

تاریخچه تکامل مدل‌های شکار-شکارچی

هانیه فتاح‌پور و حمیدرضا ظهوری زنگنه

چکیده

دستگاه‌های بوم‌شناختی که تحت تأثیر تغییرات محیطی یا دخالت انسان هستند، در طی سالیان مورد علاقه بسیاری از پژوهشگران قرار گرفته‌اند، چراکه توصیفی طبیعی از بسیاری فرآیندها ارائه می‌دهند و در زمینه‌های علمی و فناوری گوناگون کاربرد دارند. با توجه به اینکه معادلات دیفرانسیل در مدل‌سازی پدیده‌ها و بررسی آنها همواره مورد استفاده بوده‌اند و رفتار آتی دستگاه‌های دینامیکی تحت تأثیر رفتار گذشته و حال آنها است، در سال‌های اخیر گرایش زیادی به استفاده از معادلات دیفرانسیل تأخیری برای مدل‌سازی مسائل دنیای واقعی به وجود آمده است. هدف این مقاله، بررسی سیر تکاملی مدل‌های شکار-شکارچی است. در هر مرحله، بعد از معرفی دستگاه‌های شکار-شکارچی تحت تأثیر عوامل مختلف از جمله تابع‌های پاسخ مختلف، تابع‌های برداشت و منطقه حفاظت‌شده، نقاط قوت و ضعف این مدل‌ها را بیان می‌کنیم و به شیوه برطرف کردن این نقاط ضعف در سیر تکامل‌شان می‌پردازد. سرانجام، با معرفی مدل‌های تأخیری، اثر پارامتر تأخیر را بر رفتار برخی از معادلات دیفرانسیل مطالعه خواهیم کرد.

۱. سرآغاز

معادلات دیفرانسیل شاخه‌ای گسترده از ریاضیات است که در مطالعه بسیاری از علوم مانند زیست‌شناسی، شیمی، فیزیک و مهندسی نقشی اساسی دارد، زیرا ابزاری سودمند برای مدل‌سازی بسیاری از پدیده‌های

عبارات و کلمات کلیدی. معادلات دیفرانسیل عادی؛ معادلات دیفرانسیل تأخیری؛ تابع پاسخ؛ پایداری؛ انشعاب هوپف.

طبیعی به شمار می‌آید. از این میان، ریاضیات زیستی یکی از شاخه‌های مهم و رو به رشد است که بیش از بقیه بر معادلات دیفرانسیل تکیه دارد.

یک دستگاه دینامیکی، دستگاهی است که همچون بدن انسان همواره در حال تغییر است. دستگاه دینامیکی می‌تواند موقعیت هر نقطه را در فضای فاز با گذشت زمان شرح دهد. آنچه که حائز اهمیت است، درک رفتار کیفی دستگاه‌های دینامیکی است. در صورتی که مدل ریاضی یک مسئله کاربردی به صورت یک دستگاه دینامیکی باشد، با حل آن و دانستن وضعیت دستگاه در یک لحظه خاص، می‌توان وضعیت آن را در لحظه‌های قبل و بعد پیش‌بینی کرد و کل اطلاعات را درباره آن به دست آورد. از کاربردهای دستگاه‌های دینامیکی در بوم‌شناسی^۱ می‌توان به مدل‌سازی رشد جمعیت‌های تک‌گونه‌ای و چندگونه‌ای اشاره کرد. معمولاً برای بررسی رفتار دینامیکی جمعیت‌های تک‌گونه‌ای، از دستگاه‌های دینامیکی گسسته استفاده می‌شود که توصیف آنها توسط معادلات تفاضلی صورت می‌گیرد. همچنین بررسی رفتار کیفی جمعیت‌های دو گونه‌ای با گذشت زمان، توسط دستگاه‌های دینامیکی پیوسته صورت می‌گیرد. دستگاه‌هایی که در بوم‌شناسی مطرح می‌شوند، به وسیله برهم‌کنش (تعامل) گونه‌ها با یکدیگر و با محیط زیست‌شان مشخص می‌شوند و توزیع و ساختار جمعیت جامعه‌ها را تعیین می‌کنند. چنین تعاملاتی ممکن است در محدوده‌ای گسترده‌تر از نظر مقیاس‌های فضایی و زمانی شکل گیرد. یکی از مهم‌ترین انواع تعاملات که بر رفتار کیفی تمامی گونه‌ها اثر می‌گذارد، شکار است. به همین دلیل، مدل‌های شکار-شکارچی در مرکز توجه همه مطالعات مربوط به علم بوم‌شناسی قرار گرفته است.

در این مقاله، نخست دستگاه‌های شکار-شکارچی را معرفی می‌کنیم. سپس تأثیر تأخیر روی دستگاه‌های معرفی شده را در نظر می‌گیریم و با بیان چند مثال، به مقایسه معادلات دیفرانسیل معمولی و معادلات دیفرانسیل تأخیری خواهیم پرداخت. در پایان، به تحلیلی مختصر درباره رفتار دینامیکی این مدل‌ها (در حضور و در غیاب تأخیر) می‌پردازیم.

۲. معرفی مدل‌های شکار-شکارچی

در آغاز، مدل‌های پیوسته رشد^۲ را برای حالتی که یک گونه جانوری در محیط موجود است، معرفی و در ادامه به کمک این مطالب، مدل‌های شامل بیش از یک گونه را بررسی می‌کنیم. فرض کنیم $u(t)$ جمعیت در لحظه t باشد. آهنگ تغییر جمعیت عبارت است از

$$\frac{du}{dt} = \text{آهنگ مهاجرت} + \text{آهنگ مرگ} - \text{آهنگ تولد}$$

^۱ecology ^۲continuous growth models

این معادله را معادلهٔ بقا^۱ برای جمعیت می‌نامند [۴۹]. در ساده‌ترین حالت، مهاجرت انجام نمی‌شود و عبارت‌های مربوط به تولد و مرگ متناسب با u هستند. به عبارت دیگر،

$$\frac{du}{dt} = bu - du.$$

در نتیجه $u(t) = u_0 e^{(b-d)t}$ که در آن، b و d ثابت‌های مثبت هستند و $u(0) = u_0$ جمعیت اولیه است. بنابراین اگر $b > d$ ، جمعیت به صورت نمایی رشد می‌کند و اگر $b < d$ ، جمعیت به صورت نمایی زوال می‌یابد.

رویکرد فوق اولین بار توسط مالتوس^۲ در سال ۱۷۹۸ ارائه شد. این یک مدل غیرواقعی بود، زیرا مالتوس برای رشد نمایی جمعیت با گذشت زمان، محدودیتی قائل نشده بود. در سال ۱۸۳۶ ورهالست^۳ پیشنهاد داد که با ازدیاد جمعیت، باید یک فرآیند محدودکننده بر دستگاه اعمال کرد. بنابراین مدل زیر را پیشنهاد کرد که به مدل رشد لجستیک^۴ جمعیت مشهور است:

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{k}\right) \quad (۱.۲)$$

که در آن، r و k ثابت‌های مثبت هستند. در این مدل، عبارت $r(1 - \frac{u}{k})$ بیانگر آهنگ تولد سالانه است که به u بستگی دارد و ثابت k ظرفیت حمل^۵ محیط نامیده می‌شود که معمولاً به وسیلهٔ منابع طبیعی قابل دسترس تعیین می‌شود. اگر $u(0) = u_0$ ، آن‌گاه جواب معادلهٔ (۱.۲) به صورت

$$u(t) = \frac{u_0 k e^{rt}}{k + u_0 (e^{rt} - 1)}$$

است و $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = k$. بنابراین اگر $u_0 < k$ ، به صورت صعودی به k میل می‌کند و اگر $u_0 > k$ ، به صورت نزولی به k میل می‌کند. اگر در معادلهٔ (۱.۲) قرار دهیم $f(u) := ru(1 - \frac{u}{k})$ ، آن‌گاه $u = 0$ و $u = k$ ریشه‌های f ، یعنی حالت‌های تعادلی^۶ معادلهٔ (۱.۲) هستند. چون $f'(0) = r > 0$ و $f'(k) = -r < 0$ ، پس $u = 0$ تعادل ناپایدار و $u = k$ تعادل پایدار است. بنابراین نقطهٔ $u = k$ حالت پایدار جمعیت را مشخص می‌کند و r آهنگ رسیدن به این حالت پایدار را تعیین می‌کند.

اکنون حالتی را در نظر می‌گیریم که گونه‌های جانوری با هم در تعامل هستند. در این صورت دینامیک جمعیتی هر گونه، تحت تأثیر سایر گونه‌ها قرار می‌گیرد. در واقع در حالت کلی یک مجموعه از گونه‌های متعامل وجود دارد که شبکهٔ غذایی^۷ نامیده و معمولاً برای جامعه‌هایی با ساختار پیچیده در نظر گرفته می‌شود. در اینجا ما بیشتر روی دستگاه‌های با دو گونهٔ جانوری تمرکز می‌کنیم که یکی از مهم‌ترین مدل‌ها در این گونه از دستگاه‌های شکار-شکارچی، دستگاه‌های لوتکا-ولترا^۸ هستند.

^۱conservation equation ^۲Malthus ^۳Verhulst ^۴logistic growth model ^۵carrying capacity ^۶steady state ^۷trophic web ^۸Lotka-Volterra

در سال ۱۹۲۶ ولترا اولین و ساده‌ترین مدل را برای شکار یک گونه توسط گونه‌های دیگر پیشنهاد کرد تا بتواند نوسانات جمعیت ماهی‌های یک رودخانه را توضیح دهد. اگر $u(t)$ جمعیت شکار و $v(t)$ جمعیت شکارچی در لحظه t باشند، آن‌گاه مدل ولترا به صورت

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(a - bv) \\ \frac{dv}{dt} = v(cu - d) \end{cases} \quad (۲.۲)$$

است که در آن، a, b, c, d ثابت‌های مثبت هستند. در این مدل فرض‌های زیر را داریم:

- جمعیت شکار در نبود شکارچی به صورت بی‌کران مانند مدل مالتوس رشد می‌کند که جمله au بیانگر این مطلب است؛
- تأثیر شکارچی به گونه‌ای است که موجب کاهش آهنگ رشد سالانه شکار می‌شود و جمله $-buv$ این مطلب را نشان می‌دهد؛
- در نبود شکار کافی برای شکارچی، آهنگ مرگ شکارچی منجر به زوال نمایی آن می‌شود و جمله $-dv$ این موضوع را نشان می‌دهد.

معادله‌های (۲.۲) به مدل لوتکا-ولترا معروف‌اند. اگرچه این مدل نقاط ضعف جدی دارد، نقطه آغازی برای مدل‌های واقعی‌تر جمعیتی محسوب می‌شود [۴۹]. یکی از فرض‌های غیرواقعی در مدل لوتکا-ولترا این است که در غیاب شکارچی، شکار به صورت بی‌کران رشد می‌کند. در معادله‌های (۲.۲) عبارت‌های سمت راست که بیانگر آهنگ رشد سالانه هستند، فقط به چگالی جمعیت یک گونه بستگی دارند. بنابراین به‌منظور واقعی‌تر کردن این آهنگ رشد، باید جمعیت به هر دو گونه شکار و شکارچی وابسته باشد. از این‌رو این معادله‌ها به صورت زیر تعمیم داده شدند:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = uF(u, v) \\ \frac{dv}{dt} = vG(u, v) \end{cases}$$

که در آن، F و G به تعاملات دو گونه بستگی دارند. با در نظر گرفتن معادله رشد لجستیک برای شکار، مدل را هرچه بیشتر به واقعیت نزدیک می‌کنیم. به عبارت دیگر، فرض می‌کنیم

$$\frac{du}{dt} = uF(u, v), \quad F(u, v) = r \left(1 - \frac{u}{k} \right) - vR(u).$$

$R(u)$ را تابع پاسخ^۱ می‌نامیم.

تابع پاسخ، توانایی شکارچی در به دام انداختن شکار است. به بیان دقیق‌تر، تابع پاسخ، آهنگ مصرف غذا توسط شکارچی و تابعی از شکار موجود است. تابع‌های پاسخ، بسته به نوع تعاملات شکار

^۱functional response

و شکارچی، به صورت‌های مختلف قابل بیان هستند اما در حالت کلی به دو دسته وابسته به شکار و وابسته به شکارچی تقسیم می‌شوند. در دسته اول، فقط چگالی شکار موجود، عامل تعیین‌کننده پاسخ است که یکی از مهم‌ترین آنها تابع پاسخ هالینگ^۱ است. اما در سال‌های اخیر عده‌ای از پژوهشگران بر این باور بوده‌اند که برای توصیف دقیق‌تر رفتارهای جمعیتی، تابع پاسخ باید شامل جمعیت هر دو گونه شکار و شکارچی باشد که از مهم‌ترین آنها تابع پاسخ وابسته به نسبت^۲ است که در آن، آهنگ رشد سرانه^۳ شکارچی تابعی از نسبت چگالی جمعیت شکار به شکارچی است (در ادامه به تفصیل توضیح داده خواهد شد).

انواع تابع‌های پاسخ هالینگ عبارت‌اند از:

(۱) **تابع پاسخ هالینگ نوع I:** در این نوع تابع پاسخ، افزایش میزان مصرف شکار به صورت

خطی است. در حالت خطی، فرض بر این است که زمان طی‌شده در فرآیند شکار و مصرف آن، قابل چشم‌پوشی است و یا جستجو برای غذا و مصرف آن، با هم در تداخل نیستند. در واقع نوع I همان تابع پاسخ در معادلات لوتکا-ولترا است که با $-b$ و c مشخص شدند.

(۲) **تابع پاسخ هالینگ نوع II:** در این نوع تابع پاسخ، عامل مشخص‌کننده، کاهش سرعت

شکارچی در به دام انداختن شکار است و از این فرض ناشی می‌شود که توانایی شکارچی برای شکار، محدود به توانایی‌هایش برای مصرف غذا است. این تابع پاسخ معمولاً با ضابطه متوسط برای مصرف شکار است. در حالتی که a و h به زمان وابسته باشند، می‌توان تابع

$$\text{پاسخ را به صورت } R(u) = \frac{k(t)u}{m(t) + u} \text{ در نظر گرفت.}$$

(۳) **تابع پاسخ هالینگ نوع III:** این نوع تابع پاسخ، مشابه با نوع II است و تفاوت آنها در

جمعیت‌های کم شکار است. شکل کلی این نوع تابع پاسخ به صورت $R(u) = \frac{k(t)u^2}{m(t) + u^2}$ است. اگر در تابع‌های فوق به جای u ، $\frac{u}{v}$ را قرار دهیم، به ترتیب تابع پاسخ هالینگ نوع دوم وابسته به نسبت و نوع سوم وابسته به نسبت به دست می‌آیند:

$$R(u) = \frac{k(t)\frac{u}{v}}{m(t) + \frac{u}{v}} = \frac{k(t)u}{m(t)v + u},$$

$$R(u) = \frac{k(t)(\frac{u}{v})^2}{m(t) + (\frac{u}{v})^2} = \frac{k(t)u^2}{m(t)v^2 + u^2}.$$

(۴) **تابع پاسخ هالینگ نوع IV:** بعضی از مشاهده‌ها و آزمایش‌ها مشخص می‌کنند که وقتی

غلظت و تراکم مواد غذایی به حداکثر سطح خود برسد، یک عامل بازدارنده به‌طور خاص روی

^۱Holling functional response ^۲ratio-dependent ^۳per capita growth rate

آهنگ رشد تأثیر می‌گذارد و لذا یک پاسخ غیریکنواخت اتفاق می‌افتد. به منظور مدل‌سازی چنین مفهوم بازدارنده‌ای، اندروز [۳] تابع پاسخ $\frac{mu}{a + bu + u^2}$ را پیشنهاد کرد که به آن تابع مونا-هالدین^۱ یا تابع پاسخ هالینگ نوع IV می‌گویند.

بجز تابع پاسخ، عوامل دیگری نیز روی دینامیک‌های جمعیتی تأثیر دارند. از جمله می‌توان به تأثیر تابع برداشت^۲ و یا نقش منطقه حفاظت‌شده^۳ روی مدل‌های جمعیتی اشاره کرد. همان‌طور که گفته شد، دینامیک جمعیتی از یک گونه یا بیشتر و به‌طور خاص، مدل‌های شکار-شکارچی به دلیل اهمیت کاربردی و عملی آنها و به دلیل دینامیک‌های قوی مشاهده‌شده در مدل‌های ریاضی مربوطه، مورد توجه قرار گرفته‌اند. از طرف دیگر، مدل‌های شکار-شکارچی با تابع‌های برداشت در بسیاری از شاخه‌های علمی از جمله زیست‌شناسی، بوم‌شناسی و اقتصاد و همچنین در صنعت برداشت تجاری^۴، به‌ویژه به دلیل نگرانی‌های اقتصادی مثل سود، بهره‌برداری‌های بیش از حد و انقراض یک گونه شکار (صید) شده، همواره در مرکز توجه قرار داشته‌اند. بسیاری از پژوهشگران، مدل‌های شکار-شکارچی با تابع‌های برداشت مختلف (ثابت، خطی و یا کسری) را مطالعه کرده‌اند [۳۴، ۴۲، ۶۰]. مدل‌های دو بُعدی و سه بُعدی با تابع برداشت خطی و همچنین برداشت با تقسیم زیستگاه به دو قسمت حفاظت‌شده و حفاظت‌نشده در [۱۵، ۳۶، ۳۷، ۵۲] مورد مطالعه و بررسی قرار گرفته‌اند. یک مطالعه دقیق از تأثیر برداشت در یک یا دو گونه و ارتباط آن با بیشترین عملکرد و بازده، در [۲۳، ۳۸] انجام شده است. به عبارت دیگر، در اکثر مدل‌های شکار-شکارچی فرض می‌شود که برداشت در لحظه $t = 0$ و مستقل از عده جمعیت آغاز می‌شود که چندان واقع‌بینانه نیست. در این رابطه، سیاست آستانه برداشت^۵ (TP)، آغاز برداشت را زمانی مجاز می‌داند که جمعیت شکار $(u(t))$ به مقدار آستانه خاص خود (T) برسد. به‌طور کلاسیک، چنین تابع برداشتی به صورت

$$\Phi(u) = \begin{cases} 0 & u < T \\ h & u \geq T \end{cases}$$

تعریف می‌شود. اما همان‌طور که در [۴۸] اشاره شده است، این مدل واقعی نیست، زیرا مدیریت برداشت سریع با آهنگ h ، زمانی که جمعیت u به مقدار آستانه T برسد، به دلیل زمان‌های تأخیر و محدودیت‌های سرمایه، مشکل است. به همین دلیل، بیشتر پژوهشگران (از جمله در [۱۰]) سیاست آستانه پیوسته^۶ (CTP) را برای تابع برداشت روی شکار پیشنهاد داده‌اند. ساده‌ترین آنها به شکل زیر است:

$$H(u) = \begin{cases} 0 & u < T \\ \frac{h(u-T)}{h+u-T} & u \geq T \end{cases}$$

^۱Monod-Haldane ^۲harvesting functions ^۳refuge ^۴commercial harvesting industry ^۵harvesting threshold policy ^۶continuous threshold policy

در این حالت، زمانی که جمعیت شکار به مقدار $u = T$ می‌رسد، برداشت شروع می‌شود و به‌طور هموار افزایش می‌یابد تا به مقدار حد h برسد. زیست‌شناسان بر این باورند که این تابع برداشت، از نظر زیست‌شناختی دقیق‌تر است. در [۲۶] یک تابع برداشت آستانهٔ تکه‌ای خطی (همراه با قرنطینه) در نظر گرفته شده و به مقایسهٔ دینامیک‌هایی از مدل متناظر با تنها یک آهنگ برداشت ثابت، پرداخته شده است. همچنین به‌منظور واقعی‌تر کردن مدل، فرض کرده‌اند که شکارها در دو زیستگاه مختلف که یکی از آنها حفاظت شده است، زندگی می‌کنند و شکارچی اجازهٔ ورود به منطقهٔ حفاظت‌شده را ندارد. شکار می‌تواند با نرخ‌های خاصی بین زیستگاه‌ها پراکنده شود. برای مطالعهٔ چگونگی پراکندگی در مدل‌های مختلف، می‌توان تأثیر دینامیک‌های یک‌گونه (از جمله آهنگ‌های زوال) را با مراجعه به [۹، ۳۷، ۵۰، ۵۱] مشاهده کرد.

۳. مدل‌های تأخیری

در یک دستگاه مهندسی و کاربرد، کاملاً طبیعی است که فرض کنیم دستگاه نه‌تنها متأثر از حالت‌های کنونی است، بلکه وابسته به حالت‌های پیشینی نیز هست. این وابستگی به گذشته، به شکل تأخیر در مدل آن دستگاه ظاهر می‌شود. این گونه از مسائل به‌لحاظ ریاضی با معادلات تأخیری مورد بررسی قرار می‌گیرند. در واقع معادلات تأخیری در مدل‌سازی دستگاه‌هایی روی می‌دهند که سیر تکاملی آنها به‌طور صریح وابسته به گذشتهٔ دستگاه است. برای مثال، یکی از کاستی‌های مدل‌های $\frac{dN}{dt} = f(N)$ این است که آهنگ تولد در این گونه مدل‌ها به‌صورت آنی است؛ در حالی که باید زمانی برای رسیدن به بلوغ، زمانی برای دورهٔ بارداری، جمعیت پنهان و... در مدل رشد جمعیت منظور شود. با در نظر گرفتن معادلهٔ دیفرانسیل با پارامتر تأخیر به شکل

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N(t), N(t - \tau)),$$

می‌توان همهٔ این تأخیرها را در مدل رشد جمعیت منظور کرد که در آن، $\tau > 0$ پارامتر تأخیر است. یک چنین مدلی می‌تواند تعمیمی از مدل رشد لجستیک به‌صورت

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t - \tau)}{k} \right]$$

باشد که در آن، τ ، k و r ثابت‌های مثبت هستند. در مدل‌های با پارامتر تأخیر، جمعیت در زمان t به جمعیت در زمان $t - \tau$ بستگی دارد [۴۹].

معادلات دیفرانسیل تأخیری که معادلات دیفرانسیل تفاضلی^۱ نیز نامیده می‌شوند، نوع خاصی از معادلات دیفرانسیل تابعی^۲ هستند. معادلات دیفرانسیل تأخیری شبیه به معادلات دیفرانسیل معمولی

^۱ difference-differential equations ^۲ functional differential equations

هستند ولی تحوّل آنها به متغیرهای حالت در زمان‌های گذشته نیز بستگی دارد. لذا برای حل یک معادله دیفرانسیل تأخیری، نه تنها به دانستن حالت کنونی دستگاه نیاز داریم، بلکه به دانستن وضعیت دستگاه در یک دوره زمانی گذشته نیز نیازمندیم. برخی از پژوهشگران از مدل معادلات دیفرانسیل معمولی برای توصیف معادله دیفرانسیل تأخیری استفاده کرده‌اند که کوانگ در [۴۰]، خطرات ناشی از چشم‌پوشی از تأخیرهای کوچک را بیان کرده است. در واقع بسیاری از پدیده‌های فیزیکی، زیست‌شناختی، دارویی و اقتصادی با مسائل مقدار اولیه (IVP) یا معادلات کوشی به صورت

$$\begin{cases} y'(t) = f(t, y(t)) & t \geq t_0 \\ y(t_0) = y_0 \end{cases}$$

مدل‌سازی می‌شوند که در آنها، y متغیر حالت نامیده می‌شود. اما برای هرچه سازگارتر کردن این مدل‌ها با پدیده‌های حقیقی، گاهی y' به شکل وابسته به متغیر حالت در زمان‌های گذشته بیان می‌شود. معمول‌ترین این گونه توابع، توسط معادلات دیفرانسیل تابعی از نوع پیشینی^۱

$$y'(t) = f(t, y_t) \quad t \geq t_0$$

بیان می‌شوند که در آن، به ازای هر $t \geq t_0$

$$y_t(\theta) = y(t + \theta) \quad \theta \in [-r, t_0]$$

عضوی از فضای باناخ $C = C([-r, t_0], \mathbb{R}^d)$ (فضای توابع پیوسته از بازه $[-r, t_0]$ به \mathbb{R}^d) است. این نوع معادلات با شرط اولیه در قالب

$$\begin{cases} y'(t) = f(t, y(t - \tau_1), \dots, y(t - \tau_n)) & t \geq t_0 \\ y(t) = \phi(t) & t \leq t_0 \end{cases}$$

بر اساس پیچیدگی بروز تأخیرهای زمانی که همواره مثبت فرض می‌شوند، در سه حالت زیر بررسی می‌شوند:

- تأخیرهای ثابت؛
- تأخیرهای وابسته به زمان یا تأخیرهای متغیر: $\tau_i = \tau_i(t)$
- تأخیرهای وابسته به y و t : $\tau_i = \tau_i(t, y(t))$

همچنین نوع دیگری از معادلات دیفرانسیل تأخیری با نام معادلات دیفرانسیل تأخیری از نوع خنثی^۲ وجود دارد. در حالت کلی در معادلات دیفرانسیل تأخیری، سمت راست معادله می‌تواند به y و y' همراه

^۱retarded functional differential equations ^۲neutral delay differential equations

با تأخیر زمانی وابسته باشد. این معادلات را می‌توان به صورت کلی

$$\begin{cases} y'(t) = f(t, y(t - \tau), y'(t - \xi)) & t \geq t_0 \\ y(t) = \phi(t) & t \leq t_0 \end{cases}$$

بیان کرد. این نوع معادلات را که در سمت راست آنها y' همراه با تأخیر زمانی ظاهر شده است، معادلات دیفرانسیل تأخیری از نوع خنثی می‌نامند. در این نوع معادلات، تابع تأخیر ξ نیز مشابه تابع تأخیر τ دارای سه حالت ثابت، تابعی از زمان و تابعی از y و t است.

در معادلات دیفرانسیل تأخیری با تأخیر ثابت، تابع $\phi(t)$ روی بازه $[\rho, t_0]$ از رده C^1 است که در آن، $\rho = \min\{t_0 - \tau_i : i = 1, 2, \dots, n\}$. اولین تفاوت بین معادلات دیفرانسیل معمولی و معادلات دیفرانسیل تأخیری این است که ممکن است برای برخی از مقادیر $t \geq t_0$ داشته باشیم $t - \tau \leq t_0$ و لذا جواب معادله تأخیری بر حسب تابع اولیه $\phi(t)$ به جای مقدار اولیه y محاسبه می‌شود. از طرف دیگر، در حالت کلی در معادلات دیفرانسیل تأخیری مشتق‌های راست و چپ در t_0 ، یعنی

$$\begin{cases} y'(t_0^+) = f(t_0, \phi(t_0), \phi(t_0 - \tau)), \\ y'(t_0^-) = \phi'(t_0) \end{cases}$$

با هم برابر نیستند و لذا جواب به صورت هموار در ادامه تابع اولیه $\phi(t)$ نخواهد بود. به علاوه ناپیوستگی مشتق در نقطه اولیه t_0 منجر به ناپیوستگی‌هایی در طول بازه انتگرال‌گیری خواهد شد و لذا در این نوع معادلات، تنها پیوستگی جواب می‌تواند تضمین شود. در ادامه با آوردن چند مثال، به بیان تفاوت‌های بین این نوع معادلات و معادلات دیفرانسیل معمولی می‌پردازیم.

مثال ۱.۳. معادله

$$\begin{cases} y'(t) = -y(t - 1) & t \geq 0 \\ y(t) = 1 & t \leq 0 \end{cases}$$

را در نظر می‌گیریم. چون

$$\begin{cases} y'(0^-) = 0, \\ y'(0^+) = -y(-1) = -1, \end{cases}$$

پس مشتق در $t = 0$ یک جهش دارد. حال از آنجا که به ازای هر $t > 0$ ، $y''(t) = -y'(t - 1)$ و

$$\begin{cases} y''(1^-) = -y'(0^-) = 0, \\ y''(1^+) = -y'(0^+) = 1, \end{cases}$$

مشق دوم y در $t = 1$ یک جهش دارد. همچنین از آنجا که به ازای هر $t > 0$ ، $y'''(t) = -y''(t-1)$ و

$$\begin{cases} y'''(2^-) = -y''(1^-) = 0, \\ y'''(2^+) = -y''(1^+) = -1, \end{cases}$$

مشق سوم y نیز در $t = 2$ یک جهش دارد. به این ترتیب می‌توان نشان داد که مرتبه ناپیوستگی مشق در طول بازه انتگرال‌گیری افزایش می‌یابد.

مثال ۲.۳. برخلاف معادلات دیفرانسیل معمولی، در معادلات دیفرانسیل تأخیری بین شرایط اولیه و مجموعه جواب، رابطه یک‌به‌یک موجود نیست. معادله دیفرانسیل تأخیری

$$y'(t) = y(t-1)(y(t)-1) \quad t \geq 0$$

روی $[0, \infty)$ به ازای هر تابع اولیه $\phi(t)$ تعریف شده روی $[-1, 0]$ که $\phi(0) = 1$ ، دارای جواب ثابت $y(t) = 1$ است.

مثال ۳.۳. به عنوان مثالی برای عدم یکتایی جواب، می‌توان معادله دیفرانسیل تأخیری

$$\begin{cases} y'(t) = y(t - |y(t)| - 1) + \frac{1}{t} & t \geq 0 \\ y(t) = \phi(t) & t \leq 0 \end{cases}$$

را در نظر گرفت که در آن،

$$\phi(t) = \begin{cases} 1 & t < -1 \\ 0 & -1 \leq t \leq 0 \end{cases}$$

به آسانی می‌توان بررسی کرد که روی بازه $[0, 2]$ دو تابع $y_1(t) = \frac{2}{3}t$ و $y_2(t) = \frac{1}{3}t$ جواب‌های این معادله هستند.

۴. رفتار دینامیکی مدل‌های شکار و شکارچی

یکی از موضوعات و زمینه‌های اصلی و برجسته که به دلیل فراگیری آن در ریاضیات بوم‌شناسی مورد توجه قرار گرفته است، ارتباط دینامیکی بین شکارچی و شکار است ([۲، ۷، ۲۰، ۲۵، ۲۸، ۴۷، ۵۷، ۶۱]). متداول‌ترین روش برای مدل‌سازی تعاملات بوم‌شناختی، در نظر گرفتن دو معادله دیفرانسیل با تناظر ساده بین مصرف شکار توسط شکارچی و رشد جمعیت است. مدل‌های شکار-شکارچی رایج به‌طور

وسیع‌ی مورد مطالعه قرار گرفته‌اند ([۱۱، ۱۴، ۱۷، ۳۰، ۳۱]). به‌طور کلی، مدل‌های شکار-شکارچی شکل بسیار کلی زیر را به خود می‌گیرند که توسط یودزیز در [۶۳] پیشنهاد شده است:

$$\begin{cases} N' = f(N) - PF(N, P) \\ P' = PG(N, P) \end{cases}$$

در اینجا $N = N(t)$ و $P = P(t)$ به‌ترتیب، بیانگر جمعیت شکار و جمعیت شکارچی در زمان t هستند و تابع $f = f(N)$ آهنگ رشد جمعیت شکار در غیاب شکارچی را نشان می‌دهد. عنصر بسیار مهم در این مدل‌ها تابع پاسخ است؛ عبارتی که سرعت مصرف شکار توسط شکارچی را توصیف می‌کند. تابع $F = F(N, P)$ پاسخ تابعی (رفتاری) شکارچی^۱ را توصیف می‌کند که آهنگ مصرف سرانهٔ آن به‌ترتیب به تعداد شکار و انواع شکارچی بستگی دارد و تابع $G = G(N, P)$ ، پاسخ عددی شکارچی^۲ را توصیف می‌کند که در آن، آهنگ رشد سرانهٔ جمعیت شکارچی باز هم تابعی از عدهٔ جمعیت هر دو رده است. به‌منظور تشریح دقیق پاسخ‌های تابعی و عددی شکارچی، مهم است که نحوهٔ تعامل شکارچی‌ها را با یکدیگر مشخص کنیم. گاهی به‌ویژه وقتی چگالی شکارچی کم است، می‌توان فرض کرد که شکارچی نمی‌تواند مداخله کند و در نتیجه پاسخ‌های تابعی و عددی تنها به عدهٔ جمعیت شکار بستگی دارند که به‌ترتیب به‌صورت $F = F(N)$ و $G = G(N)$ هستند. با توجه به مجموعهٔ اصطلاحات بیان‌شده در [۴، ۲۹]، این‌گونه از مدل‌ها را وابسته به شکارگویند.

همان‌طور که در بالا گفته شد، تابع‌های پاسخ وابسته به شکار، مدل‌هایی را که در آنها امکان تداخل و یا مشارکت بین شکارچی‌ها وجود دارد، در نظر نمی‌گیرند (هرچند احتمال آن کم است ولی گاهی وجود دارد). این امر منجر به اختلاف نظر میان زیست‌شناسان^۳ و دانشمندان کاراندام‌شناسی^۴ شده است ([۱]، [۴، ۲۴، ۲۹، ۴۱]). زیست‌شناسان معتقدند که حجم شکارچی P می‌تواند از طریق مداخلهٔ مستقیم در هنگام جستجو برای شکار و یا با مداخلهٔ ساختگی، در این تابع تأثیر بگذارد ([۱۶، ۲۷، ۵۳]). در حالت کلی، فرض می‌شود که $F = F(N, P)$ و $G = G(N, P)$. در این‌گونه مدل‌ها (به‌استناد [۴، ۲۹]) تابع پاسخ، وابسته به شکارچی خوانده می‌شود و یا در حالت خاص که F و G تابع‌هایی از نسبت فراوانی شکار به شکارچی هستند، یعنی $F = F(\frac{N}{P})$ و $G = G(\frac{N}{P})$ ، آن را وابسته به نسبت گویند. در واقع این، راهی ساده برای دخالت دادن و در نظر گرفتن وابستگی به شکارچی در تابع پاسخ است که توسط گینزبورگ^۵ و آردیتی^۶ پیشنهاد شده است.

شواهد بسیاری نشان می‌دهند که حالت وابسته به شکارچی در تابع پاسخ، به‌طور مکرر در دستگاه‌های طبیعی و آزمایشگاهی رخ می‌دهد ([۳۵، ۵۵]). با توجه به مشاهدات و آزمایش‌های فراوان، دیده می‌شود

^۱predator's functional response ^۲predator's numerical response ^۳biologists ^۴physiologists

^۵Ginzburg ^۶Arditi

که مدل‌هایی با تابع پاسخ وابسته به شکارچی، گزینه‌های جایگزین مناسبی برای مدل‌هایی با تابع پاسخ وابسته به شکار هستند. آردیتی و گینزبورگ در [۴]، نخست مدل شکار-شکارچی وابسته به نسبت:

$$\begin{cases} N' = N(a - bN) - \frac{cNP}{mP+N} \\ P' = -dP + \frac{fNP}{mP+N} \end{cases}$$

را پیشنهاد و بررسی کردند. توجه کنید که این مدل، نتیجه‌ای از جایگزینی تابع پاسخ شکار-شکارچی هالینگ نوع دوم $(\frac{N}{m+N})$ با تابع پاسخ وابسته به نسبت $(\frac{N}{m+\frac{N}{P}})$ است. تابع پاسخ وابسته به نسبت، دینامیک غنی‌تری نسبت به همه انواع تابع پاسخ هالینگ ایجاد می‌کند. اما به‌کارگیری این تابع پاسخ در مواردی که تراکم هر دو جمعیت پایین است، مورد انتقاد قرار گرفته است. معمولاً انتظار داریم که آهنگ رشد جمعیت، زمانی که عده هر دو جمعیت از یک مقدار بحرانی پایین‌تر می‌آید، کاهش پیدا کند، زیرا تلاش برای جستجوی غذا بسیار سخت می‌شود. اما در مورد برخی از تعاملات بوم‌شناختی، مدل وابسته به نسبت، یک بازخورد منفی به‌دست می‌دهد. به‌ویژه اگر $P \rightarrow 0$ ، آهنگ حمله از سوی شکارچی وابسته به نسبت، به بینهایت میل می‌کند؛ یعنی چنین شکارچی‌هایی بی‌دلیل مؤثر و کارآمد هستند. همان‌طور که گیلیام و اسکالسکی در [۵۵] اشاره کرده‌اند، به‌کارگیری تابع‌های پاسخ وابسته به شکارچی، می‌تواند توصیفی بهتر از تغذیه شکارچی نسبت به تابع پاسخ وابسته به شکار، در مورد طیف گسترده‌ای از مدل‌های شکار-شکارچی فراهم آورد و در بعضی از حالت‌ها، تابع پاسخ بدینگتون-دی‌آنجلایز^۱ بهتر عمل می‌کند. تابع پاسخ بدینگتون-دی‌آنجلایز، $F = \frac{\alpha N}{a+bN+cP}$ ، توسط بدینگتون [۵] و دی‌آنجلایز [۱۹] به‌طور مستقل و به دلیل‌های متفاوت معرفی شده است. این تابع پاسخ، شبیه تابع پاسخ هالینگ نوع II است اما دارای یک جمله اضافه cP در مخرج است که تداخل متقابل بین شکارچی‌ها را مدل می‌کند و دارای برخی ویژگی‌های کیفی تابع پاسخ وابسته به نسبت است و مشکل‌های مربوط به تراکم پایین را که بحث برانگیز بود، ندارد.

مدل شکار-شکارچی اصلی با تابع پاسخ بدینگتون-دی‌آنجلایز به‌صورت

$$\begin{cases} x' = x(r - \frac{x}{k}) - \frac{\alpha xy}{a+bx+cy} \\ y' = -dy + \frac{\beta xy}{a+bx+cy} \end{cases} \quad (1.4)$$

است. با توجه به این دستگاه، بسیاری از پژوهشگران، مدل‌های تشکیل شده از معادلات دیفرانسیل عادی یا تابعی را به‌همراه تابع پاسخ بدینگتون-دی‌آنجلایز، پیشنهاد و مطالعه کرده‌اند. برای مثال، در [۳۲، ۳۳] هوانگ نشان داده است که نقطه تعادل داخلی دستگاه بالا به شرط پایداری مجانبی موضعی، به‌طور سراسری پایدار است. علاوه بر این، شرایط لازم برای یکتایی دوره‌های حدی دستگاه را نیز به‌دست آورده است. با

^۱ Beddington-DeAngelis functional response

توجه به کارهای کوانگ و برتا ([۷])، لیو و یوان ([۴۵])، موقعیتی را در نظر گرفتند که در آن، جمله ظاهر شده در پاسخ عددی در معادله شکار-شکارچی (۱.۴) شامل یک عبارت وابسته به تأخیر τ است که می‌توان آن را زمان حاملگی یا زمان لازم برای انجام واکنش از سوی شکارچی‌ها در نظر گرفت. علاوه بر این، برای دخالت یک مرحله رشد جمعیت شکارچی، لیو و برتا در [۴۴] حالتی را پیشنهاد و مطالعه کردند که در آن، تا یک زمان تأخیر τ در جمله پاسخ معادله، شکارچی نابالغ است و پس از آن، شکارچی بالغ می‌شود.

همان‌طور که اشاره شد، گاهی نیاز است که در مدل‌سازی‌های زیست‌شناختی، فیزیکی و ... زمان تأخیر اصلی را در این پدیده‌ها در نظر بگیریم. گنجاندن تأخیر در معادلات غالباً مطلوب است، زیرا توصیفی مفصل از فرآیندهای اساسی برای مدل‌های ریاضی به دلیل ناشناخته بودن برخی از جزئیات بیش از حد پیچیده است. در این موارد، ممکن است لازم باشد که بین یک مدل با تأخیر گسسته و یک مدل با توزیع یا تأخیر پیوسته، یکی انتخاب شود. سؤال مهم این است که آیا دو مدل با ساختار مشابه، یکی با زمان تأخیر گسسته و دیگری با تأخیر توزیع شده، حالت‌های کیفی یکسانی را از رفتار دستگاه نشان خواهند داد؟ به‌طور کلی بستگی رفتار کیفی به شکل و ویژگی تأخیرهای زمانی چگونه است؟ در [۱۳] نویسندگان به بررسی جنبه‌هایی خاص از این سؤال، یعنی به بررسی چگونگی تغییر ویژگی‌های پایداری برخی مدل‌های خاص وقتی که تأخیر زمانی افزایش می‌یابد، پرداخته‌اند. مکرراً مشاهده شده است که با افزایش تأخیرهای زمانی، پایداری یک نقطه تعادل از بین می‌رود و به‌ندرت دیده شده است که افزایش بیشتر در تأخیر، باعث پایداری مجدد شود. برای مثال، معادله خطی

$$\frac{dx}{dt} = ax(t) + bx(t - \tau) \quad (۲.۴)$$

را با تأخیر ثابت τ در نظر بگیرید. نشان داده شده است ([۶]) که پایداری جواب صفر نقطه تعادل به ریشه‌های معادله مشخصه متعالی

$$\lambda - a - be^{-\lambda\tau} = 0 \quad (۳.۴)$$

بستگی دارد. در واقع چون معادله (۲.۴) خطی است، انتظار داریم که جواب معادله به‌صورت $e^{\lambda t}$ باشد. بنابراین با جایگزینی $e^{\lambda t}$ در (۲.۴)، معادله مشخصه (۳.۴) به‌دست می‌آید. اگر فرض کنیم $z = \lambda\tau$ ، $q = b\tau$ و $p = a\tau$ به معادله

$$pe^z + q - ze^z = 0. \quad (۴.۴)$$

تبدیل می‌شود. چنان‌که در ([۶] قضیه ۸-۱۳) ثابت شده است، یک شرط لازم و کافی برای اینکه همه ریشه‌های معادله (۴.۴) دارای قسمت حقیقی منفی باشند، این است که

$$p < -q < (\theta^2 + p^2)^{\frac{1}{2}} \quad (۱) \quad \text{و} \quad p < ۱ \quad (۲)$$

که در آن، $\theta \in (0, \pi)$ ریشه یکتای معادله $\theta = p \tan \theta$ است. بنابر شرط (۱)، باید $a\tau < ۱$ و بر اساس شرط (۲)، باید $(a+b)\tau < 0$ و $(\theta^2 + a^2\tau^2)^{\frac{1}{2}} < -b\tau$. اگر $b > 0$ ، آن‌گاه شرط‌های بالا به $a\tau < ۱$ و $a+b < 0$ تبدیل می‌شوند. بنابراین اگر $a \geq \frac{1}{\tau}$ ، ناپایداری وجود خواهد داشت. اگر به‌ازای $\tau = 0$ نقطه تعادل مبدأ در معادله $\frac{dx}{dt} = (a+b)x$ پایدار باشد، آن‌گاه پایداری آن برای هر $\tau > 0$ حفظ می‌شود، زیرا $a < 0$. اگر $b < 0$ (حالت بدیهی $b = 0$ حذف می‌شود)، شرایط پایداری عبارت‌اند از

$$a\tau < ۱, \quad a < |b| < (a^2 + (\theta/\tau)^2)^{\frac{1}{2}}.$$

اگر پایداری برای $\tau = 0$ برقرار باشد، آن‌گاه برای مقادیر بزرگتر τ نیز تا زمانی که $\tau = \frac{1}{a}$ یا تا وقتی که τ اولین ریشه مثبت معادله

$$|b| = [a^2 + (\theta/\tau)^2]^{\frac{1}{2}} \quad (۵.۴)$$

باشد، برقرار است، زیرا $\tan \theta = \frac{\theta}{a\tau}$. بنابراین مشاهده می‌کنیم که با افزایش τ (برای a دلخواه و ناصفر)، θ کاهش می‌یابد. پس $\frac{\theta}{\tau}$ با افزایش τ کاهش می‌یابد. در نتیجه وقتی $|b| < a$ ، یک ریشه یکتای τ برای معادله (۵.۴) وجود خواهد داشت و برای مقادیر بزرگتر از τ شرط (۲) نقض می‌شود. این نتایج را می‌توانیم به‌طور خلاصه به این صورت بیان کنیم که اگر معادله (۲.۴) برای $\tau = 0$ پایدار باشد (یعنی $a+b < 0$)، آن‌گاه یا برای هر $\tau \geq 0$ پایدار است و یا یک مقدار τ^* وجود دارد به‌طوری که به‌ازای $\tau < \tau^*$ پایدار و به‌ازای $\tau > \tau^*$ ناپایدار است و همچنین احتمالی از پایداری مجدد برای τ ‌های بزرگ وجود ندارد.

این نتیجه را می‌توان با روشی متفاوت نیز به‌دست آورد. برای یک معادله پیشینی، سوپریم قسمت‌های حقیقی ریشه‌های معادله متعالی به‌طور پیوسته نسبت به τ تغییر می‌کند ([۱۸]). بنابراین اگر با تغییر τ یک تغییر حالت از پایداری به ناپایداری و یا به‌عکس وجود داشته باشد، این تغییر رفتار باید متناظر با وجود یک ریشه موهومی محض $\lambda = i\omega$ باشد. هر ریشه موهومی محض باید ساده باشد، زیرا اگر چندگانه باشد، باید معادله (۳.۴) و $1 + b\tau e^{-\lambda\tau} = 0$ برقرار باشند که در نتیجه $\lambda = a - \frac{1}{\tau}$ و این، تناقض است. چون $\lambda = a - b e^{-\lambda\tau}$ تابعی تحلیلی از λ و τ است، پس ریشه $\lambda(\tau)$ در حوالی

$i\omega$ تابعی مشتق‌پذیر نسبت به τ است. از معادلهٔ مشخصهٔ (۳.۴) داریم

$$\frac{d\lambda}{d\tau} = -\frac{b\lambda e^{-\lambda\tau}}{1 + b\tau e^{-\lambda\tau}}.$$

اگر به‌ازای مقداری از τ ، $\lambda = i\omega$ ، آن‌گاه

$$\frac{d\lambda}{d\tau} = -\frac{bi\omega e^{-i\omega\tau}}{1 + b\tau e^{-i\omega\tau}}.$$

در نتیجه

$$\operatorname{Re}\left(\frac{d\lambda}{d\tau}\right) = \frac{d}{d\tau}(\operatorname{Re}\lambda) = -\frac{b\omega \sin\omega\tau}{(1 + b\tau \cos\omega\tau)^2 + (b\tau \sin\omega\tau)^2}.$$

از طرف دیگر، در مورد ریشهٔ $\lambda = i\omega$ باید $\lambda = i\omega - a - be^{-i\omega\tau} = 0$ بنابراین $b \sin\omega\tau = -a$ و لذا $b \cos\omega\tau = -a$

$$\frac{d}{d\tau}(\operatorname{Re}\lambda) = \frac{\omega^2}{(1 - a\tau)^2 + (\omega\tau)^2}.$$

اگر $\omega \neq 0$ ، این مشتق مثبت است و بنابراین با افزایش τ ، ریشه از نیمصفحهٔ سمت چپ محور موهومی به نیمصفحهٔ سمت راست محور موهومی عبور می‌کند. از طرف دیگر، $\omega = 0$ متناظر با $\lambda = 0$ است که غیرممکن است، زیرا فرض کردیم $a + b \neq 0$. بنابراین با افزایش τ ریشه‌ها می‌توانند محور موهومی را فقط از چپ به راست قطع کنند. اگر پایداری در یک مقدار بحرانی τ از بین برود (یا برای $\tau = 0$ وجود نداشته باشد)، هرگز دوباره پایدار نخواهد شد.

حال معادلهٔ زیر را که می‌تواند از یک دستگاه غیرخطی با تأخیر به‌وجود آمده باشد، در نظر می‌گیریم:

$$\frac{d^2x(t)}{dt^2} + a\frac{dx(t)}{dt} + b\frac{dx(t-\tau)}{dt} + cx(t) + dx(t-\tau) = 0 \quad (۶.۴)$$

که در آن، $a + b \neq 0$ و $c + d \neq 0$. معادلهٔ مشخصهٔ وابسته به معادلهٔ (۶.۴) عبارت است از

$$\lambda^2 + a\lambda + b\lambda e^{-\lambda\tau} + c + de^{-\lambda\tau} = 0. \quad (۷.۴)$$

اگر $\lambda = i\omega$ یک ریشهٔ (۷.۴) به‌ازای $\omega \neq 0$ باشد، آن‌گاه

$$c - \omega^2 + d \cos(\omega\tau) + b\omega \sin(\omega\tau) = 0,$$

$$a\omega + b\omega \cos(\omega\tau) - d \sin(\omega\tau) = 0. \quad (۸.۴)$$

بنابراین

$$\omega^4 + \omega^2(a^2 - b^2 - 2c) + c^2 - d^2 = 0. \quad (۹.۴)$$

لذا ریشه‌ها عبارت‌اند از

$$\omega_{\pm} = \frac{1}{\sqrt{c}}(b^2 - a^2 + 2c) \pm \left\{ \frac{1}{4}(b^2 - a^2 + 2c)^2 - (c^2 - d^2) \right\}^{\frac{1}{2}}.$$

اکنون دو حالت وجود دارد:

- (الف) $c^2 < d^2$. در این حالت، یک جواب موهومی $\lambda = i\omega_+$ ($\omega_+ > 0$) وجود دارد؛
 (ب) $c^2 > d^2$. در این حالت، دو جواب موهومی $\lambda_{\pm} = i\omega_{\pm}$ با $\omega_+ > \omega_- > 0$ وجود دارد
 به این شرط که $b^2 - a^2 + 2c > 0$ و $4(c^2 - d^2) > (b^2 - a^2 + 2c)^2$. در غیر این صورت چنین جوابی وجود ندارد.

در نقاطی که λ موهومی محض است، باز هم برای بررسی نوع انشعاب هویف^۱ (فوق بحرانی یا زیر بحرانی) و همچنین تعیین پایداری یا ناپایداری نقطه تعادل، نیاز به تعیین علامت مشتق $\text{Re } \lambda$ نسبت به τ داریم. از معادله (۷.۴) نتیجه می‌شود که

$$\frac{d\lambda}{d\tau} [2\lambda + a + be^{-\lambda\tau} - b\lambda\tau e^{-\lambda\tau} - d\tau e^{-\lambda\tau}] = \lambda(d + b\lambda)e^{-\lambda\tau}.$$

بنابراین همه ریشه‌های موهومی محض، ساده هستند (مگر آنکه $a = b = d = 0$). همچنین

$$\left(\frac{d\lambda}{d\tau}\right)^{-1} = \frac{(2\lambda + a)e^{\lambda\tau} + b}{\lambda(d + b\lambda)} - \frac{\tau}{\lambda}, \quad e^{\lambda\tau} = \frac{-(d + b\lambda)}{\lambda^2 + a\lambda + c}.$$

بنابراین

$$\begin{aligned} \text{sign} \left\{ \frac{d(\text{Re } \lambda)}{d\tau} \right\}_{\tau=\tau_n} &= \text{sign} \left\{ \text{Re} \left(\frac{d\lambda}{d\tau} \right)^{-1} \right\}_{\lambda=i\omega} \\ &= \text{sign} \left\{ \text{Re} \left[\frac{-(2\lambda + a)}{\lambda(\lambda^2 + a\lambda + c)} \right]_{\lambda=i\omega} + \text{Re} \left[\frac{b}{\lambda(d + b\lambda)} \right]_{\lambda=i\omega} \right\} \\ &= \text{sign} \left\{ \frac{a^2 - 2(c - \omega^2)}{a^2\omega^2 + (\omega^2 - c)^2} - \frac{b^2}{b^2\omega^2 + d^2} \right\} \\ &= \text{sign} \{ a^2 - b^2 - 2c + 2\omega^2 \}. \end{aligned}$$

در آخرین مرحله، از معادله (۹.۴) استفاده شده است. با وارد کردن ω_{\pm} در عبارت بالا، دیده می‌شود که برای ω_+ علامت مشتق مثبت است و برای ω_- ، منفی است. در حالت (۴) تنها یک ریشه موهومی $\lambda = i\omega_+$ وجود دارد. بنابراین قطع کردن محور موهومی با افزایش τ ، فقط از چپ به راست ممکن است. در این صورت، پایداری جواب صفر از بین می‌رود و جواب صفر دوباره پایدار نمی‌شود. برای حالت^۲ انشعاب هویف فوق بحرانی (زیر بحرانی)، انشعاب هویفی است که در آن دور حدی به‌ازای پارامترهای بزرگتر (کوچکتر) از مقدار پارامتر بحرانی وجود دارد.

^۱Hopf bifurcation

(۴) قطع کردن محور موهومی با افزایش τ از چپ به راست، زمانی اتفاق می‌افتد که τ یک مقدار وابسته به ω_+ را بگیرد و قطع کردن محورهای موهومی از راست به چپ نیز برای مقادیری از τ که وابسته به ω_- هستند، اتفاق می‌افتد. در این حالت با استفاده از معادلهٔ (۸.۴)، دو مجموعه از مقادیر τ برای وجود ریشه‌های موهومی محض عبارت‌اند از

$$\tau_{n,1} = \frac{1}{\omega_+} \left\{ \arccos \left(\frac{d(\omega_+^2 - c) - ba\omega_+^2}{d^2 + b^2\omega_+^2} \right) \right\} + \frac{2n\pi}{\omega_+}, \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

$$\tau_{n,2} = \frac{1}{\omega_-} \left\{ \arccos \left(\frac{d(\omega_-^2 - c) - ba\omega_-^2}{d^2 + b^2\omega_-^2} \right) \right\} + \frac{2n\pi}{\omega_-}, \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

چون

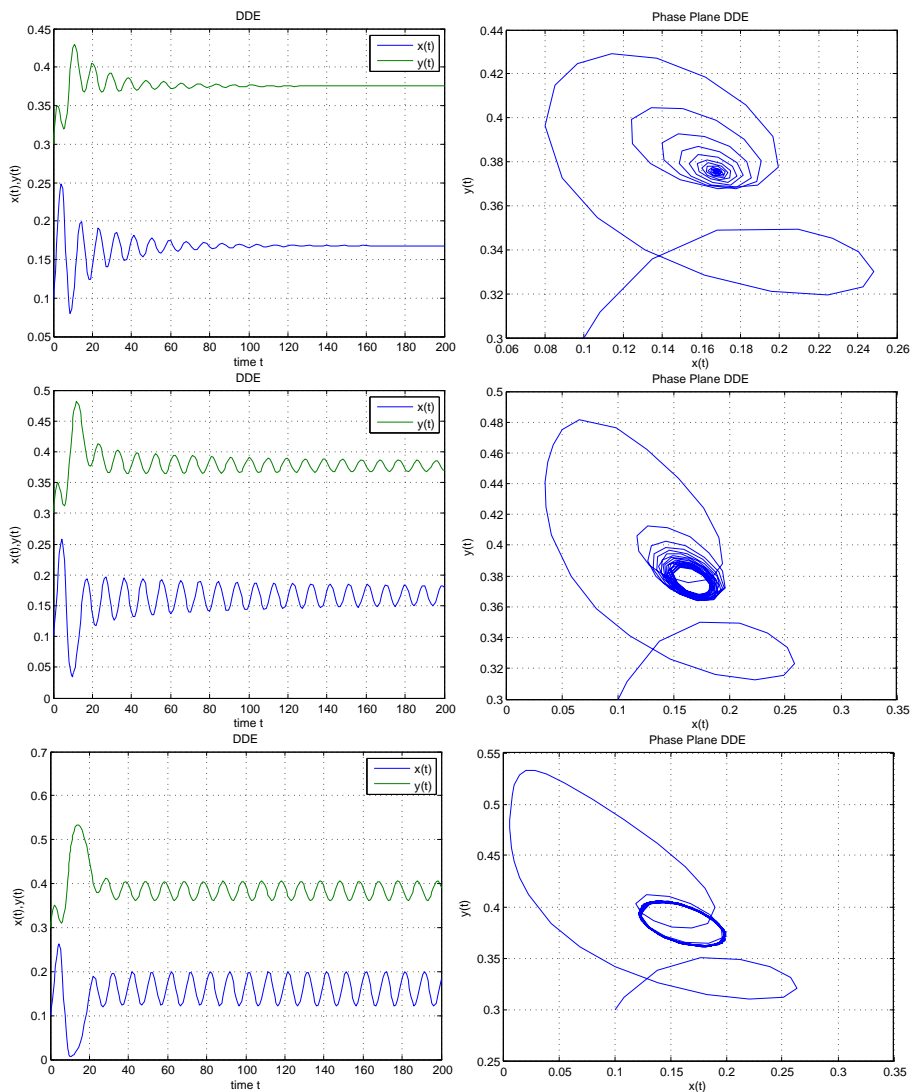
$$\tau_{n+1,1} - \tau_{n,1} = \frac{2\pi}{\omega_+} < \frac{2\pi}{\omega_-} = \tau_{n+1,2} - \tau_{n,2},$$

پس تنها تعدادی متناهی از تغییرات بین پایداری و ناپایداری می‌تواند وجود داشته باشد. نتایج کلی به‌دست آمده در این مثال را به‌صورت زیر خلاصه می‌کنیم. در هر معادله دیفرانسیل-تفاضلی همگن خطی مرتبهٔ دوم از نوع پیشینی، تعداد ریشه‌های موهومی متمایز (ریشه‌ها تنها در علامت متفاوت هستند) معادلهٔ مشخصه می‌تواند ۰، ۱ یا ۲ باشد. اگر چنین ریشه‌ای موجود نباشد، آن‌گاه وقتی τ از ۰ تا بینهایت افزایش می‌یابد، پایداری جواب صفر تغییری نخواهد کرد. اگر یک ریشهٔ موهومی وجود داشته باشد، آن‌گاه یک جواب صفر ناپایدار هرگز پایدار نخواهد شد. اگر جواب برای $\tau = 0$ پایدار باشد، آن‌گاه به‌ازای مقادیر کوچک τ پایداری حفظ می‌شود و با افزایش τ ، جواب ناپایدار می‌شود. اگر دو ریشهٔ موهومی $i\omega_+$ و $i\omega_-$ موجود باشد به‌طوری که $|\omega_+| > |\omega_-|$ ، آن‌گاه پایداری جواب صفر با افزایش τ می‌تواند به تعداد متناهی بار تغییر کند و نهایتاً نیز ناپایدار شود.

برای مثال، اگر در معادلهٔ (۶.۴) پارامترها به‌ترتیب مقادیر $a = 0.10658$ ، $b = 0.80726$ ، $c = -0.14922$ و $d = 0.25792$ را اختیار کنند، آن‌گاه به‌آسانی دیده می‌شود که حالت (۴) اتفاق خواهد افتاد. لذا انتظار داریم که به‌ازای $\tau = 1.86821$ انشعاب هویف رخ دهد. همان‌طور که در شکل (۱) دیده می‌شود، به‌ازای $\tau = 1.75$ (مقداری کمتر از مقدار بحرانی)، نقطهٔ تعادل پایدار است، به‌ازای $\tau \approx 1.87$ انشعاب هویف رخ می‌دهد و با افزایش τ ، مبدأ ناپایدار می‌شود.

باید توجه داشت که کلیهٔ این حالت‌ها به دستگاه‌های با ابعاد بالاتر نیز قابل تعمیم هستند.

به‌طور کلی می‌توان چنین نتیجه گرفت که در مدل‌های ریاضی برای دستگاه‌های زیست‌شناختی همراه با تأخیر زمانی، تغییر در تأخیر زمانی، می‌تواند منجر به ناپایداری نقاط تعادل پایدار (و به‌عکس) گردد و در نتیجه می‌توان تأخیر زمانی را پارامتر انشعاب دانست. این باعث ایجاد نوسانات از طریق سازوکاری می‌گردد که به آن انشعاب هویف گفته می‌شود. مشخص می‌شود که انشعاب هویف می‌تواند در یک دنباله



شکل ۱. شکل‌ها نشان‌دهنده نماهای فاز دو بُعدی برای معادله تأخیری (۶.۴) به ترتیب، با زمان‌های تأخیر $\tau = 1/75$, $\tau = 1/87$, و $\tau = 1/92$ حول شرط اولیه $[0/1, 0/3]$ هستند.

از نقاط اتفاق بیفتد. نقاط متوالی انشعاب هویف می‌توانند به بینهایت و اگر شده و یا کراندار باقی بمانند و نقاط انشعاب مختلف را به هم پیوند دهند. تعیین اینکه آیا یک انشعاب هویف سراسری، کراندار باقی خواهد ماند یا خیر، چندان آسان نیست.

در مقاله مشهور [۸]، تغییر نوع پایداری نقطه تعادل با تغییر تأخیر زمانی، از میان دنباله‌ای از نقاط انشعاب هویف مورد بررسی قرار گرفته و نشان داده شده است که با تغییر نوع پایداری، دوره‌های حدی ایجاد می‌شوند و یا از بین می‌روند. در دهه‌های اخیر، ثابت شده است که دینامیک‌های پیچیده می‌توانند در مدل‌های زمان-پیوسته با سه‌گونه یا بیشتر نیز رخ دهند ([۲۱]، [۴۶]، [۵۴]، [۵۶]، [۵۸]). به‌ویژه دینامیک‌های غیرخطی شامل دور، شبه‌دور و آشوب می‌تواند در این گونه دستگاه‌های زیست‌شناختی اتفاق بیفتد. در این زمینه، دستگاه‌های زمان-پیوسته و زمان-گسسته به‌طور وسیعی توسط تعدادی از پژوهشگران مورد بحث و مطالعه قرار گرفته است ([۲۲]، [۳۹]، [۴۳]، [۶۲]، [۶۴]، [۶۵]).

اگرچه نمی‌توان ارتباطی مستقیم بین شکار و شکارچی برقرار کرد (مگر با استفاده از روش‌های کمی)، کارهای بسیار ارزشمند انجام شده برای تعدادی از گونه‌های سه‌تایی، نشان می‌دهد که تغییر در یکی از گونه‌ها، می‌تواند باعث تغییر در بقیه گونه‌ها به‌ویژه شکارچی شود ([۱۲]، [۵۹]).

مراجع

- [1] Abrams, A., Ginzburg, L. R., The nature of predation: Prey dependent, ratio dependent or neither?, *Trends Ecol. Evol.*, **15** (2000), 337–341.
- [2] Anderson, R. M., May, R. M., The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts, *Proc. Royal Soc. London.*, **291** (1981), 451–463.
- [3] Andrews, J. F., A mathematical model for the continuous culture of micro organisms utilizing inhibitory substrates, *Biotechnology and Bioengineering.*, **10** (1968), 707–723.
- [4] Arditi, R., Ginzburg, L. R., Coupling in predator-prey dynamics: Ratio dependence, *J. Theor. Biol.*, **139** (1989), 311–326.
- [5] Beddington, J. R., Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency, *J. Anim. Ecol.*, **44** (1975), 331–340.
- [6] Bellman, R., Cooke, K. L., *Differential-Difference Equations*, Academic Press, New York, 1963.
- [7] Beretta, E., Kuang, Y., Global analysis in some delayed ratio dependent predator-prey systems, *Nonlinear Anal.*, **32** (1998), 381–408.
- [8] Beretta, E., Kuang, Y., Geometric stability switch criteria in delay differential systems with delay dependent parameters, *SIAM J. Math. Anal.*, **33** (2002), 1144–1165.
- [9] Berezhovskaya F., Song, B., Castillo-Chavez, C., Role of prey dispersal and refuges on predator-prey dynamics, *SIAM J. Appl. Math.*, **70** (2010), 1821–1839.
- [10] Bohn, J., Rebaza, J., Speer, K., Continuous threshold prey harvesting in predator-prey models, *J. Math. Comp. Phys. Electrical.*, **5** (2011), no.7, 996–1003.

- [11] Cantrell, R. S., Cosner, C., On the dynamics of predator-prey models with the Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.*, **275** (2001), 206–222.
- [12] Chen, L. J., Xu, J. Y., Li, Z., Permanence and global attractivity of a delayed discrete predator-prey system with general Holling-type functional response and feedback controls, *Discrete Dynamics in Nature and Society*, **2008** (2008) Article ID: 629620, 17 pages.
- [13] Cooke, K. L., Grossman, Z., Discrete delay, distributed delay and stability switches, *J. Math. Anal. Appl.*, **86** (1982), 592–627.
- [14] Cosner, C., Angelis, D. L., Ault, J. S., Olson, D.B., Effects of spatial grouping on functional response of predators, *Theor. Popul. Biol.*, **56** (1999), 65–75.
- [15] Cressman, R., A predator-prey refuge system: Evolutionary stability in ecological systems, *Theor. Popul. Biol.*, **76** (2009), 248–257.
- [16] Curds, C. R., Cockburn, A., Studies on the growth and feeding of tetra hymena pyriformis in axenic and monoxenic culture, *J. Gen. Microbiol.*, **54** (1968), 343–358.
- [17] Cui, J., Takeuchi, Y., Permanence, extinction and periodic solution of predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.*, **317** (2006), 464–474.
- [18] Datko, R., A procedure for determination of the exponential stability of certain differential-difference equations, *Quart. Appl. Math.*, **36** (1978), 279–292.
- [19] DeAngelis, D. L., Goldstein, R. A., O’Neill, R. V., A model for trophic interaction, *Ecology*, **56** (1975), 881–892.
- [20] Freedman, H. I., A model of predator–prey dynamics modified by the action of parasite, *J. Math. Biosci.*, **99** (1990), 143–155.
- [21] Gakkhar, S., Naji, R. K., Order and chaos in a food web consisting of a predator and two independent preys, *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **10** (2005), no. 2, 105–120.
- [22] Gakkhar, S., Naji, R. K., Seasonally perturbed prey-predator system with predator-dependent functional response, *Chaos, Solitons and Fractals*, **18** (2003), no. 5, 1075–1083.
- [23] Ghosh, B., Kar, T. K., Possible ecosystem impacts of applying maximum sustainable yield policy in food chain models, *J. Theor. Biol.*, **329** (2013), 6–14.
- [24] Gutierrez, A. P., The physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: A metabolic pool model of Nicholson’s blowflies as an example, *Ecology*, **73** (1992), 1552–1563.
- [25] Hader, K. P., Freedman, H. I., Predator–prey populations with parasitic infection, *J. Math. Biol.*, **27** (1989), 609–631.
- [26] Hare, A., Rebaza, J., Dynamics of predator-prey models with refuge, harvesting and dispersal, *Quaestiones Mathematicae*, **38** (2015), no.3, 369–383.

- [27] Hassell, M. P., Varley, G. C., New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control, *Nature*, **223** (1969), 1133–1137.
- [28] Hethcote, H. W., Wang, W., Ma, Z., A predator–prey model with infected prey, *Theor. Popul. Biol.*, **66** (2004), 259–268.
- [29] Huisman, C., DeBoer, R. J., A formal derivation of the Beddington functional response, *J. Theor. Biol.*, **185** (1997), 389–400.
- [30] Huo, H. F., Li, W. T., Nieto, J. J., Periodic solutions of delayed predator–prey model with the Beddington–DeAngelis functional response, *Chaos, Solitons and Fractals*, **33** (2007), 505–512.
- [31] Hwang, Z. W., Global analysis of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.*, **281** (2003), 395–401.
- [32] Hwang, Z. W., Global analysis of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.*, **281** (2003), 395–401.
- [33] Hwang, Z. W., Uniqueness of limit cycles of the predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.*, **290** (2004), 113–122.
- [34] Ji, L., Wu, C., Qualitative analysis of a predator–prey model with constant-rate prey harvesting incorporating a constant prey refuge, *Nonlinear Anal.*, **11** (2010), 2285–2295.
- [35] Jost, C., Ellner, S., Testing for predator dependence in predator–prey dynamics: A nonparametric approach, *Proc. Royal Soc. London Ser. B*, **267** (2000), 1611–1620.
- [36] Kar, T. K., Modelling and analysis of a harvested prey–predator system incorporating a prey refuge, *J. Comp. Appl. Math.*, **185** (2006), 19–33.
- [37] Kar, T. K., Ghosh, B., Sustainability and economic consequences of creating marine protected areas in multispecies multiactivity context, *J. Theor. Biol.*, **318** (2013), 81–90.
- [38] Kar, T. K., Ghosh, B., Impacts of maximum sustainable yield policy to prey–predator systems, *Ecol. Model.*, **250** (2013), 134–142.
- [39] Krivan, V., Eisner, J., The effect of the Holling type II functional response on apparent competition, *Theor. Popul. Bio.*, **70** (2006), no. 4, 421–430.
- [40] Kuang, Y., *Delay Differential Equations with Applications in Population Dynamics*, Academic Press, 1993.
- [41] Kuang, Y., Beretta, E., Global qualitative analysis of a ratio-dependent predator prey system, *J. Math. Biol.*, **36** (1998), 389–406.
- [42] Leard, B., Lewis, C., Rebaza, J., Dynamics of ratio-dependent predator–prey models with non-constant harvesting, *Discr. Cont. Dynam. Syst.*, **1** (2008), 303–315.

- [43] Li, X., Yang, W., Permanence of a discrete predator-prey systems with Beddington-deAngelis functional response and feedback controls, *Discrete Dynamics in Nature and Society*, **2008** (2008), Article ID: 149267, 8 pages.
- [44] Liu, S., Beretta, E., A stage-structured predator-prey model of Beddington-DeAngelis type, *SIAM J. Appl. Math.*, **66** (2006), 1101–1129.
- [45] Liu, Z., Yuan, R., Stability and bifurcation in a delayed predator-prey system with Beddington–DeAngelis functional response, *J. Math. Anal. Appl.*, **296** (2004), 521–537.
- [46] Lv, S. J., Zhao, M., The dynamic complexity of a three species food chain model, *Chaos, Solitons and Fractals*, **37** (2008) no. 5, 1469–1480.
- [47] Ma, W. B., Takeuchi, Y., Stability analysis on predator–prey system with distributed delays, *J. Comput. Appl. Math.*, **88** (1998), 79–94.
- [48] Meza, M. E. M., Bhaya, A., Kaszkurewicz, E., Costa, M. I. S., Threshold policies control for predator-prey systems using a control Liapunov function approach, *Theor. Popul. Biol.*, **67** (2005), 273–284.
- [49] Murray, J. D., *Mathematical Biology*, Springer-Verlag, New York, Berlin, 1993.
- [50] Pillai, P., Gonzalez, A., Loreau, M., Evolution of dispersal in a predator-prey metacommunity, *The Amer. Naturalist*, **179** (2012), 204–216.
- [51] Ramanantoanina, A., Hui, C., Ouhinoua, A., Effects of density-dependent dispersal behaviours on the speed and spatial patterns of range expansion in predator-prey metapopulations, *Ecol. Modeling*, **222** (2011), 3524–3530.
- [52] Rebaza, J., Dynamics of prey threshold harvesting and refuge, *J. Comp. Appl. Math.*, **236** (2012), 1743–1752.
- [53] Salt, G. W., Predator and prey densities as controls of the rate of capture by the predator *didinium nasutum*, *Ecology*, **55** (1974), 434–439.
- [54] Schaffer, W. M., Order and chaos in ecological systems, *Ecology*, **66** (1985), no. 1, 93–106.
- [55] Skalski, G. T., Gilliam, J. F., Functional responses with predator interference: Viable alternatives to the Holling type II model, *Ecology*, **82** (2001), 3083–3092.
- [56] Upadhyay, R. K., Rai, V., Crisis-limited chaotic dynamics in ecological systems, *Chaos, Solitons and Fractals*, **12** (2001), no. 2, 205–218.
- [57] Venturino, E., Epidemics in predator–prey models: Disease in prey, in Arino, O., Axelrod, D., Kimmel, M., Langlais, M. (eds.), *Mathematical Population Dynamics: Analysis of Heterogeneity*, vol. 1: *Theory of Epidemics*, Wuerz, Winnipeg, Canada, 1995, 381–393.

- [58] Wang, F. Y., Hao, C. P., Chen, L. S., Bifurcation and chaos in a Monod-Haldane type food chain chemostat with pulsed input and washout, *Chaos, Solitons and Fractals*, **32** (2007), no. 1, 181–194.
- [59] Wu, R. X., Li, L., Permanence and global attractivity of discrete predator-prey system with Hassell-varley type functional response, *Discrete Dynamics in Nature and Society*, **299** (2004), no. 2, 357–374.
- [60] Xiao, D., Li W., Han, M., Dynamics in a ratio-dependent predator-prey model with predator harvesting, *J. Math. Anal. Appl.*, **324** (2006), 14–29.
- [61] Xiao, Y., Chen, L., Modeling and analysis of a predator-prey model with disease in prey, *Math. Biosci.*, **171** (2001), 59–82.
- [62] Xue, Y. K., Duan, X. F., The dynamic complexity of a Holling type-IV predator-prey system with stage structure and double delays, *Discrete Dynamics in Nature and Society*, **2011** (2011), Article ID: 509871, 19 pages.
- [63] Yodzis, P., Predator-prey theory and management of multispecies fisheries, *Ecol. Appl.*, **4** (1994), 51–58.
- [64] Zhang, N., Chen, F. D., Su, Q. Q., Wu, T., Dynamic behaviors of a harvesting Leslie-Gower predator-prey model, *Discrete Dynamics in Nature and Society*, **2011** (2011), Article ID. 473949, 14 pages.
- [65] Zhao, M., Lv, S. J., Chaos in a three-species food chain model with a Beddington-DeAngelis functional response, *Chaos, Solitons and Fractals*, **40** (2009), no. 5, 2305–2316.

هانیه فتاح‌پور: دانشگاه صنعتی اصفهان، دانشکده علوم ریاضی

رایانامه: h.fattahpour@math.iut.ac.ir

حمیدرضا ظهوری زنگنه: دانشگاه صنعتی اصفهان، دانشکده علوم ریاضی

تارنما: <http://zangeneh.iut.ac.ir/>

رایانامه: hamidz@cc.iut.ac.ir