

ΘΩΜΑ ΚΥΒΕΝΤΙΑΗ

ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΩΝ ΠΑΗΘΥΣΜΩΝ

ΔΙΑΚΡΙΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ

ΘΩΜΑΣ Α. ΚΥΒΕΝΤΙΔΗΣ

- Γεννήθηκε το 1947 στο Νέο Πετρίτσι του Ν. Σερρών.
- Το 1965 αποφοίτησε από το εξατάξιο Γυμνάσιο Σιδηροκάστρου του Ν. Σερρών και εγγράφηκε στο Τμήμα Μαθηματικών του Α.Π.Θ.
- Πήρε το πτυχίο των Μαθηματικών το 1969.
- Αναγορεύτηκε διδάκτορας στο Τμήμα Μαθηματικών του Α.Π.Θ. το 1979 και από το 1972 μέχρι σήμερα εργάζεται σ' αυτό.

ISBN 960-431-700-8

Δεύτερη Έκδοση 2001

Copyright © 1998, 2001 ΘΩΜΑΣ Α. ΚΥΒΕΝΤΙΔΗΣ

(Απαγορεύεται η ολική ή μερική ανατύπωση, με οποιοδήποτε μέσο, χωρίς την έγγραφη άδεια του συγγραφέα).



Φωτοστοιχειοθεσία
Εκτύπωση

Π. ΖΗΤΗ & Σια ΟΕ

18ο χλμ Θεσ/νίκης-Περαίας
Τ.Θ. 171 • Νέοι Επιβάτες Θεσσαλονίκης • Τ.Κ. 570 19
Τηλ.: 0392-72.222 (3 γραμ.) - Fax: 0392-72.229
e-mail: info@ziti.gr

Βιβλιοπωλείο

ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΖΗΤΗ

Αρμενοπούλου 27 • 546 35 Θεσσαλονίκη
Τηλ. (031) 203.720, Fax 211.305
e-mail: sales@ziti.gr

www.ziti.gr

“1. Ἐάν ταῖς γλώσσαις τῶν ἀνθρώπων λαλῶ καὶ τῶν ἀγγέλων, ἀγάπην δὲ μὴ ἔχω, γέγονα χαλκός ἡχῶν ἢ κύμβαλον ἀλαλάζον.

2. Καὶ ἐάν ἔχω προφητείαν καὶ εἰδῶ τὰ μυστήρια πάντα καὶ πᾶσαν τὴν γνῶσιν, καὶ ἐάν ἔχω πᾶσαν τὴν πίστιν, ὥστε ὄρη μεθιστάνειν, ἀγάπην δὲ μὴ ἔχω, οὐδὲν εἰμί.

3. Καὶ ἐάν ψωμίσω πάντα τὰ ὑπάρχοντά μου, καὶ ἐάν παραδῶ τὸ σῶμά μου ἵνα καυθήσομαι, ἀγάπην δὲ μὴ ἔχω, οὐδὲν ὠφελοῦμαι.

4. Ἡ ἀγάπη μακροθυμεῖ, χρηστεύεται, ἡ ἀγάπη οὐ ζηλοῖ, ἡ ἀγάπη οὐ περπερεύεται οὐ φυσιοῦται,

5. οὐκ ἀσχημονεῖ, οὐ ζητεῖ τὰ ἑαυτῆς, οὐ παροξύνεται, οὐ λογίζεται τὸ κακόν,

6. οὐ χαίρει ἐπὶ τῇ ἀδικίᾳ, συγχαίρει δὲ τῇ ἀληθείᾳ·

7. πάντα στέγει, πάντα πιστεύει, πάντα ἐλπίζει, πάντα ὑπομένει.

8. Ἡ ἀγάπη οὐδέποτε ἐκπίπτει, εἴτε δὲ προφητεῖαι, καταργηθήσονται· εἴτε γλῶσσαι παύσονται· εἴτε γνῶσις, καταργηθήσεται.

9. Ἐκ μέρους δὲ γινώσκομεν καὶ ἐκ μέρους προφητεύομεν·

10. ὅταν δὲ ἔλθῃ τὸ τέλειον, τότε τὸ ἐκ μέρους καταργηθήσεται.

11. Ὅτε ἤμην νήπιος, ὥς νήπιος ἐλάλουν, ὥς νήπιος ἐφρόνουν, ὥς νήπιος ἐλογιζόμην·

ὅτε δὲ γέγονα ἀνὴρ, κατήργηκα τὰ τοῦ νηπίου.

12. Βλέπομεν γὰρ ἄρτι δ’ ἐσόπτρου ἐν αἰνίγματι, τότε δὲ πρόσωπον πρὸς πρόσωπον· ἄρτι γινώσκω ἐκ μέρους, τότε δὲ ἐπιγνώσομαι καθὼς καὶ ἐπεγνώσθην.

13. Νυνὶ δὲ μένει πίστις, ἐλπίς, ἀγάπη, τὰ τρία ταῦτα· μείζων δὲ τούτων ἡ ἀγάπη.”

ΑΠΟΣΤΟΛΟΥ ΠΑΥΛΟΥ

Α΄ ΠΡΟΣ ΚΟΡΙΝΘΙΟΥΣ ΕΠΙΣΤΟΛΗ

Κεφάλαιο ΙΓ΄, Στίχοι 1-13

*Αυτό το βιβλίο αφιερώνεται σ' όλους
όσους αγωνίζονται για καθαρότητα
στο περιβάλλον και για το σεβασμό
σε κάθε μορφής εκδήλωση ζωής της Γης.*

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Πολλά προβλήματα, στο χώρο της Βιολογίας, μπορούν να εκφραστούν με εξισώσεις διαφορών που περιέχουν διακριτές μεταβλητές.

Το βιβλίο αυτό έχει σκοπό να παρουσιάσει με εξισώσεις διαφορών μερικά μοντέλα ανάπτυξης πληθυσμών ή όπως αλλιώς λέγεται της δυναμικής των πληθυσμών.

Εξετάζουμε τη δυναμική των πληθυσμών με διακριτά μοντέλα και η μελέτη προσανατολίζεται προς την ευστάθεια αυτών των μοντέλων.

Το βιβλίο χωρίζεται σε τρία κεφάλαια τα οποία αναφέρονται:

- *το πρώτο στην ανάπτυξη πληθυσμού ενός είδους,*
- *το δεύτερο στην ανάπτυξη πληθυσμών δύο αλληλεπιδρώντων ειδών και*
- *το τρίτο στην ανάπτυξη πληθυσμού με χωρισμό σε κλάσεις ηλικιών.*

Στο παράρτημα παραθέτουμε τις εξισώσεις διαφορών και τα συστήματα εξισώσεων διαφορών τα οποία χρειάζονται για τη μελέτη των διακριτών μοντέλων.

Τα διακριτά μοντέλα, γενικά, είναι χρήσιμα στα πειράματα, όπου έχουμε διακριτό χρόνο παρατήρησης, και στους H/Y , όπου έχουμε διακριτές μεταβλητές.

Αλλά τ' αποτελέσματα που παίρνουμε από μοντέλα πρέπει να επαληθεύονται από τα δεδομένα των παρατηρήσεων, αλλιώς αποτελούν ευσεβείς πόθους.

Θεσσαλονίκη, 2000

Θ. KYBENTIAΔΗΣ

Θ. KYBENTIDH

ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΩΝ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ

Συνεχή Μοντέλα

ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ

- I. Βασικά μοντέλα.
- II. Μοντέλα ανάπτυξης δύο πληθυσμών.
- III. Βέλτιστη παραγωγή ψαριών από φυσικό περιβάλλον.
- IV. Μοντέλα ανάπτυξης πληθυσμών με συγκομιδή.
- V. Δυναμική των πληθυσμών σε τροφική αλυσίδα.
- VI. Σύγκριση της ευστάθειας των συστημάτων εξισώσεων διαφορών και διαφορικών εξισώσεων.

ΜΕΡΟΣ ΔΕΥΤΕΡΟ

- I. Μοντέλα κυνηγού-θηράματος με σταθερό ρυθμό συγκομιδής των κυνηγών.
- II. Μοντέλα κυνηγού-θηράματος με σταθερό ρυθμό συγκομιδής των θηραμάτων.
- III. Μοντέλα κυνηγού-θηράματος με σταθερούς ρυθμούς συγκομιδής των κυνηγών και των θηραμάτων.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ Ι

ΔΙΑΚΡΙΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΕΝΟΣ ΕΙΔΟΥΣ

1. Απλά μοντέλα με εξισώσεις διαφορών.....	1
2. Γραφική παράσταση λύσης: Ιστόγραμμα.....	20
3. Λογιστικό μοντέλο – Χάος.....	28
4. Διακριτά μοντέλα με υστέρηση.....	39
5. Μοντέλο αλιείας.....	45
6. Προβλήματα.....	49

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΙΙ

ΔΙΑΚΡΙΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ ΔΥΟ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΩΝΤΩΝ ΕΙΔΩΝ

1. Μοντέλα κυνηγού-θηράματος και φιλοξενούντα - παρασίτου.....	54
2. Μοντέλα φυτών - φυτοφάγων ζώων.....	64
3. Γενετική των πληθυσμών.....	73
4. Προβλήματα.....	83

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΙΙΙ

ΔΙΑΚΡΙΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΜΕ ΧΩΡΙΣΜΟ ΣΕ ΚΛΑΣΕΙΣ ΗΛΙΚΙΩΝ

1. Χωρισμός πληθυσμού σε κλάσεις ηλικιών.....	85
2. Ευστάθεια των πληθυσμών.....	92
3. Προβλήματα.....	98

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

ΕΞΙΣΩΣΕΙΣ ΔΙΑΦΟΡΩΝ

1. Γραμμικές εξισώσεις διαφορών.....	102
2. Γραμμικά συστήματα εξισώσεων διαφορών.....	135
3. Πρώτη γραμμική προσέγγιση.....	138
4. Περιοδικές λύσεις.....	146
Ασκήσεις.....	150

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	153
-------------------	-----

ΕΥΡΕΤΗΡΙΟ ΟΡΩΝ.....	154
---------------------	-----

ΤΥΠΟΙ ΑΘΡΟΙΣΜΑΤΩΝ

$$\sum_{n=1}^k n = \frac{k(k+1)}{2},$$

$$\sum_{n=0}^{k-1} (n+1) = \frac{k(k+1)}{2},$$

$$\sum_{n=1}^k n^2 = \frac{k(k+1)(2k+1)}{6},$$

$$\sum_{n=0}^{k-1} (n+1)^2 = \frac{k(k+1)(2k+1)}{6},$$

$$\sum_{n=1}^k n^3 = \frac{k^2(k+1)^2}{4},$$

$$\sum_{n=0}^{k-1} (2n+1) = k^2,$$

$$\sum_{n=1}^k 2n = \sum_{n=1}^{2k} n - \sum_{n=0}^{k-1} (2n+1) = \frac{2k(2k+1)}{2} - k^2 = k(k+1),$$

$$\sum_{n=1}^{k-1} \frac{1}{n(n+1)} = \frac{k-1}{k},$$

$$\sum_{n=0}^{k-1} \alpha^n = 1 + \alpha + \alpha^2 + \dots + \alpha^{k-1} = \frac{\alpha^k - 1}{\alpha - 1}$$

(Γεωμετρική πρόοδος),

$$\sum_{n=1}^k [\alpha + (n-1)\omega] = \frac{k}{2} [2\alpha + (k-1)\omega]$$

(Αριθμητική πρόοδος),

$$\sum_{n=1}^k n\alpha^n = \alpha + 2\alpha^2 + \dots + k\alpha^k = \alpha \frac{1-\alpha^k}{(1-\alpha)^2} - \frac{k\alpha^{k+1}}{1-\alpha}$$

(Μεικτή πρόοδος),

$$\sum_{n=0}^k \binom{k}{n} \alpha^{k-n} \beta^n = (\alpha + \beta)^k \quad (n \leq k)$$

(Διώνυμο του *Newton*).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ Ι

ΔΙΑΚΡΙΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ
ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΕΝΟΣ ΕΙΔΟΥΣ**1. Απλά μοντέλα με εξισώσεις διαφορών**

1 Ένα απλό μαθηματικό μοντέλο για τη μελέτη της εξέλιξης της μεταβολής του πληθυσμού ενός είδους είναι εκείνο στο οποίο η μεταβολή του πληθυσμού από τη μια γενιά στην άλλη είναι ανάλογη του προηγούμενου πληθυσμού.

Είναι ρεαλιστικό να υποθέσουμε πως ο πληθυσμός είναι μια διακριτή συνάρτηση N_t , δηλαδή ο πληθυσμός το χρόνο t είναι N_t και το χρόνο $t+1$ είναι N_{t+1} .

Αν λοιπόν υποθέσουμε ότι στη γενιά N_t έχουμε, το χρονικό διάστημα $(t, t+1)$, γεννήσεις bN_t και θανάτους dN_t , όπου $b>0$, $d>0$, τότε η μεταβολή του πληθυσμού θα είναι

$$N_{t+1} - N_t = (b - d)N_t.$$

Αυτή η εξίσωση διαφορών (ε.δ.) γράφεται

$$N_{t+1} = \lambda N_t, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου $\lambda = 1+b-d$ είναι η σταθερή αναλογία.

Η γενική λύση αυτής της ε.δ. είναι

$$N_t = \lambda^t N_0, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου N_0 είναι ο αρχικός πληθυσμός (το χρόνο $t=0$).

Παρατηρούμε ότι (σε πραγματικούς πληθυσμούς είναι $\lambda>0$):

όταν είναι $\lambda>1$, ο πληθυσμός N_t αυξάνει από γενιά σε γενιά,

όταν είναι $0<\lambda<1$, ο πληθυσμός N_t μειώνεται από γενιά σε γενιά,

όταν είναι $\lambda=1$, ο πληθυσμός N_t παραμένει σταθερός ίσος με N_0 .

2 Ακολουθία του *Fibonacci* – Πρόβλημα των κουνελιών

Ένα ζευγάρι κουνελιών γεννά ένα νέο ζευγάρι κουνελιών κάθε μήνα, μετά από το δεύτερο μήνα της ηλικίας του. Κάθε νέο ζευγάρι κουνελιών κάνει ακριβώς το ίδιο. Πόσα ζευγάρια κουνελιών θα υπάρχουν μετά από t μήνες, αν αρχίσουμε μ' ένα νεογέννητο ζευγάρι κουνελιών;

(Υποθέτουμε ότι όλα τα ζευγάρια κουνελιών επιβιώνουν.)

Η ακολουθία του *Fibonacci* είναι η ακολουθία

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots \quad (1)$$

και δίνει απάντηση στο πρόβλημα των κουνελιών.

Κάθε όρος αυτής της ακολουθίας, μετά το δεύτερο όρο, είναι το άθροισμα των δύο προηγούμενων όρων της ακολουθίας.

Έτσι έχουμε, αν x_t είναι ο t -στός όρος της ακολουθίας τότε η ακολουθία του *Fibonacci* είναι η μοναδική λύση του προβλήματος της αρχικής τιμής

$$\begin{aligned} x_{t+2} &= x_{t+1} + x_t, \quad t=1, 2, 3, \dots \\ x_1 &= 1, \quad x_2 = 1. \end{aligned} \quad (2)$$

Η ε.δ. (2) εκφράζει και το πρόβλημα των κουνελιών.

Πράγματι, η x_{t+2} γενιά των κουνελιών αποτελείται από την x_{t+1} γενιά και τα νεογέννητά της, τα οποία είναι σε πλήθος ίσα με την x_t γενιά.

Η χαρακτηριστική εξίσωση της ε.δ. (2) είναι

$$\lambda^2 = \lambda + 1 \quad (3)$$

και έχει τις ρίζες

$$\lambda_1 = \frac{1-\sqrt{5}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{1+\sqrt{5}}{2}.$$

Άρα, η γενική λύση της ε.δ. (2) είναι

$$x_t = c_1 \lambda_1^t + c_2 \lambda_2^t, \quad t=1, 2, 3, \dots$$

όπου c_1, c_2 αυθαίρετες σταθερές.

Από τις αρχικές τιμές έχουμε

$$\begin{aligned} 1 &= c_1 \lambda_1 + c_2 \lambda_2 = \frac{1}{2} [c_1(1-\sqrt{5}) + c_2(1+\sqrt{5})], \\ 1 &= c_1 \lambda_1^2 + c_2 \lambda_2^2 = \frac{1}{4} [c_1(1-\sqrt{5})^2 + c_2(1+\sqrt{5})^2], \end{aligned}$$

απ' όπου βρίσκουμε

$$c_1 = -\frac{1}{\sqrt{5}}, \quad c_2 = \frac{1}{\sqrt{5}}.$$

Επομένως, η ζητούμενη λύση είναι

$$x_t = -\frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^t + \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^t, \quad t=1, 2, 3, \dots$$

Παρατηρούμε ότι είναι $\lambda_2 > 1$ και $-1 < \lambda_1 < 0$.

Οπότε η ρίζα $\lambda_2 = \frac{1+\sqrt{5}}{2}$ είναι η κυρίαρχη (αυτή με το μεγαλύτερο μέγεθος $|\lambda_2| > |\lambda_1|$) και το μέγεθός της είναι $|\lambda_2| > 1$, πράγμα που εξασφαλίζει πως η ακολουθία του *Fibonacci* είναι αύξουσα.

Επειδή είναι $|\lambda_1| < 1$ και $-1 < \lambda_1 < 0$, προκαλούνται κάποιες αρχικές ταλαντώσεις που σβήνουν καθώς ο t αυξάνει.

Μπορούμε λοιπόν να υποθέσουμε ότι, για μεγάλα t , η επίδραση της ρίζας λ_1 είναι αμελητέα κι έτσι έχουμε

$$x_t \approx \frac{1}{\sqrt{5}} \lambda_2^t.$$

Ο λόγος δύο διαδοχικών όρων της ακολουθίας του *Fibonacci* συγκλίνει στον αριθμό

$$\frac{x_{t+1}}{x_t} \approx \lambda_2 = \frac{1+\sqrt{5}}{2},$$

που είναι ο χρυσός μέσος όρος 1,618033

3 Θεωρούμε το μοντέλο ανάπτυξης πληθυσμού ενός είδους

$$N_{t+1} = \frac{\lambda}{\alpha} N_t^{1-\beta}, \quad \lambda > 1, \alpha > 0, \beta > 0$$

το οποίο γράφεται

$$N_{t+1} = \left(\frac{\lambda}{\alpha} N_t^{-\beta} \right) \lambda N_t, \quad t=0, 1, 2, \dots \quad (1)$$

όπου λ είναι η σταθερή αναλογίας (υποτίθεται $\lambda > 1$) και $\frac{\lambda}{\alpha} N_t^{-\beta}$ είναι το κλάσμα του πληθυσμού που επιβιώνει από την παιδική ηλικία έως την ωριμότητα της αναπαραγωγής.

Δηλαδή, λN_t είναι το πλήθος των απογόνων της γενιάς N_t και $\frac{1}{\alpha} N_t^{-\beta}$ το κλάσμα αυτών που επιβιώνουν μέχρι τη γενιά N_{t+1} .

Το κλάσμα αυτό είναι μικρότερο ή ίσο του ένα, και πρέπει

$$N_t > N_c, \left(\text{και βέβαια } \frac{1}{\alpha} N_t^{1-\beta} \leq N_t \right),$$

δηλαδή πρέπει ο πληθυσμός να είναι μεγαλύτερος από κάποιο μέγεθος N_c για να είναι βιολογικά παραδεκτό το μοντέλο.

(Διαφορετικά, για πολύ μικρά N_t , θα είχαμε $\frac{1}{\alpha} N_t^{-\beta} > 1$.)

Η τιμή ισορροπίας της ε.δ. (1) είναι (θέτουμε $\bar{N} = N_t = N_{t+1}$)

$$\bar{N} = \frac{\lambda}{\alpha} \bar{N}^{1-\beta} \Rightarrow \bar{N} = \left(\frac{\lambda}{\alpha} \right)^{\frac{1}{\beta}}.$$

Θα βρούμε την πρώτη γραμμική προσέγγιση της ε.δ. (1) στην τιμή ισορροπίας της $\bar{N} = \left(\frac{\lambda}{\alpha} \right)^{\frac{1}{\beta}}$.

Θεωρούμε τη συνάρτηση

$$f(N) = \frac{\lambda}{\alpha} N^{1-\beta},$$

της οποίας η παράγωγος είναι

$$\frac{df}{dN} = f'(N) = \frac{\lambda}{\alpha} (1-\beta) N^{-\beta}.$$

Επομένως, έχουμε

$$\frac{df}{dN}(\bar{N}) = 1-\beta$$

και η πρώτη γραμμική προσέγγιση της ε.δ. (1) στην τιμή ισορροπίας της $\bar{N} = \left(\frac{\lambda}{\alpha} \right)^{\frac{1}{\beta}}$ είναι

$$\delta N_{t+1} = (1-\beta) \delta N_t, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου δN_t είναι διαταραχή του πληθυσμού μικρού μεγέθους.

Άρα, αν είναι

$$\left| \frac{df}{dN}(\bar{N}) \right| = |1-\beta| < 1 \Rightarrow 0 < \beta < 2$$

η διαταραχή $\delta N_t \rightarrow 0$, όταν $t \rightarrow \infty$, και η τιμή ισορροπίας \bar{N} είναι ευσταθής (τοπικά ασυμπτωτικά).

Σημειώνουμε ότι, όταν $\beta=0$, τότε ο πληθυσμός μεταβάλλεται με ρυθμό

αναλογίας $\frac{\lambda}{\alpha} > 0$, και, όταν είναι $\beta > 2$, τότε η τιμή ισορροπίας \bar{N} είναι ασταθής.

Δηλαδή, όταν είναι $\beta > 2$, τότε ο πληθυσμός που ξεκινά με γενιά N_t κοντά στην τιμή ισορροπίας \bar{N} , καθώς ο χρόνος t αυξάνει, (μεταβαίνοντας από γενιά σε γενιά) ο πληθυσμός N_t απομακρύνεται από την τιμή \bar{N} .

4 Λογιστικό μοντέλο

Θεωρούμε το μοντέλο ανάπτυξης πληθυσμού ενός είδους

$$N_{t+1} = N_t \exp\left(1 - \frac{N_t}{K}\right), \quad t=0, 1, 2, \dots \quad (1)$$

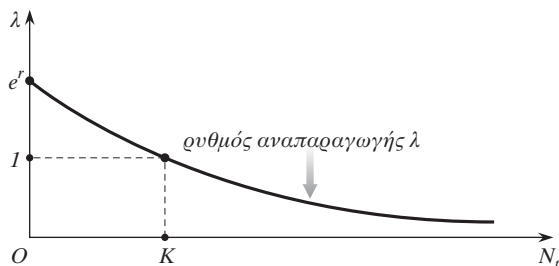
όπου r, K είναι θετικές σταθερές.

Η ποσότητα $\lambda = \exp\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$ μπορεί να θεωρηθεί ο ρυθμός αναπαραγωγής του είδους, που εξαρτάται από την πυκνότητα του πληθυσμού.

Η ε.δ. (1) γράφεται

$$N_{t+1} = e^r N_t e^{-\frac{rN_t}{K}}, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου $e^r > 1$, $\forall r > 0$ και ο όρος $e^{-\frac{rN_t}{K}}$ είναι ο συντελεστής επιβίωσης (κλάσμα του πληθυσμού που επιβιώνει στο διάστημα $(t, t+1)$) ο οποίος μικραίνει καθώς ο πληθυσμός N_t αυξάνει.



Η τιμή ισορροπίας της ε.δ. (1) είναι (θέτουμε $N_{t+1} = N_t = \bar{N}$)

$$\bar{N} = \bar{N} \exp\left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right),$$

απ' όπου προκύπτει $\bar{N} = K$ (εξαιρούμε την $\bar{N} = 0$).

Εδώ η συνάρτηση f είναι

$$f(N) = N \exp r \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

και η παράγωγός της είναι

$$f'(N) = \left[\exp r \left(1 - \frac{N}{K} \right) \right] \left(1 - \frac{Nr}{K} \right).$$

Επομένως, έχουμε

$$\frac{df}{dN}(\bar{N}) = \frac{df}{dN}(K) = 1-r$$

και η πρώτη γραμμική προσέγγιση της ε.δ. (1), στην τιμή ισορροπίας $\bar{N}=K$, είναι

$$\delta N_{t+1} = (1-r)\delta N_t, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου δN_t διαταραχή του πληθυσμού μικρού μεγέθους.

Άρα, όταν είναι

$$\left| \frac{df}{dN}(K) \right| = |1-r| < 1 \Rightarrow 0 < r < 2,$$

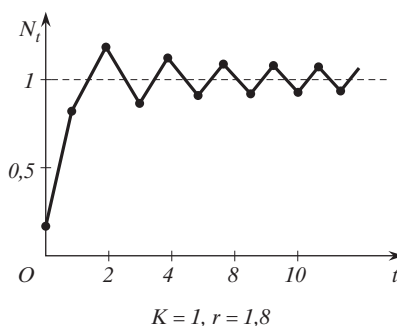
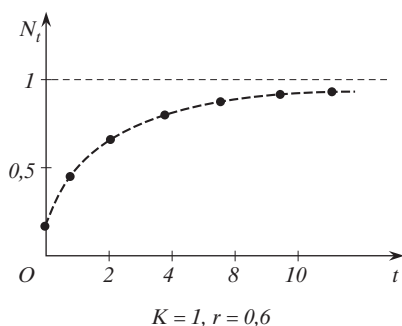
η διαταραχή $\delta N_t \rightarrow 0$, όταν $t \rightarrow \infty$, και η τιμή ισορροπίας $\bar{N}=K$ είναι ευσταθής (τοπικά ασυμπτωτικά).

Ειδικά, όταν είναι $1 < r < 2$ (οπότε $-1 < 1-r < 0$) ο πληθυσμός τείνει στην τιμή ισορροπίας $\bar{N}=K$ με φθίνουσες ταλαντώσεις, ενώ όταν είναι $0 < r < 1$ τείνει μονότονα στην $\bar{N}=K$.

[Στην τιμή ισορροπίας $\bar{N}=0$ που εξαιρέσαμε έχουμε

$$|f'(0)| = e^r > 1, \quad \forall r > 0,$$

πράγμα που σημαίνει πως είναι ασταθής.]



Παρατηρούμε ότι, όταν $N < K$ ο ρυθμός αναπαραγωγής είναι $\lambda > 1$, ενώ όταν $N > K$ είναι $\lambda < 1$.

Ο πληθυσμός $\bar{N}=K$ είναι ο μέγιστος πληθυσμός του είδους που μπορεί να ισορροπήσει στο περιβάλλον.

Στη συνέχεια θ' αποδείξουμε πως η ευστάθεια (τοπική ασυμπτωτική) της τιμής ισορροπίας $\bar{N}=K$ είναι ολική ευστάθεια κι όχι τοπική.

Θεωρούμε τη συνάρτηση *Liapunov*

$$V_t = (N_t - K)^2, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

που ικανοποιεί τις απαραίτητες προϋποθέσεις:

1) $V_t \geq 0$ και έχει ελάχιστο $V_t=0$ στο $N_t=K$,

2) η μεταβολή της V_t στις λύσεις της ε.δ. (1) είναι

$$\begin{aligned} \Delta V_t &= V_{t+1} - V_t = (N_{t+1} - N_t) (N_{t+1} + N_t - 2K) = \\ &= K^2 x_t [\exp(1-x_t) - 1] [x_t \exp(1-x_t) + x_t - 2], \end{aligned}$$

$$\text{όπου } x_t = \frac{N_t}{K}.$$

Έτσι η ζητούμενη ανισότητα $\Delta V_t \leq 0$ ανάγεται στις δύο ανισότητες:

$$\alpha) \quad e^{r(1-x_t)} \geq 1,$$

$$e^{r(1-x_t)} + 1 < \frac{2}{x_t},$$

$$\beta) \quad e^{r(1-x_t)} < 1,$$

$$e^{r(1-x_t)} + 1 \geq \frac{2}{x_t}.$$

Από την εξέταση αυτών των ανισοτήτων προκύπτει ότι ισχύει

$$\Delta V_t \leq 0, \quad \text{όταν είναι } 0 < r < 2, \text{ για όλα τα } x_t > 0$$

και $\Delta V_t = 0$ μόνο όταν $x_t = 1$ (δηλαδή $N_t = K$).

3) Επιπλέον έχουμε ότι $V_t \rightarrow +\infty$, όταν $t \rightarrow +\infty$.

Άρα, η τιμή ισορροπίας $\bar{N}=K$ είναι ολικά ασυμπτωτικά ευσταθής, δηλαδή, για όλες τις αρχικές τιμές $N_0 > 0$, η λύση N_t τείνει στην $\bar{N}=K$.

Σημειώνουμε, τέλος, ότι, όταν είναι $r > 2$, η τιμή ισορροπίας $\bar{N}=K$ γίνεται ασταθής με αυξανόμενες ταλαντώσεις.

Άρα, η τιμή $r=2$ είναι η πρώτη τιμή διακλάδωσης.

Η ε.δ. (1) γράφεται

$$x_{t+1} = x_t \exp(1-x_t), \quad x_t = \frac{N_t}{K},$$

και για απόλυτη τιμή $|1-x_t|$ πολύ μικρή, η ε.δ. προσεγγίζεται από την ε.δ. (ισχύει $e^x \approx 1+x$, όταν η $|x|$ είναι πολύ μικρή)

$$x_{t+1} \approx x_t [1 + r(1-x_t)].$$

Η τελευταία ε.δ. μπορεί να γραφεί

$$y_{t+1} = (1+r)y_t(1-y_t),$$

όπου $y_t = \frac{rx_t}{1+r}$, και είναι η λεγόμενη *λογιστική* ε.δ. (βλέπε §3).

Η μεγάλη ευαισθησία των λύσεων αυτής της ε.δ., σε μικρές μεταβολές της παραμέτρου $r > 2$, είναι σοβαρή σ' αυτό το μοντέλο.

Συνοπτικά έχουμε τ' αποτελέσματα (βλέπε παρακάτω την §3):

$0 < r < 2$	Ευστάθεια της τιμής ισορροπίας $\bar{N}=K$,
$2 < r < 2.52$	Περιοδική λύση, περιόδου 2,
$2.52 < r < 2.69$	Περιοδική λύση, περιόδου 4,
	Περιοδική λύση, περιόδου 8,
$2.69 < r$	Χαοτική κατάσταση.

5 Αναπαγωγή των ετήσιων φυτών

Τα ετήσια φυτά παράγουν σπόρους στο τέλος του καλοκαιριού. Στη συνέχεια μαραίνονται και πεθαίνουν, αφήνοντας τους απογόνους τους, σε μορφή σπόρων, οι οποίοι πρέπει να επιβιώσουν το χειμώνα και να δώσουν τη νέα γενιά φυτών την επόμενη άνοιξη.

Την επόμενη άνοιξη ένα κλάσμα των σπόρων φυτρώνει, οι υπόλοιποι σπόροι μένουν στο έδαφος, για ένα χρόνο ή περισσότερο, πριν φυτρώσουν. Βέβαια ένα μέρος των σπόρων που παράγουν τα φυτά χάνεται από κυνηγούς τους (π.χ πτηνά), αρρώστειες και τον καιρό.

Αλλά τα φυτά, για να επιβιώσουν ως είδος, πρέπει ένας ικανός αριθμός τους να ανανεώνεται από χρόνο σε χρόνο.

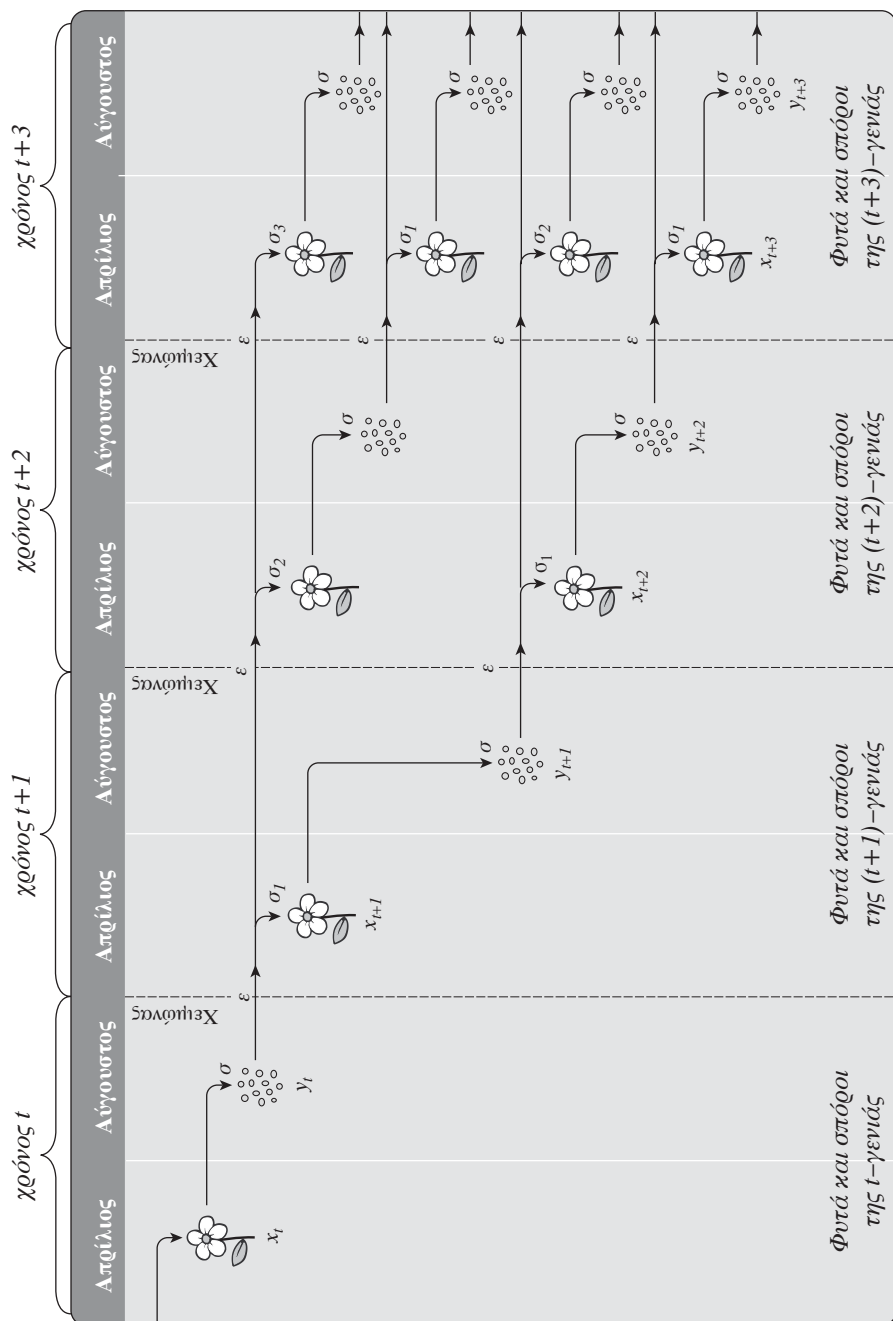
Θεωρούμε τις παρακάτω παραμέτρους:

- σ ο αριθμός των σπόρων που παράγεται ανά φυτό στο τέλος του καλοκαιριού,
- ε κλάσμα των σπόρων που επιβιώνουν σ' ένα χειμώνα,
- σ_1 κλάσμα των σπόρων ενός χρόνου που φυτρώνουν την άνοιξη,
- σ_2 κλάσμα των σπόρων δύο χρονών που φυτρώνουν την άνοιξη.

Υποθέτουμε πως σπόροι τριών και πάνω χρονών δεν φυτρώνουν.

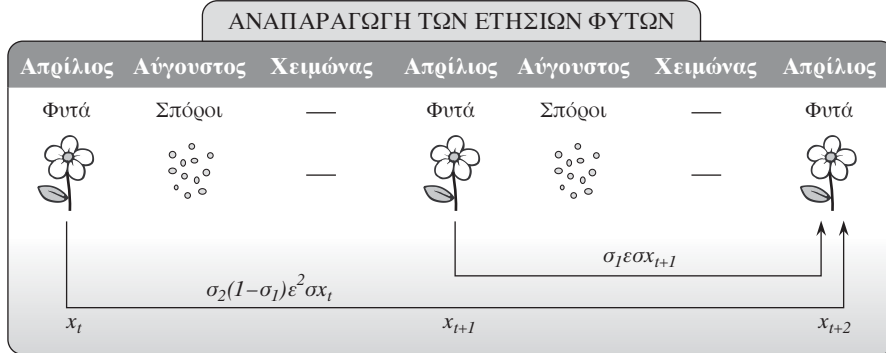
Από τον ορισμό των παραπάνω παραμέτρων γίνεται φανερό ότι το πλήθος των σπόρων στο έδαφος *αλλάζει πολλές φορές* κατά τη διάρκεια του χρόνου σαν αποτέλεσμα:

- 1) του φυτρώματος μερικών σπόρων,
- 2) την παραγωγή νέων σπόρων,
- 3) το γέρας των σπόρων και το θάνατο ορισμένων σπόρων.



Αν υποθέσουμε ότι σπόροι τριών χρόνων επίσης φυτρώνουν, και σ_3 είναι το κλάσμα των σπόρων τριών χρόνων που φυτρώνουν την άνοιξη, τότε η ε.δ. που περιγράφει την αναπαραγωγή των ετήσιων φυτών είναι

$$x_{t+3} - \sigma\epsilon\sigma_1 x_{t+2} - \sigma\epsilon^2\sigma_2(1-\sigma_1)x_{t+1} - \sigma\epsilon^3\sigma_3(1-\sigma_1-\sigma_2)x_t = 0.$$



Τα φυτά της t -γενιάς. Τα φυτά της $(t+1)$ -γενιάς. Τα φυτά της $(t+2)$ -γενιάς.

Σύμφωνα με το παραπάνω σχήμα, αν παραστήσουμε με

$$\begin{aligned} x_{t+2} & \text{ τα φυτά της γενιάς } t+2, \\ x_{t+1} & \text{ τα φυτά της γενιάς } t+1, \\ x_t & \text{ τα φυτά της γενιάς } t, \end{aligned}$$

θα έχουμε την ε.δ.

$$x_{t+2} = \sigma_1\epsilon\sigma x_{t+1} + \sigma_2\epsilon(1-\sigma_1)\epsilon\sigma x_t. \quad (1)$$

Για απλότητα των συμβολισμών θέτουμε

$$\alpha = \sigma_1\epsilon\sigma, \quad \beta = \sigma_2\epsilon^2(1-\sigma_1)\sigma$$

οπότε η ε.δ. (1) γράφεται

$$x_{t+2} - \alpha x_{t+1} - \beta x_t = 0, \quad t=0, 1, 2, \dots \quad (2)$$

Η χαρακτηριστική εξίσωση της ε.δ. (2) είναι

$$\lambda^2 - \alpha\lambda - \beta = 0 \quad (3)$$

και έχει τις ρίζες

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{1}{2} (\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 + 4\beta}) = \frac{\epsilon\sigma\sigma_1}{2} (1 \pm \sqrt{1+\gamma}),$$

όπου

$$\gamma = \frac{4\sigma_2(I-\sigma_1)}{\sigma\sigma_1^2} = \frac{4}{\sigma} \frac{\sigma_2}{\sigma_1} \left(\frac{1}{\sigma_1} - I \right) > 0,$$

επειδή είναι $0 < \sigma_1 < 1$.

Αν το κλάσμα $\frac{\sigma_2}{\sigma_1}$ είναι πολύ μικρό, πράγμα που σημαίνει ότι πολύ λίγοι σπόροι δύο χρονών φυτρώνουν σε σχέση μ' αυτούς τους σπόρους ενός χρόνου που φυτρώνουν, τότε το γ είναι πολύ μικρό σε σχέση με το I (πρακτικά αυτό σημαίνει ότι $\sigma_2 \approx 0$).

Αυτό σημαίνει, τέλος, πως η θετική ρίζα λ_1 έχει μέγεθος (περίπου)

$$\lambda_1 \approx \frac{\varepsilon\sigma\sigma_1}{2} (I + \sqrt{I}) = \varepsilon\sigma\sigma_1.$$

Για να έχουμε λοιπόν συνέχιση της αναπαραγωγής των φυτών πρέπει να ισχύει η συνθήκη

$$\lambda_1 > 1 \Rightarrow \varepsilon\sigma\sigma_1 > 1 \Rightarrow \sigma > \frac{1}{\varepsilon\sigma_1}, \quad (2.1)$$

δηλαδή τα φυτά αυξάνουν όταν ο αριθμός των σπόρων ανά φυτό είναι μεγαλύτερος του $\frac{1}{\varepsilon\sigma_1}$.

Όταν όμως το κλάσμα σ_2 δεν είναι αμελητέο σε μέγεθος τότε καταλήγουμε στη συνθήκη (για να έχουμε $\lambda_1 > 1 \Leftrightarrow \alpha + \beta > 1$)

$$\lambda_1 > 1 \Rightarrow \sigma > \frac{1}{\varepsilon\sigma_1 + \sigma_2\varepsilon^2(I - \sigma_1)} \quad (2.2)$$

(βλέπε ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ, §1, Κριτήριο Ενστάθειας).

Προφανώς, όταν είναι $\sigma_2 = 0$ η (2.2) ανάγεται στη συνθήκη (2.1).

(Δείξτε ότι $\lambda_1 = \frac{1}{2}(\alpha + \sqrt{\alpha^2 + 4\beta}) > 1 \Leftrightarrow \alpha + \beta > 1$.)

Η γενική λύση της ε.δ. (1) είναι $x_t = c_1\lambda_1^t + c_2\lambda_2^t$, $t=0, 1, 2, \dots$ όπου c_1, c_2 αυθαίρετες σταθερές.

Από τις σχέσεις $\lambda_1 = \frac{\varepsilon\sigma\sigma_1}{2}(I + \sqrt{I + \gamma})$, $\lambda_2 = \frac{\varepsilon\sigma\sigma_1}{2}(I - \sqrt{I + \gamma})$, $\gamma > 0$ προκύπτει ότι $\lambda_1 > 0$ και $\lambda_2 < 0$.

Από τις εκφράσεις

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{1}{2}(\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 + 4\beta}), \quad \alpha > 0, \beta > 0$$

αποδεικνύεται ότι ισχύουν

$$\begin{aligned}
\lambda_1 > 1 &\Leftrightarrow \alpha + \beta > 1, \\
\lambda_1 = 1 &\Leftrightarrow \alpha + \beta = 1, \\
0 < \lambda_1 < 1 &\Leftrightarrow \alpha + \beta < 1, \\
\text{και} \\
-1 < \lambda_2 < 0 &\Leftrightarrow \beta - \alpha < 1, \\
\lambda_2 = -1 &\Leftrightarrow \beta - \alpha = 1, \\
\lambda_2 < -1 &\Leftrightarrow \beta - \alpha > 1.
\end{aligned}$$

Μπορούμε να συνθέσουμε τα παραπάνω αποτελέσματα.

Π.χ. αν είναι $\lambda_1 = 1$, οπότε έχουμε $\alpha + \beta = 1$, τότε για την $\lambda_2 < 0$ έχουμε $-1 < \lambda_2 < 0$, δηλαδή $\beta - \alpha < 1$, ενώ οι άλλες δύο σχέσεις $\beta - \alpha = 1$, $\beta - \alpha > 1$ δεν ισχύουν (αφού $\alpha > 0$, $\beta > 0$).

Όταν όμως ισχύει $\lambda_1 > 1$, οπότε $\alpha + \beta > 1$, τότε η $\lambda_2 < 0$ μπορεί να είναι οποιαδήποτε.

Σημειώνουμε, τέλος, πως στο μοντέλο συνήθως ισχύει $\beta < \alpha + 1$, οπότε έχουμε $-1 < \lambda_2 < 0$.

Χρησιμοποιώντας Η/Υ μπορούμε να υπολογίσουμε τον πληθυσμό των φυτών μετά 20 χρόνια (γενιές), υποθέτοντας ότι τα αρχικά φυτά είναι 100 και δεν υπάρχουν αρχικά σπόροι στο έδαφος.

Περίπτωση 1: $\sigma_1 = 0,5$, $\sigma = 2$, $\varepsilon = 0,8$, $\sigma_2 = 0,25$.

Εδώ έχουμε

$$\frac{1}{\varepsilon \sigma_1} = 2,5, \quad \frac{1}{\varepsilon \sigma_1 + \sigma_2 \varepsilon^2 (1 - \sigma_1)} = 2,32$$

που είναι και τα δύο μεγαλύτερα του σ .

Οπότε έχουμε $0 < \lambda_1 < 1$, ενώ είναι $-1 < \lambda_2 < 0$.

Άρα, ο πληθυσμός των ετήσιων φυτών φθίνει.

Εδώ έχουμε $x_0 = 100$ και $x_1 = \sigma_1 \varepsilon \sigma x_0 = 0,5 \cdot 0,8 \cdot 2 \cdot 100 = 80$.

Από τα 100 αρχικά φυτά, μετά 20 χρόνια, μένουν 42,4 φυτά.

Περίπτωση 2: $\sigma_1 = 0,6$, $\sigma = 2$, $\varepsilon = 0,8$, $\sigma_2 = 0,3$.

Εδώ έχουν αυξηθεί λίγο οι συντελεστές σ_1 και σ_2 .

Έχουμε

$$\frac{1}{\varepsilon \sigma_1} = 2,08, \quad \frac{1}{\varepsilon \sigma_1 + \sigma_2 \varepsilon^2 (1 - \sigma_1)} = 1,8$$

το ένα (με $\sigma_2 = 0$) είναι μεγαλύτερο του σ , αλλά το άλλο (με $\sigma_2 = 0,3$) είναι μικρότερο του σ .

Εδώ έχουμε $x_0 = 100$ και $x_1 = \sigma_1 \varepsilon \sigma x_0 = 0,6 \cdot 0,8 \cdot 2 \cdot 100 = 96$.

Παρατηρούμε πως οι σπόροι δύο χρονών παίζουν σημαντικό ρόλο στην αύξηση του πληθυσμού των ετήσιων φυτών.

Από τα 100 αρχικά φυτά, μετά 20 χρόνια, έχουμε αύξηση σε 593,4 φυτά.

Σχόλιο: Στο σχηματισμό της ε.δ. (1) του μοντέλου αγνοήσαμε:

- i) τον ανταγωνισμό των ετήσιων φυτών με άλλα φυτά και μεταξύ τους, για την τροφή τους (συστατικά του εδάφους),
- ii) την μη ομοιόμορφη κατανομή τους στο περιβάλλον,
- iii) τις αλλαγές που συμβαίνουν στο περιβάλλον και τα όρια του στην προσφορά τροφής στα φυτά.

Έτσι, θα ήταν λάθος να νομίζουμε ότι, το ιδανικό για τα ετήσια φυτά, είναι *όλοι οι σπόροι τους* να φυτρώνουν τον πρώτο και το δεύτερο χρόνο (δηλαδή $\varepsilon=1$, $\sigma_1+\sigma_2=1$).

Πράγματι, λόγω των παραπάνω λόγων i), ii), iii), τα ετήσια φυτά θα είχαν ελλιπή ανάπτυξη, με αποτέλεσμα φυτά αδύναμα που να μην παράγουν σπόρους και άλλα που να παράγουν λιγότερους σπόρους.

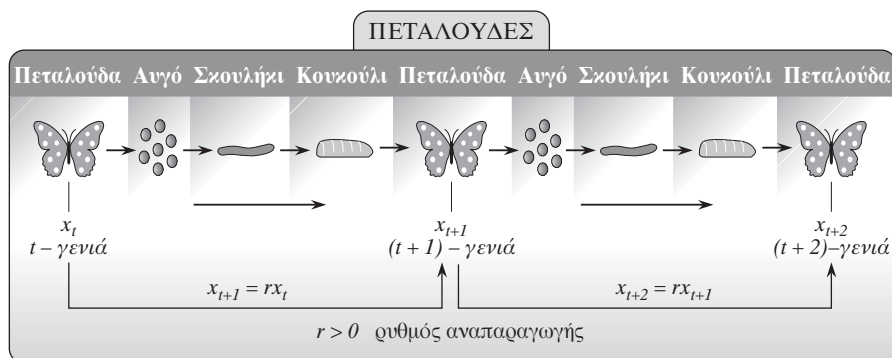
Το αποτέλεσμα, μετά από μερικά χρόνια, θα ήταν η μείωση του πληθυσμού των ετήσιων φυτών.

Επομένως, *οι παράμετροι ε , σ_1 , σ_2 κρατούν, κάτω από τις συνθήκες (2.1) και (2.2), μια ισορροπία που ευνοεί την αύξηση του πληθυσμού των ετήσιων φυτών, μέχρι κάποιο όριο.*

6 Πληθυσμός εντόμων

Τα έντομα έχουν, συνήθως, περισσότερα από ένα στάδια στον κύκλο της ζωής τους (που διαρκούν εβδομάδες, μήνες ή χρόνια) από τα αυγά έως την ωριμότητά τους.

Όμως, χρησιμοποιείται συχνά μια γενιά στη βασική μονάδα του χρόνου, όταν γράφουμε ένα μοντέλο για την αύξηση του πληθυσμού των εντόμων (θεωρούμε πως η μια γενιά εξαφανίζεται προτού η επόμενη γενιά εμφανισθεί).



Τα διάφορα στάδια του κύκλου ζωής τους εκφράζονται με ε.δ. και συχνά όλες αυτές, συνδυάζοντας τις παραμέτρους τους, καταλήγουν σε μία μόνο ε.δ.

Θεωρούμε τους παρακάτω συμβολισμούς:

- x_t ο αριθμός των ώριμων θηλυκών εντόμων της t -γενιάς,
 a_t ο αριθμός των απογόνων στην t -γενιά,
 d ο συντελεστής θανάτου των απογόνων,
 λ ο αριθμός των απογόνων ανά θηλυκό έντομο,
 m το ποσοστό των θηλυκών εντόμων στον πληθυσμό.

Έχουμε λοιπόν την ε.δ. των απογόνων

$$a_{t+1} = \lambda x_t, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

Απ' αυτά τα έντομα ένα κλάσμα $1-d$ επιβιώνει και απ' αυτά $m(1-d)$ είναι θηλυκά έντομα.

Επομένως, η ε.δ. του πληθυσμού των εντόμων είναι

$$x_{t+1} = m(1-d)a_{t+1}$$

ή ακόμη

$$x_{t+1} = m(1-d)\lambda x_t.$$

Αυτή η ε.δ. γράφεται

$$x_{t+1} = rx_t, \quad t=0, 1, 2, \dots \quad (1)$$

όπου $r = m(1-d)\lambda > 0$ ($m, \lambda, d, 1-d$ είναι θετικές σταθερές).

Η λύση της ε.δ. (1) είναι

$$x_t = r^t x_0, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου x_0 είναι ο αρχικός αριθμός των θηλυκών εντόμων.

Ο συντελεστής (ρυθμός) αναπαραγωγής r θεωρήθηκε σταθερός.

Στην πράξη όμως ο r δεν είναι ο ίδιος κατά τη διάρκεια της εξέλιξης του πληθυσμού των εντόμων.

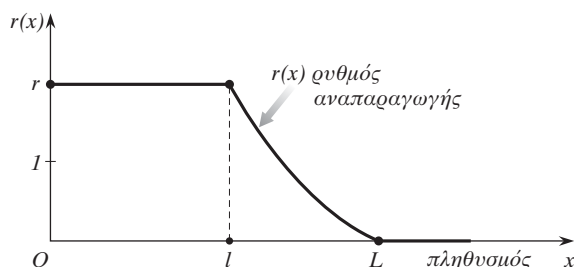
Καθώς αυτά γεννούν και αυξάνουν σε πλήθος, η έλλειψη τροφής που σημειώνεται, έχει σαν αποτέλεσμα να ελαττώνεται ο ρυθμός αναπαραγωγής τους, μετά από κάποιο πληθυσμό L .

Τέλος, όταν ο πληθυσμός των εντόμων ξεπερνά τον πληθυσμό L , που είναι ο μέγιστος που μπορεί να επιβιώσει στο περιβάλλον, ο ρυθμός αναπαραγωγής τους μηδενίζεται.

Έχουμε, λοιπόν, για το ρυθμό αναπαραγωγής r :

- 1) για πληθυσμό $0 \leq x \leq L$ είναι $r(x) = r > 1$ σταθερός,
- 2) για πληθυσμό $L \leq x \leq L$, ο $r(x)$ είναι φθίνουσα συνάρτηση,
- 3) για πληθυσμό $x \geq L$, ο $r(x) = 0$ (όταν ο πληθυσμός πάρει το χρόνο t τη

μέγιστη τιμή L , πάνει ν' αναπαράγεται και μηδενίζεται το χρόνο $t+1$).



Παράδειγμα

Υποθέτουμε ότι $l=1, L=2$ και ο πληθυσμός των εντόμων περιγράφεται από την ε.δ.

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad t=0, 1, 2, \dots \quad (1)$$

όπου

$$f(x_t) = \begin{cases} 2x_t, & 0 \leq x_t \leq 1, \\ 4-2x_t, & 1 \leq x_t \leq 2. \end{cases}$$

Θα έχουμε λοιπόν το ρυθμό αναπααραγωγής

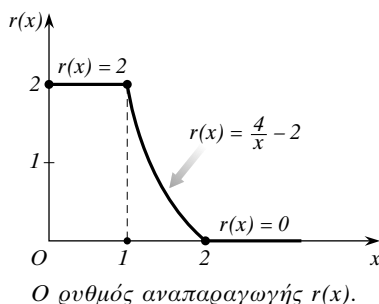
$$r(x_t) = \frac{f(x_t)}{x_t},$$

δηλαδή

$$r(x_t) = \frac{f(x_t)}{x_t} = \begin{cases} 2, & \text{όταν } 0 \leq x_t \leq 1 \\ \frac{4}{x_t} - 2, & \text{όταν } 1 \leq x_t \leq 2 \end{cases}$$

και

$$r(x_t)=0, \quad \text{όταν } x_t \geq 2.$$



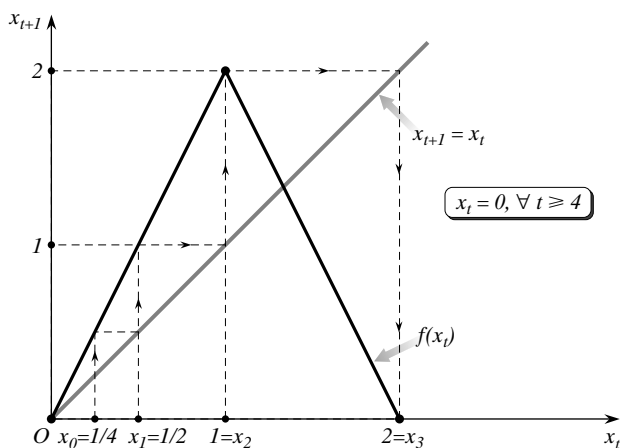
Χωρίς να μελετήσουμε τη γενική συμπεριφορά της ε.δ. (1) θα δούμε μερικές λύσεις της, για κάποιες αρχικές τιμές x_0 .

Αρχικός πληθυσμός $x_0 = \frac{1}{4}$

Διαδοχικά έχουμε $x_1=0,5, x_2=1, x_3=2$.

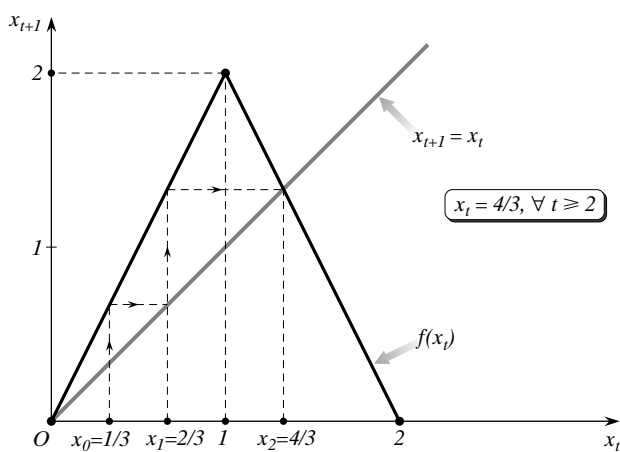
Το χρόνο $t=3$ φτάνουμε το μέγιστο πληθυσμό 2, οπότε έχουμε $x_4=0$ και στη συνέχεια $x_t=0, \forall t \geq 4$.

Δηλαδή, ο πληθυσμός των εντόμων εξαφανίζεται απότομα.

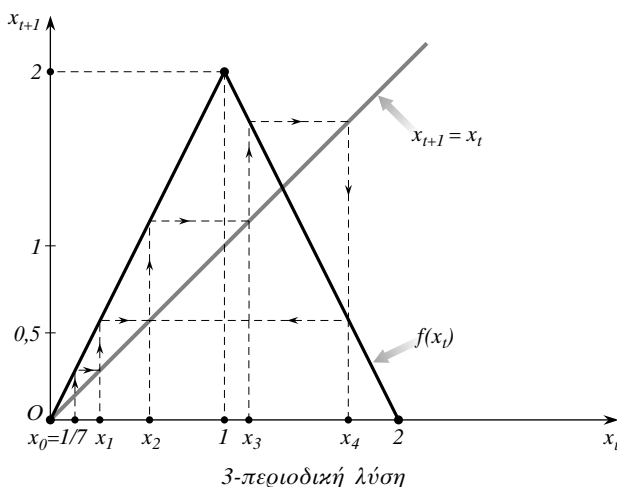


Αρχικός πληθυσμός $x_0 = \frac{1}{3}$

Διαδοχικά έχουμε $x_1 = \frac{2}{3}, x_2 = \frac{4}{3}$.



δηλαδή ο πληθυσμός των εντόμων είναι 3-περιοδικός, με 3-κύκλο τα σημεία $\frac{4}{7}, \frac{8}{7}, \frac{12}{7}$.



Σημειώνουμε πως στο παράδειγμα αυτό ο αριθμός 1 δεν σημαίνει στην πραγματικότητα ένα έντομο, αλλά π.χ. μια χιλιάδα εντόμων.

Παρατηρούμε λοιπόν ότι το μέγεθος του πληθυσμού των εντόμων αυξάνει μονότονα μέχρι το μέγεθος 1, με ρυθμό αναπαραγωγής $r=2$. Τότε, αρχίζει να παρουσιάζεται έλλειψη τροφής στα έντομα και αρχίζουν να πεθαίνουν, κυρίως τα νεαρά έντομα, και ο ρυθμός αναπαραγωγής τους γίνεται $r(x) = \frac{4}{x} - 2$, $1 \leq x \leq 2$, δηλαδή μειώνονται με το συντελεστή αυτόν $r(x)$.

Στην πράξη η μείωση του μεγέθους του πληθυσμού διαρκεί τόσο όσο ο πληθυσμός των εντόμων να μπορεί να βρρίσκει τροφή για την αναπαραγωγή του. Δηλαδή, μειώνεται μέχρι το μέγεθος που μπορεί να θρέψει το περιβάλλον στο οποίο βρίσκονται τα έντομα.

Βέβαια και άλλοι παράγοντες συντελούν στη μείωση του πληθυσμού των εντόμων όπως οι κυνηγοί τους (π.χ. τα πτηνά), οι αρρώστειες και οι καιρικές συνθήκες.

Επομένως, όλες αυτές οι μειώσεις στον πληθυσμό των εντόμων, τελικά, λειτουργούν θετικά για τα έντομα, γιατί δεν τα αφήνουν να φτάσουν στο μέγιστο μέγεθος του πληθυσμού τους, πράγμα που θα τα οδηγούσε στην εξαφάνιση.

Μέθοδος εύρεσης περιοδικών λύσεων

Η αναζήτηση 2-περιοδικών λύσεων της ε.δ.

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad t=0, 1, 2, \dots \quad (1)$$

γίνεται από τη συνάρτηση

$$x_{t+2} = f(f(x_t)) = f^2(x_t).$$

Ο αντίστοιχος 2-κύκλος αποτελείται από τα σταθερά σημεία της συνάρτησης $f^2(x_t)$, δηλαδή από τις τομές της καμπύλης $x_{t+2} = f^2(x_t)$ και της διχοτόμου $x_{t+2} = x_t$ (εκτός από τα σταθερά σημεία της συνάρτησης $f(x_t)$).

Γενικότερα, η αναζήτηση m -περιοδικών λύσεων της ε.δ. (1) γίνεται από τη συνάρτηση

$$x_{t+m} = f^m(x_t), \quad m \geq 2$$

(βλέπε ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ, §3).

Στο παράδειγμα αυτό έχουμε

$$f(x_t) = \begin{cases} 2x_t & , 0 \leq x_t \leq 1, \\ 4-2x_t & , 1 \leq x_t \leq 2, \end{cases}$$

οπότε παίρνουμε

$$f^2(x_t) = \begin{cases} 4x_t & , 0 \leq x_t \leq \frac{1}{2}, \\ 4-4x_t & , \frac{1}{2} \leq x_t \leq 1, \\ 4x_t-4 & , 1 \leq x_t \leq 1,5, \\ 8-4x_t & , 1,5 \leq x_t \leq 2. \end{cases}$$

Τα σταθερά σημεία της συνάρτησης $f^2(x_t)$ (οι λύσεις της εξίσωσης $f^2(x_t) = x_t$) είναι

$$x_1^* = \frac{4}{5}, \quad x^* = \frac{4}{3}, \quad x_2^* = \frac{8}{5}$$

όπου $x^* = \frac{4}{3}$ είναι και σταθερό σημείο της $f(x_t)$.

Επομένως, τα σημεία

$$x_1^* = f(x_2^*) = \frac{4}{5}, \quad x_2^* = f(x_1^*) = \frac{8}{5}$$

αποτελούν τον 2-κύκλο της 2-περιοδικής λύσης

$$x_{2t} = \frac{8}{5}, \quad x_{2t+1} = \frac{4}{5}, \quad t=1, 2, \dots$$

Ανάλογα, τα σταθερά σημεία της $f^3(x_t)$ (οι λύσεις της εξίσωσης $f^3(x_t) = x_t$), εκτός των σταθερών σημείων της $f^2(x_t)$, είναι

$$\bar{x}_0^* = \frac{4}{9}, \quad \bar{x}_1^* = \frac{4}{7}, \quad \bar{x}_2^* = \frac{8}{7}, \quad \bar{x}_3^* = \frac{12}{7}.$$

Απ' αυτά τα σταθερά σημεία προκύπτουν: η 3-περιοδική λύση

$$x_{3t} = \frac{4}{7}, \quad x_{3t+1} = \frac{8}{7}, \quad x_{3t+2} = \frac{12}{7}, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

και η 3-περιοδική λύση

$$x_{3t} = \frac{4}{9}, \quad x_{3t+1} = \frac{8}{9}, \quad x_{3t+2} = \frac{16}{9}, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

Συνεχίζουμε, ανάλογα, για την αναζήτηση 4-περιοδικών λύσεων, 5-περιοδικών λύσεων, κ.λπ. της ε.δ. (1).

Π.χ. αν πάρουμε την αρχική τιμή $x_0 = \frac{1}{11}$, από την ε.δ. (1) διαδοχικά παίρνουμε

$$x_1 = \frac{2}{11}, \quad x_2 = \frac{4}{11}, \quad x_3 = \frac{8}{11}, \quad x_4 = \frac{16}{11}, \quad x_5 = \frac{12}{11}, \quad x_6 = \frac{20}{11}, \quad x_7 = \frac{4}{11}, \dots$$

οπότε η ε.δ. (1) έχει την 5-περιοδική λύση, με 5-κύκλο τα σημεία

$$\frac{4}{11}, \frac{8}{11}, \frac{16}{11}, \frac{12}{11}, \frac{20}{11}$$

δηλαδή έχουμε

$$x_{5t+2} = \frac{4}{11}, \quad x_{5t+3} = \frac{8}{11}, \quad x_{5t+4} = \frac{16}{11}, \quad x_{5t+5} = \frac{12}{11}, \quad x_{5t+6} = \frac{20}{11}$$

$t=0, 1, 2, \dots$

2. Γραφική παράσταση λύσης: Ιστόγραμμα

Σε πολλούς πληθυσμούς είναι πιο ρεαλιστικό να υποθέσουμε ότι ο πληθυσμός N είναι μια βηματική συνάρτηση

$$N=N_t, \quad t=0, 1, 2, \dots$$

όπου N_t είναι ο πληθυσμός το χρόνο t και N_{t+1} είναι ο πληθυσμός το χρόνο $t+1$.

Τέτοια μοντέλα ε.δ.

$$N_{t+1} = f(N_t) \quad (1)$$

περιγράφουν με περισσότερη ακρίβεια και ρεαλιστικότητα φυσικούς πληθυσμούς στη βιολογία στους οποίους δεν έχουμε επικάλυψη των γενεών. Π.χ. αυτό συμβαίνει σε μερικούς πληθυσμούς εντόμων όπου η μία γενιά εξα-

φανίζεται προτού εκκολαφθεί η επόμενη γενιά.

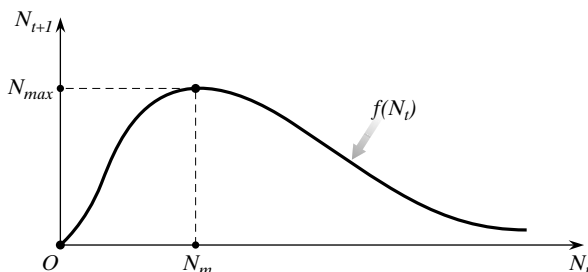
Στη συνάρτηση f επιβάλλονται μερικοί, προφανείς, περιορισμοί

$$N_t > 0, f(N_t) > 0, f(0) = 0$$

και η f είναι μονότιμη απεικόνιση του ημιάξονα $[0, +\infty)$.

Ακόμη, η συνάρτηση $f(N_t)$ είναι αύξουσα σε μια περιοχή του μηδενός και στη συνέχεια, λόγω έλλειψης τροφής (και άλλων παραγόντων), η $f(N_t) \rightarrow 0$, όταν $N_t \rightarrow +\infty$.

Δηλαδή, η συνάρτηση $f(N_t)$ έχει κάποιο μέγιστο στο N_m και ελαττώνεται για τα $N_t > N_m$.



Τυπική μορφή του μοντέλου $N_{t+1} = f(N_t)$ (1)

Επειδή, γενικά, η $f(N_t)$ είναι μη γραμμική συνάρτηση η γνώση της γενικής λύσης της ε.δ. (1) δεν είναι εφικτή. Έτσι, προσπαθούμε να βγάλουμε πληροφορίες, για τη μορφή της ανάπτυξης του πληθυσμού, από απλές γραφικές κατασκευές των λύσεων της ε.δ. (1) που λέγονται *ιστογράμματα*.

Για την κατασκευή του ιστογράμματος μιας λύσης της ε.δ. (1) χρησιμοποιούμε την ευθεία γραμμή

$$N_{t+1} = N_t \quad (\text{διχοτόμος}),$$

της οποίας οι τομές με την καμπύλη

$$N_{t+1} = f(N_t) \tag{1}$$

είναι οι τιμές ισορροπίας της ε.δ. (1).

Δηλαδή, οι τιμές N^* που είναι τέτοιες ώστε

$$N_{t+1} = N_t = N^*, \quad f(N^*) = N^*$$

και αντιστοιχούν σε σταθερές λύσεις

$$N_t = N^*, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$