι η περίπτωση του *ανταγωνιστικού αποκλεισμού*.

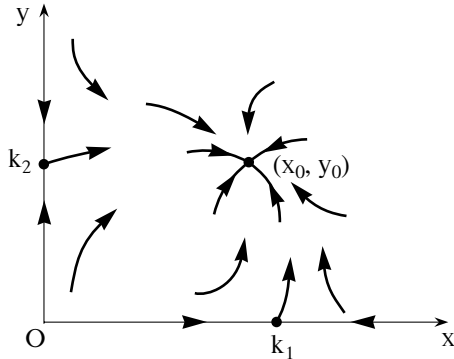
Μι' άλλη ενδιαφέρουσα περίπτωση είναι όταν το σημείο (x_0, y_0) είναι ασταθές αλλά περικλείεται από μια κλειστή καμπύλη η οποία είναι ευσταθής οριακός κύκλος ([8], Κεφ. 2, § 6).

Ο ανταγωνισμός σ' αυτήν την περίπτωση δημιουργεί ένα περίγραμμα οριακού κύκλου.

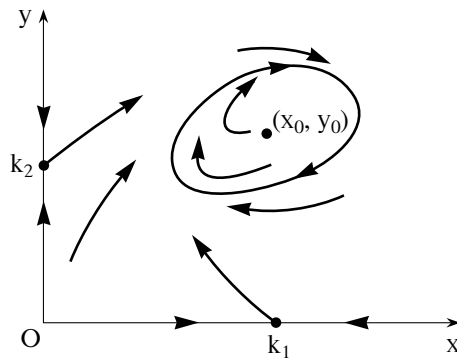
Μερικά πορτραίτα στο χώρο φάσης του μοντέλου ανταγωνισμού (1.1) έχουν σχεδιαστεί παρακάτω:



Ανταγωνιστικός αποκλεισμός: νικούν τα x



Ευσταθής συνύπαρξη



Ευσταθής οριακός κύκλος

Παράδειγμα: Λογιστικό μοντέλο ανταγωνισμού

Σ' αυτό το μοντέλο υποθέτουμε ότι:

- α) Η ανάπτυξη των πληθυσμών x και y , χωρίς τον ανταγωνισμό, είναι λογιστική.
- β) Ο ανταγωνισμός μεταξύ των x και y περιορίζει το ρυθμό ανάπτυξης, ανά μέλος, κάθε είδους ανάλογα με τον αριθμό των παρόντων ανταγωνιστών.

Αυτές οι υποθέσεις οδηγούν στο μοντέλο

$$\dot{x} = xr \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) - \alpha xy, \quad \dot{y} = ys \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) - \beta xy \quad (1.2)$$