715. Μαθηματική Βιολογία

Διαλέξεις,
το περιεχόμενο των οποίων βασίζεται στο [2] (υπό συγγραφή):
«Μια Εισαγωγή στην Μαθηματική Βιολογία»
Γιαλελής Ν., Μπιτσούνη Β., Στρατής Ι. Γ.
Κάλλιπος, Ανοικτές Ακαδημαϊκές Εκδόσεις, 2022

Βασιλική Μπιτσούνη

Τμήμα Μαθηματικών, ΕΚΠΑ
Αθήνα, 2022

Το περιεχόμενο των ηλεκτρονικών μαθημάτων που φιλοξενεί η πλατφόρμα η-Τάξη ΕΚΠΑ, καθώς και τα πνευματικά δικαιώματα του υλικού αυτού, ανήκουν στους συγγραφείς τους. Για οποιαδήποτε χρήση ή αναδημοσίευση του περιεχομένου παρακαλούμε επικοινωνήστε με τους υπεύθυνους των αντίστοιχων μαθημάτων.

Περιεχόμενα

Εισαγωγή 1

Διάλεξη 1 3

Διάλεξη 2 ■ 9

Διάλεξη 3 ■ 21

Διάλεξη 4 ■ 33

Διάλεξη 5 ■ 47

Διάλεξη 6 ■ 63

Διάλεξη 7 ■ 79

Διάλεξη 8 ■ 97

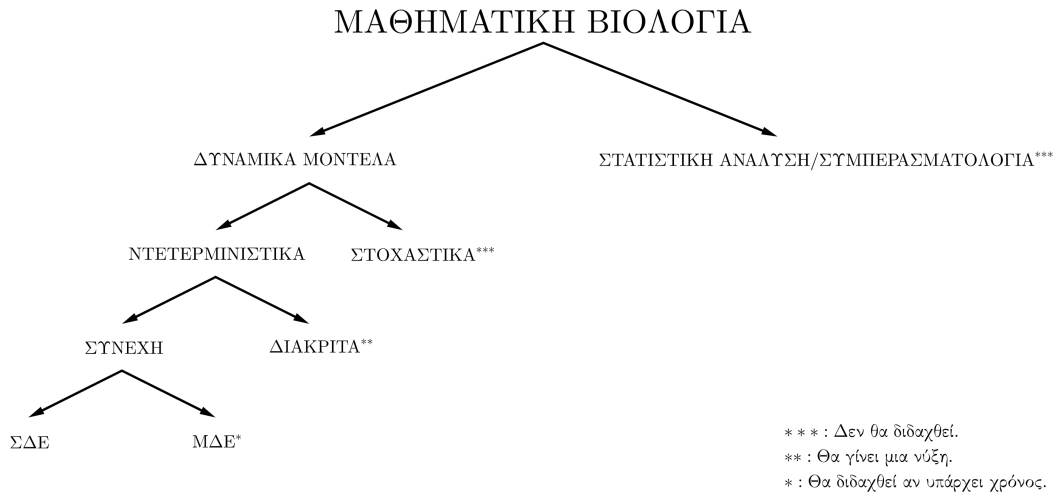
Διάλεξη 9 ■ 109

Διάλεξη 10 ■ 135

Βιβλιογραφία 161

Εισαγωγή

Αν και η Μαθηματική Βιολογία θεωρείται αρκετά σύγχρονη, ήδη από τον 12ο αιώνα ο Fibonacci είχε εισαγάγει την ομώνυμη ακολουθία για την επίλυση ενός προβλήματος στην Οικολογία. Γνώρισε δε ιδιαίτερη άνθηση από τον 17ο αιώνα και μετά, κατόπιν των θεμελιωδών εργασιών των Newton και Leibniz στον Απειροστικό Λογισμό. Συγκεκριμένα, ήταν τον 18ο αιώνα όπου ο Bernoulli εισήγαγε το επιδημιολογικό του μοντέλο για την ευλογιά, ο Malthus την κεντρική ιδέα του εκθετικού μοντέλου αύξησης στην Οικολογία και ο Verhulst, τον 19ο αιώνα, το λογιστικό του μοντέλο. Εκτός από τους κλασικούς τομείς της Οικολογίας και της Επιδημιολογίας, η σύγχρονη Μαθηματική Βιολογία περιλαμβάνει, μεταξύ άλλων, τη μελέτη προβλημάτων από τη Βιοχημική Κινητική, την Γενετική, την Κυτταρική Βιολογία, τη Μορφογένεση, την Ογκολογία και τις Νευροεπιστήμες. Για την ιδιαίτερη βαρύτητα που ολοένα αποκτά η διασύνδεση Μαθηματικών και Βιολογίας χαρακτηριστικός είναι ο τίτλος «Τα Μαθηματικά είναι το επόμενο μικροσκόπιο της Βιολογίας, αλλά καλύτερο. Η Βιολογία είναι η επόμενη Φυσική των Μαθηματικών, αλλά καλύτερη» ενός εκλαϊκευμένου άρθρου [9]. Συνοπτικά, ο στόχος του επιστήμονα της Μαθηματικής Βιολογίας είναι η κατανόηση, η μοντελοποίηση και η μελέτη των μηχανισμών των βιολογικών φαινομένων και η αξιοποίηση της γνώσης αυτής για χρήσιμες προβλέψεις.



Στόχος του μαθήματος: Η παρουσίαση βασικών και πιο προωθημένων μεθόδων των Διαφορικών Εξισώσεων, Δυναμικών Συστημάτων και Εφαρμοσμένων Μαθηματικών μέσω εφαρμογών στη Βιολογία.

Περιεχόμενο μαθήματος:

- Χρονικά μοντέλα Οικολογίας ■

- Χρονικά μοντέλα Επιδημιολογίας ■
- Βιοχημική κινητική ■
- Διάχυση*
- Μηχανική Βιολογικών Ρευστών*

Διάλεξη 1

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**
   (α′) Το θεμελιακό πρόβλημα
   (β′) Φάσεις μελέτης του προβλήματος
2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**
   (α′) Καλή τοποθέτηση του προβλήματος Cauchy
   (β′) Επεκτασιμότητα της λύσης και μεγιστική λύση του προβλήματος Cauchy

***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:** Για τους μαθηματικούς, ο θεμέλιος λίθος για την δυναμική/εξελικτική μελέτη ενός φαινομένου (φυσικού, χημικού, βιολογικού, κτλ) αποτελεί το αντίστοιχο *πρόβλημα (του) Cauchy* (ή αλλιώς πρόβλημα αρχικών τιμών). Ένα πρόβλημα Cauchy περιλαμβάνει δύο στοιχεία

1. μία κατάλληλη διαφορική εξίσωση, η οποία αναφέρεται και ως το *μοντέλο*, και
2. μία αρχική συνθήκη

και αναζητούμε συνάρτηση που ταυτόχρονα θα ικανοποιεί τα παραπάνω. Έχει δε, φορμαλιστικά, την παρακάτω γενική μορφή

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}(t) = f(t, y(t)) & (\textit{μοντέλο}) \\ y(t_0) = y_0 & (\text{αρχική συνθήκη}) \end{cases} \tag{πC}$$

και αναζητούμε τέτοια συνάρτηση y. Κάθε διαφορετική επιλογή του ζεύγους f και y_0 γεννά και ένα διακεκριμένο πρόβλημα Cauchy. Σημειώνουμε, ότι η *αρχική* συνθήκη χαρακτηρίζεται ως τέτοια, καθώς την χρονική στιγμή t_0 θεωρούμε ότι *αρχίζουμε* την καταγραφή του φαινομένου.

Η αυστηρή μαθηματική τοποθέτηση των εξισώσεων ενός (πC) απαιτεί την θεώρηση του ζεύγους των εξισώσεων του σε *κατάλληλο συναρτησιακό χώρο*. Σε ένα πρόβλημα Cauchy με μοντέλο συνήθους διαφορικής εξίσωσης (ΣΔΕ), μαθηματικά επιτρεπτός συναρτησιακός χώρος για την y αποτελεί ο

$$\left\{ y\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^n \,\middle|\, \mathcal{I} \text{ μη τετριμμένο διάστημα με } t_0 \in \mathcal{I} \text{ και } y \text{ διαφορίσιμη} \right\},$$

άρα για το y_0 επιτρεπτός χώρος είναι ο $\mathbb{R}^n$ και για την f ο

$$\left\{ f\colon S_1 \times S_2 \to \mathbb{R}^n \,\middle|\, \mathcal{I} \times y(\mathcal{I}) \subseteq S_1 \times S_2 \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \right\}.$$

Πρόβλημα Cauchy με μοντέλο μερικής διαφορικής εξίσωσης (ΜΔΕ), όπου τα πράγματα είναι σαφώς πιο περίπλοκα, δεν θα μας απασχολήσει σε πρώτη φάση.

Ωστόσο, στο πλαίσιο της μοντελοποίησης ενός φαινομένου, ενδεχομένως να πρέπει να επιβάλουμε περιορισμούς στους παραπάνω επιτρεπτούς χώρους. Για παράδειγμα, ίσως να θέλαμε να κοιτάξουμε τον $[0, \infty)^n$ αντί του $\mathbb{R}^n$ (*μη αρνητική* λύση), ίσως

$$\mathcal{I} = \begin{cases} [a, \infty) \text{ με } \mathbb{R} \ni a \leq t_0 & (\textit{θετικά ολική} \text{ λύση}) \\ \mathbb{R} & (\textit{ολική} \text{ λύση}), \end{cases}$$

ή ακόμα $y \in C^k(\mathcal{I};\mathbb{R}^n)$ με $k \in \overline{\mathbb{N}}$ (*ομαλή* λύση - συνήθως, στην βιβλιογραφία, ομαλή καλείται η λύση για $k = \infty$).

Οι φάσεις μελέτης ενός προβλήματος Cauchy είναι οι εξής:

Φάση	Μελέτη
I	Καλή τοποθέτηση προβλήματος κατά Hadamard (ύπαρξη, μοναδικότητα, συνεχής εξάρτηση από τα αρχικά δεδομένα της λύσης) και επεκτασιμότητα της λύσης (ολική ύπαρξη λύσης)
II	Εύρεση λύσης σε κλειστή μορφή
III	Ανάλυση ευστάθειας, ενδεχομένως και ολική ασυμπτωτική ανάλυση
IV	Εξάρτηση λύσης από μια παράμετρο - ασυμπτωτική ανάλυση για «ακραίες» τιμές της παραμέτρου

Μαθηματικό Υπόβαθρο: Εδώ παρουσιάζουμε τα βασικά μαθηματικά εργαλεία για την Φάση I της μελέτης ενός προβλήματος Cauchy για ΣΔΕ.

Αντιστροφή χρόνου. Πολλά από τα βασικά αποτελέσματα αφορούν χρόνους στην δεξιά ημιευθεία (μέλλον). Παραθέτουμε το παρακάτω που μας επιτρέπει την χρήση τους και για χρόνους στην αριστερή ημιευθεία (παρελθόν).

Θεώρημα 1 (αντιστροφή χρόνου). *Η $y_1\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^n$ ικανοποιεί την*

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}(t) = f(t, y(t)),$$

όπου $f\colon S_1 \times S_2 \to \mathbb{R}^n$ με $\mathcal{I} \times y(\mathcal{I}) \subseteq S_1 \times S_2 \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$, αν και μόνο αν η

$$\begin{aligned} y_2\colon -\mathcal{I} &\to \mathbb{R}^n \\ s &\mapsto y_2(s) := y_1(-s) \end{aligned}$$

ικανοποιεί την

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}(t) = g(t, y(t)),$$

όπου

$$\begin{aligned} g\colon \left\{(s,x) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \,\middle|\, (-s,x) \in \mathrm{Dom}(f)\right\} &\to \mathbb{R}^n \\ (s,x) &\mapsto g(s,x) := -f(-s,x). \end{aligned}$$

Καλή τοποθέτηση προβλήματος κατά Hadamard. Ένα πρόβλημα Cauchy είναι καλά τοποθετημένο όταν ικανοποιούνται οι ακόλουθες συνθήκες:

1. Ύπαρξη λύσης.
2. Μοναδικότητα λύσης.
3. Συνεχής εξάρτηση της λύσης από τα αρχικά δεδομένα.

Τοπική ύπαρξη.

Θεώρημα 2 (Peano). *Αν η f είναι συνεχής στο ανοιχτό $U_1 \times U_2 \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$, τότε $\forall (t_0, y_0) \in U_1 \times U_2$ $\exists$ τοπικά τουλάχιστον μια λύση y του (πC). Συγκεκριμένα, $\mathrm{Dom}(y) \supseteq \mathcal{I}$, όπου $\mathcal{I}$ ανοιχτό διάστημα με $t_0 \in \mathcal{I}$, και το οποίο προσδιορίζεται ως εξής: Έστω $\alpha, \beta \in (0, \infty)$, τέτοια, ώστε να ισχύει*

$$\left\{(s,x) \in U_1 \times U_2 \,\middle|\, |s - t_0| \le \alpha \text{ και } |x - y_0| \le \beta\right\} =: B(\alpha, \beta) \subsetneq U_1 \times U_2\,.$$

Θέτοντας

$$M(\alpha,\beta) := \sup\left\{|f(s,x)| \,\middle|\, (s,x) \in B(\alpha,\beta)\right\} \text{ και } \gamma := \min\left\{\alpha, \frac{\beta}{M(\alpha,\beta)}\right\},$$

τελικά ορίζουμε

$$\mathcal{I} := \left\{t \in \mathbb{R} \,\middle|\, |s - t_0| < \gamma\right\}.$$

Επεκτασιμότητα και ολικότητα λύσης. Έστω $y\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^n$ μια λύση του (πC).

1. Μια συνάρτηση $\hat{y}\colon \mathrm{Dom}(\hat{y}) \to \mathbb{R}^n$ λέγεται *επέκταση* της y ανν
   i. $\mathrm{Dom}(\hat{y})$ διάστημα, τέτοιο ώστε $\mathrm{Dom}(\hat{y}) \supseteq \mathcal{I}$,
   ii. $\hat{y}|_{\mathcal{I}} = y$, και
   iii. η $\hat{y}$ ικανοποιεί την αντίστοιχη διαφορική εξίσωση στο $\hat{\mathcal{I}}$.
2. Η y λέγεται *μεγιστική* (ή *μη επεκτάσιμη*) ανν το $\mathcal{I}$ είναι το μέγιστο διάστημα ύπαρξής της.
3. Η y λέγεται *θετικά (αρνητικά) ολική* ανν $\mathrm{Dom}(y) \supseteq [t_0, \infty)$ ($\mathrm{Dom}(y) \supseteq (-\infty, t_0]$). Η y λέγεται *ολική* ανν είναι τόσο θετικά όσο και αρνητικά ολική.

Θεώρημα 3. *Έστω f συνεχής στο ανοιχτό $U_1 \times U_2 \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$.*

i. Αν y είναι μια λύση του (πC), τότε πάντα υπάρχει η μεγιστική της επέκταση.

ii. Έστω $\mathcal{I}$ το διάστημα ύπαρξης μιας μεγιστικής λύσης του (πC). Τότε

$$\mathrm{dist}\big((t, y(t)), \partial(U_1 \times U_2)\big) \to 0, \ \textit{καθώς}\ \mathrm{dist}(t, \partial\mathcal{I}) \to 0.$$

Από το Θεώρημα 3 έπεται ότι μια λύση y είτε υπάρχει για κάθε $t \in [t_0, \infty)$, είτε ότι υπάρχει $T < \infty$ έτσι, ώστε η λύση υπάρχει μόνο για $t \in [t_0, T)$. Σε αυτή την τελευταία περίπτωση, ισχύει ότι

$$\begin{cases} \text{είτε } \mathrm{dist}\big((t, y(t)), \partial(U_1 \times U_2)\big) \to 0, \\ \text{είτε η λύση εκρήγνυται στο } t = T, \ \text{δηλαδή } |y(t)| \to \infty, \end{cases} \qquad \text{καθώς } t \to T.$$

Μάλιστα, αν $n = 1$ και θέλουμε να δείξουμε ότι μια λύση y ορίζεται σ' ένα διάστημα $[t_0, \infty)$, μπορούμε - υπό το πρίσμα του Θεωρήματος 3 - να εργαστούμε ως εξής: Έστω ότι η f είναι συνεχής στο $(\tau, \infty) \times (-b, b)$, με $\tau < t_0$. Το ζητούμενο έπεται αν καταφέρουμε να αποδείξουμε ότι ισχύει

$$|y(t)| \le C < b\,, \ \forall t \ge t_0 \text{ για το οποίο ορίζεται η } y.$$

Ισχύουν και τα αντίστοιχα των παραπάνω για χρόνους μικρότερους του t_0. Στη συνέχεια παρουσιάζουμε ένα πολύτιμο εργαλείο για την εξαγωγή διαφόρων εκτιμήσεων όπως η παραπάνω, η οποία θα μας δώσει την ολικότητα της αντίστοιχης λύσης. Παίζει δε, μεταξύ άλλων, ουσιαστικό ρόλο και στην απόδειξη της μοναδικότητας της λύσης του (πC) (βλέπε Θεώρημα 7 παρακάτω).

Θεώρημα 4 (ανισότητα του Gronwall)**.** *Έστω h, g και u συναρτήσεις $\mathcal{I} \to \mathbb{R}$, όπου $\mathcal{I}$ διάστημα της μορφής $[a, \infty)$, ή $[a, b)$, ή $[a, b]$ του $\mathbb{R}$. Υποθέτουμε ότι η g και η u είναι συνεχείς και ότι το αρνητικό μέρος*[1] *της h είναι ολοκληρώσιμη συνάρτηση σε κάθε συμπαγές υποσύνολο του $\mathcal{I}$.*

i. Αν η g είναι μη αρνητική και η u ικανοποιεί την ολοκληρωτική ανισότητα

$$u(t) \le h(t) + \int_a^t g(s)\, u(s)\, \mathrm{d}s\,, \ \forall t \in \mathcal{I}\,,$$

τότε

$$u(t) \le h(t) + \int_a^t h(s)\, g(s)\, \exp\left(\int_s^t g(\tau)\, d\tau\right) \mathrm{d}s\,, \ \forall t \in \mathcal{I}\,.$$

ii. Αν, επιπλέον, η h είναι αύξουσα, τότε

$$u(t) \le h(t)\, \exp\left(\int_a^t g(s)\, \mathrm{d}s\right), \ \forall t \in \mathcal{I}\,.$$

[1] Υπενθυμίζεται ότι το αρνητικό μέρος μιας συνάρτησης g, g^-, ορίζεται ως

$$g^-(t) := \begin{cases} -g(t), & \text{αν } t < 0 \\ 0, & \text{διαφορετικά.} \end{cases}$$

Έτσι, μια αντιπροσωπευτική εφαρμογή του Θεωρήματος 4 είναι η ακόλουθη:
Θεωρούμε το (πC) και υποθέτουμε ότι έχει μοναδική λύση. Έστω ότι η f ικανοποιεί την *συνθήκη γραμμικής ανάπτυξης*

$$|f(s,x)| \le \alpha + \beta\,|x|\,,\ \ \forall s \in \mathbb{R}\,,$$

όπου α, β θετικές σταθερές. Τότε η λύση του (πC) δεν εκρήγνυται σε (πεπερασμένο χρόνο). Για την ακρίβεια, μπορούμε να δείξουμε το παρακάτω.

Θεώρημα 5 (συνθήκη γραμμικής ανάπτυξης)**.** *Έστω f συνεχής συνάρτηση στο ανοιχτό $U_1 \times U_2$, μη τετριμμένο διάστημα $\mathcal{I} \subseteq U_1$ και $\alpha, \beta \colon \mathcal{I} \to [0,\infty)$ τέτοιες ώστε*

$$|f(s,x)| \le \alpha(s) + \beta(s)\,|x|\,,\ \ \forall\,(s,x) \in \mathcal{I} \times U_2.$$

Τότε για κάθε μεγιστική λύση του (πC), y, με $(t_0, y_0) \in \mathcal{I} \times U_2$, ισχύει ότι

$$\mathrm{Dom}(y) \supseteq \mathcal{I}.$$

Όσον αφορά την απόδειξη του Θεωρήματος 4, στηριζόμαστε στο ακόλουθο, πολύ βασικό και εύχρηστο, αποτέλεσμα.

Θεώρημα 6 (μέθοδος της σύγκρισης)**.** *Έστω f συνεχής συνάρτηση, στο ανοιχτό $U_1 \times U_2$, που ικανοποιεί τοπικά μια συνθήκη Lipschitz στο $U_1 \times U_2$, μη τετριμμένο διάστημα $\mathcal{I} \subseteq U_1$ με $t_0 \in \mathcal{I}$ και $y_1 \colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^n$ λύση του (πC). Αν $y_2 \colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^n$ ικανοποιεί τις ανισότητες*

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}y_2}{\mathrm{d}t}(t) \le f(t, y_2(t)) \\ y_2(t_0) \le y_0, \end{cases}$$

τότε

$$y_2(t) \le y_1(t),\ \ \forall t \in \mathcal{I} \cap [t_0, \infty)\,.$$

Μοναδικότητα. Έστω $f \colon U_1 \times U_2 \to \mathbb{R}^n$ μια συνάρτηση, όπου $U_1 \times U_2 \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ ανοιχτό. Λέμε ότι η f ικανοποιεί τοπικά μια συνθήκη Lipschitz (ως προς $x \in U_2$) αν για κάθε κλειστό και φραγμένο $S \subseteq U_1 \times U_2$ υπάρχει θετική σταθερά $L = L(S)$ τέτοια, ώστε

$$|f(s,x_1) - f(s,x_2)| \le L\,|x_1 - x_2|\,,\ \ \forall\ (s,x_1)\,,(s,x_2) \in S\,.$$

Αν η f έχει συνεχείς πρώτες μερικές παραγώγους ως προς x στο $U_1 \times U_2$, τότε ικανοποιεί τοπικά μια συνθήκη Lipschitz.

Θεώρημα 7 (Picard- Lindelöf ή Cauchy-Lipschitz)**.** *Αν η f είναι συνεχής στο ανοιχτό $U_1 \times U_2$ και, επιπλέον, ικανοποιεί τοπικά μια συνθήκη Lipschitz στο $U_1 \times U_2$, τότε $\forall (t_0, y_0) \in U_1 \times U_2$, $\exists!$ τοπικά λύση του (πC).*

Υπάρχουν διάφορες γενικεύσεις, όσον αφορά την υπόθεση ότι η f ικανοποιεί τοπικά τη συνθήκη Lipschitz , οι οποίες εξασφαλίζουν τη μοναδικότητα των λύσεων του (πC). Οι πιο σημαντικές δίνονται στα ακόλουθα:

Θεώρημα 8. *Αν η f είναι συνεχής στο ανοιχτό $U_1 \times U_2$ και, επιπλέον, για κάθε συμπαγές $S \subseteq U_1 \times U_2$ υπάρχει ολοκληρώσιμη συνάρτηση L_S ως προς $s \in U_1$ τέτοια, ώστε να ισχύει*

$$|f(s,x_1) - f(s,x_2)| \le L_S(s)\,|x_1 - x_2|\,,\ \ \forall\ (s,x_1)\,,(s,x_2) \in S\,,$$

τότε $\forall (t_0, y_0) \in S$, $\exists!$ λύση του (πC).

Θεώρημα 9 (Osgood)**.** *Έστω $\alpha, \beta \in (0,\infty)$ και f συνεχής στο ορθογώνιο*

$$B(\alpha, \beta, t_0, y_0) \coloneqq \{(s,x) \in U_1 \times U_2 \,\big|\, |s - t_0| \le \alpha \ \text{ και } \ |x - y_0| \le \beta\} \subsetneq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n\,.$$

Έστω, επιπλέον, ότι η f ικανοποιεί τη συνθήκη

$$|f(s,x_1) - f(s,x_2)| \le \phi(|x_1 - x_2|)\,,\ \ \forall\ (s,x_1)\,,(s,x_2) \in B(\alpha,\beta,t_0,y_0)\,,$$

όπου ϕ είναι μια συνεχής και αύξουσα συνάρτηση στο $(0,R]$, $R > 0$, τέτοια, ώστε

$$\lim_{\varrho \to 0^+} \phi(\varrho) = 0 \quad \text{και} \quad \int_0^R \frac{d\varrho}{\phi(\varrho)} = +\infty\,.$$

Τότε, $\forall (t_0, y_0) \in B(\alpha, \beta, t_0, y_0)$, $\exists!$ λύση του (πC).

Προφανώς, αν $\phi(\varrho) = L\,\varrho$ στο Θεώρημα 9, τότε παίρνουμε τη συνήθη Lipschitz. Μια άλλη χρήσιμη επιλογή είναι η $\phi(\varrho) = L\,\varrho\,|\ln \varrho|$.

Θεώρημα 10 (Nagumo). *Έστω $\alpha, \beta \in (0, \infty)$ και f συνεχής στο ορθογώνιο*

$$B(\alpha, \beta, t_0, y_0) := \{(s, x) \in U_1 \times U_2 \,\big|\, |s - t_0| \le \alpha \text{ και } |x - y_0| \le \beta\} \subsetneq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n .$$

Έστω, επιπλέον, ότι η f ικανοποιεί τη συνθήκη

$$|f(s, x_1) - f(s, x_2)| \le \frac{|x_1 - x_2|}{|s - t_0|}, \quad \forall\, (s, x_1), (s, x_2) \in B(\alpha, \beta, t_0, y_0) .$$

Τότε, $\forall\, (t_0, y_0) \in B(\alpha, \beta, t_0, y_0)$, $\exists!$ λύση του (πC).

Εξάρτηση από τα δεδομένα. Θεωρούμε το (πC) και υποθέτουμε ότι

i. η $f\colon B(\alpha, \beta, t_0, y_0) \to \mathbb{R}$ είναι συνεχής και φραγμένη στο ορθογώνιο

$$B(\alpha, \beta, t_0, y_0) := \{(s, x) \in U_1 \times U_2 \,\big|\, |s - t_0| \le \alpha \text{ και } |x - y_0| \le \beta\} \subsetneq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$$

και ισχύει

$$|f(s, x)| \le M$$

στο $B(\alpha, \beta, t_0, y_0)$,

ii. η f ικανοποιεί τοπικά μια συνθήκη Lipschitz στο $B(\alpha, \beta, t_0, y_0)$:

$$|f(s, x_1) - f(s, x_2)| \le L\,|x_1 - x_2| .$$

Υπό τις ανωτέρω υποθέσεις, γνωρίζουμε ότι το (πC) έχει μοναδική λύση $y(t, t_0, y_0)$.

Θεώρημα 11 (συνεχής εξάρτηση από το y_0). *Έστω $y_0^{(1)}, y_0^{(2)} \in \mathbb{R}^n$, τέτοια, ώστε*

$$\left|y_0^{(1)} - y_0^{(2)}\right| \le \frac{\beta}{2} .$$

Αν ισχύει

$$|t - t_0| < \min\left\{\alpha, \frac{\beta}{2M}\right\} ,$$

τότε έχουμε

$$\left|y(t, t_0, y_0^{(1)}) - y(t, t_0, y_0^{(2)})\right| \le \left|y_0^{(1)} - y_0^{(2)}\right| \exp[L\,|t - t_0|] .$$

Θεώρημα 12 (συνεχής εξάρτηση από το t_0). *Έστω $t_0^{(1)}, t_0^{(2)} \in (t_0 - \alpha, t_0 - \alpha)$, τέτοια ώστε*

$$0 < t_0^{(2)} - t_0^{(1)} < \frac{\beta}{M}.$$

Έστω, επιπλέον, $(t_0 - \alpha, t_0 + \alpha) \supseteq \mathcal{I}_j$ το πεδίο ορισμού της λύσης $y\left(t, t_0^{(j)}, y_0\right)$, για $j = 1, 2$, και $\mathcal{I} := \mathcal{I}_1 \cap \mathcal{I}_2$. Τότε ισχύει ότι $\left[t_0^{(1)}, t_0^{(2)}\right] \subseteq \mathcal{I}$ και επιπλέον

$$\left|y\left(t, t_0^{(1)}, y_0\right) - y\left(t, t_0^{(2)}, y_0\right)\right| \le M\left(t_0^{(2)} - t_0^{(1)}\right) \exp\left[L \min\left\{\left|t - t_0^{(1)}\right|, \left|t - t_0^{(2)}\right|\right\}\right].$$

Θεώρημα 13 (συνεχής εξάρτηση από την f). *Έστω f_1, f_2 συνεχείς συναρτήσεις $B(\alpha, \beta, t_0, y_0) \to \mathbb{R}^n$. Υποθέτουμε ότι στο $B(\alpha, \beta, t_0, y_0)$ ισχύουν τα ακόλουθα*

$$|f_1(s, x)| \le M ,$$

$$|f_1(s, x) - f_2(s, x)| < \epsilon ,$$

$$|f_2(s, x_1) - f_2(s, x_2)| \le L\,|x_1 - x_2| .$$

Έστω y_{f_1} μια λύση του (πC) με f_1 στην θέση της f και y_{f_2} η μοναδική λύση του (πC) με f_1 στην θέση της f και $\mathcal{I} \subseteq (t_0 - \alpha, t_0 + \alpha)$ το κοινό πεδίο ορισμού των y_{f_1}, y_{f_2}, με $t_0 \in \mathcal{I}$. Τότε

$$|y_{f_1}(t) - y_{f_2}(t)| \le \frac{\epsilon}{L}\left(\exp[L\,|t - t_0|] - 1\right), \quad \forall t \in \mathcal{I} .$$

Προφανώς μπορούν να συνδυασθούν το Θεώρημα 11 και το Θεώρημα 12 για να δώσουν ένα αποτέλεσμα συνεχούς εξάρτησης της λύσης από την αρχική συνθήκη (t_0, y_0) «συνολικά», αντί χωριστά από το t_0 και το y_0. Το ίδιο φυσικά μπορεί να γίνει με συνδυασμό του Θεώρημα 11, του Θεώρημα 12 και του Θεώρημα 13 έτσι, ώστε να έχουμε ένα θεώρημα για την ταυτόχρονη εξάρτηση της λύσης του (πC) και από τη διαφορική εξίσωση (δηλ. από την f) και από την αρχική συνθήκη (t_0, y_0) .

Θεώρημα 14 (διαφορίσιμη εξάρτηση των λύσεων από την αρχική συνθήκη)**.** *Έστω* (πC) *με* $f = f(\cdot,\cdot,\cdot)$ *ομαλή* (C^m, *με* $m \in \mathbb{N}$). *Τότε η λύση* $y = y(\cdot,\cdot,\cdot)$ *του* (πC) *ορίζεται και είναι ομαλή* (C^m, *αν η* f *είναι* C^m) *σε μια περιοχή κάθε σημείου* (t_0, y_0).[2]

Το Θεώρημα 14 δίνει μια πολύ αποτελεσματική μέθοδο μελέτης της επίδρασης μιας μικρής διαταραχής της αρχικής συνθήκης επί της λύσης. Αν η λύση είναι γνωστή για κάποια αρχική συνθήκη, τότε για να προσδιορίσουμε την απόκλιση αυτής της λύσης από μια άλλη που ικανοποιεί μια κοντινή αρχική συνθήκη, μελετάμε - σε πρώτη προσέγγιση - μια γραμμική, ομογενή διαφορική εξίσωση. Όταν χρησιμοποιούμε προσεγγιστικούς τύπους για τις διαταραγμένες λύσεις, πρέπει να έχουμε κατά νου ότι συνιστούν καλή προσέγγιση για σταθερό t και μικρή απόκλιση ϵ της αρχικής συνθήκης από την «μη διαταραγμένη» αρχική συνθήκη. Για σταθερό t το σφάλμα είναι $O(\epsilon^2)$, αλλά όχι ομοιόμορφα καθώς $t \to \infty$.

[2]Για την ακρίβεια, κάθε σημείου (t_0, t_0, y_0), τον οποίο συμβολισμό αποφεύγουμε ως πλεονασμό.

Διάλεξη 2

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

   Δυναμικά μοντέλα ενός πληθυσμού:

   (α′) Εκθετικό μοντέλο, ή μοντέλο Malthus

   (β′) Λογιστικό μοντέλο, ή μοντέλο Verhulst

2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

   (α′) Διακριτοποίηση μέσω της μεθόδου του Euler

   (β′) Αυτόνομα προβλήματα Cauchy

   (γ′) Ανάλυση ευστάθειας αυτόνομων προβλημάτων: Βασικές έννοιες

***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:** Για τη μελέτη της δυναμικής του πλήθους συνόλων άτμητων στοιχείων, π.χ.: έμβιων οργανισμών, χημικών μορίων, ατόμων χημικών στοιχείων, κ.α., θα ήταν ορθό να χρησιμοποιούμε συναρτήσεις της μορφής

$$\begin{aligned} N\colon \mathbb{R} &\to \mathbb{N}_0 \\ t &\mapsto N(t) \end{aligned}$$

που αντιπροσωπεύουν το πλήθος ενός υπό μελέτη τέτοιου συνόλου μέσα στο χρόνο. Θα θέλαμε ωστόσο να είμαστε σε θέση να χρησιμοποιούμε τα πανίσχυρα εργαλεία του Απειροστικού Λογισμού για τη μελέτη των συναρτήσεων αυτών, πράγμα που καθίσταται απαγορευτικό λόγω του ότι $\mathrm{Ran(N)} \subseteq \mathbb{N}_0$. Αν τώρα υποθέσουμε ότι οι πληθυσμοί είναι εξαρχής, ή ενδεχομένως να γίνονται στην πορεία, πολύ μεγαλύτεροι σε σχέση με τα χρονικά διαστήματα για τους οποίους τα μελετάμε, τότε μπορούμε να θεωρήσουμε εξαρχής ότι $\mathrm{Ran(N)} \subseteq \mathbb{R}$, χωρίς να κάνουμε μεγάλο σφάλμα όταν προσεγγίζουμε κάθε στοιχείο του με τον εγγύτερο φυσικό αριθμό. Μία τέτοια υπόθεση θα γίνεται σε όλα τα μοντέλα Διαφορικών Εξισώσεων για την δυναμική μελέτη του πλήθους τέτοιων συνόλων, ακόμα και χωρίς να αναφέρεται ρητά.

Συνεχές Εκθετικό Μοντέλο (Malthus, 1798). Έστω $N(t)$ ο πληθυσμός ενός είδους κατά τη χρονική στιγμή t. Σύμφωνα με τον νόμο του Malthus, ο ρυθμός μεταβολής του N είναι ανάλογος του N, δηλ.

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\,, \tag{1}$$

όπου $r \in \mathbb{R}$ είναι η σταθερά αναλογίας, που δίνεται από τη σχέση $r = \beta - \mu$ με $\beta, \mu \geq 0$ να παριστάνουν τη σταθερά γονιμότητας και θνησιμότητας, αντίστοιχα. Η ανεξαρτησία των παραπάνω σταθερών από τον χρόνο, μπορεί να ερμηνευτεί ως εξής: Ο πληθυσμός είναι απομονωμένος και το περιβάλλον αυτού αμετάβλητο. Μάλιστα, από αυτή την ανεξαρτησία, σε συνδυασμό με τον ορισμό των παραπάνω σταθερών, μπορούμε να θεωρήσουμε ότι:

- εντός μιας μικρής χρονικής περιόδου, μήκους h, κάθε οργανισμός γεννά, κατά μέσο όρο, βh νέους οργανισμούς.

- εντός της ίδιας χρονική περίοδο h, κάθε οργανισμός πεθαίνει με πιθανότητα μh.

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy είναι το εξής[3]:

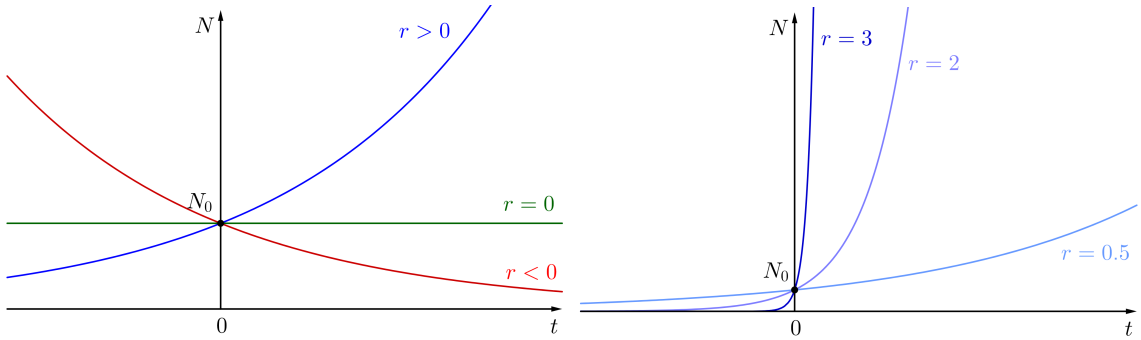
$$\begin{gathered}\textit{Με δεδομένο } N_0 \geq 0, \textit{ αναζητούμε διάστημα } \mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \textit{ με } 0 \in \mathcal{I} \textit{ και συνάρτηση} \\ N\colon \mathcal{I} \to [0,\infty), \textit{ τέτοια ώστε η } N \textit{ να ικανοποιεί τόσο την εξίσωση (1) στο} \\ (\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ, \textit{ όσο και την αρχική συνθήκη } N(0) = N_0.\end{gathered} \tag{exp}$$

Η λύση του (exp) είναι η

$$N(t) = N_0\, \mathrm{e}^{r\,(t-t_0)}\,, \quad \forall t \in \mathcal{I} = \mathbb{R}. \tag{2}$$

Όταν $r > 0$ αναφερόμαστε σε «εκθετική αύξηση» (π.χ. κρούσματα του COVID-19), όταν $r < 0$ λέμε ότι η λύση «φθίνει εκθετικά» (π.χ. ραδιενεργή διάσπαση), ενώ όταν $r = 0$ η λύση είναι σταθερή (ίση με N_0) (βλ. Σχήμα 1).

Υποθέτουμε, χωρίς βλάβη της γενικότητας, ότι ο πληθυσμός αυξάνεται, άρα ότι $\boxed{r > 0}$ (τα ευκόλως εννοούμενα αντίστοιχα συμπεράσματα θα ισχύουν και για την περίπτωση $r < 0$).



(α′) Γραφήματα για σταθερό N_0 και διάφορες τιμές του $r \in \mathbb{R}$. (β′) Γραφήματα για σταθερό N_0 και διάφορες τιμές $r > 0$.

Σχήμα 1: Γραφική παράσταση της (2) ως t.

Παρόλο που είναι ιδιαίτερα απλουστευτικό, καθώς θεωρείται ότι η πληθυσμιακή αύξηση γίνεται χωρίς κανέναν περιορισμό (προφανώς μια μη ρεαλιστική υπόθεση), το μοντέλο αυτό δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα για περιορισμένες χρονικές περιόδους.

Ας δούμε ένα συγκεκριμένο παράδειγμα: με βάση δημογραφικά δεδομένα, το έτος 1961 ο παγκόσμιος ανθρώπινος πληθυσμός ήταν 3.060.000.000 άτομα, ενώ ο μέσος ετήσιος ρυθμός αύξησής του κατά τη δεκαετία του 1960 (δηλαδή 1961-1970) ήταν 2%. Έτσι, σύμφωνα με την (2), έχουμε

$$N(t) = 306 \cdot 10^7 \cdot \mathrm{e}^{0.02\,(t-1961)}\,. \tag{3}$$

Το εκθετικό μοντέλο δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα για το διάστημα 1750 - 1961, όπως προκύπτει αν τα συγκρίνουμε με τα (πραγματικά) δημογραφικά δεδομένα του παρελθόντος.

Το ίδιο συμβαίνει αν συγκρίνουμε το αποτέλεσμα της (3), π.χ. για το έτος 1983, με τα τότε πραγματικά δημογραφικά δεδομένα.

Έτσι μπορούμε να θεωρήσουμε ότι χονδρικά το μοντέλο εκθετικής αύξησης έχει αξιοπιστία ± 200 χρόνια περί το $t_0 = 1961$.

Ας δούμε τι γίνεται εκτός του διαστήματος αξιοπιστίας. Το εμβαδόν της επιφάνειας της Γης είναι $1728 \cdot 10^{11}$ τετραγωνικά μέτρα, ενώ το ποσοστό κάλυψης από νερό (ωκεανοί, θάλασσες, λίμνες, ποταμοί) είναι 80%. Αν κάνουμε πρόβλεψη με το μοντέλο εκθετικής αύξησης για το έτος 2222 προκύπτει ότι θα αντιστοιχούν 61 τετραγωνικά μέτρα στεριάς ανά άτομο, ενώ το έτος 2630 θα αντιστοιχεί 1 τετραγωνικό μέτρο *στεριάς και υδάτων* ανά άτομο!!!
Ομοίως, σύμφωνα με το μοντέλο εκθετικής αύξησης, ο ανθρώπινος πληθυσμός στη Γη το έτος 1300 έπρεπε να ήταν 5550 άτομα, ενώ το 903 (μ.Χ.) έπρεπε να ήταν 2 άτομα - οπότε μάθαμε και πότε εμφανίστηκαν ο Αδάμ και η Εύα ☺.

Ηθικό δίδαγμα: ακόμα και τα απλοϊκά μοντέλα μπορεί να είναι χρήσιμα, αρκεί να λαμβάνουμε υπόψη μας τα διαστήματα αξιοπιστίας τους!

Πριν κλείσουμε αυτή την παράγραφο, ας δούμε υπό ένα πιο φορμαλιστικό πρίσμα τα παραπάνω παραδείγματα. Καταρχάς, παρατηρούμε ότι για αρχική συνθήκη $N_0 = 0$ η λύση του (exp) είναι η σταθερή μηδενική συνάρτηση $N \equiv 0$. Τώρα, αυτή η ειδική λύση έχει την εξής ιδιότητα: για μια οποιαδήποτε αρχική συνθήκη $N_0 \neq 0$, η αντίστοιχη λύση

[3] Με A° συμβολίζεται το εσωτερικό του συνόλου A.

- «πλησιάζει» την μηδενική συνάρτηση, καθώς $t \to -\infty$.
- «απομακρύνεται» από την μηδενική συνάρτηση, καθώς $t \to \infty$.

Με αυτόν τον απλό τρόπο, έχουμε μια αδρή, αλλά περιεκτική, πληροφόρηση για την συμπεριφορά των λύσεων του (exp). Παρακάτω (βλέπε λογιστικό μοντέλο) θα δούμε πώς βρίσκουμε και πώς χαρακτηρίζουμε τέτοιες λύσεις, όπως η μηδενική για το (exp), οι οποίες φέρουν σημαντική πληροφορία για το εκάστοτε πρόβλημα του Cauchy, χωρίς ωστόσο να μπαίνουμε στην διαδικασία να το λύσουμε.

Άσκηση 15. *Επαληθεύστε το συμπέρασμα του μετασχηματισμού αντιστροφής χρόνου για το* (exp). *Πώς αναιρείται η αντιστροφή αυτή μέσω αλλαγής στο πρόσημο της σταθεράς r;*

Διακριτό Εκθετικό Μοντέλο. Τα διακριτά δυναμικά προβλήματα είναι εύκολο να κατανοηθούν και να επεξεργαστούν. Ενδείκνυνται για προσομοιώσεις σε υπολογιστή και είναι συχνά κατάλληλα για τη μοντελοποίηση πειραματικών δεδομένων που είναι σχεδόν πάντα διακριτά. Επιπλέον, απλά τέτοια προβλήματα με λιγότερες μεταβλητές από τις αντίστοιχες συνεχούς χρόνου, μπορούν να αναπαριστούν απότομες αλλαγές στις καταστάσεις του συστήματος και ενδεχομένως χαοτική συμπεριφορά (ωστόσο αυτή η οπτική δεν θα μας απασχολήσει στις παρούσες διαλέξεις).

Το ανάλογο διακριτό μοντέλο του συνεχούς εκθετικού είναι το (βλ. Άσκηση 16)

$$N_{k+1} = (1 + rh)\, N_k, \ \ \forall k \in \mathbb{N}_0, \ \text{ για σταθερό } h \text{ με } 0 < |h| \ll 1. \tag{4}$$

Για να συσχετίσουμε την (4) με την (1), θέτουμε

$$m := 1 + rh,$$

καθώς επίσης ορίζουμε ως b τον μέσο όρο παραγωγής νέων οργανισμών του εκάστοτε οργανισμού σε κάθε επόμενο χρονικό βήμα[4] και ως s την πιθανότητα επιβίωσης του εκάστοτε οργανισμού σε κάθε επόμενο χρονικό βήμα. Τότε, αφού - όπως ήδη έχουμε δει για το συνεχές μοντέλο - ο αριθμός των γεννήσεων εντός μικρού χρονικού διαστήματος h είναι περίπου $\beta h N_k$, συμπεραίνουμε ότι

$$\beta = \frac{b}{h}.$$

Συμπληρωματικά, ο αριθμός των θανάτων $\mu h N_k$ πρέπει να ισούται με τον αριθμό των οργανισμών που δεν επιβιώνουν, δηλαδή $(1 - s)\, N_k$, το οποίο μας δίνει ότι

$$\mu = \frac{1 - s}{h}.$$

Άρα

$$m = 1 + (\beta - \mu)\, h = b + s.$$

Έτσι, η περίπτωση $r > 0$, δηλαδή $\beta > \mu$, αντιστοιχεί στην $b + s > 1$, δηλαδή $m > 1$, η οποία είναι η συνθήκη για εκθετική αύξηση (αντίστοιχα για την περίπτωση όπου $r \neq 0$). Πράγματι, δεδομένης μιας αρχικής τιμής N_0, μπορούμε επαγωγικά να συμπεράνουμε από την (4) ότι

$$N_k = m^k N_0, \ \ \forall k \in \mathbb{N}_0,$$

και έτσι έχουμε

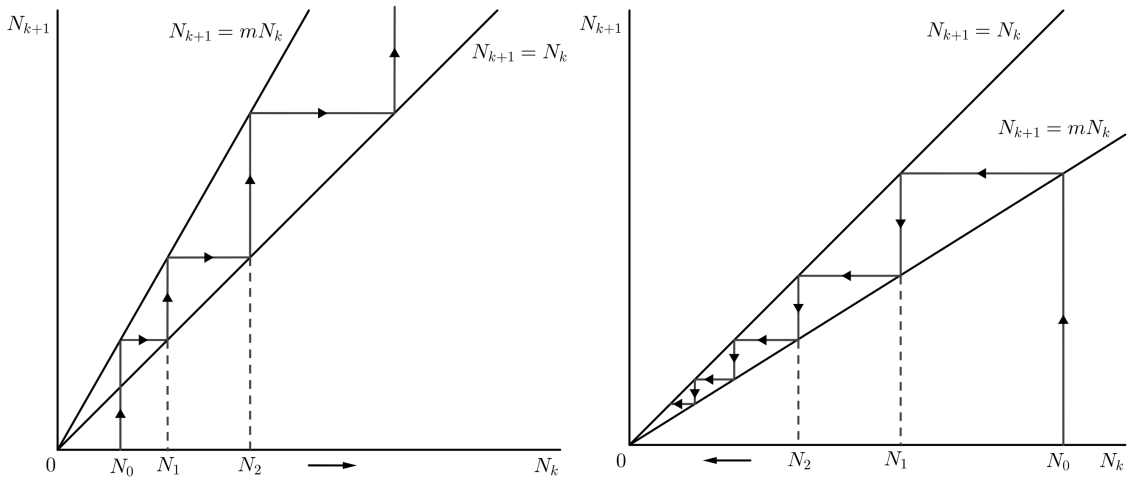
$$\begin{aligned} m < 1 &\Rightarrow \lim_{k\to\infty} = 0, \\ m > 1 &\Rightarrow \lim_{k\to\infty} = \infty, \\ m = 1 &\Rightarrow N_k = N_0, \end{aligned} \tag{5}$$

συνεπώς καταλήγουμε στα ίδια συμπεράσματα με αυτά του συνεχούς μοντέλου.

Στο Σχήμα 2 δείχνουμε μια πολύ γνωστή γραφική διαδικασία, γνωστή ως *μέθοδος του ιστού της αράχνης*, για την κατασκευή των επαναλήψεων ενός διακριτού μοντέλου. Τόσο για $m > 1$ όσο και για $m < 1$, η διαδικασία ερμηνεύει τον μηχανισμό της εκθετικής αύξησης ή μείωσης, αντίστοιχα.

Άσκηση 16. *Επαληθεύστε την* (4) *με βάση το αντίστοιχο αποτέλεσμα στο Μαθηματικό Υπόβαθρο.*

[4] Μάλιστα $b = B \cdot \varpi$, όπου B είναι ο μέσος αριθμός των απογόνων του εκάστοτε οργανισμού σε κάθε επόμενο χρονικό βήμα και ϖ η (σταθερή για όλους) πιθανότητα επιβίωσης των απογόνων στο επόμενο χρονικό βήμα/αναπαραγωγική περίοδο.



(α′) Περίπτωση $m > 1$. (β′) Περίπτωση $0 < m < 1$.

Σχήμα 2: Γραφική κατασκευή - με την *μέθοδο του ιστού της αράχνης (cobwebbing method)* - της ακολουθίας για το διακριτό μοντέλο του Malthus (4) με $m := 1 + rh$, που δείχνει τα αποτελέσματα (5). Η διαδικασία είναι η εξής: ξεκινώντας από το N_0 στον οριζόντιο άξονα, φέρουμε κάθετη στο σημείο (N_0, mN_0), η τεταγμένη του οποίου είναι το N_1. Βρίσκουμε το N_1 στον οριζόντιο άξονα σχεδιάζοντας ένα οριζόντιο τμήμα από το (N_0, mN_0) στη διχοτόμο γωνίας των αξόνων. Πήραμε έτσι το N_1 από το N_0 μέσω του κατακόρυφου τμήματος στο γραμμή $N_{k+1} = mN_k$ και το οριζόντιο τμήμα στην ευθεία $N_{k+1} = N_k$. Μπορούμε στη συνέχεια να πάρουμε το N_2 από το N_1 με την ίδια διαδικασία και συνεχίζοντας τις υπόλοιπες τιμές $N_3, N_4, \ldots$

Συνεχές Λογιστικό Μοντέλο (Verhulst, 1838).

Έχοντας παρατηρήσει ότι ο νόμος του Malthus (1) παρουσιάζει τα προβλήματα που αναφέραμε, προχωράμε με το να αντικαταστήσουμε τη σταθερά r με μια συνάρτηση του N. Έτσι προκύπτει ένας πολύ γενικός νόμος πληθυσμιακής μεταβολής

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = r(N)\,N\,. \tag{6}$$

Εξειδικεύουμε τον νόμο αυτό με το να υποθέσουμε ότι η $r(N)$ συμπεριφέρεται ως εξής:

$$\begin{cases} \text{είναι περίπου ίση με μια θετική σταθερά } \boxed{r > 0}, & \text{για «μικρό» } N, \\ \text{φθίνει,} & \text{όταν το } N \text{ είναι «σχετικά μεγάλο»,} \\ \text{είναι αρνητική,} & \text{για «αρκετά μεγάλο» } N. \end{cases}$$

Η απλούστερη συνάρτηση με αυτές τις ιδιότητες είναι η

$$r(N) = r - \varrho\,N, \quad \text{όπου } \varrho \text{ θετική σταθερά.}$$

Έτσι προκύπτει η λεγόμενη *λογιστική εξίσωση* (ή εξίσωση του Verhulst)

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = (r - \varrho\,N)\,N\,,$$

η οποία συνήθως γράφεται στη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = r\,N\left(1 - \frac{1}{k}N\right), \tag{7}$$

όπου η θετική σταθερά $k := \frac{r}{\varrho}$ λέγεται *φέρουσα ικανότητα* (ή επίπεδο κορεσμού, ή χωρητικότητα) του περιβάλλοντος και είναι το μέγιστο μέγεθος βιώσιμου πληθυσμού του υπό μελέτη είδους που το περιβάλλον μπορεί να υποστηρίξει. Ο όρος rN μπορεί να χαρακτηρισθεί ως «ρυθμός ανάπτυξης», ενώ ο όρος $-\frac{r}{k}N^2$ ως «ρυθμός θανάτων».

Η (7) είναι μια συνήθης διαφορική εξίσωση χωριζομένων μεταβλητών (είναι επίσης και διαφορική εξίσωση Bernoulli). Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy είναι το εξής:

Με δεδομένο $N_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $N\colon \mathcal{I} \to [0, \infty)$, τέτοια ώστε η N να ικανοποιεί τόσο την (7) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την $N(0) = N_0$. (ℓ)

Μπορούμε δε να βρούμε λύση του (ℓ) σε κλειστή μορφή ως εξής

$$N(t) = \frac{k\,N_0}{N_0 + (k - N_0)\,\mathrm{e}^{-rt}}\,, \quad \forall t \in \mathcal{I} = \mathbb{R}. \tag{8}$$

Μάλιστα, η λύση (8) είναι μοναδική για το (ℓ). Πράγματι, θεωρούμε το γενικότερο του (ℓ) βοηθητικό πρόβλημα Cauchy:

Με δεδομένο $N_0 \in \mathbb{R}$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $N\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}$, τέτοια ώστε η N να ικανοποιεί τόσο την (7) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την $N(0) = N_0$. ($\ell^\diamond$)

Η διαφορά μεταξύ των δύο αυτών προβλημάτων έγκειται μόνο ως προς την θεώρηση του επιτρεπτού συνόλου τιμών για την λύση. Κάνοντας χρήση των βασικών αποτελεσμάτων, εξάγουμε ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα λύσης

$$N^\diamond\colon (-\varepsilon_1, \varepsilon_2) \to \mathbb{R}, \text{ όπου } 0 < \varepsilon_1, \varepsilon_2 \le \infty,$$

για το ($\ell^\diamond$) (βλ. Άσκηση 17), η οποία, προφανώς, δεν μπορεί να είναι άλλη από την (8). Άρα, όντως η (8) είναι μοναδική και για το (ℓ).

Τώρα, είναι προφανές ότι

- αν $N_0 = 0$, τότε $N \equiv 0$.
- αν $N_0 = k$, τότε $N \equiv k$.
- αν $N_0 \in (0, \infty) \setminus \{k\}$, τότε

$$\lim_{t \to T} N(t) = \begin{cases} 0, & \text{όταν } N_0 < k \\ \infty, & \text{όταν } N_0 > k \end{cases} \qquad \text{όπου } T = \begin{cases} -\infty, & \text{όταν } N_0 < k \\ \left(\ln\left(1 - \frac{k}{N_0}\right)^{\frac{1}{r}}\right)^+, & \text{όταν } N_0 > k \end{cases}$$

και

$$\lim_{t \to \infty} N(t) = k.$$

Δηλαδή οι $N_1 \equiv 0$ και $N_2 \equiv k$ είναι σταθερές λύσεις του (ℓ). Επίσης, για κάθε $N_0 \in (0, \infty) \setminus \{k\}$ η τιμή $N(t)$ της λύσης N του (ℓ) έχει συγκεκριμένα την εξής συμπεριφορά:

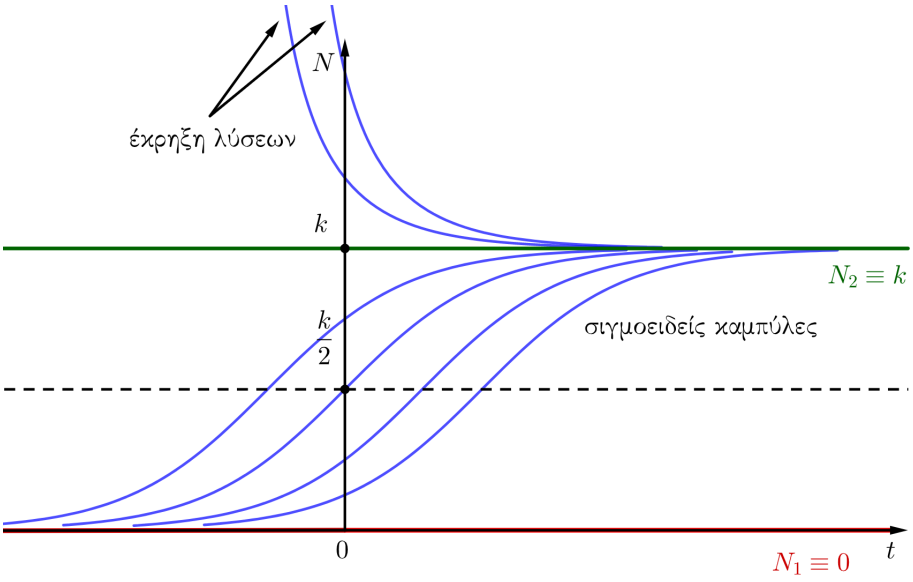
- καθώς $t \to T$,
  - αν $N_0 < k$, τότε τείνει ασυμπτωτικά (και μάλιστα εκθετικά) προς την τιμή 0 της αντίστοιχης σταθερής λύσης $N_1 \equiv 0$.
  - αν $N_0 > k$, τότε η λύση εκρήγνυται.
- καθώς $t \to \infty$, τείνει ασυμπτωτικά (και μάλιστα εκθετικά) προς την τιμή k της αντίστοιχης σταθερής λύσης $N_2 \equiv k$.

Αυτό σημαίνει ότι,

- στο παρελθόν,
  - πριν από αρκετό χρόνο, ο πληθυσμός ήταν κοντινός στο 0, αν $N_0 < k$,
  - πριν από λίγο χρόνο, ο πληθυσμός ήταν πολύ μεγάλος, και προφανώς μακριά από την φέρουσα ικανότητα k, αν $N_0 > k$,
- στο μέλλον, μετά από αρκετό χρόνο, ο πληθυσμός θα είναι κοντινός στην φέρουσα ικανότητα k, και προφανώς μακριά από το 0,

ανεξάρτητα από το μέγεθος του αρχικού πληθυσμού N_0, αρκεί $N_0 \in (0, \infty) \setminus \{k\}$. Λέμε ότι η σταθερή λύση

- $N_1 \equiv 0$ είναι *αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθής* και *θετικά ασταθής*.
- $N_2 \equiv k$ είναι *αρνητικά ασταθής* και *θετικά ασυμπτωτικά ευσταθής*.



Σχήμα 3: Γραφική παράσταση της N ως προς t για διάφορες τιμές του N_0.

Για διάφορες τιμές του N_0, η γραφική παράσταση της λύσης N του (ℓ) δίνεται στο Σχήμα 3. Παρατηρούμε ότι δοθείσας αρχικής τιμής N_0 εντός κάποιου από τα σύνολα

$$\{0\}\,,\ \ (0,k)\,,\ \ \{k\}\ \text{και}\ \ (k,\infty)\,,$$

τότε η αντίστοιχη λύση υφίσταται εξ ολοκλήρου εντός του συνόλου αυτού. Λέμε ότι τα παραπάνω σύνολα είναι *αναλλοίωτα (στον χρόνο)*. Σημειώνουμε ότι, καθεμιά από τις καμπύλες που αναπαριστούν τις λύσεις με $N_0 \in (0,k)$ λέγεται «σιγμοειδής»,[5] και παρουσιάζει μεγάλο βιολογικό ενδιαφέρον. Αντιθέτως, μιας και οι λύσεις για $N_0 \in (k,\infty)$ εκρήγνυνται (προς τα πίσω στο βέλος του χρόνου) για κάποιο (πεπερασμένο) αρνητικό χρόνο, ενδεχομένως να αμφισβητείται η βιολογική αξία αυτού του αναλλοίωτου συνόλου.

Τα πληθυσμιακά μοντέλα εκθετικής και λογιστικής μεταβολής που μελετήσαμε (και όσα θα θεωρήσουμε παρακάτω σ΄ αυτή την ενότητα) περιγράφονται από μία *αυτόνομη* βαθμωτή συνήθη διαφορική εξίσωση πρώτης τάξης, δηλ. μια διαφορική εξίσωση της μορφής

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N)\,, \tag{9}$$

όπου η $f\colon \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ είναι μια ομαλή συνάρτηση. Η εύρεση αναλυτικής λύσης της (9) δεν είναι γενικώς δυνατή, εκτός και αν μπορεί να βρεθεί λύση σε κλειστή μορφή της

$$\int \frac{1}{f(N)}\mathrm{d}N = \int \mathrm{d}t\,,$$

πράγμα σπάνιο, που είναι εντούτοις εφικτό στην περίπτωση της λογιστικής εξίσωσης (7) λόγω του μη μηδενισμού και της απλής μορφής που έχει εν προκειμένω η f. Θα επικεντρωθούμε στη συνέχεια στην παρουσίαση μεθόδων που επιτρέπουν την ποιοτική κατανόηση της συμπεριφοράς μοντέλων μη γραμμικών συνήθων διαφορικών εξισώσεων χωρίς την ανάγκη να βρούμε τη λύση τους σε λυμένη μορφή. Γενικώς, η ανάλυση της ασυμπτωτικής ευστάθειας μη γραμμικών μοντέλων που περιγράφονται με διαφορική εξίσωση πρώτης τάξης γίνεται με τη χρήση του *διαγράμματος φάσης* (γραμμή φάσης) και του *διαγράμματος διακλάδωσης*.

Θεωρούμε λοιπόν την λογιστική εξίσωση

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N) := r\,N\left(1 - \frac{1}{k}N\right)$$

και *θα τη μελετήσουμε* **χωρίς** *να την λύσουμε*.

[5] Διεθνής όρος, που οφείλεται στο ότι το Σχήμα μιας τέτοιας καμπύλης μοιάζει με το ελληνικό τελικό σίγμα.

Βρίσκουμε αρχικά τα σημεία μηδενισμού της f ως εξής:

$$f(N^*) = 0 \iff N_1^* = 0 \text{ ή } N_2^* = k\,.$$

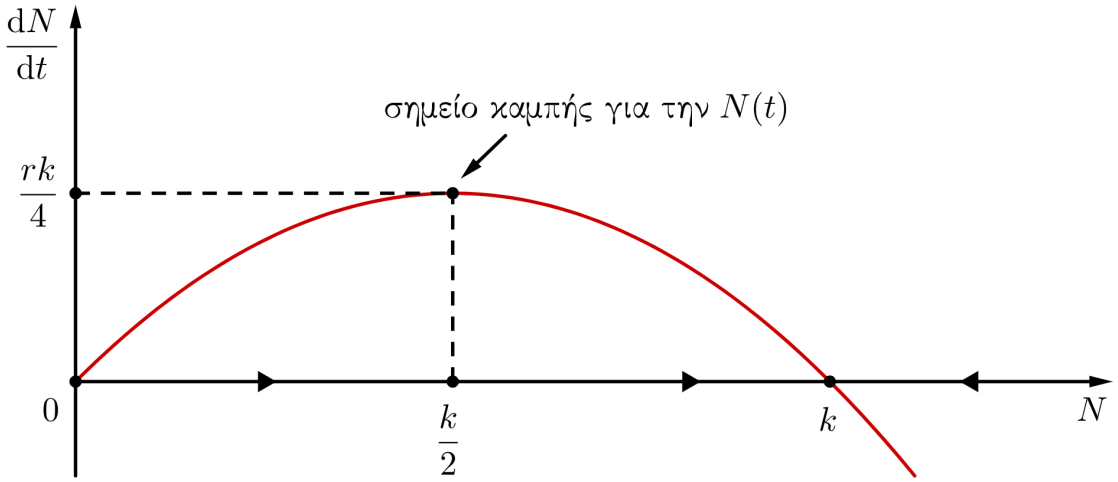
Η φορά «$\Leftarrow$» είναι προφανής, ενώ η «$\Rightarrow$» προκύπτει από την «$\Leftarrow$» και το γεγονός ότι η f είναι πολυώνυμο 2ου βαθμού. Τα σημεία $N_1^* = 0$ και $N_1^* = k$ ονομάζονται *σημεία ισορροπίας* καθώς, λόγω της σχέσης $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N)$, αντιστοιχούν στις λύσεις ισορροπίας (σταθερές ως προς τον χρόνο t) $N_1 \equiv 0$ και $N_2 \equiv k$ της λογιστικής εξίσωσης.

Περιοριζόμενοι για συντομία στους θετικούς χρόνους (τα αντίστοιχα ισχύουν για αρνητικούς), ελέγχουμε το είδος ευστάθειας των σημείων ισορροπίας:

- Το N_1^* είναι *θετικά ασταθές* (οποιαδήποτε μικρή διαταραχή από αυτό το σημείο ισορροπίας θα υποχρεώσει τη λύση να βγει από μια περιοχή του $N_1^* = 0$ για μεγάλους χρόνους).
- Το N_2^* είναι *θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές*, δηλαδή
  - είναι *θετικά ευσταθές* (οποιαδήποτε μικρή διαταραχή απ' αυτό το σημείο ισορροπίας θα υποχρεώσει τη λύση να παραμείνει στην περιοχή του N_2^* για μεγάλους χρόνους),
  - είναι *θετικά ελκυστικό* (οποιαδήποτε μικρή διαταραχή απ' αυτό το σημείο ισορροπίας θα υποχρεώσει τη λύση να επιστρέψει στο N_2^* για μεγάλους χρόνους).

Η ασυμπτωτική συμπεριφορά της λύσης (δηλαδή για «μεγάλους χρόνους») περιγράφεται μέσω των *ελκυστών* (τα ασυμπτωτικά ευσταθή σημεία ισορροπίας, συν ενδεχομένως το $-\infty$ ή/και το ∞). Στην περίπτωση της λογιστικής εξίσωσης, ο μόνος ελκυστής για θετικούς χρόνους είναι το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας N_1^*.

Τοποθετούμε τώρα όλα τα σημεία ισορροπίας σε μια ευθεία γραμμή, βρίσκουμε τη διεύθυνση της ροής (δηλαδή το πρόσημο της $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}$) μεταξύ των σημείων ισορροπίας και την σημειώνουμε με τη φορά της αιχμής ενός βέλους (προς τα δεξιά η θετική κατεύθυνση) επί της γραμμής αυτής. Αυτή λέγεται *γραμμή φάσης* και καθορίζει το είδος της ευστάθειας των σημείων ισορροπίας. Σχεδιάζουμε, τέλος, τη γραμμή φάσης επί του οριζόντιου άξονα στη γραφική παράσταση της $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}$ (δηλαδή της $f(N)$) ως προς N, όπως στο Σχήμα 4.



Σχήμα 4: Γραφική παράσταση της $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}$ ως προς N.

Είναι φανερό ότι για $0 < N < k$ έχουμε $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} > 0$, οπότε η N είναι αύξουσα συνάρτηση του t, ενώ για $N > k$ έχουμε $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} < 0$, οπότε η N είναι φθίνουσα. Επειδή το N εκφράζει πληθυσμό, δεν έχει νόημα η περίπτωση $N < 0$.

Υπενθυμίζουμε ότι η συνάρτηση $N(t)$ είναι κυρτή αν $\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2} > 0$, ενώ κοίλη αν $\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2} < 0$. Παρατηρούμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2} = \frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}f\,,$$

οπότε η $\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2}$ είναι θετική (αρνητική) όταν οι $\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}$ και $f(N)$ είναι ομόσημες (ετερόσημες). Παραγωγίζοντας τη λογιστική εξίσωση ως προς N, παίρνουμε

$$\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N} = r\left(1 - \frac{2}{k}N\right).$$

Από το Σχήμα 4 και τις παραπάνω παρατηρήσεις παίρνουμε άμεσα τον επόμενο πίνακα:

N	$f(N)$	$\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}$	N ως προς t
$(0, \frac{k}{2})$	>0	>0	αύξουσα και κυρτή
$(\frac{k}{2}, k)$	>0	<0	αύξουσα και κοίλη
(k, ∞)	<0	<0	φθίνουσα και κυρτή

Έτσι οδηγούμαστε **ποιοτικά** (δηλαδή χωρίς να λύσουμε την λογιστική εξίσωση) στη γραφική παράσταση του Σχήματος 3 (της N ως προς t), όταν $N \in [0, k+\varepsilon)$, για μικρό $\varepsilon > 0$. Μάλιστα, συμπεραίνουμε ότι η λύση του (ℓ) είναι

$$\begin{cases} \textit{ολική (ως προς τον χρόνο)}, & \text{όταν } N_0 \in [0,k] \\ \textit{θετικά ολική}, & \text{όταν } N_0 \in (k,\infty)\,. \end{cases}$$

Για την συμπλήρωση της ποιοτικής αναπαράστασης της συνάρτησης, θα πρέπει να γνωρίζουμε την συμπεριφορά της N πάνω και μακριά από το k (είδαμε προηγουμένως - που γνωρίζαμε την λύση σε κλειστή μορφή - ότι θα εκρήγνυται (προς τα πίσω) για κάποιον αρνητικό χρόνο, ωστόσο εδώ κάνουμε πως δεν το ξέρουμε). Για κάτι τέτοιο, θα χρειαστεί να βασιστούμε στην κλασική θεωρία των ΣΔΕ.

Πρώτον, δείχνουμε ότι το (k, ∞) είναι αναλλοίωτο στον χρόνο (το γνωρίζουμε από πριν, αλλά, όπως είπαμε, ας κάνουμε τα στραβά μάτια). Πράγματι, αυτό θα προκύψει με άτοπο από την μοναδικότητα της λύσης μέσω ενός μετασχηματισμού μεταφοράς χρόνου: Κοιτάμε το βοηθητικό γενικότερο πρόβλημα (ℓ°), που ξέρουμε ότι είναι καλά τοποθετημένο και με ομαλή μεγιστική λύση

$$N^\diamond\colon (-\varepsilon_1, \varepsilon_2) \to \mathbb{R}, \text{ όπου } 0 < \varepsilon_1, \varepsilon_2 \le \infty.$$

Από την μία, αν $N_0 = k$, τότε εύκολα συμπεραίνουμε ότι η

$$N^\diamond(t) = N_2(t) \equiv k, \ \forall t \in \mathbb{R}$$

είναι η μοναδική λύση. Από την άλλη, έστω $N_0 > k$ και ότι $\exists t_0 \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ τέτοιο ώστε είτε $N^\diamond(t_0) = k$, είτε $N^\diamond(t_0) < k$. Λόγω της συνέχειας της λύσης, μπορούμε να περιοριστούμε στην περίπτωση όπου $N^\diamond(t_0) = k$, όπως στο Σχήμα 5. Τότε, ορίζοντας τις $\varphi\colon (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0) \to (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ και $n^\diamond\colon (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0) \to \mathbb{R}$ ως

$$\varphi(t) \coloneqq t + t_0, \text{ για κάθε } t \in (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0) \text{ και}$$
$$n^\diamond \coloneqq N^\diamond \circ \varphi,$$

δείχνουμε εύκολα ότι η $n^\diamond$ είναι η μοναδική μεγιστική λύση για το πρόβλημα

Με δεδομένο $N_0 \in \mathbb{R}$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $N\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}$, τέτοια ώστε η N να ικανοποιεί τόσο την (7) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την $N(0) = N^\diamond(t_0)$.

Ωστόσο, πάλι εύκολα συμπεραίνουμε ότι

$$n^\diamond(t) = k, \ \forall t \in (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0)\,,$$

δηλαδή

$$N^\diamond(t) = k, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)\,,$$

και αρκεί να θέσουμε $t = 0$ για να καταλήξουμε σε άτοπο.

Δεύτερον, αν $N_0 > k$ τότε

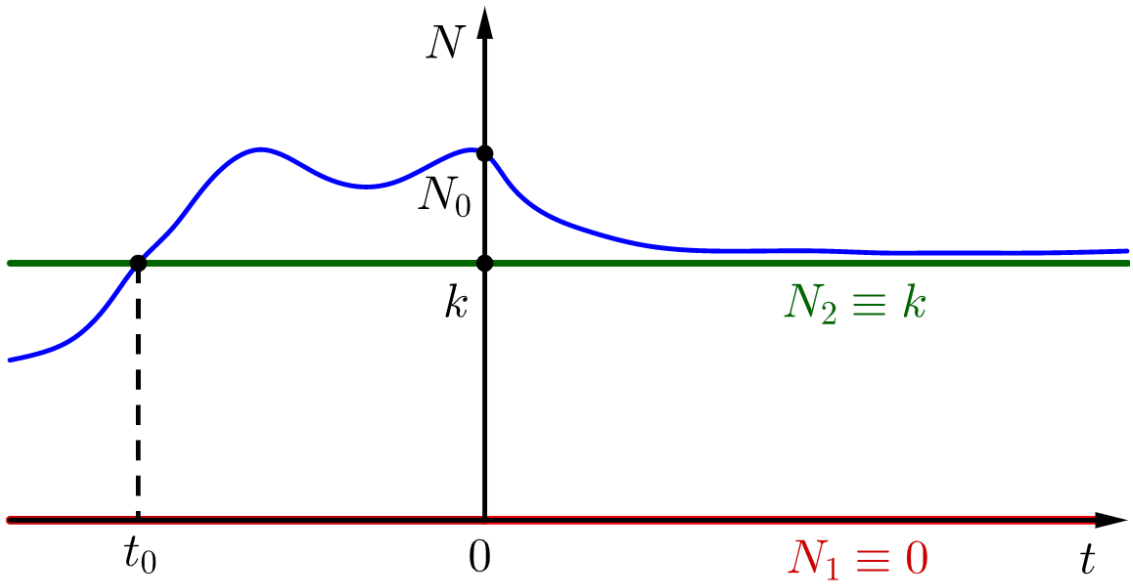
$$N(t) > k, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$$

και άρα

$$rN(t)\left(1 - \frac{1}{k}N(t)\right) < 0, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)\,.$$

Οπότε από την (7) θα έχουμε ότι η N είναι γνησίως φθίνουσα, δηλαδή

$$N(t) > N_0, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, 0)\,.$$



Σχήμα 5: Λόγω της μοναδικότητας της λύσης, είναι αδύνατον μια λύση με $N_0 > k$ (μπλε) να λάβει την τιμή k για κάποιο χρόνο t_0, καθώς η $N_2 \equiv k$ (πράσινο) είναι επίσης λύση. Πράγματι, σε διαφορετική περίπτωση, θεωρώντας ένα νέο πρόβλημα Cauchy με αρχική τιμή την $N(t_0) = k$, μπορούμε πλέον να βρούμε (τουλάχιστον) δύο διακεκριμένες λύσεις του, άτοπο.

Άρα

$$\int_t^0 ds = \int_{N_0}^{N(t)} \left| \frac{1}{rs\left(1 - \frac{1}{k}s\right)} \right| ds, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, 0),$$

δηλαδή

$$-t = \int_{N_0}^{N(t)} -\frac{1}{rs\left(1 - \frac{1}{k}s\right)} ds, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, 0),$$

ή αλλιώς

$$-t = \int_{N_0}^{N(t)} \frac{k}{rs^2\left(1 - \frac{k}{s}\right)} ds, \ \forall t \in (-\varepsilon_1, 0),$$

και άρα

$$\varepsilon_1 = \int_{N_0}^{\infty} \frac{k}{rs^2\left(1 - \frac{k}{s}\right)} ds,$$

μιας και η λύση είναι μεγιστική. Έτσι,

$$\varepsilon_1 < \frac{kN_0}{r\left(N_0 - k\right)} \int_{N_0}^{\infty} \frac{1}{s^2} ds = \frac{k}{r\left(N_0 - k\right)} < \infty.$$

Άρα η λύση εκρήγνυται (προς τα πίσω) για κάποιον αρνητικό χρόνο, και αυτή η πληροφορία συμπληρώνει το παζλ της αδρής κατασκευής του Σχήματος 3 στην ολότητά του.

Άσκηση 17. *Χωρίς γνώση της λύσης του (ℓ°) σε κλειστή μορφή, να αποδείξετε:*

1. *Ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα λύσης.*

2. *Τα σύνολα*

$$(-\infty, 0), \ \{0\}, \ (0, k), \ \{k\} \ \textit{και} \ (k, \infty)$$

είναι αναλλοίωτα στον χρόνο.

3. *Έκρηξη (προς τα εμπρός) της λύσης για κάποιον θετικό χρόνο, όταν* $N_0 < 0$.

Άσκηση 18. *Μελετήστε άμεσα το* (ℓ) *και όταν* $r < 0$, *μέσω του μετασχηματισμού αντιστροφής του χρόνου. Ποια η βιολογική ερμηνεία του αντίστοιχου μοντέλου;*

Άσκηση 19. 1. *Εξηγήστε γιατί*

$$\varepsilon_1 = -\ln\left(1 - \frac{k}{N_0}\right)^{\frac{1}{r}},$$

και με χρήση αυτής της πληροφορίας αποδείξτε την ανισότητα

$$1 + x < e^x, \ \forall x > 0.$$

2. *Βρείτε την αντίστοιχη ανισότητα για την περίπτωση της έκρηξης (προς τα εμπρός) της λύσης του* (ℓ°) *για κάποιον θετικό χρόνο, δηλαδή όταν* $N_0 < 0$.

Άσκηση 20. *Εισάγετε και μελετήστε το διακριτό ανάλογο του συνεχούς λογιστικού προβλήματος Cauchy. Κατασκευάστε την γραφική παράσταση της ακολουθίας αξιοποιώντας την μέθοδο του ιστού της αράχνης.*

Μαθηματικό Υπόβαθρο: Εδώ παρουσιάζουμε τις βασικές έννοιες και εργαλεία που χρησιμοποιούνται για την διακριτοποίηση ενός προβλήματος Cauchy για ΣΔΕ, καθώς επίσης και για την Φάση III της μελέτης του.

Διακριτοποίηση μέσω της μεθόδου του Euler. Θεωρούμε ένα καλά τοποθετημένο πρόβλημα (πC) το οποίο είτε δεν μπορούμε, είτε δεν θέλουμε να λύσουμε σε κλειστή μορφή. Για την εύρεση αριθμητικής λύσης προσφεύγουμε στο επόμενο σχήμα:

1. *Διακριτοποίηση* της αντίστοιχης διαφορικής εξίσωσης, κατά την οποία λαμβάνεται μια *αναδρομική σχέση*.

2. Αναδρομική εύρεση των τιμών της διακριτής ζητούμενης λύσης, με την αξιοποίηση της παραπάνω αναδρομικής σχέσης σε συνδυασμό με την δεδομένη αρχική τιμή.

Για την διακριτοποίηση της διαφορικής εξίσωσης, συμβολίζουμε

$$y_k \coloneqq y(t_k), \ \text{για } k \in \mathbb{N}_0,$$

όπου

$$t_k \coloneqq kh, \ \text{για } k \in \mathbb{N}_0, \ \text{με } h \text{ σταθερό με } 0 < |h| \ll 1.$$

Παρατηρείστε ότι η τιμή y_0 είναι δεδομένη στο (πC). Τότε

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}(t_k) \approx \frac{y(t_k + h) - y(t_k)}{h} = \frac{y(t_{k+1}) - y(t_k)}{h} = \frac{y_{k+1} - y_k}{h}$$

και από την διαφορική εξίσωση του (πC) έχουμε

$$\frac{y_{k+1} - y_k}{h} = f(t_k, y(t_k)) = f(kh, y_k),$$

που δίνει την ακόλουθη αναδρομική σχέση (εξίσωση διαφορών)

$$y_{k+1} = y_k + hf(kh, y_k), \ \text{για } k \in \mathbb{N}_0.$$

Από την παραπάνω σχέση, σε συνδυασμό με την δεδομένη τιμή y_0, λαμβάνουμε τις τιμές y_k για $k \in \mathbb{N}_0$, οι οποίες θα μας δώσουν μια καλή προσέγγιση της λύσης y του (πC). Μάλιστα, το διακριτό ανάλογο του (πC) είναι το

$$\begin{cases} y(t_{k+1}) = y(t_k) + hf(kh, y(t_k)), \ \text{για } k \in \mathbb{N}_0 & \text{(μοντέλο)} \\ y(t_0) = y_0 & \text{(αρχική τιμή).} \end{cases}$$

Αυτόνομα προβλήματα Cauchy. Το (πC) λέγεται *αυτόνομο* ανν

$$\exists g\colon S_2 \to \mathbb{R}^n, \text{ τέτοιο ώστε } f(t, y(t)) = g(y(t)), \ \forall t \in \mathcal{I},$$

δηλαδή το δεξιό μέλος του μοντέλου εξαρτάται από τον χρόνο t αποκλειστικά μέσω της λύσης y. Το S_2 ενός αυτόνομου (πC) λέγεται *χώρος φάσης*.

Ένα ιδιαίτερο χαρακτηριστικό ενός αυτόνομου (πC) με *υπαρκτή μοναδική λύση* είναι ότι η «αρχή του χρόνου» t_0 είναι *αυθαίρετη*, δηλαδή ό,τι ισχύει για μια τιμή t_0 θα ισχύει και για όλες τις άλλες, όπως προκύπτει μέσω ενός απλού μετασχηματισμού μεταφοράς χρόνου. Συνήθως (κάτι που θα κάνουμε και εμείς εδώ), προς απλοποίηση του συμβολισμού, επιλέγεται η τιμή $t_0 = 0$ κατά την μελέτη ενός αυτόνομου συστήματος. Πρακτικά αυτό σημαίνει ότι μηδενίζεται το κοντέρ την στιγμή που αρχίζει η καταγραφή του αντίστοιχου φαινομένου.

Σε ό,τι ακολουθεί, αντί για την θεώρηση μιας νέας συνάρτησης g, θα γράφουμε απλουστευτικά (και καταχρηστικά)

$$f(t, y(t)) = f(y(t)), \ \forall t \in \mathcal{I}.$$

Ανάλυση αυτόνομων προβλημάτων: Βασικές έννοιες.

1. Έστω $y_0 \in S_2$, όπου S_2 ο χώρος φάσης ενός αυτόνομου (πC), το οποίο έχει μοναδική μεγιστική λύση (π.χ. η f ικανοποιεί τοπικά μια συνθήκη Lipschitz), $y(\,\cdot\,, y_0)$, τέτοια ώστε $\mathrm{Dom}(y(\,\cdot\,, y_0)) = (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ με $\varepsilon_{1,2} \in [0, \infty)$. Τότε:

   i. Το σύνολο
   $$\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(-\varepsilon_1, \varepsilon_2)} \Big) \subseteq S_2$$
   λέγεται *τροχιά* (της λύσης αυτής, η οποία διέρχεται από το y_0). Λόγω μοναδικότητας, δύο διακεκριμένες τροχιές ενός τέτοιου (πC) δεν έχουν σημεία τομής.

   ii. Το σύνολο
   $$\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(0, \varepsilon_2)} \Big) \subseteq S_2 \ \Big(\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(-\varepsilon_1, 0)} \Big) \subseteq S_2 \Big)$$
   λέγεται *θετική (αρνητική) ημιτροχιά*.

2. i. Το $\Sigma \subseteq S_2$ λέγεται *θετικά (αρνητικά) αναλλοίωτο σύνολο* ενός αυτόνομου (πC), το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$, ανν
   $$\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(0, \varepsilon_2)} \Big) \subseteq \Sigma \ \Big(\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(-\varepsilon_1, 0)} \Big) \subseteq \Sigma \Big), \ \forall y_0 \in \Sigma.$$
   Περιγραφικά, κάθε τροχιά που διέρχεται για $t = 0$ από κάποιο σημείο του Σ παραμένει εντός αυτού για κάθε $t > 0$ ($t < 0$) στο οποίο ορίζεται η λύση. Το Σ λέγεται *αναλλοίωτο σύνολο* ανν είναι τόσο θετικά όσο και αρνητικά αναλλοίωτο.

   ii. Ένας αναλυτικός τρόπος επαλήθευσης του ότι ένα σύνολο $\Sigma \subseteq S_2$ με κατά τμήματα ομαλό σύνορο, $\partial\Sigma$, είναι όντως θετικά (αρνητικά) αναλλοίωτο, αποτελεί η ανισότητα
   $$\nu(x) \cdot f(x) > 0 \ \ (\nu(x) \cdot f(x) < 0)\,, \text{ για κάθε «ομαλό» σημείο } x \in \partial\Sigma,$$
   δηλ. για κάθε σημείο $x \in \partial\Sigma$ τέτοιο ώστε να ορίζεται το *εσωτερικό κάθετο διάνυσμα* του $\partial\Sigma$ στο x, $\nu(x)$.

3. Το $y^* \in S_2$ λέγεται *σημείο ισορροπίας* ή *κρίσιμο σημείο* ενός αυτόνομου (πC) ανν $g(y^*) = 0$.

4. Η λύση $y \equiv y^*$ λέγεται *λύση ισορροπίας* ή *λύση μόνιμης κατάστασης* ενός αυτόνομου (πC).

5. Έστω y^* *μεμονωμένο* σημείο ισορροπίας (δηλαδή υπάρχει περιοχή του y^* που δεν έχει άλλο σημείο ισορροπίας) ενός αυτόνομου (πC), το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$. Τότε:

   i. Το y^* λέγεται *θετικά (αρνητικά) ευσταθές* ανν

   (α′) υπάρχει $\rho > 0$ τέτοιο ώστε, για κάθε $y_0 \in S_2$ με $|y_0 - y^*| < \rho$ να ισχύει ότι η $y(\cdot\, y_0)$ είναι θετικά (αρνητικά) ολική, δηλ.
   $$\mathrm{Dom}(y(\,\cdot\,, y_0)) \supseteq [0, \infty) \ \ (\mathrm{Dom}(y(\,\cdot\,, y_0)) \supseteq (-\infty, 0])\,,$$
   και

(β′) για κάθε $\epsilon > 0$ υπάρχει $\delta = \delta(\epsilon) > 0$, τέτοιο ώστε για κάθε $y_0 \in S_2$ να ισχύει ότι

$$|y_0 - y^*| < \delta \Rightarrow |y(t, y_0) - y^*| < \epsilon, \ \forall t \in [0, \infty) \ \ (\forall t \in (-\infty, 0]) .$$

Το y^* λέγεται *ευσταθές* ανν είναι τόσο θετικά όσο και αρνητικά ευσταθές.

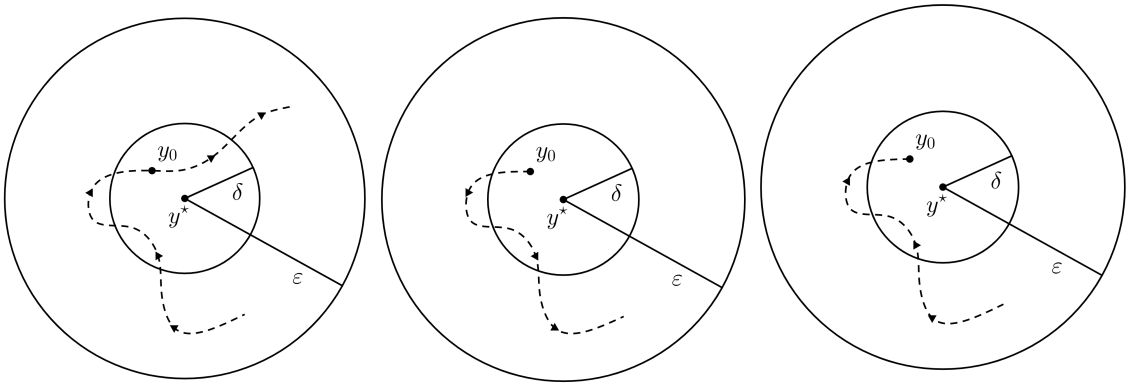
ii. Το y^* λέγεται *θετικά (αρνητικά) ασυμπτωτικά ευσταθές* ανν είναι θετικά (αρνητικά) ευσταθές και επιπλέον

(γ′) υπάρχει $\varrho > 0$ τέτοιο ώστε, για κάθε $y_0 \in S_2$ με $|y_0 - y^*| < \varrho$ να ισχύει ότι

$$\lim_{t \to \infty} y(t, y_0) = y^* \ \left(\lim_{t \to -\infty} y(t, y_0) = y^* \right).$$

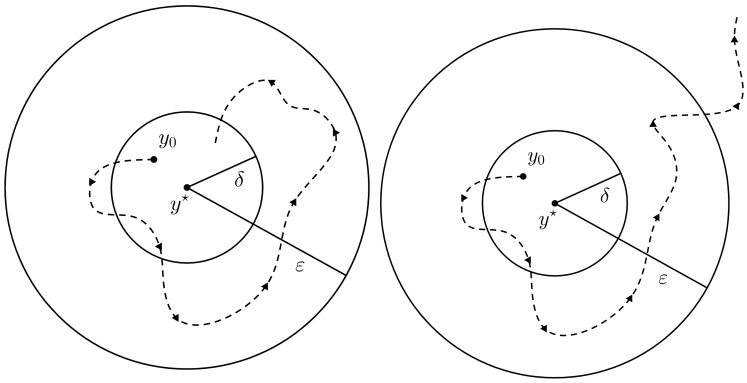
Το y^* λέγεται *ασυμπτωτικά ευσταθές* ανν είναι τόσο θετικά όσο και αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθές.

iii. Το y^* λέγεται *θετικά (αρνητικά) ασταθές* ανν δεν είναι θετικά (αρνητικά) ευσταθές. Το y^* λέγεται *ασταθές* ανν είναι τόσο θετικά όσο και αρνητικά ασταθές.



(α′) Ευσταθές σημείο ισορροπίας. (β′) Θετικά ευσταθές σημείο ισορροπίας. (γ′) Αρνητικά ευσταθές σημείο ισορροπίας.

Ευστάθεια σημείου ισορροπίας.



(δ′) Θετική ασυμπτωτική ευστάθεια σημείου ισορροπίας. (ε′) Θετική αστάθεια σημείου ισορροπίας.

Σχήμα 6: Διάφοροι τύποι ευ/α-στάθειας σημείου ισορροπίας.

Διάλεξη 3

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**
   (α′) Δυναμικά μοντέλα ενός πληθυσμού (συνέχεια):
      i. Λογιστικό μοντέλο ή μοντέλο Verhulst (συνέχεια)
      ii. Επίδραση Allee
   (β′) Δυναμικά μοντέλα πολλών πληθυσμών: Αλληλεπίδραση μεταξύ πληθυσμών
2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**
   Ανάλυση ευστάθειας αυτόνομων προβλημάτων (συνέχεια): Γραμμικοποίηση

***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

Γραμμικοποίση του συνεχούς λογιστικού προβλήματος. Ένας ακόμα πιο τυποποιημένος τρόπος για να αποφανθούμε για την ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας $N_1^* = 0$ και $N_2^* = k$ του (ℓ), είναι μέσω της *γραμμικοποίησής* του. Μάλιστα, ο τρόπος αυτός μας παρέχει τοπικά προσεγγίσεις των λύσεων, οι οποίες με την σειρά τους είναι λύσεις γραμμικών προβλημάτων.

Πράγματι, το γραμμικό μοντέλο του αντίστοιχου γραμμικοποιημένου προβλήματος σε κάθε ένα σημείο ισορροπίας είναι το

$$\frac{\mathrm{d}\tilde{N}}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}(N_i^*)\tilde{N}, \text{ για } i \in \{1,2\}, \tag{10}$$

όπου $f(N) = rN\left(1 - \frac{1}{k}N\right)$, δηλαδή

$$\frac{\mathrm{d}\tilde{N}}{\mathrm{d}t} = r\left(1 - \frac{2}{k}N_i^*\right)\tilde{N}, \text{ για } i \in \{1,2\}$$

και

$$\frac{\mathrm{d}\tilde{N}}{\mathrm{d}t} = \begin{cases} r\tilde{N}, & \text{στο } N_1^* \\ -r\tilde{N}, & \text{στο } N_2^*. \end{cases} \tag{11}$$

Μιας και

$$\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}(N_i^*) = \begin{cases} r, & \text{για } i = 1 \\ -r, & \text{για } i = 2, \end{cases}$$

έχουμε ότι τα N_1^* και N_2^* είναι υπερβολικά με

$$\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}(N_1^*) \begin{cases} > 0, & \text{όταν } r > 0 \\ < 0, & \text{όταν } r < 0 \end{cases}$$

και

$$\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}N}(N_2^*) \begin{cases} < 0, & \text{όταν } r > 0 \\ > 0, & \text{όταν } r < 0. \end{cases}$$

Άρα, όντως,

- το N_1^* είναι
$$\begin{cases} \text{αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } r > 0 \\ \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } r < 0, \end{cases}$$
και
- το N_2^* είναι
$$\begin{cases} \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } r > 0 \\ \text{αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } r < 0, \end{cases}$$

όπως έχουμε ήδη διαπιστώσει.

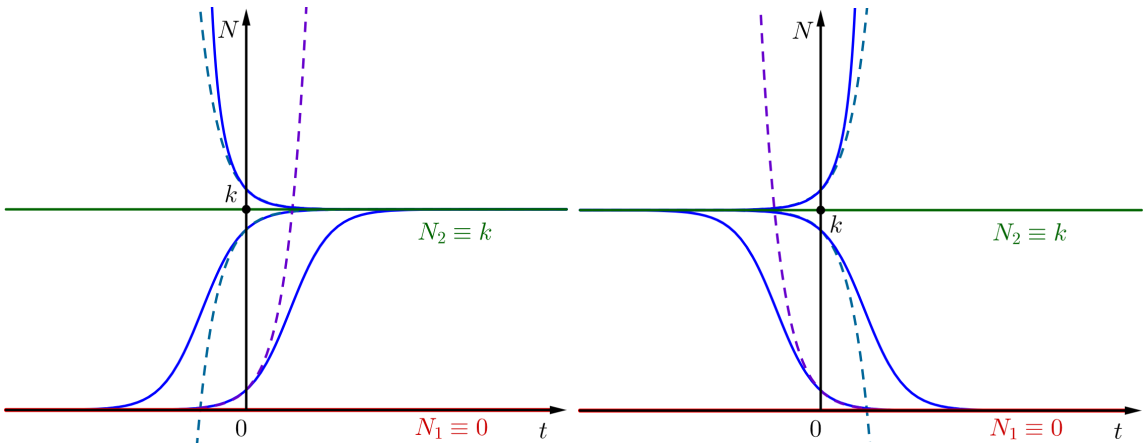
Επιπλέον, από την (11) σε συνδυασμό με τον τοπικά προσεγγιστικό μετασχηματισμό

$$N(t, N_0) \approx N_i^* + \tilde{N}(t, N_0 - N_i^*), \ \forall N_0 \text{ «κοντά» στο } N_i^* \text{ για } i \in \{1, 2\}, \text{ και } \forall t \in \begin{cases} \text{είτε } (-\infty, 0] \\ \text{είτε } [0, \infty), \end{cases}$$

παίρνουμε τοπικές προσεγγίσεις των λύσεων ως εξής

$$N(t) \approx \begin{cases} N_0 \mathrm{e}^{rt}, & \forall N_0 \text{ «κοντά» στο } N_1^* \text{ και } \forall t \in \begin{cases} (-\infty, 0], & \text{όταν } r > 0 \\ [0, \infty), & \text{όταν } r < 0 \end{cases} \\ k + (N_0 - k)\,\mathrm{e}^{-rt}, & \forall N_0 \text{ «κοντά» στο } N_2^* \text{ και } \forall t \in \begin{cases} [0, \infty), & \text{όταν } r > 0 \\ (-\infty, 0], & \text{όταν } r < 0, \end{cases} \end{cases}$$

όπως φαίνεται και στο Σχήμα 7.



(α′) $r > 0$. (β′) $r < 0$.

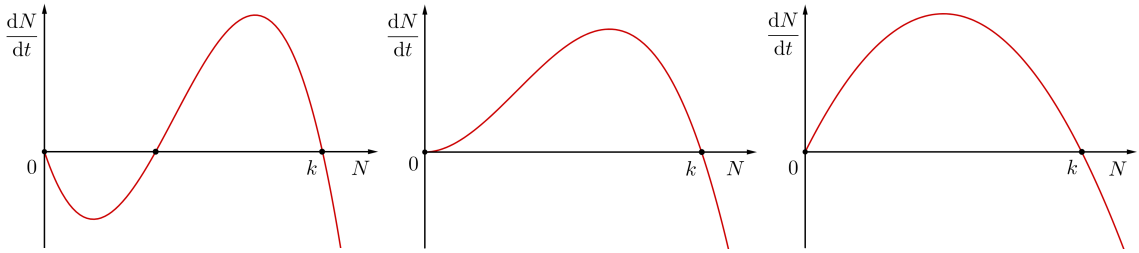
Σχήμα 7: Γραφική παράσταση των λύσεων του (ℓ), $N(t) = \frac{k\,N_0}{N_0 + (k - N_0)\,\mathrm{e}^{-rt}}$ (μπλε συνεχείς καμπύλες) για διάφορες τιμές N_0 «κοντά» στα σημεία ισορροπίας, καθώς και των αντίστοιχων λύσεων για τα γραμμικοποιημένα προβλήματα στα σημεία ισορροπίας (διακεκομμένες καμπύλες). Με μοβ διακεκομμένες οι λύσεις του γραμμικοποιημένου για $N_0 \approx N_1^*$. Με πετρόλ διακεκομμένες οι λύσεις του γραμμικοποιημένου για $N_0 \approx N_2^*$.

Άσκηση 21. *Επαληθεύστε την (10) με βάση το αντίστοιχο αποτέλεσμα στο Μαθηματικό Υπόβαθρο.*

Λογιστικό μοντέλο με επίδραση Allee. Το 1932, οι Allee και Bowen, πειραματιζόμενοι με έναν πληθυσμό χρυσόψαρων (*carassius auratus*) διατύπωσαν και ανέλυσαν την ιδέα ότι ο μεγαλύτερος πληθυσμός έχει μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης από ότι έχει ο μικρότερος. Κάτι τέτοιο αντιβαίνει στην κλασική θεώρηση ότι ο ενδογενής ανταγωνισμός για πόρους ωθεί έναν μικρότερο πληθυσμό σε μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης. Ωστόσο, η παραπάνω παρατήρηση δικαιολογείται από το γεγονός ότι για κάποια είδη η ενδογενής συνεργασία είναι απαραίτητη παράμετρος επιβίωσης, όπως για παράδειγμα για θηρευτές που θηρεύουν ομαδικά ή για θηράματα που αμύνονται ομαδικά από τους θηρευτές. Η ιδέα αυτή περιγράφει ένα φαινόμενο το οποίο είναι πλέον γνωστό στην βιβλιογραφία ως *επίδραση (του) Allee* (*Allee effect*).

Η επίδραση Allee έχει διαβαθμίσεις, καθώς ενδεχομένως να είναι *ασθενής* (*weak*) ή *ισχυρή* (*strong*) (βλ. Σχήμα 8). Κατά την παρουσία ασθενούς επίδρασης, ο μικρός πληθυσμός συνεχίζει να αυξάνεται

αλλά με μικρό ρυθμό. Με την παρουσία ισχυρής επίδρασης όμως, ο μικρός πληθυσμός, μικρότερος ενός ελάχιστου πλήθους *ουδού*,[6] θα μειώνεται και θα οδεύει προς εξαφάνιση. Προφανώς ένας τέτοιος ουδός έχει μεγάλη σημασία για τον χαρακτηρισμό και την μελέτη των πληθυσμών των απειλούμενων με εξαφάνιση ειδών.



(α′) Ισχυρή επίδραση Allee. (β′) Ασθενής επίδραση Allee. (γ′) Απούσα επίδραση Allee.

Σχήμα 8: Λογιστικό μοντέλο με επίδραση Allee.

Παράδειγμα ενός μοντέλου με ισχυρή επίδραση παρουσιάζεται παρακάτω, ενώ στην Άσκηση 25 μελετάται παράδειγμα μοντέλου ασθενής επίδρασης. Το μοντέλο αυτό της ισχυρής επίδρασης Allee που θα παρουσιάσουμε αποτελεί μια απλή τροποποιημένη εκδοχή του λογιστικού μοντέλου, για το οποίο επιλέγεται η συνάρτηση $r(N)$ στην (6) τέτοια ώστε να είναι:

$$\begin{cases} \text{περίπου ίση με μια αρνητική σταθερά } \boxed{-r<0}, & \text{για «μικρό» } N, \\ \text{αρνητική και φθίνουσα κατά απόλυτη τιμή,} & \text{για «σχετικά μικρό» } N, \\ \text{θετική και φθίνουσα,} & \text{για «σχετικά μεγάλο» } N, \\ \text{αρνητική,} & \text{για «αρκετά μεγάλο» } N. \end{cases}$$

Η απλούστερη τροποποίηση της αντίστοιχης συνάρτησης του λογιστικού μοντέλου, η οποία συμπεριφέρεται όπως παραπάνω, είναι η

$$r(N) = -r\left(1-\frac{1}{k_1}N\right)\left(1-\frac{1}{k_2}N\right), \text{ όπου } k_1<k_2 \text{ θετικές σταθερές.}$$

Έτσι προκύπτει η *λογιστική εξίσωση με επίδραση Allee*

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = -rN\left(1-\frac{1}{k_1}N\right)\left(1-\frac{1}{k_2}N\right), \tag{12}$$

όπου η k_1 είναι ο *ουδός* που προαναφέραμε και η k_2 είναι η φέρουσα ικανότητα του περιβάλλοντος.

Η (12) είναι μια συνήθης διαφορική εξίσωση χωριζομένων μεταβλητών. Ωστόσο, *δεν είναι πάντα εύκολη/εφικτή η αποτύπωση της γενικής λύσης της σε κλειστή μορφή, άρα θα βασιστούμε στην* ***ποιοτική μελέτη*** *της*. Πρώτα όμως θα χρειαστούμε κάποια βασικά αποτελέσματα.

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy της λογιστικής δυναμικής με ουδό είναι το εξής:

Με δεδομένο $N_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $N\colon \mathcal{I} \to [0,\infty)$, τέτοια ώστε η N να ικανοποιεί τόσο την (12) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $N(0) = N_0$. (ℓ_{thr})

Ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλής από τα αρχικά δεδομένα λύσης του γενικού προβλήματος. Ανεξάρτητα από το πρόσημο του N_0, κάνουμε χρήση κλασικών θεωρημάτων (βλ. Άσκηση 22) για να εξάγουμε ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα λύσης

$$N^\diamond\colon (-\varepsilon_1,\varepsilon_2) \to \mathbb{R}, \text{ όπου } 0<\varepsilon_1,\varepsilon_2 \leq \infty,$$

για το εξής βοηθητικό γενικό πρόβλημα:

Με δεδομένο $N_0 \in \mathbb{R}$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $N\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}$, τέτοια ώστε η N να ικανοποιεί τόσο την (12) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την αρχική συνθήκη $N(0) = N_0$. $(\ell_{thr}{}^\diamond)$

[6] Χρησιμοποιούμε τον όρο «ουδός», ο οποίος είναι συνήθης στην Φυσιολογία, για να αποδώσουμε τον όρο «threshold», αντί του επίσης χρησιμοποιούμενου όρου «κατώφλι».

Αναλλοίωτα σύνολα, καλή τοποθέτηση του αρχικού προβλήματος και ομαλότητα της λύσης του. Ακριβώς όπως και για το ($\ell^\diamond$), μπορούμε να δείξουμε ότι τα σύνολα

$$\{0\}\,,\ \ (0,k_1)\,,\ \ \{k_1\}\,,\ \ (k_1,k_2)\,,\ \ \{k_2\}\ \text{και}\ (k_2,\infty)$$

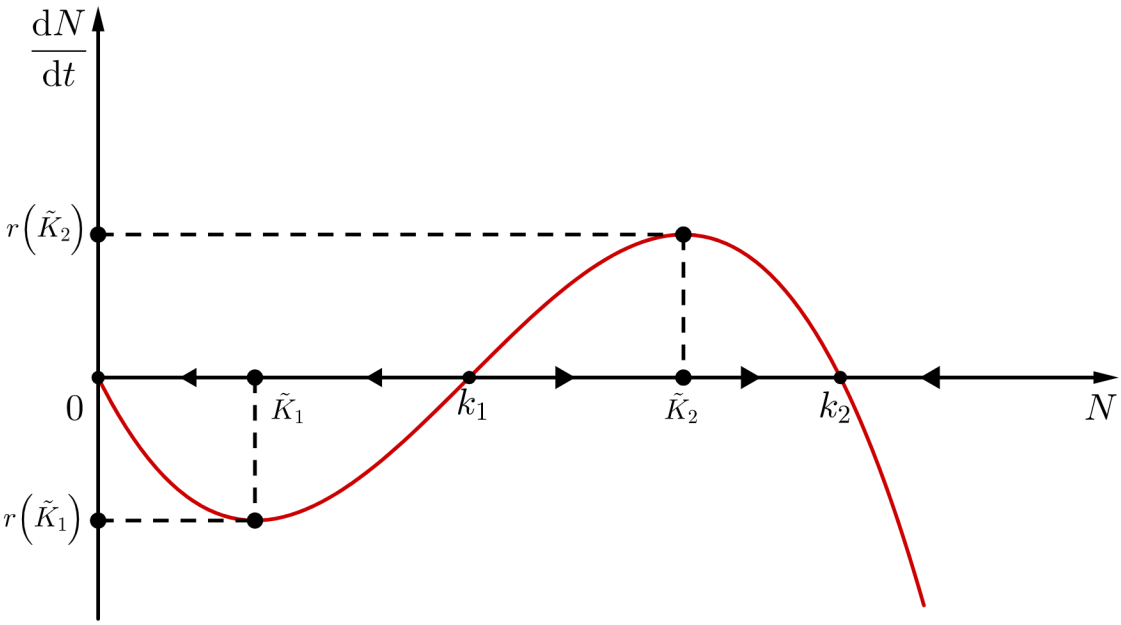
είναι αναλλοίωτα για το (${\ell_{thr}}^\diamond$) (βλ. Άσκηση 22). Συνεπώς, η $N^\diamond$ όταν $N_0 \geq 0$ λύνει επίσης το (ℓ_{thr}), δηλαδή υπάρχει μοναδική, ομαλή, συνεχής από τα αρχικά δεδομένα και μεγιστική λύση του (ℓ_{thr}), καθώς επίσης τα παραπάνω σύνολα είναι αναλλοίωτα και για το (ℓ_{thr}).

Ποιοτική μελέτη. Εύκολα παρατηρούμε ότι τα σημεία ισορροπίας του (ℓ_{thr}) είναι τα

$$N_1^* = 0,\ \ N_2^* = k_1\ \text{και}\ N_3^* = k_2.$$

Μελετώντας, όπως και για την (7), την αντίστοιχη συνάρτηση του δεξιού μέλους της (12), η γραφική παράσταση της οποίας δίνεται στο Σχήμα 9, προκύπτει ο παρακάτω πίνακας (βλ. Άσκηση 22).

N	N ως προς t
$\left(0,\tilde{K}_1\right)$	φθίνουσα και κυρτή
$\left(\tilde{K}_1,k_1\right)$	φθίνουσα και κοίλη
$\left(k_1,\tilde{K}_2\right)$	αύξουσα και κυρτή
$\left(\tilde{K}_1,k_2\right)$	αύξουσα και κοίλη
(k_2,∞)	φθίνουσα και κυρτή



Σχήμα 9: Γραφική παράσταση της $\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}$ ως προς N. Τα σημεία καμπής για την $N(t)$ είναι τα $\left(\tilde{K}_{1,2}, r\left(\tilde{K}_{1,2}\right)\right) = \left(\frac{1}{3}\left(k_1+k_2\mp\sqrt{K}\right), -\frac{r}{27k_1k_2}\left[(k_1+k_2)(3k_1k_2-2K)\mp 2K^{\frac{3}{2}}\right]\right)$, όπου $K := k_1^2+k_2^2-k_1k_2$.

Έτσι, έχουμε ότι

- το N_1^* είναι
  - αρνητικά ασυμπτωτικά ασταθές και
  - θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές,
- το N_2^* είναι
  - αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθές και

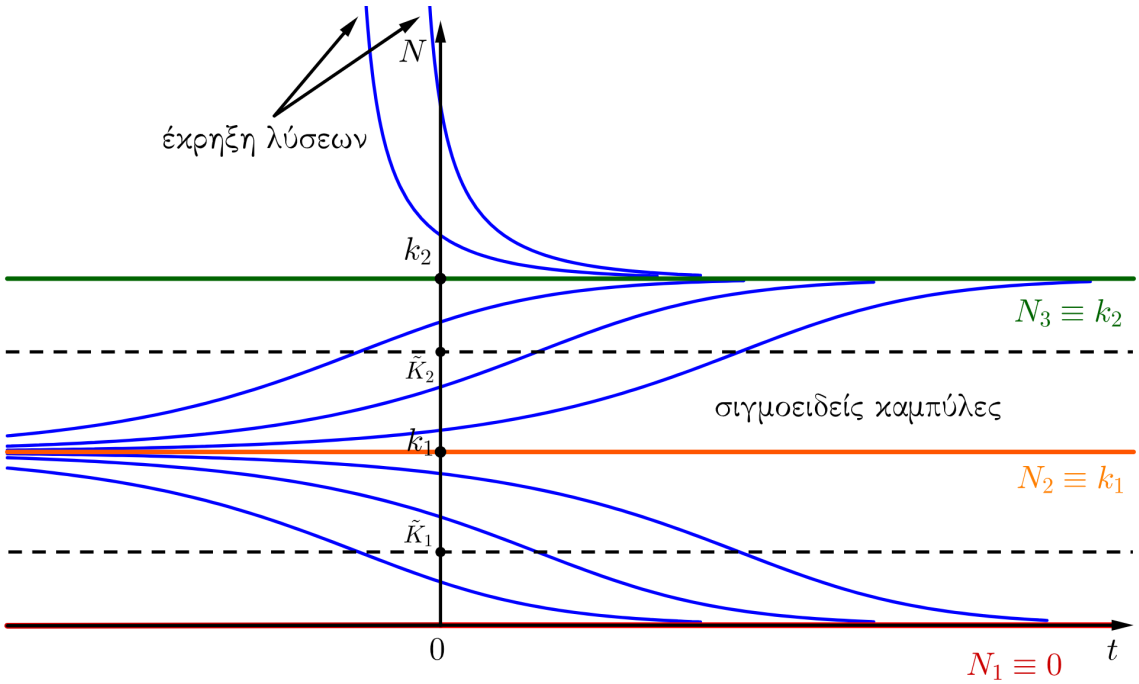
  - θετικά ασυμπτωτικά ασταθές,

- το N_3^* είναι
  - αρνητικά ασυμπτωτικά ασταθές και
  - θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές.

Μάλιστα, τα παραπάνω συμπεράσματα που αφορούν την ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας μπορούν εξαχθούν και τυποποιημένα μέσα από την μελέτη του αντίστοιχου γραμμικοποιημένου προβλήματος (βλ. Άσκηση 23). Συμπεραίνουμε λοιπόν ότι η λύση του (ℓ_{thr}) είναι

$$\begin{cases} \text{ολική}, & \text{όταν } N_0 \in [0, k_2] \\ \text{θετικά ολική}, & \text{όταν } N_0 \in (k_2, \infty)\,. \end{cases}$$

Αντίθετα, κατά αναλογία με το (ℓ), μπορούμε να δείξουμε ότι η λύση του (ℓ_{thr}) εκρήγνυται προς τα πίσω για κάποιον αρνητικό χρόνο όταν $N_0 > k_2$ (βλ. Άσκηση 22). Συνοψίζοντας, οδηγούμαστε ποιοτικά στην γραφική παράσταση του Σχήματος 10.



Σχήμα 10: Γραφική παράσταση της N ως προς μη αρνητικά t για διάφορες τιμές του N_0. Εδώ $\tilde{K}_{1,2} = \frac{1}{3}\left(k_1 + k_2 \mp \sqrt{K}\right)$, όπου $K := k_1^2 + k_2^2 - k_1 k_2$.

Άσκηση 22. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του* (ℓ_{thr}).

Άσκηση 23. *Μελετήστε το γραμμικοποιημένο πρόβλημα Cauchy του* (ℓ_{thr}) *στα σημεία ισορροπίας του τελευταίου και αναδείξτε τις πληροφορίες που φέρει σχετικά με την ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας και τις προσεγγίσεις των λύσεων κοντά σε αυτά.*

Άσκηση 24. *Μελετήστε άμεσα το* (ℓ_{thr}) *και όταν $r < 0$, μέσω του μετασχηματισμού αντιστροφής του χρόνου. Ποια η βιολογική ερμηνεία του αντίστοιχου μοντέλου;*

Άσκηση 25. *Μελετήσετε το πρόβλημα Cauchy με μοντέλο ασθενούς επίδρασης Allee*

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN^p\left(1 - \dfrac{1}{k}N\right), & \text{για } r > 0 \text{ και } p > 1 \\ N(t_0) = N_0, \end{cases}$$

ως προς την ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα λύσης, καθώς και ως προς την συμπεριφορά αυτής σε ακραίους χρόνους.

Μοντέλα περισσότερων του ενός πληθυσμών. Περνάμε στην μελέτη της δυναμικής πολλών και αλληλεπιδρόντων πληθυσμών με την χρήση κατάλληλων διαφορικών εξισώσεων αντίστοιχου πλήθους (εξαρτημένων) μεταβλητών.

Οι ευρέως χρησιμοποιούμενες εξισώσεις για την δυναμική μελέτη του εκάστοτε πληθυσμού περιέχουν δύο όρους ως εξής:

1. έναν όρο περιγραφής της δυναμικής του πληθυσμού σε απουσία των υπόλοιπων πληθυσμών.
2. έναν όρο περιγραφής της *αλληλεπίδρασης* του πληθυσμού με τους υπόλοιπους πληθυσμούς.

Συγκεκριμένα, η γενική μορφή της διαφορικής εξίσωσης για την δυναμική μελέτη του πληθυσμού N_i, με $i \in \{1, \ldots, n\}$, μιας ομάδας πλήθους n πληθυσμών, $\{N_j\}_{j=1}^{n}$, έχει ως ακολούθως

$$\frac{\mathrm{d}N_i}{\mathrm{d}t} = \underbrace{f_1(N_i)}_{\text{σε απουσία βιοτικής αλληλεπίδρασης}} + \underbrace{f_2(N_1, \ldots, N_n)}_{\text{βιοτική αλληλεπίδραση}} . \tag{13}$$

Ο πρώτος όρος έχει ήδη συζητηθεί. Ο δεύτερος όρος μελετάται παρακάτω.

Περί αλληλεπίδρασης μεταξύ πληθυσμών. Στη Φύση κανένας οργανισμός δεν ζει σε πλήρη απομόνωση, αλλά αλληλεπιδρά τόσο με τους αβιοτικούς όσο και με τους βιοτικούς παράγοντες του περιβάλλοντός του. Η *αλληλεπίδραση* (*interaction*) ενός οργανισμού με το περιβάλλον του είναι καθοριστικής σημασίας για την επιβίωσή του, αλλά και για την λειτουργία του *οικοσυστήματος* (*ecosytem*) ως ολότητα. Τα φυσικά οικοσυστήματα διαθέτουν πεπερασμένο αριθμό πόρων. Στην προσπάθειά τους να αποκτήσουν πρόσβαση στους πόρους αυτούς, οι οργανισμοί αναπτύσσουν προσαρμογές, ικανές να τους παρέχουν πλεονεκτήματα έναντι των άλλων ατόμων. Όλοι οι γειτονικοί οργανισμοί συμμετέχουν σε *βιοτικές αλληλεπιδράσεις*, σχέσεις δηλαδή που αναπτύσσονται μεταξύ διαφορετικών ειδών.

Όπως ήδη αναφέραμε, φορμαλιστικά οι βιοτικές αλληλεπιδράσεις καθορίζονται στην (13) από την συνάρτηση f_2 του δεξιού μέρους. Κατηγοριοποιούμε την συνάρτηση αυτή της βιοτικής αλληλεπίδρασης με βάση

- το πρόσημό της.
- τον τύπο της.

Πρόσημο. Θετικό πρόσημο για την συνάρτηση f_2 στην (13) υποδηλώνει θετική συνεισφορά της αλληλεπίδρασης στον ρυθμό μεταβολής του πληθυσμού, και αντίστοιχα για αρνητικό. Στην πρώτη περίπτωση λέμε ότι η αλληλεπίδραση έχει *όφελος* (*benefit*) για τον πληθυσμό, ενώ στην δεύτερη *ζημία* (*harm*). Επιπλέον, όταν η παραπάνω συνάρτηση αλληλεπίδρασης είναι απούσα, δηλαδή μηδενική, τότε οι υπόλοιποι πληθυσμοί *δεν έχουν επίδραση* (*no effect*) στον υπό μελέτη πληθυσμό.

Συγκεκριμένα, σε ένα οικοσύστημα *συμβίωσης*[7] (*symbiosis*) δύο πληθυσμών, αναλόγως του πρόσημου της αλληλεπίδρασης για τον κάθε ένα, διακρίνουμε τα εξής:

- *Αμοιβαιότητα* (*Mutualism*). Εμφανίζεται όταν όλα τα είδη που συμμετέχουν σε μία αλληλεπίδραση έχουν όφελος. Σε πολλές περιπτώσεις, τα είδη εξαρτώνται από αυτή τη σχέση και δεν μπορούν να υπάρξουν το ένα χωρίς το άλλο. Αντί του όρου αμοιβαιότητα συχνά χρησιμοποιείται ο όρος *συμβίωση*, ο οποίος, όμως, δηλώνει τη συνύπαρξη διαφορετικών ειδών χωρίς να είναι σαφές αν υπάρχει όφελος ή ζημία.
- *Εκμετάλλευση* (*Exploitation*). Αλληλεπίδραση κατά την οποία το ένα είδος αποκομίζει όφελος σε βάρος του άλλου που αποκομίζει ζημία. Διακρίνουμε τις παρακάτω υποκατηγορίες:
  - *Θήρευση* (*Predation*). Περιγράφει την αλληλεπίδραση κατά την οποία ο *θηρευτής* (*predator*) τρέφεται από το *θήραμά* (*prey*) του.
  - *Φυτοφαγία* (*Herbivory*). Κατανάλωση υλικού φυτών από ζώα.
  - *Παρασιτισμός* (*Parasitism*). Όταν το ένα είδος, γνωστό ως *παράσιτο* (*parasite*), επωφελείται σε βάρος του άλλου, γνωστού ως *ξενιστής* (*host*). Τα παράσιτα μειώνουν την προσαρμοστικότητα των ξενιστών, είτε γιατί καταναλώνουν μέρος των πόρων (*βιοτροφικά*), είτε επειδή τους οδηγούν σε παθολογικές καταστάσεις (*παθογόνα*) και το θάνατο (*νεκροτροφικά παράσιτα*, ή *παρασιτοειδή*).

[7] Οικολογική σχέση μεταξύ ατόμων τουλάχιστον δυο ειδών που ζουν σε άμεση επαφή μεταξύ τους.

- *Ανταγωνισμός* (*Competition/Antagonism*). Η προσαρμοστικότητα ενός ατόμου μειώνεται από την παρουσία του άλλου, έτσι ώστε και τα δύο να έχουν ζημία. Τα είδη διεκδικούν έναν τουλάχιστον κοινό πόρο. Ο ανταγωνισμός μπορεί να εκφραστεί είτε άμεσα με επαφή (*contact competition*), είτε έμμεσα με τη δράση ουσιών (*chemical competition*). Μερικά είδη εφαρμόζουν στρατηγικές ταχείας ή/και μεγάλης ανάπτυξης ώστε να υπερκεράσουν τους ανταγωνιστές τους (*ανταγωνισμός υπεραύξησης*). Ειδικά, όσο αφορά τον ανταγωνισμό για το χώρο (*χωροκρατικός ανταγωνισμός* (*territorial competition*)), ιδιαίτερο ενδιαφέρον έχουν οι στρατηγικές κάλυψης του κενού χώρου (*preemptive competition*). Ο ανταγωνισμός μπορεί να διακριθεί περιγραφικά σε δύο κατηγορίες:

  - Οι πόροι μοιράζονται στα άτομα και κανένα από αυτά δεν παίρνει ικανή ποσότητα για την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή του (*scramble competition*).
  - Ικανές ποσότητες πόρων για την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή διεκδικούνται και θα κερδηθούν από τα τελικώς επικρατούντα άτομα, ενώ τα πιο αδύναμα θα τις στερούνται (*contest competition*). Ένα βήμα παραπέρα, και έχουμε την έννοια του *ανταγωνιστικού αποκλεισμού* (*competitive exclusion*) (ή γνωστού και ως νόμου του Gause) όπου δυο είδη ανταγωνίζονται για πανομοιότυπη *οικοθέση*[8] (*niche*), δεν μπορούν να συνυπάρξουν σε σταθερές τιμές των πληθυσμών τους, και τελικά το ένα είδος θα οδηγήσει το άλλο σε εξαφάνιση. Να σημειωθεί ότι κατά τον *διαχωρισμό οικοθέσης* (*niche partitioning/differentiation/segregation/separation*), ανταγωνιζόμενα είδη χρησιμοποιούν διαφορετικά το περιβάλλον, έτσι ώστε να βοηθηθούν να συνυπάρξουν.

  Μπορούμε επίσης να διακρίνουμε τον ανταγωνισμό σε δύο άλλες κατηγορίες:

  - *Ανταγωνισμός κατανάλωσης* (*consumptive competition*), όταν η αλληλεπίδραση μεταξύ των ανταγωνιζόμενων ατόμων είναι έμμεση και αφορά απλά στη μείωση της διαθεσιμότητας ενός πόρου λόγω της χρήσης του από τα υπόλοιπα άτομα του πληθυσμού.
  - *Ανταγωνισμός παρεμβολής* (*interference competition*), όπου υπάρχει άμεση αλληλεπίδραση των ατόμων, δηλαδή ένα άτομο προλαβαίνει ένα άλλο στην κατάκτηση και την εκμετάλλευση των πόρων, με αποτέλεσμα να απαγορεύει στο άλλο την πρόσβαση στους αναζητούμενους πόρους, ή να παρεμβαίνει δυσμενώς στην ανάπτυξή του.

  Τονίζεται ότι ο *ενδοειδικός* και ο *διαειδικός* ανταγωνισμός παίζουν ουσιαστικό ρόλο στην *φυσική επιλογή* (*natural selection*) που προκαλεί την *εξέλιξη* (*evolution*) των ειδών. Τα είδη που είναι λιγότερο ικανά να ανταγωνίζονται είτε προσαρμόζονται - αναπτύσσοντας ανοχή - είτε εξαφανίζονται.

- *Συσσιτισμός* (*Commensalism*). Η κατάσταση που ωφελεί έναν μόνο οργανισμό, ενώ ο άλλος δεν υφίστανται καμία επίπτωση.

- *Αλληλοπάθεια* (*Amensalism*). Η μείωση της επιτυχίας του ενός είδους, χωρίς τα άλλα είδη να έχουν όφελος, ή να υφίστανται ζημία.

- *Ουδετερότητα* (*Neutralism*). Η σχέση δύο ειδών που, ενώ αλληλεπιδρούν μεταξύ τους, δεν επηρεάζουν το ένα το άλλο. Πλήρης ουδετερότητα δεν υφίσταται στη Φύση και ουσιαστικά ο όρος χρησιμοποιείται για καταστάσεις με αμελητέα αποτελέσματα αλληλεπιδράσεων.

Συνοψίζοντας, έχουμε τον παρακάτω πίνακα για τον χαρακτηρισμό της αλληλεπίδρασης δύο πληθυσμών, N_1 και N_2, με βάση το πρόσημο της επίδρασης που έχει στον καθένα:

N_2 \ N_1	+	0	−
+	Αμοιβαιότητα	Συσσιτισμός	Εκμετάλλευση
0	Συσσιτισμός	Ουδετερότητα	Αλληλοπάθεια
−	Εκμετάλλευση	Αλληλοπάθεια	Ανταγωνισμός

[8] Ή αλλιώς *οικολογικός θώκος*, ή *βιοθέση*, ονομάζεται το σύνολο των αβιοτικών και βιοτικών παραμέτρων του περιβάλλοντος που αξιοποιεί ένα είδος, δηλαδή το σύνολο των συνθηκών, πόρων και αλληλεπιδράσεων που χρειάζεται (ή που μπορεί να χρησιμοποιήσει).

Τύπος. Έχουν προταθεί και μελετηθεί αρκετές μορφές της συνάρτησης f_2 στην (13), κάθε μία από τις οποίες έχει ξεχωριστές ιδιότητες. Εδώ θα δούμε τις ευρέως χρησιμοποιούμενες μη μηδενικές τέτοιες μορφές. Την βάση για τον διαχωρισμό τους αποτελεί η *συναρτησιακή απόκριση* (*functional response*), r_i, του πληθυσμού N_i στην μεταβολή των πληθυσμών της ομάδας $\{N_j\}_{j=1}^n \setminus \{N_i\}$, που δεν είναι άλλος από τον ρυθμό αλληλεπίδρασης του πρώτου πληθυσμού ως προς τους λοιπούς υπό μελέτη πληθυσμούς, δηλαδή

$$r_i = \frac{\partial^{n-1} f_2}{\partial N_1 \cdots \widehat{\partial N_i} \cdots \partial N_n}, \tag{14}$$

όπου το σύμβολο $\widehat{\partial N_i}$ υποδηλώνει παράλειψη διαφόρισης ως προς N_i. Και αυτό γιατί, κάνοντας την συνήθη υπόθεση ότι η r_i της (14) εξαρτάται μόνο από το N_i, δηλαδή

$$r_i = r_i(N_i),$$

τότε άμεσα προκύπτει ότι αυτή εν τέλει καθορίζει και τον τύπο της f_2 όταν (ως συνήθως) $n = 2$ ή πιο γενικά όταν από την ομάδα $\{N_j\}_{j=1}^n$ των πληθυσμών μόνο δύο είναι διακεκριμένοι.

Έτσι, σε ό,τι αφορά την μορφή της βιοτικής αλληλεπίδρασης, f_2, έχουμε τους εξής τύπους συναρτησιακής απόκρισης, η χρήση των οποίων στην Οικολογία οφείλεται στον, ή σχετίζεται με τον, Holling.

Τύπος I. Η απλούστερη συναρτησιακή απόκριση χαρακτηρίζεται από την γραμμική σχέση

$$|r_i(N_i)| = \alpha N_i, \text{ όπου } \alpha > 0, \tag{15}$$

και ονομάζεται *συναρτησιακή απόκριση τύπου I του Holling*. Αυτή είναι η συναρτησιακή απόκριση που θεωρήθηκε από τους Lotka και Volterra στην κλασική θεωρητική τους δουλειά επί των αλληλεπιδράσεων πληθυσμών θηρευτών και θηραμάτων, την οποία θα μελετήσουμε ενδελεχώς παρακάτω.

Ας δούμε πώς καταλήγουμε στον παραπάνω τύπο, όταν για παράδειγμα η βιοτική αλληλεπίδραση αφορά την θήρευση ενός πληθυσμού θηραμάτων N_1 από ένα πληθυσμό θηρευτών N_2:
Η κεντρική θεώρηση έχει ως εξής: τα θηράματα είναι ομογενώς κατανεμημένα στον χώρο, η ταχύτητα αναζήτησης είναι ανάλογη (με σταθερά $k > 0$) του πλήθους των θηραμάτων, και επίσης η θήρευση ολοκληρώνεται με την σύλληψη του θηράματος. Έτσι, όταν ένας θηρευτής βρίσκεται στην περιοχή και σε αναζήτηση για χρονικό διάστημα T (οσοδήποτε μικρό), τότε θα έρθει σε επαφή με kTN_1 στο πλήθος θηράματα. Από τα θηράματα αυτά, μόνο ένα κλάσμα d θα συλλάβει και θα αξιοποιήσει. Τελικά, σε χρόνο T θα θηρεύσει $dkTN_1$ στο πλήθος θηράματα, οπότε προκύπτει η (15) με $\alpha = dk$, και συγκεκριμένα $r_1(N_1) = -dkN_1$.
Παρόμοια είναι και η παρακάτω θεώρηση. Κάθε στοιχείο του υπό μελέτη οικοσυστήματος (είτε θηρευτής είτε θήραμα) έρχεται κατά μέσο όρο αντιμέτωπο $m(t)$ φορές ανά μονάδα χρόνου με ένα άλλο στοιχείο αυτού, κάθε χρονική στιγμή t. Κάνοντας την πρώτη υπόθεση ότι οι πληθυσμοί των θηραμάτων και των θηρευτών είναι ομογενώς αναμεμειγμένοι στο οικοσύστημα, τότε σε αυτές τις «συναντήσεις» $\frac{N_1(t)}{N_1(t)+N_2(t)}$ είναι η πιθανότητα ένας θηρευτής να έρθει αντιμέτωπος με ένα θήραμα, κάθε χρονική στιγμή t. Επίσης, σε αυτές τις συναντήσεις, η πιθανότητα αποκόμισης ζημίας για την αναπαραγωγή κάθε θηράματος κάθε χρονική στιγμή t είναι $\varpi_{\text{ζημία/συνάντηση}}(t)$. Άρα η μείωση του ρυθμού μεταβολής του πλήθους των θηραμάτων λόγω ύπαρξης θηρευτών κάθε χρονική στιγμή t είναι

$$\frac{m(t)\varpi_{\text{ζημία/συνάντηση}}(t)}{N_1(t) + N_2(t)} N_1(t)N_2(t).$$

Κάνοντας έτσι και τη δεύτερη υπόθεση ότι

$$\frac{m\,\varpi_{\text{ζημία/συνάντηση}}}{N_1 + N_2} \equiv \alpha > 0,$$

οδηγούμαστε στο ότι ο ρυθμός μεταβολής του N_1 εξαρτάται με τον πλέον απλό τρόπο από το γινόμενο N_1N_2, δηλαδή γραμμικά, με γραμμικό συντελεστή $-\alpha$. Έπεται έτσι η (15).

Τονίζουμε ότι ο τύπος I του Holling μεταφέρεται με αντίστοιχα επιχειρήματα τόσο στην Επιδημιολογία όσο και στην Χημική Κινητική. Μάλιστα, η συλλογιστική πορεία και ο παραπάνω τύπος

στο οποίο οδηγούμαστε μέσω αυτής περιγράφονται στην βιβλιογραφία ως ***νόμος δράσης της μάζας***[9] (*law of mass action*).

Ωστόσο, όσο κι αν είναι απλή και όσο κι αν χρησιμοποιείται ευρύτατα, η (15) δέχεται κριτική λόγω της απεριόριστης αύξησης (της απόλυτης τιμής) του r με την αύξηση του N_i. Για παράδειγμα, κανένα ζώο δεν μπορεί να καταναλώνει όλο και ταχύτερα, όσο αυξάνεται η παροχή τροφής. Υπάρχει όριο στο πόσο μπορεί να καταναλώσει, μιας και κάποια στιγμή θα επέλθει *κορεσμός* (*saturation*). Ο επόμενος τύπος λαμβάνει υπόψη αυτή την παράμετρο.

Τύπος II. Πιθανότατα, η ευρύτερα χρησιμοποιούμενη καταστατική σχέση στην οικολογία πληθυσμών είναι η κυρτοειδής καμπύλη, δηλαδή η αύξουσα και κορεσμένη (δηλαδή με πεπερασμένο θετικό όριο καθώς $N \to \infty$) συναρτησιακή απόκριση

$$|r_i(N_i)| = \frac{\alpha N_i}{\beta + N_i}, \text{ όπου } \alpha, \beta > 0, \tag{16}$$

η οποία ονομάζεται *συναρτησιακή απόκριση τύπου II του Holling*. Ιστορικά, οι Michaelis και Menten πρότειναν το 1913 μια παρόμοια σχέση μεταξύ του ρυθμού μιας ενζυμικής αντίδρασης και της συγκέντρωσης του υποστρώματος που προκαλεί μείωση του ρυθμού αυτού, ωστόσο οι Briggs και Haldane στα μέσα της δεκαετίας του 1920 εξήγαγαν το προηγούμενο αποτέλεσμα στη βάση της χημικής κινητικής. Στα τέλη της δεκαετίας του 1950, ο Monod προσάρμοσε την (16) για την μοντελοποίηση της βακτηριακής αύξησης. Ο Holling, το 1959, ήταν ο πρώτος που χρησιμοποίησε την (16) στην Οικολογία και την δυναμική θηρευτή-θηράματος.

Ας δούμε πώς καταλήγουμε στον παραπάνω τύπο, πάλι υπό το πρίσμα του παραδείγματος ενός πληθυσμού θηραμάτων N_1 και ενός θηρευτών N_2:
Η ουσιαστική διαφορά με την προηγούμενη περίπτωση είναι η υπόθεση ότι η θήρευση δεν ολοκληρώνεται με την σύλληψη του θηράματος, αλλά ότι ο θηρευτής χρειάζεται και επιπλέον χρόνο για να μεταχειριστεί το συλληφθέν θήραμα (κατανάλωση και πέψη). Έτσι, ο χρόνος T κατά τον οποίο ένας θηρευτής θηρεύει γράφεται ως $T = T_\alpha + T_\mu$, όπου T_α ο χρόνος αναζήτησης και T_μ ο χρόνος μεταχείρισης των θηραμάτων. Υποθέτοντας ότι ο χρόνος μεταχείρισης κάθε θηράματος είναι σταθερός και ίσος με h, τότε έχουμε ότι $T_\mu = hR$, όπου R ο συνολικός αριθμός θηραμάτων που συλλαμβάνει ο θηρευτής, και έτσι $T_\alpha = T - hR$. Αντικαθιστώντας την τελευταία σχέση στον τύπο $R = dkT_\alpha N_1$, όπως αυτός προέκυψε κατά την εξαγωγή της (15), θα έχουμε ότι

$$r_1(N_1) = -\frac{R(N_1)}{T} = -\frac{dkN_1}{1 + dkhN_1},$$

δηλαδή την (16).
Ένας εναλλακτικός τρόπος για την εξαγωγή του τύπου II του Holling είναι, αντί της θεώρησης του χρόνου μεταχείρισης σε αντιδιαστολή με τον χρόνο αναζήτησης, να επιμείνουμε στην υπόθεση ότι η θήρευση ολοκληρώνεται με την σύλληψη του θηράματος, άλλα επιπλέον να θεωρούμε την ύπαρξη κι άλλης πηγής τροφής για τους θηρευτές εκτός του υπό μελέτη πληθυσμού θηραμάτων. Συγκεκριμένα, αν κάθε χρονική στιγμή t ένας θηρευτής θηρεύει $n(t)$ θηράματα, τότε ο κίνδυνος για τα θηράματα υπολογίζεται ως $\frac{n(t)N_2(t)}{N_1(t)}$, κάθε χρονική στιγμή. Αν επιπλέον υποθέσουμε την ύπαρξη κι άλλου πληθυσμού θηραμάτων, $N_3(t)$, για τους θηρευτές, τότε ο παραπάνω κίνδυνος γίνεται $\frac{n(t)N_2(t)}{N_3(t)+N_1(t)}$. Πολλαπλασιάζοντας με $\frac{N_1(t)}{N_2(t)}$ την πιθανότητα αυτή, τότε παίρνουμε την (16) αν θεωρήσουμε τα n και N_3 σταθερά ως προς το t.

Τύπος III. Η (16) έχει γενικευθεί σε πολλές κατευθύνσεις.

Η «κλασική» γενίκευση είναι η σιγμοειδής καμπύλη που δίνεται από την σχέση

$$|r_i(N_i)| = \frac{\alpha N_i^2}{\gamma + N_i^2} \text{ όπου } \alpha, \gamma > 0, \tag{17}$$

[9] Περιγραφικά, στην Χημεία, σύμφωνα με τον νόμο δράσης της μάζας, ο ρυθμός οποιασδήποτε αντίδρασης είναι ανάλογος με το γινόμενο της επιμέρους μάζας των ουσιών που αντιδρούν, με κάθε επιμέρους τμήμα υψωμένο σε μια δύναμη ίση με το συντελεστή που εμφανίζεται στη χημική εξίσωση. Ο νόμος αυτός «μεταφέρεται» τόσο στην Επιδημιολογία όσο και στην Οικολογία. Στην πρωτοποριακή δουλειά του Lotka, το 1925, γίνεται συχνά χρήση του ανάλογου αυτού του νόμου στη δυναμική πληθυσμών: οι ομογενείς πληθυσμοί οργανισμών υποτίθεται ότι αποτελούνται από ένα είδος και περιγράφονται από μια μεταβλητή, την πυκνότητα. Οι διαφορές στην ηλικία, το φύλο, τον γονότυπο, τον φαινότυπο κ.λπ. αγνοούνται. Σε τέτοια μοντέλα, υποτίθεται ότι οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ πληθυσμών συμβαίνουν με ρυθμούς ευθέως ανάλογους με το γινόμενο των πυκνοτήτων των πληθυσμών. Η μεταβλητή πυκνότητας για πληθυσμούς είναι ταυτόσημη με τη μεταβλητή συγκέντρωσης για χημικές ουσίες.

και συνήθως αποκαλείται *συναρτησιακή απόκριση τύπου III του Holling*. Σημειώνουμε ότι οι περιπτώσεις με συναρτησιακές αποκρίσεις τις (15) και (16) εισήχθηκαν από τον Holling το 1959, ενώ η (17) - αν και τρόπον τινά μελετήθηκε από τον Holling το 1965 - ουσιαστικά εισήχθη από τον Real το 1977. Η εξαγωγή της (17) μπορεί να γίνει με αντίστοιχο τρόπο με αυτόν της (16). Ο παραπάνω τύπος ισχύει, παραδείγματος χάρη, για θηρευτές που χρειάζεται να έχουν ιδεατά σχηματίσει την εικόνα του θηράματος πριν αποκτήσουν ενδιαφέρον προς αυτό. Έτσι, για μικρό πλήθος θηραμάτων υπάρχει μικρό ενδιαφέρον και άρα μικρή θήρευση, ενώ καθώς το πλήθος αυξάνεται ο θηρευτής ξεκινά και αντιλαμβάνεται την αφθονία τους.

Μια άλλη γενίκευση δίνεται από τη συναρτησιακή απόκριση

$$|r_i(N_i)| = \frac{\alpha N_i^p}{\gamma + N_i^p} \text{ όπου } \alpha, \gamma > 0 \text{ και } p > 1. \tag{18}$$

Αυτή η μορφή χρησιμοποιείται από θεωρητικούς οικολόγους, που επιτρέπουν στο p να μεταβάλλεται και μελετούν το αποτέλεσμα αυτής της μεταβολής στη δυναμική πληθυσμών.

Μια επιπλέον γενίκευση δίνεται από τη λεγόμενη *γενικευμένη συναρτησιακή απόκριση τύπου III του Holling*

$$|r_i(N_i)| = \frac{\alpha N_i^2}{\gamma N_i^2 + \beta N_i + 1} \text{ όπου } \alpha, \gamma > 0 \text{ και } \beta > -2\gamma^{\frac{1}{2}}. \tag{19}$$

Τύπος IV. Η ακόλουθη, μη μονότονη, συναρτησιακή απόκριση

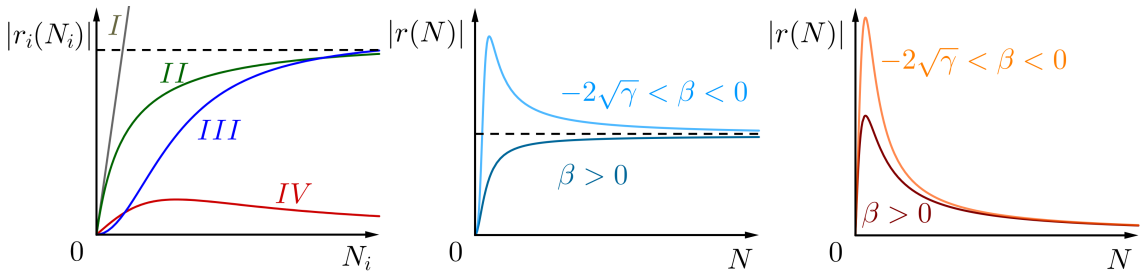
$$|r_i(N_i)| = \frac{\alpha N_i}{\gamma + N_i^2} \text{ όπου } \alpha, \gamma > 0, \tag{20}$$

ουσιαστικά προτάθηκε από τον Andrews το 1968 και έχει έκτοτε βρει σημαντικές εφαρμογές στη δυναμική πληθυσμών. Ονομάζεται *συναρτησιακή απόκριση Holling τύπου IV*.

Μια γενίκευση της (20) δίνεται από τη συναρτησιακή απόκριση

$$|r_i(N_i)| = \frac{\alpha N_i}{\gamma N_i^2 + \beta N_i + 1} \text{ όπου } \alpha, \gamma > 0 \text{ και } \beta > -2\gamma^{\frac{1}{2}}. \tag{21}$$

Η (21) ονομάζεται γενικευμένη συναρτησιακή απόκριση τύπου IV του Holling.



(α′) Τύποι Holling. (β′) Γενικευμένος τύπος Holling III. (γ′) Γενικευμένος τύπος Holling IV.

Σχήμα 11: Τύποι Holling συναρτησιακών αποκρίσεων και οι γενικευμένοι ανάλογοι των τύπων III και IV.

Μαθηματικό Υπόβαθρο:

Ανάλυση ευστάθειας αυτόνομων προβλημάτων (συνέχεια): Γραμμικοποίηση. Θεωρούμε αυτόνομο πρόβλημα (πC) και υποθέτουμε ότι y^* είναι μεμονωμένο σημείο ισορροπίας του μοντέλου, δηλαδή $f(y^*) = 0$, και επίσης $f \in C^1(U; \mathbb{R}^n)$ όπου $U \subseteq S_2$ ανοικτή περιοχή του y^* εντός του χώρου φάσης S_2. Το *γραμμικοποιημένο* πρόβλημα Cauchy του αυτόνομου (πC) στο σημείο y^* αποτελεί το πρόβλημα

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}(t) = J(y^*)x(t) \\ x(t_0) = x_0, \end{cases}$$

όπου $J(y^*) \coloneqq Df(y^*)$ ο πίνακας Jacobi της f στο y^*, δηλαδή

$$Df(y^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial y_1}(y^*) & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial y_n}(y^*) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial y_1}(y^*) & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial y_n}(y^*) \end{pmatrix}.$$

Σημειώνουμε ότι για $n = 1$, προφανώς, ο πίνακας Jacobi εκφυλίζεται στην συνήθη παράγωγο, δηλαδή

$$J(y^*) \equiv \frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}y}(y^*), \text{ όταν } n = 1.$$

Το γραμμικό πρόβλημα αυτό προκύπτει μέσω ενός μετασχηματισμού μεταφοράς σε συνδυασμό με το ανάπτυγμα Taylor. Πράγματι, θέτοντας

$$x(t) \coloneqq y(t) - y^*, \ \forall t \in \mathcal{I}, \text{ και } x_0 \coloneqq y_0 - y^*,$$

τότε το αυτόνομο (πC) γίνεται

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}(t) = f(x(t) + y^*) \\ x(t_0) = x_0, \end{cases}$$

και αναπτύσσοντας κατά Taylor γύρω από το $0 \in \mathbb{R}^n$ έχουμε

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}(t) = J(y^*)x(t) + g(x(t)) \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \qquad \text{όπου } g(s) = o(|s|), \text{ καθώς } s \to 0,$$

ή αλλιώς

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}(t) = J(y^*)\,(y(t) - y^*) + g(y(t) - y^*) \\ y(t_0) = y_0, \end{cases} \qquad \text{όπου } g(s) = o(|s|), \text{ καθώς } s \to 0,$$

Όπως θα δούμε αμέσως μετά, *υπό προϋποθέσεις* το παραπάνω γραμμικό πρόβλημα δίνει πληροφορίες για την ευστάθεια των λύσεων y του εν γένει μη γραμμικού αυτόνομου (πC) για αρχικές τιμές «κοντά» στο y^*, κάτι που διευκολύνει ιδιαίτερα τη μελέτη μας. Πρώτα όμως, ένα σημείο ισορροπίας y^* ενός αυτόνομου (πC) λέγεται *υπερβολικό* ανν κάθε ιδιοτιμή του $J(y^*)$ έχει μη μηδενικό πραγματικό μέρος, και εύκολα διαπιστώνουμε μέσω του θεωρήματος αντίστροφης απεικόνισης ότι ένα υπερβολικό σημείο ισορροπίας είναι πάντα μεμονωμένο.

Θεώρημα 26 (Lyapunov-Poincaré, ή αλλιώς, γραμμικοποίηση)**.** *Έστω y^* μεμονωμένο σημείο ισορροπίας ενός αυτόνομου (πC) με $f \in C^1(U; \mathbb{R}^n)$ όπου $U \subseteq S_2$ ανοικτή περιοχή του y^* εντός του χώρου φάσης S_2.*

1. *Έστω, επιπλέον, ότι το y^* είναι υπερβολικό. Αν όλες οι ιδιοτιμές του $J(y^*)$ έχουν αρνητικά (θετικά) πραγματικά μέρη, τότε το y^* είναι θετικά (αρνητικά) ασυμπτωτικά ευσταθές. Μάλιστα, ισχύει η τοπική προσέγγιση*

   $$y(t, y_0) = y^* + x(t, y_0 - y^*) + o(|y_0 - y^*|), \text{ καθώς } y_0 \to y^*, \ \forall t \in \mathcal{I} \cap [t_0, \infty) \ \ (\forall t \in \mathcal{I} \cap (-\infty, t_0]),$$

   όπου x η λύση του αντίστοιχου γραμμικοποιημένου προβλήματος.

2. *Αν μία ιδιοτιμή του $J(y^*)$ έχει θετικό (αρνητικό) πραγματικό μέρος, τότε το y^* (ασχετώς με αν είναι υπερβολικό ή όχι) είναι θετικά (αρνητικά) ασταθές.*

3. *Αν όλες οι ιδιοτιμές του $J(y^*)$ έχουν μη θετικά (αρνητικά) πραγματικά μέρη και, επιπλέον, υπάρχει τουλάχιστον μία ιδιοτιμή με μηδενικό πραγματικό μέρη, τότε αυτή η πληροφορία δεν αρκεί για να αποφανθούμε σχετικά με την θετική (αρνητική) ευ/α-στάθεια του y^*.*

Σημειώνουμε ότι για $n = 1$, η μοναδική ιδιοτιμή, λ, του πίνακα Jacobi είναι ο ίδιος ο πίνακας, δηλαδή

$$\lambda \equiv J(y^*) \equiv \frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}y}(y^*), \text{ όταν } n = 1.$$

Και αυτό γιατί, εξ ορισμού, οι ιδιοτιμές λ του $J(y^*)$ είναι η λύσεις της χαρακτηριστικής εξίσωσης (χαρακτηριστικού πολυώνυμου, εδώ)

$$\det(J(y^*) - \lambda \mathbb{I}_n) = 0,$$

η οποία εκφυλίζεται στην

$$\frac{\mathrm{d}f}{\mathrm{d}y}(y^*) - \lambda = 0,$$

καθώς, για $n = 1$, η ορίζουσα ενός πίνακα εκφυλίζεται στην ταυτοτική συνάρτηση, δηλαδή

$$\det \equiv \mathrm{id}, \text{ όταν } n = 1,$$

και επίσης προφανώς $\mathbb{I}_1 = 1$.

Μάλιστα, στην περίπτωση της υπερβολικότητας του y^* ισχύει ένα ισχυρό τοπολογικό αποτέλεσμα.

Θεώρημα 27 (Hartman-Grobman, ή αλλιώς, γραμμικοποίηση)**.** *Έστω y^* υπερβολικό σημείο ισορροπίας ενός αυτόνομου (πC) με $f \in C^1(U; \mathbb{R}^n)$ όπου $U \subseteq S_2$ ανοικτή περιοχή του y^* εντός του χώρου φάσης S_2. Τότε υπάρχουν $U_1 \subseteq U$ και $U_2 \subseteq \mathbb{R}^n$ ανοικτές περιοχές του y^* και 0, αντίστοιχα, καθώς και ομοιομορφισμός $H\colon U_1 \to U_2$, τέτοια ώστε για κάθε $y_0 \in U_1$ να υπάρχει $\mathcal{I} = \mathcal{I}(y_0) \subseteq \mathbb{R}$ ανοικτή περιοχή του t_0, τέτοια ώστε να ισχύει ότι*

$$H(y(t, y_0)) = x(t, H(y_0)), \ \forall y_0 \in U_1 \text{ και } \forall t \in \mathcal{I},$$

όπου x η λύση του αντίστοιχου γραμμικοποιημένου προβλήματος.

Διαισθητικά, το παραπάνω αποτέλεσμα μας λέει ότι η εικόνα των λύσεων ενός αυτόνομου (πC) «κοντά» σε υπερβολικό σημείο ισορροπίας y^*, μοιάζει με «παραμορφωμένη» - κατά συνεχή τρόπο - εικόνα των λύσεων του αντίστοιχου γραμμικοποιημένου προβλήματος «κοντά» στο 0.

Διάλεξη 4

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

   Δυναμικά μοντέλα πολλών πληθυσμών (συνέχεια): Βασικό μοντέλο Lotka-Volterra

2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

   (α΄) Ανάλυση ευστάθειας αυτόνομων προβλημάτων (συνέχεια):
   - i. Γραμμικά προβλήματα στον $\mathbb{R}^2$
   - ii. Συνάρτηση Lyapunov

   (β΄) Περιοδικές λύσεις αυτόνομων προβλημάτων και κλειστές τροχιές στον χώρο φάσης

Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας:

Βασικό μοντέλο Lotka-Volterra. Εδώ θα μελετήσουμε ένα θεμελιώδες μοντέλο αλληλεπίδρασης πληθυσμών, και συγκεκριμένα ένα μοντέλο θηρευτή-θηράματος, το σύστημα εξισώσεων Lotka-Volterra.

Στην αμιγώς μαθηματική κλασική βιβλιογραφία το βασικό μοντέλο θηρευτή-θηράματος αποδιδόταν μερικές φορές αποκλειστικά στον Volterra, ο οποίος το χρησιμοποίησε για να αναλύσει τις παρατηρήσεις ενός βιολόγου θαλάσσιας πανίδας και μελλοντικού γαμπρού του. Ωστόσο, κάποια από τα αποτελέσματα της συγκεκριμένης δουλειάς του Volterra στην Μαθηματική Βιολογία που δημοσιεύθηκε το 1926 είχαν προβλεφθεί από τον Lotka, ο οποίος ανέπτυξε και εξέτασε τις ίδιες εξισώσεις (οι οποίες μπορούν να θεωρηθούν ως μία πολυδιάστατη γενίκευση της λογιστικής εξίσωσης Verhulst) το 1920 σε εργασία του για την μελέτη ενός χημικού μοντέλου αυτοκαταλυόμενων χημικών αντιδράσεων σχετικά με τις χημικές αντιδράσεις και την κατάλυσή τους), καθώς επίσης το 1925 σε βιβλίο του ως ένα πληθυσμιακό μοντέλο θηρευτή-θηράματος. Αυτό το χημικό μοντέλο του 1920 (που ουσιαστικά αποτελεί το το βασικό μοντέλο θηρευτή-θηράματος που θα εξετάσουμε και εδώ) αναφέρεται στην χημική βιβλιογραφία και ως δεύτερος χημικός μηχανισμός Lotka (βλ., αργότερα, Άσκηση 81), σε αντιδιαστολή με τον πρώτο χημικό μηχανισμό Lotka (βλ., αργότερα, ($L1$)) που αποτελεί μια αρχική μορφή του παραπάνω μοντέλου και είχε ήδη αξιοποιηθεί το 1910, από τον ίδιο, επίσης για τη μελέτη αυτοκαταλυόμενων χημικών αντιδράσεων.

Έστω λοιπόν ότι έχουμε ένα απλό οικοσύστημα όπου x το πλήθος των θηραμάτων (πρόβατα, λαγοί κ.α.) και y το πλήθος των θηρευτών (λύκοι, αλεπούδες, κυνηγοί κ.α.), συναρτήσει του χρόνου t (οι συναρτήσεις αυτές υποθέτουμε ότι είναι τουλάχιστον διαφορίσιμες). Κατά την κατασκευή του μοντέλου, κάνουμε τις ακόλουθες υποθέσεις:

1. Κατά την απουσία θηρευτών το πλήθος των θηραμάτων αυξάνεται με ρυθμό ανάλογο του πλήθους τους, δηλαδή
$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \alpha x, \text{ όπου } \alpha > 0, \text{ όταν } y \equiv 0.$$

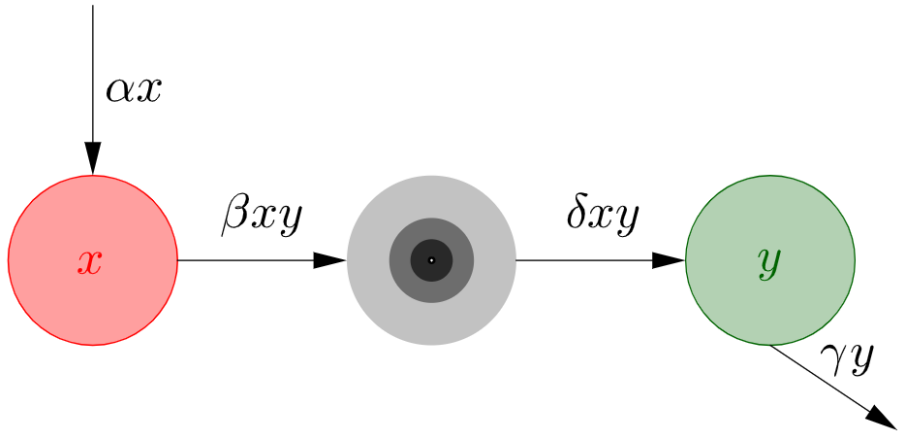
2. Αντίστοιχα, κατά την απουσία θηραμάτων (τροφής) το πλήθος των θηρευτών μειώνεται με ρυθμό ανάλογο του πλήθους, δηλαδή
$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = -\gamma y, \text{ όπου } \gamma > 0, \text{ όταν } x \equiv 0.$$

3. Υπάρχει αλληλεπίδραση τύπου I του Holling μεταξύ των δύο πληθυσμών, με αντίστοιχη επίδραση στον καθένα, και έτσι οι ρυθμοί μεταβολής εξαρτώνται με τον πλέον απλό τρόπο από το γινόμενο xy, δηλαδή γραμμικά, με γραμμικό συντελεστή $\delta > 0$ για το ρυθμό μεταβολής του y και $-\beta < 0$ για τον αντίστοιχο του x.

Συνοψίζοντας, οδηγούμαστε στις εξισώσεις

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \alpha x - \beta xy \tag{22α'}$$

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = -\gamma y + \delta xy. \tag{22β'}$$



Σχήμα 12: Διάγραμμα ροών του μοντέλου (22). Μας είναι αδιάφορη η σχέση μεταξύ του β και του δ της αλληλεπίδρασης.

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Συνεπώς, το πρόβλημα Cauchy της δυναμικής των πληθυσμών των θηρευτών και θηραμάτων είναι το εξής:

Με δεδομένα $x_0, y_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(x, y) \colon \mathcal{I} \to [0, \infty)^2$, τέτοια ώστε η (x, y) να ικανοποιεί τόσο το σύστημα εξισώσεων (22) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$. (PP)

Ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και συνεχούς από τα αρχικά δεδομένα λύσης του γενικού προβλήματος. Ανεξάρτητα από το πρόσημο των x_0 και y_0, κάνουμε χρήση κλασικών θεωρημάτων για να εξάγουμε ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα[10] λύσης

$$(x^\diamond, y^\diamond) \colon (-\varepsilon_1, \varepsilon_2) \to \mathbb{R}^2, \text{ όπου } 0 < \varepsilon_1, \varepsilon_2 \leq \infty,$$

για το εξής βοηθητικό γενικό πρόβλημα:

Με δεδομένα $x_0, y_0 \in \mathbb{R}$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(x, y) \colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^2$, τέτοια ώστε η (x, y) να ικανοποιεί τόσο το (22) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$. $(PP^\diamond)$

Αναλλοίωτα σύνολα, καλή τοποθέτηση του αρχικού προβλήματος και ομαλότητα της λύσης του.

i. Αν η αρχική τιμή βρίσκεται πάνω σ'έναν από τους δυο άξονες, δηλαδή αν $x_0 = 0$ ή $y_0 = 0$, τότε μία λύση του $(PP^\diamond)$ είναι η

$$(x(t), y(t)) = \left(0, y_0 \mathrm{e}^{-\gamma t}\right), \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2),$$

ή, η

$$(x(t), y(t)) = \left(x_0 \mathrm{e}^{\alpha t}, 0\right), \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2),$$

αντίστοιχα. Από την μοναδικότητα έχουμε ότι αυτή θα είναι η (μοναδική) λύση.

[10] Για την ακρίβεια, η εξάρτηση αυτή είναι ομαλή.

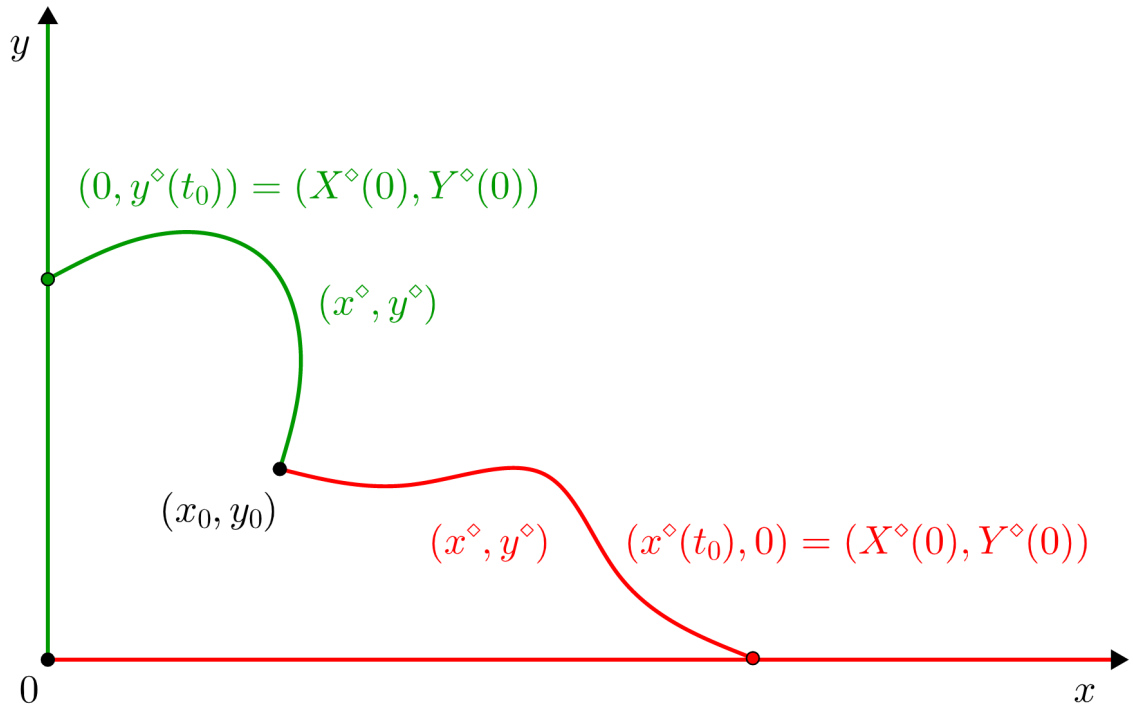
ii. Αν $x_0, y_0 > 0$, τότε $x^\diamond(t), y^\diamond(t) > 0$ για κάθε $t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$. Πράγματι, έστω ότι ισχύει το αντίθετο, δηλαδή υπάρχει $t_0 \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ τέτοιο ώστε είτε $x^\diamond(t_0) = 0$ ή $y^\diamond(t_0) = 0$, είτε $x^\diamond(t_0) < 0$ ή $y^\diamond(t_0) < 0$, Λόγω της συνέχειας της λύσης, μπορούμε να περιοριστούμε στην περίπτωση όπου $x^\diamond(t_0) = 0$ ή $y^\diamond(t_0) = 0$. Τότε, ορίζοντας τις $\varphi\colon (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0) \to (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ και $(X^\diamond, Y^\diamond)\colon (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0) \to \mathbb{R}^2$ ως

$$\varphi(t) := t + t_0, \text{ για κάθε } t \in (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0) \text{ και}$$
$$(X^\diamond, Y^\diamond) := (x^\diamond \circ \varphi, y^\diamond \circ \varphi),$$

δείχνουμε εύκολα ότι η $(X^\diamond, Y^\diamond)$ είναι η μοναδική μεγιστική λύση για το πρόβλημα

Με δεδομένα $x_0, y_0 \in \mathbb{R}$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(x, y)\colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}^2$, τέτοια ώστε η (x, y) να ικανοποιεί τόσο το (22) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$, όσο και την $(x(0), y(0)) = (x^\diamond(t_0), y^\diamond(t_0))$.

Ωστόσο, επιχειρηματολογώντας όπως στην περίπτωση i., έχουμε ότι



Σχήμα 13: Για να αποκλείσουμε το σενάριο η $(x^\diamond, y^\diamond)$ να συναντά τους άξονες, θεωρούμε νέα προβλήματα με αρχή τα υποτιθέμενα σημεία αυτής της συνάντησης και καταλήγουμε σε άτοπο λόγω μοναδικότητας. Με το ίδιο χρώμα απεικονίζονται δύο τεμνόμενες τροχιές, κάθε μία από τις οποίες αντιστοιχεί σε μία λύση.

$$(X^\diamond(t), Y^\diamond(t)) = \left(0, y^\diamond(t_0)\mathrm{e}^{-\gamma t}\right), \ \forall t \in (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0),$$

ή, η

$$(X^\diamond(t), Y^\diamond(t)) = \left(x^\diamond(t_0)\mathrm{e}^{\alpha t}, 0\right), \ \forall t \in (-\varepsilon_1 - t_0, \varepsilon_2 - t_0),$$

αντίστοιχα, δηλαδή

$$(x^\diamond(t), y^\diamond(t)) = \left(0, y^\diamond(t_0)\mathrm{e}^{-\gamma(t-t_0)}\right), \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2),$$

ή, η

$$(x^\diamond(t), y^\diamond(t)) = \left(x^\diamond(t_0)\mathrm{e}^{\alpha(t-t_0)}, 0\right), \ \forall t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2),$$

αντίστοιχα, και αρκεί να θέσουμε $t = 0$ για να καταλήξουμε σε άτοπο.

Δηλαδή τα σύνολα

$$(0, 0), \ \{0\} \times (0, \infty), \ (0, \infty) \times \{0\} \text{ και } (0, \infty)^2$$

είναι αναλλοίωτα στον χρόνο για το $(PP^\diamond)$. Συνεπώς, η $(x^\diamond, y^\diamond)$, όταν $x_0, y_0 \geq 0$, λύνει επίσης το (PP), δηλαδή υπάρχει μοναδική, ομαλή, συνεχής από τα αρχικά δεδομένα και μεγιστική λύση του (PP), καθώς επίσης τα παραπάνω σύνολα είναι αναλλοίωτα και για το (PP).

Ολικότητα. Τα παραπάνω συμπεράσματα θα αξιοποιηθούν για να εξάγουμε ότι η λύση του (*PP*) είναι και ολική (*global*), δηλαδή $\varepsilon_1, \varepsilon_2 = \infty$. Πράγματι, αν

i. $x_0 = 0$ και $y_0 \geq 0$ ή $x_0 \geq 0$ και $y_0 = 0$, τότε από το δεδομένο ότι η λύση του (*PP*) είναι μεγιστική σε συνδυασμό με το γεγονός ότι ορίζεται για κάθε $t \in \mathbb{R}$, παίρνουμε άμεσα ότι είναι και ολική.

ii. $x_0, y_0 > 0$, τότε ορίζουμε την $f\colon (0,\infty)^2 \to \mathbb{R}$ ως

$$f(w,z) \coloneqq \alpha \ln z - \beta z + \gamma \ln w - \delta w, \ \forall\, (w,z) \in (0,\infty)^2,$$

καθώς επίσης και την $F\colon \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ ως $F \coloneqq f \circ (x,y)$, όπου (x,y) λύση του (*PP*), αφού $x(t), y(t) > 0$ για κάθε $t \in (-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$. Χρησιμοποιώντας το (22), άμεσα παίρνουμε το νέο σύστημα

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= xy\frac{\partial f}{\partial z}(x,y) \\ \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= -xy\frac{\partial f}{\partial w}(x,y). \end{aligned}$$

Με την βοήθεια του κανόνα της αλυσίδας και του παραπάνω συστήματος, καταλήγουμε στο ότι

$$\frac{\mathrm{d}F}{\mathrm{d}t} = 0,$$

δηλαδή

$$\alpha \ln y - \beta y + \gamma \ln x - \delta x = c, \ \text{για κάποιο σταθερό } c \in \mathbb{R}, \tag{23}$$

(προφανώς, $c = \alpha \ln y_0 - \beta y_0 + \gamma \ln x_0 - \delta x_0$). Τώρα, παρατηρούμε ότι $f(w,z) \to -\infty$, καθώς $|(w,z)| \to \infty$, άρα η λύση του (*PP*) είναι φραγμένη εντός του $(-\varepsilon_1, \varepsilon_2)$, και έτσι, από τη θεωρία συμπεραίνουμε ότι $\varepsilon_1, \varepsilon_2 = \infty$ (βλ. Άσκηση 28).

Γενική λύση σε κλειστή μορφή; Μια και δεν υπάρχει γνωστή παραμέτρηση της (23), που να μας δίνει τη λύση σε πεπλεγμένη μορφή, όταν $x_0, y_0 > 0$, η γενική λύση δεν μπορεί να γραφεί σε κλειστή μορφή με βάση γνωστές συναρτήσεις.

Ανάλυση ευστάθειας. Επιχειρώντας την τυποποιημένη ανάλυση ευστάθειας μέσω γραμμικής ανάλυσης ευστάθειας, δηλαδή μέσω γραμμικοποίησης, θα οδηγηθούμε εν μέρει σε ***αδιέξοδο***. Πράγματι, ο πίνακας Jacobi του συστήματός μας είναι ο

$$J(w,z) = \begin{pmatrix} \alpha - \beta z & -\beta w \\ \delta z & -\gamma + \delta w \end{pmatrix}.$$

Οι ιδιοτιμές του πίνακα στα σημεία ισορροπίας $(x^*, y^*) = (0,0)$ και $(x^*, y^*) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$, δηλαδή οι ιδιοτιμές του $J(0,0)$ και του $J\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$, είναι οι $\lambda_1 = \alpha > 0$, $\lambda_2 = -\gamma < 0$ και οι $\lambda_{1,2} = \pm \mathrm{i}\,(\alpha\gamma)^{\frac{1}{2}}$, αντίστοιχα. Και έτσι, σύμφωνα με την θεωρία,

- το $(0,0)$ είναι σάγμα για το γραμμικοποιημένο πρόβλημα, δηλαδή ασταθές, άρα ασταθές και για το (*PP*), ενώ
- το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ είναι κέντρο για το γραμμικοποιημένο και *δεν υπάρχει θεωρητικό αποτέλεσμα που να μας εξασφαλίζει ευ/α-στάθειά του για το μη γραμμικό.*

Ένας τρόπος για να ξεπεράσουμε αυτό το εμπόδιο είναι μέσω της άμεσης μεθόδου Lyapunov. Πράγματι, αρκεί να επιλέξουμε την

$$\begin{aligned} V\colon (0,\infty)^2 &\to [0,\infty) \\ (w,z) &\mapsto V(w,z) \coloneqq f\left(\tfrac{\gamma}{\delta}, \tfrac{\alpha}{\beta}\right) - f(w,z), \end{aligned}$$

για την οποία ισχύει ότι $V\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = 0$, καθώς επίσης ότι $V(w,z) > 0$ για κάθε $(w,z) \in (0,\infty)^2 \setminus \left\{\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)\right\}$, αφού το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ μεγιστοποιεί την f (βλ. Άσκηση 28). Επιπλέον,

$$\dot{V} \equiv 0,$$

καθώς

$$\dot{V} \circ (x,y) = \frac{\mathrm{d}\,(V \circ (x,y))}{\mathrm{d}t} = -\frac{\mathrm{d}F}{\mathrm{d}t} \equiv 0,$$

άρα το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ είναι ευσταθές για το (PP). Παρακάτω χρησιμοποιούμε γεωμετρικά επιχειρήματα για να χαρακτηρίσουμε την ευστάθεια αυτή.

Άσκηση 28. *Σχετικά με την συνάρτηση f.*

1. *Δείξτε ότι $f(w,z) \to -\infty$, καθώς $|(w,z)| \to \infty$, και συμπεράνετε ότι η μεγιστική λύση του (PP) είναι φραγμένη.*

2. *Δείξτε ότι το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ είναι ολικό μέγιστο της f.*

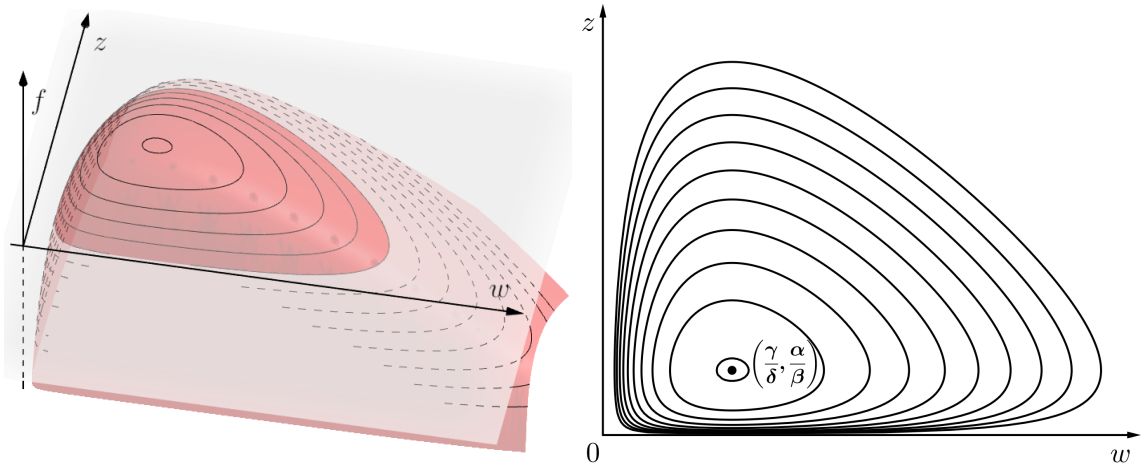
Η γεωμετρία των τροχιών στο επίπεδο φάσης. Αρχικά θα δείξουμε ότι οι καμπύλες στάθμης

$$\left\{(w,z) \in (0,\infty)^2 \,\middle|\, f(w,z) = c\right\}, \quad \forall c \in \mathbb{R},$$

αν δεν είναι κενά σύνολα, τότε είναι κυρτές και κλειστές καμπύλες που εσωκλείουν το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$. Πράγματι, ορίζοντας

$$D_c := \left\{(w,z) \in (0,\infty)^2 \,\middle|\, f(w,z) > c\right\}, \quad \forall c \in \mathbb{R}$$

θα έχουμε ότι κάθε σύνορο ∂D_c είναι και μία καμπύλη στάθμης. Παρατηρώντας ότι οι συναρτήσεις της μορφής $g(s) = a \ln s - bs$ με $a, b > 0$ είναι κοίλες, παίρνουμε εύκολα με απλή χρήση των ορισμών ότι κάθε D_c είναι κυρτό (βλ. Άσκηση 29). Έχουμε ήδη δει, κατά την μελέτη της ολικότητας προηγουμένως, ότι $f(w,z) \to -\infty$ καθώς $|(w,z)| \to \infty$, άρα κάθε D_c είναι και φραγμένο (βλ. Άσκηση 29). Επιπλέον, με άτοπο δείχνουμε άμεσα ότι κάθε D_c βρίσκεται μακριά από τους άξονες, δηλαδή ότι κανένα σημείο των αξόνων δεν ανήκει στο σύνορό του. Άρα τελικά κάθε καμπύλη στάθμης είναι κυρτή και κλειστή. Το ότι κάθε D_c περιέχει το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ προκύπτει άμεσα από τον ορισμό των συνόλων αυτών και το γεγονός ότι το σημείο αυτό είναι ολικό μέγιστο της F, το οποίο με τη σειρά του προκύπτει από το ότι το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ είναι ολικό μέγιστο της f (βλ. Άσκηση 28). Έτσι, είμαστε σε θέση να κατασκευάζουμε αδρά μεν, ορθά και χωρίς να χάνουμε πληροφορία δε, μία προσεγγιστική μορφή του γραφήματος των καμπυλών στάθμης, η πραγματική μορφή του οποίου δίνεται στο Σχήμα 14β′.



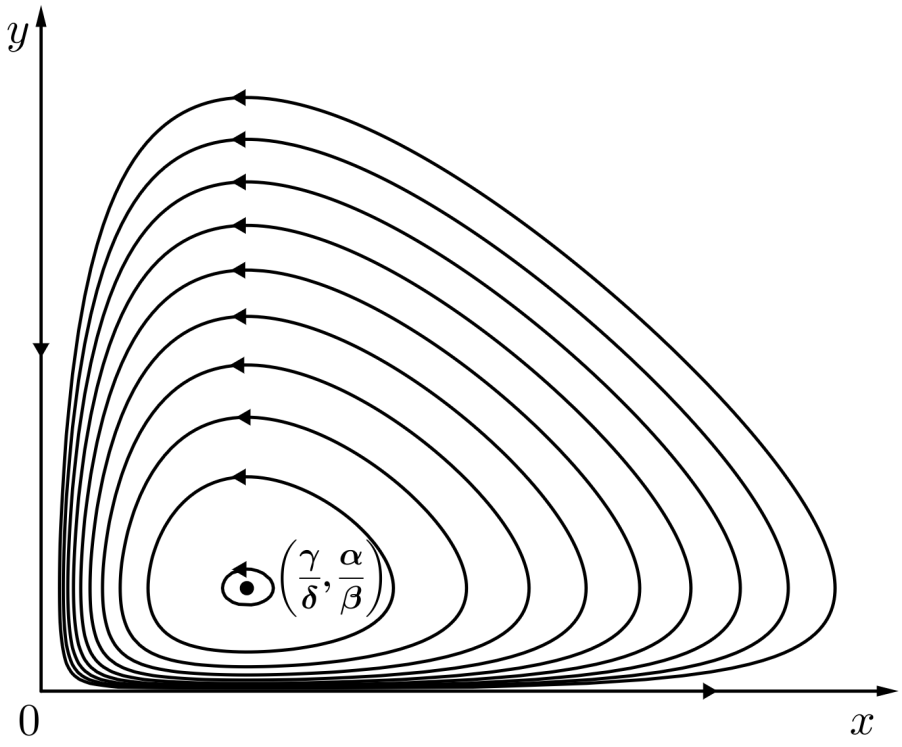
(α′) Γράφημα μιας τέτοιας f.

(β′) Γράφημα των καμπυλών στάθμης.

Σχήμα 14: Γεωμετρία των f και των καμπυλών στάθμης.

Επιπλέον, μπορούμε εύκολα παρατηρώντας το (22) να βρούμε τον προσανατολισμό των τροχιών (κατεύθυνση του πεδίου διευθύνσεων, βλ. Άσκηση 30). Συνθέτοντας τις παραπάνω πληροφορίες, μπορούμε να κατασκευάσουμε μία αξιόπιστη εκδοχή του διαγράμματος φάσης του προβλήματός μας, η πραγματική μορφή του οποίου φαίνεται στο Σχήμα 15.

Τονίζεται ότι από τον χαρακτήρα των καμπυλών στάθμης που μελετήθηκαν παραπάνω, έπεται η κλειστότητα των τροχιών που αυτές εκπροσωπούν, οι οποίες δεν διαπερνούν κάποιο σημείο ισορροπίας.



Σχήμα 15: Διάγραμμα φάσης του (*PP*).

Λόγω του γεγονότος αυτού σε συνδυασμό με την ολικότητα των λύσεων, έπεται από την θεωρία ότι οι τροχιές αυτές αντιστοιχούν σε περιοδικές λύσεις.

Από το διάγραμμα φάσης τώρα και με τη χρήση των ορισμών της ευστάθειας και της ασυμπτωτικής ευστάθειας έχουμε τα εξής:

- Το $(0,0)$ ασταθές (κάτι που πήραμε και κατά την ανάλυση ευστάθειας μέσω γραμμικοποίησης), καθώς μία τροχιά εισέρχεται σε αυτό, μία εξέρχεται, ενώ οι υπόλοιπες αέναα το πλησιάζουν αλλά και απομακρύνονται από αυτό.

- Το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ είναι ευσταθές (κάτι που πήραμε και κατά την ανάλυση ευστάθειας μέσω της άμεσης μεθόδου Lyapunov) αλλά όχι ασυμπτωτικά (κάτι που δεν μπορέσαμε να πάρουμε κατά την ανάλυση ευστάθειας), καθώς το περιβάλλουν κλειστές τροχιές, δηλαδή μπορούμε να βρούμε περιοδικές λύσεις που παίρνουν μεν διαφορετικές τιμές από αυτό, οσοδήποτε κοντά του δε.

Άσκηση 29. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες σχετικά με την γεωμετρία του κάθε D_c.*

Άσκηση 30. *Επαληθεύστε τον προσανατολισμό των τροχιών που απεικονίζεται στο Σχήμα 15.*

Οι νόμοι του Volterra. Η συμπεριφορά των λύσεων του (*PP*) συνοψίζεται στους παρακάτω τρεις βασικούς νόμους, που είναι γνωστοί ως *νόμοι του Volterra* (*Volterra's laws*):

1. Η περιοδικότητα των λύσεων αποτελεί τον *πρώτο νόμο*.

2. Η μέση τιμή της λύσης ανά περίοδο T,

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \frac{1}{T} \int_0^T (x(t), y(t))\, dt,$$

είναι ανεξάρτητη των αρχικών συνθηκών, και μάλιστα ισχύει ότι

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right).$$

Πράγματι, υπό το πρίσμα του (22), από την μία θα έχουμε

$$0 = \ln(x(T)) - \ln(x(0)) = \int_0^T \frac{\mathrm{d}\ln x}{\mathrm{d}t}(t)dt = \int_0^T \frac{1}{x(t)}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}(t)dt = \int_0^T (\alpha - \beta y(t))\,dt = \alpha T - \beta T\bar{y},$$

και από την άλλη

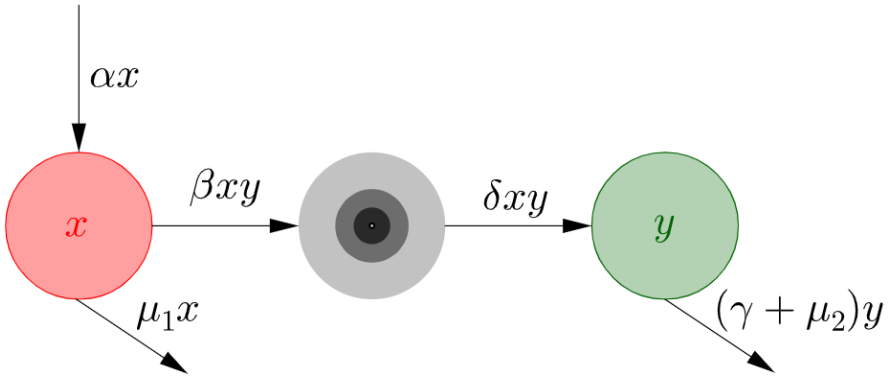
$$0 = \cdots = -\gamma T + \delta T\bar{x}.$$

Η ανεξαρτησία αυτή της μέσης τιμής αποτελεί τον *δεύτερο νόμο*.

3. Εάν γίνεται συγκομιδή και των δύο πληθυσμών, ανάλογη του αριθμού του εκάστοτε πληθυσμού, τότε ο μέσος αριθμός των θηρευτών μειώνεται ενώ ο μέσος αριθμός των θηραμάτων αυξάνεται. Πράγματι, αν υποθέσουμε έναν τρίτο πληθυσμό, N_3, ο οποίος είναι ανεξάρτητος του χρόνου και ο οποίος είναι υπεύθυνος για την συγκομιδή (π.χ., ο ανθρώπινος πληθυσμός), και ο οποίος αλληλεπιδρά και με τους δύο πληθυσμούς με αλληλεπίδραση I του Holling, τότε το (22) θα γίνει

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= (\alpha - \mu_1)\,x - \beta xy \\ \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= -(\gamma + \mu_2)\,y + \delta xy, \end{aligned} \qquad \text{όπου } \mu_{1,2} > 0 \text{ και } \alpha > \mu_1.$$

Η συνθήκη $\alpha > \mu_1$ σημαίνει ότι η συγκομιδή των θηραμάτων είναι τέτοια ώστε να μην οδηγήσει σε εξαφάνισή τους. Το αντίστοιχο διάγραμμα ροών φαίνεται στο Σχήμα 16. Παρατηρούμε ότι



Σχήμα 16: Διάγραμμα ροών του μοντέλου (22) με συγκομιδή.

οι νέες παράμετροι δεν θα αλλάξουν την δομή της δυναμικής του αντίστοιχου προβλήματος. Η διαφορά ωστόσο έγκειται στο ότι τώρα η μέση τιμή ανά περίοδο της αντίστοιχης λύσης θα είναι

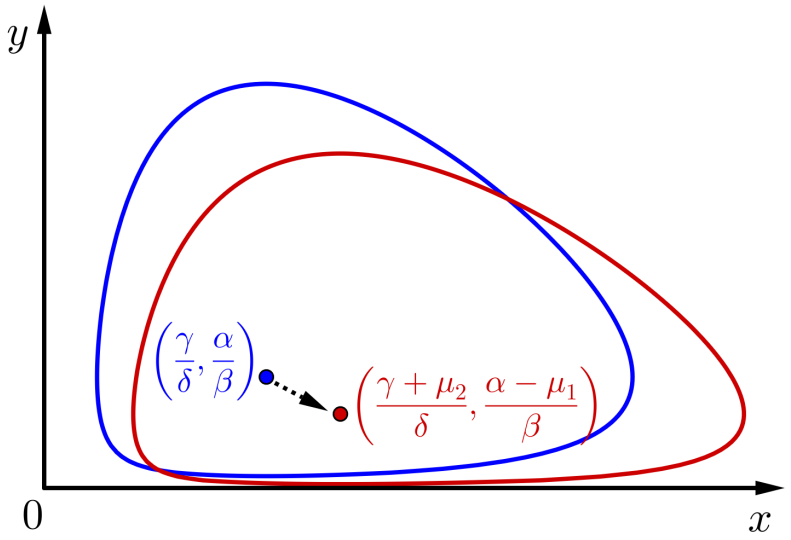
$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{\gamma + \mu_2}{\delta}, \frac{\alpha - \mu_1}{\beta}\right),$$

που επιβεβαιώνει τον αρχικό ισχυρισμό, όπως φαίνεται και στο Σχήμα 17. Η συγκεκριμένη μεταβολή της μέσης τιμής (δηλ. η ανάλογη μετατόπιση του κέντρου) κατά την παρουσία συγκομιδής αποτελεί τον *τρίτο νόμο*, ή αλλιώς, την *αρχή του Volterra* (*Volterra's principle*).

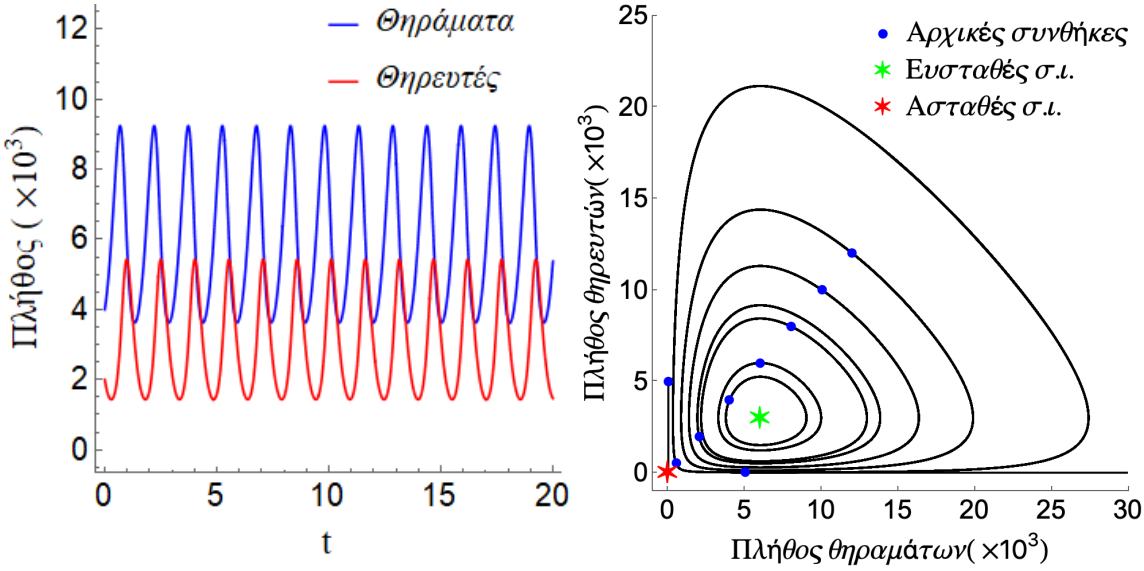
Οι νόμοι αυτοί έχουν πράγματι επαληθευτεί για ορισμένα οικοσυστήματα θηρευτών-θηραμάτων, με χαρακτηριστικό το παράδειγμα του τρίτου νόμου. Συγκεκριμένα, υπό το πρίσμα του ο Volterra εξήγησε την αύξηση του ποσοστού καρχαριών και σαλαχιών στα αλιεύματα της Μεσογείου κατά την διάρκεια του Α΄ Παγκόσμιου Πόλεμου, ως αποτέλεσμα της μείωσης της ίδιας της αλιείας.

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 18, προς επαλήθευση των αποτελεσμάτων μας.

Μάλιστα, από το Σχήμα 18α΄ συμπεραίνουμε ότι οι x και y είναι εκτός φάσης, με την x να προηγείται. Μία αληθοφανής εξήγηση αυτού είναι ότι ξεκινώντας από την κατάσταση όπου και οι δύο πληθυσμοί είναι σχετικά μικροί, τα θηράματα αρχικά αυξάνονται λόγω της μειωμένης θήρας. Στη συνέχεια, οι θηρευτές, με αφθονία πλέον τροφής, αυξάνονται επίσης. Αυτό με τη σειρά του οδηγεί σε μεγαλύτερη θήρα και τα θηράματα μειώνονται. Τέλος, σε έλλειψη πλέον τροφής, οι θηρευτές μειώνονται και αυτοί και το σύστημα επανέρχεται στην αρχική του κατάσταση.



Σχήμα 17: Γράφημα μιας καμπύλης στάθμης του μοντέλου (22), με (κόκκινο) και χωρίς (μπλε) συγκομιδή.



(α′) Η λύση για $x_0 = 4 \cdot 10^3$ άτομα, $y_0 = 2 \cdot 10^3$ άτομα.

(β′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες.

Σχήμα 18: Αριθμητική επίλυση του (*PP*) για θετικούς χρόνους, με $\alpha = 3$ [χρόνος]$^{-1}$, $\beta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$[χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 6$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\delta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$[χρόνος]$^{-1}$.

Μαθηματικό Υπόβαθρο:

Γραμμικά προβλήματα στον $\mathbb{R}^2$. Θεωρούμε το διδιάστατο αυτόνομο γραμμικό πρόβλημα

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}(t) = \mathcal{A}y(t) \\ y(t_0) = y_0, \end{cases}$$

όπου $\mathcal{A} = (a_{ij})_{1\le i,j\le 2} \in \mathbb{R}^{2\times 2}$. Λέμε ότι το παραπάνω πρόβλημα είναι *απλό* αν ο πίνακας $\mathcal{A}$ είναι μη ιδάζων ($\det\mathcal{A} \neq 0$), οπότε οι ιδιοτιμές του είναι μη μηδενικές. Σε αυτή την περίπτωση το μοναδικό σημείο ισορροπίας του προβλήματος είναι το $0 \in \mathbb{R}^2$.

Οι ιδιοτιμές λ του $\mathcal{A}$ είναι οι λύσεις της χαρακτηριστικής εξίσωσης (χαρακτηριστικού πολυώνυμου, εδώ)

$$\det(\mathcal{A} - \lambda\mathbb{I}_2) = \lambda^2 - (\mathrm{tr}\mathcal{A})\,\lambda + \det\mathcal{A} = 0.$$

Συνεπώς, οι ιδιοτιμές του $\mathcal{A}$ δίνονται από τον τύπο

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr}\mathcal{A} \pm (\Delta_{\mathcal{A}})^{\frac{1}{2}}\right),$$

όπου $\Delta_{\mathcal{A}} := (\mathrm{tr}\mathcal{A})^2 - 4\det\mathcal{A}$ και εμπίπτουν σε μια από τις ακόλουθες τέσσερις περιπτώσεις:

I. $\boxed{\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R} \text{ τέτοια ώστε } \lambda_1 \neq \lambda_2}$

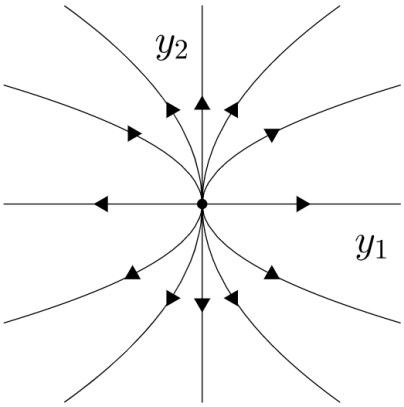
Έστω $u_1, u_2 \in \mathbb{R}^2$ τα μοναδιαία ιδιοδιανύσματα που αντιστοιχούν στις λ_1, λ_2. Τότε η λύση του παραπάνω προβλήματος δίνεται από τη σχέση

$$y(t) = c_1 e^{\lambda_1 t} u_1 + c_2 e^{\lambda_2 t} u_2,$$

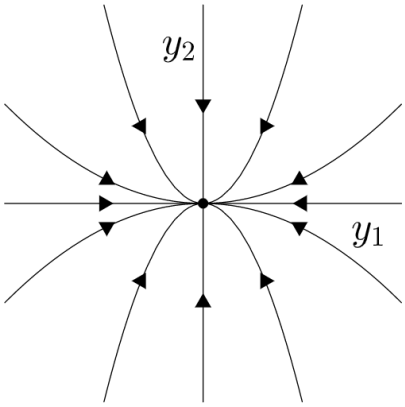
όπου c_1, c_2 αυθαίρετες πραγματικές σταθερές.

Έχουμε, τότε, την ακόλουθη ταξινόμηση/ονοματολογία για το σημείο ισορροπίας του προβλήματος:

i. $0 < \lambda_2 < \lambda_1$: *θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής κόμβος* (βλ. Σχήμα 19α′).
ii. $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$: *θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής κόμβος* (βλ. Σχήμα 19β′).
iii. $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$: *σάγμα* (βλ. Σχήμα 19γ′).

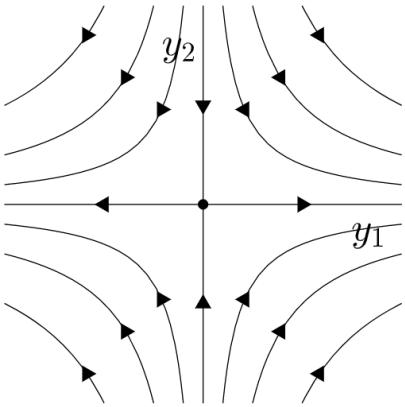


(α′) Θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής κόμβος.



(β′) Θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής κόμβος.

Κόμβος.



(γ′) Σάγμα.

Σχήμα 19: Χαρακτηρισμός του σημείου ισορροπίας $0 \in \mathbb{R}^2$ για $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$ τέτοια ώστε $\lambda_1 \neq \lambda_2$.

II. $\boxed{\lambda_1 = \lambda_2 =: \lambda \in \mathbb{R} \text{ και } \mathcal{A} \text{ διαγώνιος πίνακας}}$

Αν υπάρχουν δύο γραμμικά ανεξάρτητα ιδιοδιανύσματα $u, v \in \mathbb{R}^2$ για την λ, τότε η λύση του παραπάνω προβλήματος δίνεται από τη σχέση

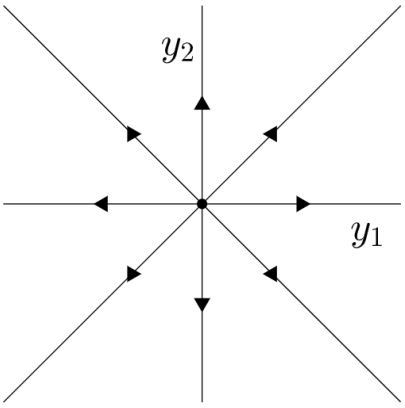
$$y(t) = (c_1 u + c_2 v)\, e^{\lambda t},$$

όπου c_1, c_2 αυθαίρετες πραγματικές σταθερές.

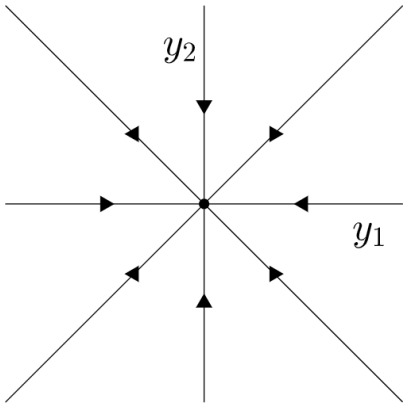
Έχουμε, τότε, την ακόλουθη ταξινόμηση/ονοματολογία για το σημείο ισορροπίας του προβλήματος:

i. $\lambda > 0$: *θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής αστεροειδής κόμβος* (βλ. Σχήμα 20α′).

ii. $\lambda < 0$: *θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής αστεροειδής κόμβος* (βλ. Σχήμα 20β′).



(α′) Θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής αστεροειδής κόμβος.



(β′) Θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής αστεροειδής κόμβος.

Σχήμα 20: Αστεροειδής κόμβος.

III. $\boxed{\lambda_1 = \lambda_2 =: \lambda \in \mathbb{R} \text{ και } \mathcal{A} \text{ μη διαγώνιος πίνακας}}$

Αν υπάρχει μόνο ένα γραμμικά ανεξάρτητο ιδιοδιάνυσμα $u \in \mathbb{R}^2$ για την λ, τότε η λύση του παραπάνω προβλήματος δίνεται από τη σχέση

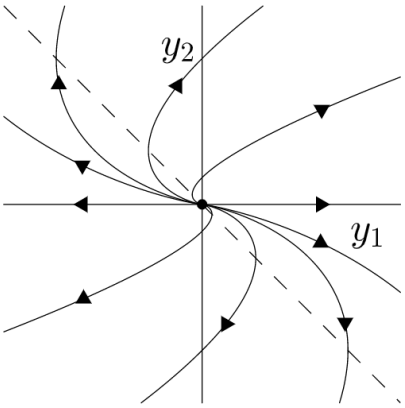
$$y(t) = (c_1 + c_2 t)\, \mathrm{e}^{\lambda t} u + c_2 \mathrm{e}^{\lambda t} v,$$

όπου $v \in \mathbb{R}^2$ αυθαίρετο, γραμμικά ανεξάρτητο στο u διάνυσμα, και c_1, c_2 αυθαίρετες πραγματικές σταθερές.

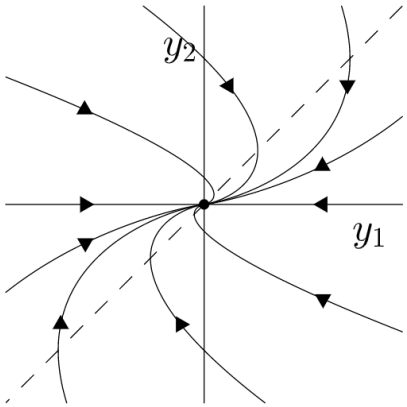
Έχουμε, τότε, την ακόλουθη ταξινόμηση/ονοματολογία για το σημείο ισορροπίας του προβλήματος:

i. $\lambda > 0$: *θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής νόθος (ή εκφυλισμένος) κόμβος* (βλ. Σχήμα 21α′).

ii. $\lambda < 0$: *θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής νόθος (ή εκφυλισμένος) κόμβος* (βλ. Σχήμα 21β′).



(α′) Θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής νόθος κόμβος.



(β′) Θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής νόθος κόμβος.

Σχήμα 21: Νόθος κόμβος.

IV. $\boxed{\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C} \text{ τέτοια ώστε } \alpha := \mathrm{Re}\lambda_1 = \mathrm{Re}\lambda_2 = \frac{1}{2}\mathrm{tr}\mathcal{A} \text{ και } \beta := \mathrm{Im}\lambda_1 = -\mathrm{Im}\lambda_2 = \frac{1}{2}(-\Delta_{\mathcal{A}})^{\frac{1}{2}} > 0}$

Η λύση του παραπάνω προβλήματος δίνεται από τη σχέση

$$y(t) = 2\alpha e^{\alpha t}\left(u\cos(\beta t + \delta) - v\sin(\beta t + \delta)\right),$$

όπου $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ και $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ οι ιδιοτιμές του προβλήματος με αντίστοιχα ιδιοδιανύσματα $u_1 = u + iv$ και $u_2 = u - iv$ με $u, v \in \mathbb{R}^2$.

Έχουμε, τότε, την ακόλουθη ταξινόμηση/ονοματολογία για το σημείο ισορροπίας του προβλήματος:

i. $\alpha > 0$: *θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής εστία* (βλ. Σχήματα 22α′ και 22β′).

ii. $\alpha < 0$: *θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής εστία* (βλ. Σχήματα 22γ′ και 22δ′).

iii. $\alpha = 0$: *κέντρο*, (βλ.Σχήμα 22ε′).

Όταν το σημείο ισορροπίας είναι κέντρο, το τοπικό διάγραμμα φάσης του προβλήματος αποτελείται από ένα συνεχές ομόκεντρων κύκλων. Αυτή είναι η μόνη μη τετριμμένη περίπτωση στην οποία εμφανίζεται *περιοδική* συμπεριφορά (περιόδου $\frac{2\pi}{\beta}$) στις λύσεις γραμμικών συστημάτων.[11]

Μπορούμε να συνοψίσουμε τον τρόπο με τον οποίο το διάγραμμα φάσης του διδιάστατου γραμμικού προβλήματος εξαρτάται από τη μεταβολή της ορίζουσας ως προς το ίχνος του πίνακα $\mathcal{A}$ όπως φαίνεται στο Σχήμα 23.

Συνάρτηση Lyapunov. Είναι διαισθητικά φανερό ότι αν η ολική ενέργεια ενός φυσικού προβλήματος έχει τοπικό ελάχιστο σε κάποιο σημείο ισορροπίας, τότε το σημείο αυτό είναι ευσταθές. Αυτή η ιδέα γενικεύθηκε από τον Lyapunov και αποτέλεσε μια απλή, αλλά ισχυρή, μέθοδο προβλημάτων ευστάθειας, που ονομάζεται *(άμεση, ή αλλιώς, δεύτερη) μέθοδος Lyapunov*. Μάλιστα, μια συνάρτηση όπως η ολική ενέργεια ενός φυσικού προβλήματος λέγεται *συνάρτηση Lyapunov*, όπως θα αναφέρουμε και παρακάτω. Η μελέτη μιας ενδεχόμενης συνάρτησης Lyapunov για κάποιο αυτόνομο πρόβλημα Cauchy έχει δύο σημαντικά πλεονεκτήματα έναντι της γραμμικοποίηση (η οποία λέγεται και πρώτη μέθοδος Lyapunov):

- Μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να αποδειχθεί *ευστάθεια ενός μη υπερβολικού σημείου ισορροπίας*.
- Μπορεί να μας δώσει *ολικά αποτελέσματα σχετικά με ενδεχόμενη ασυμπτωτική ευστάθεια ενός σημείου ισορροπίας*, δηλαδή αποτελέσματα που εμπλέκουν ολόκληρο τον χώρο φάσης, και όχι μόνο τοπικά.

Το μειονέκτημα έναντι της γραμμικοποίησης, η οποία είναι τυποποιημένη, είναι ότι δεν υπάρχει καθολικός τρόπος εύρεσης μιας συνάρτησης Lyapunov για ένα αυθαίρετο αυτόνομο πρόβλημα Cauchy.

Θεωρούμε αυτόνομο πρόβλημα (πC) και υποθέτουμε ότι y^* είναι μεμονωμένο σημείο ισορροπίας του μοντέλου, δηλαδή $f(y^*) = 0$, και επίσης $f \in C^1(U;\mathbb{R}^n)$, όπου $U \subseteq S_2$ ανοικτή περιοχή του y^* εντός του χώρου φάσης S_2.

1. Μια συνάρτηση $g \in C(U;\mathbb{R})$ λέγεται *θετικά ορισμένη (ημιορισμένη)* στο y^* αν

   i. $g(y^*) = 0$, και

   ii. $g(x) > 0$ $(g(x) \geq 0)$, $\forall x \in U \setminus \{y^*\}$.

   Η g λέγεται *αρνητικά ορισμένη (ημιορισμένη)* αν η $-g$ είναι θετικά ορισμένη (ημιορισμένη).

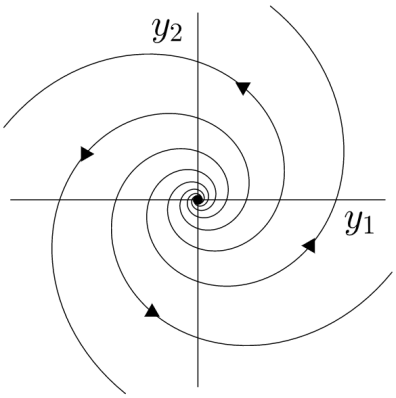
2. Μια συνάρτηση $V \in C^1(U;\mathbb{R})$ λέγεται *ασθενής μελλοντική (παρελθοντική) συνάρτηση Lyapunov* για το y^* του παραπάνω αυτόνομου (πC) αν

   i. η V είναι θετικά ορισμένη στο y^*, και

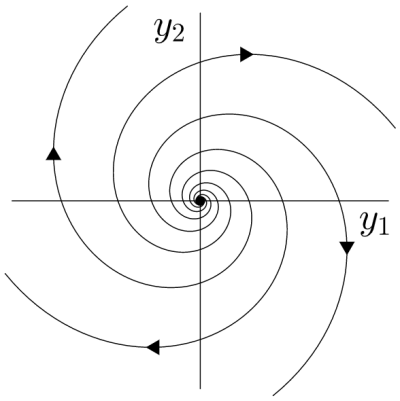
   ii. η $\dot{V} := \nabla V \cdot f = \sum_{i=1}^{n} \frac{\partial V}{\partial x_i} f_i$ είναι αρνητικά (θετικά) ημιορισμένη στο y^*.

   Η V λέγεται *ισχυρή μελλοντική (παρελθοντική) συνάρτηση Lyapunov* για το y^* του παραπάνω αυτόνομου (πC) αν αντί του ii. ισχύει το

[11] Η τετριμμένη περιοδική συμπεριφορά λύσεων απλών γραμμικών συστημάτων αντιστοιχεί στις σταθερές λύσεις, δηλ. στα σημεία ισορροπίας, και η περίοδος είναι 0.

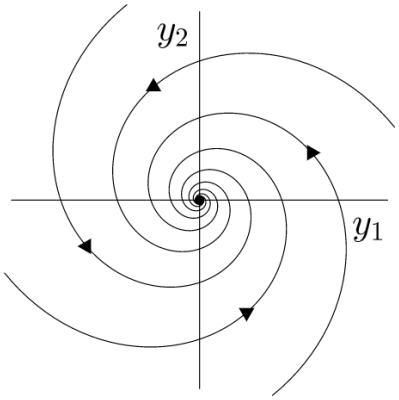


(α′) Αριστερόστροφη θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής εστία ($a > 0, \beta > 0$).

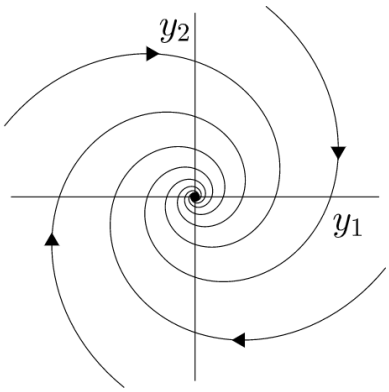


(β′) Δεξιόστροφη θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής εστία ($a > 0, \beta < 0$).

Θετικά ασταθής και αρνητικά ευσταθής εστία.

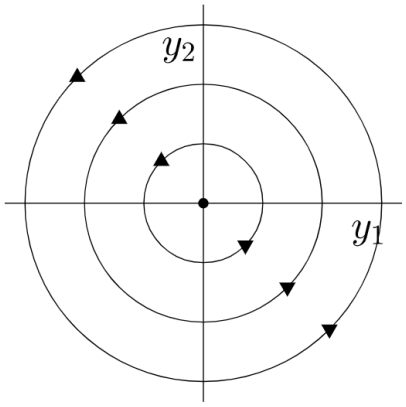


(γ′) Αριστερόστροφη θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής εστία ($a < 0, \beta > 0$).



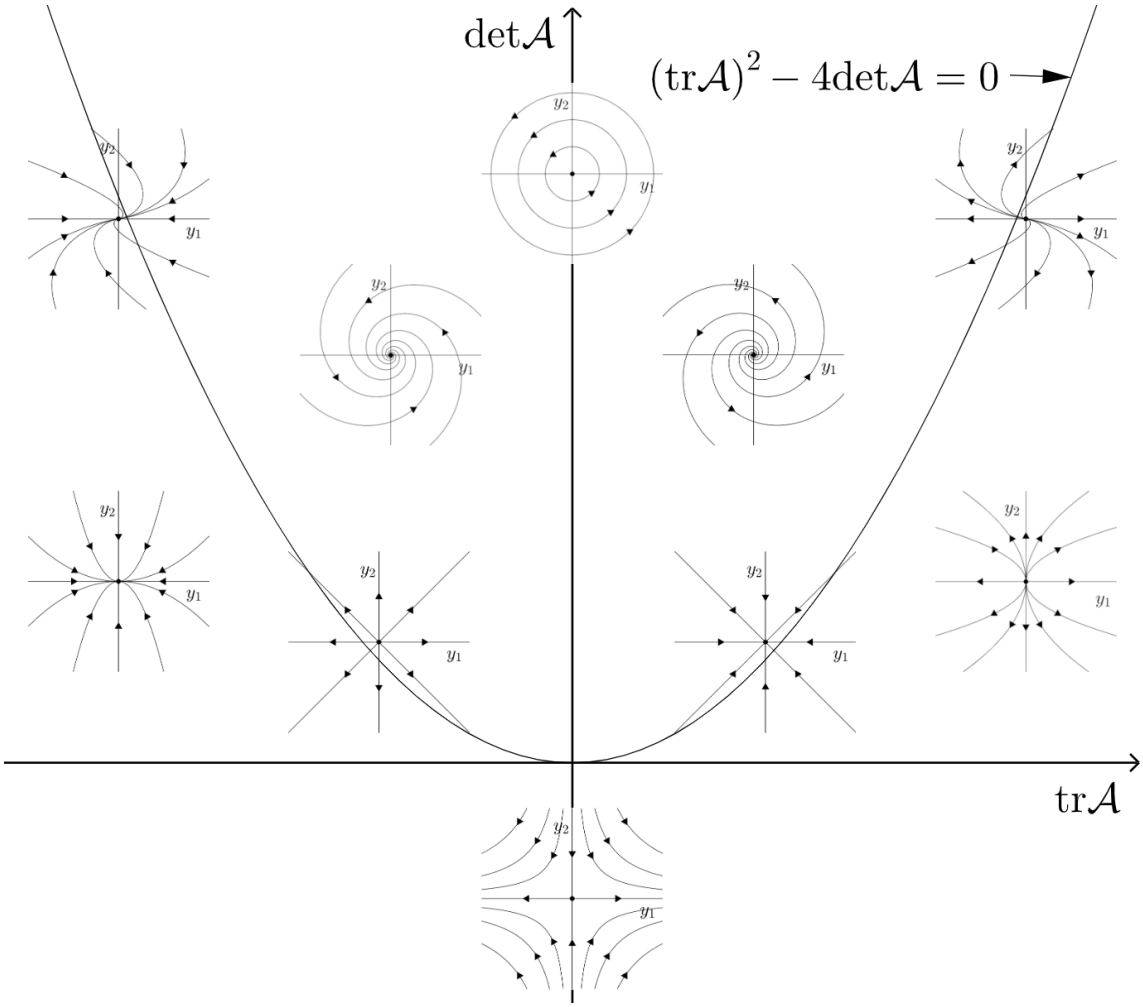
(δ′) Δεξιόστροφη θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής εστία ($a < 0, \beta < 0$).

Θετικά ευσταθής και αρνητικά ασταθής εστία.



(ε′) Κέντρο ($\alpha = 0$).

Σχήμα 22: Χαρακτηρισμός του σημείου ισορροπίας $0 \in \mathbb{R}^2$ για $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$.



Σχήμα 23: Εξάρτηση του διαγράμματος φάσης από τη μεταβολή της $\det\mathcal{A}$ ως προς το $\mathrm{tr}\mathcal{A}$.

ii′. η $\dot{V}$ είναι αρνητικά (θετικά) ορισμένη στο y^*.

Σημειώνουμε ότι η συνάρτηση $\dot{V}$ λέγεται *παράγωγος Lie, (ή αλλιώς, τροχιακή, ή υλική, παράγωγος) της* V, και ουσιαστικά - μέσω του κανόνα αλυσίδας - οι ii. και ii′. μας λένε ότι κατά μήκος των τροχιών των λύσεων του (πC) η V είναι φθίνουσα και γνησίως φθίνουσα, αντίστοιχα, καθώς

$$\frac{\mathrm{d}\,(V \circ y)}{\mathrm{d}t} = \dot{V} \circ y.$$

Θεώρημα 31 (Lyapunov)**.** *Αν στην ανοικτή περιοχή* $U \subseteq S_2$ *του* y^* *εντός του χώρου φάσης* S_2 *του παραπάνω αυτόνομου* (πC) *υπάρχει*

1. *μια ασθενής μελλοντική (παρελθοντική) συνάρτηση Lyapunov στο* y^**, τότε το* y^* *είναι θετικά (αρνητικά) ευσταθές,*
2. *μια ισχυρή μελλοντική (παρελθοντική) συνάρτηση Lyapunov στο* y^**, τότε το* y^* *είναι ασυμπτωτικά θετικά (αρνητικά) ευσταθές. Μάλιστα, ισχύει ότι*

$$\lim_{t\to\infty} y(t, y_0) = y^* \ \left(\lim_{t\to-\infty} y(t, y_0) = y^*\right), \ \forall y_0 \in U.$$

Σε κάποιες περιπτώσεις μπορούμε να πάρουμε ασυμπτωτική ευστάθεια ακόμα και από μία ασθενή μόνο συνάρτηση Lyapunov, όπως φαίνεται παρακάτω.

Θεώρημα 32 (LaSalle/Barbashin-Krasovskii-LaSalle, ή αλλιώς, αρχή αναλλοίωτου)**.** *Αν*

1. *στην ανοικτή περιοχή* $U \subseteq S_2$ *του* y^* *εντός του χώρου φάσης* S_2 *υπάρχει μια ασθενής μελλοντική (παρελθοντική) συνάρτηση Lyapunov* V *στο* y^**, και*

2. *η $\dot{V}$ δεν μηδενίζεται ταυτοτικά πάνω σε καμία τροχιά, με εξαίρεση την τετριμμένη τροχιά της σταθερής λύσης $y \equiv y^*$,*

τότε το y^* είναι ασυμπτωτικά θετικά (αρνητικά) ευσταθές. Μάλιστα, ισχύει ότι

$$\lim_{t\to\infty} y(t, y_0) = y^* \ \left(\lim_{t\to-\infty} y(t, y_0) = y^*\right), \ \forall y_0 \in U.$$

Λόγω των παραπάνω δύο αποτελεσμάτων, μπορούμε να εισάγουμε τις παρακάτω έννοιες:

1. Στην περίπτωση της θετικής (αρνητικής) ασυμπτωτικής ευστάθειας των δύο προηγούμενων θεωρημάτων, το U λέγεται θετικό (αρνητικό) *πεδίο έλξης* του y^*. Αν U είναι τόσο θετικό όσο και αρνητικό πεδίο έλξης του y^*, τότε λέγεται πεδίο έλξης του y^*.

2. Αν το θετικό (αρνητικό) πεδίο έλξης του y^* είναι όλος ο χώρος φάσης εκτός ίσως ενός μηδενοσυνόλου, τότε το y^* λέγεται *ολικά θετικά (αρνητικά) ασυμπτωτικά ευσταθές*. Αν το y^* είναι ολικά τόσο θετικά όσο και αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθές, τότε λέγεται ολικά ασυμπτωτικά ευσταθές.

Η μέθοδος Lyapunov μπορεί να τροποποιηθεί έτσι ώστε να ελέγχει την αστάθεια του σημείου ισορροπίας.

Θεώρημα 33 (Četaev)**.** *Αν για την ανοικτή περιοχή $U \subseteq S_2$ του y^* εντός του χώρου φάσης S_2 υπάρχουν $V \in C^1(U;\mathbb{R})$ και ανοικτό $U_0 \subseteq U$ τέτοια ώστε*

1. *$y^* \in \partial U_0$,*

2. *$V(x) > 0$ και $\dot{V}(x) > 0$ ($\dot{V}(x) < 0$), $\forall x \in U_0$, και*

3. *$V(x) = 0$, $\forall x \in U \cap \partial U_0$,*

τότε το y^* είναι θετικά (αρνητικά) ασταθές.

Κλειστότητα τροχιών και περιοδικότητα λύσεων αυτόνομων προβλημάτων. Γενικά, μία *μη σταθερή* και *ολική* λύση, $y\colon \mathbb{R} \to \mathbb{R}^n$, ενός αυτόνομου προβλήματος (πC) λέγεται *περιοδική* ανν υπάρχει πραγματικός $T \neq 0$, τέτοιος ώστε $y(t+T) = y(t)$ για κάθε $t \in \mathbb{R}$. Κάθε τέτοιος T λέγεται *περίοδος* της y. Σε κάποιες περιπτώσεις, *όπου και θα αναφέρεται ρητά*, επεκτείνουμε τον ορισμό της περιοδικής λύσης έτσι ώστε να περιλαμβάνει και την σταθερή λύση.

Θεώρημα 34. *Έστω αυτόνομο (πC) με $f \in C^1(U;\mathbb{R}^n)$ όπου $U \subseteq S_2$ ανοικτό εντός του χώρου φάσης S_2.*

1. *Αν η τροχιά μιας ολικής λύσης, y, του (πC) περιέχεται σε μια κλειστή C^1 καμπύλη, η οποία καμπύλη δεν περιέχει κάποιο σημείο ισορροπίας του (πC), τότε η y είναι περιοδική.*

2. *Αν μια λύση, y, του (πC) είναι περιοδική, τότε*

   i. *δεν υπάρχουν σημεία ισορροπίας επί της τροχιάς της y, και*

   ii. *υπάρχει η ελάχιστη θετική περίοδος της y.*

Η *ελάχιστη θετική περίοδος* μιας περιοδικής λύσης λέγεται και απλά περίοδος. Αν T είναι η ελάχιστη θετική περίοδος μιας (C^k) λύσης, y, ενός αυτόνομου (πC), τότε η συνάρτηση $y\colon [0,T) \to \mathbb{R}^n$ ορίζει μια συνεχή (C^k) κλειστή καμπύλη η οποία δεν τέμνει τον εαυτό της. Στην μιγαδική ανάλυση ($n = 2$) μια τέτοια καμπύλη λέγεται (C^k) απλή κλειστή καμπύλη ή (C^k) καμπύλη Jordan, στην διαφορική γεωμετρία λέγεται κλειστή τοπολογική (ή αλλιώς, C^k) 1-πολλαπλότητα, και στην γεωμετρική ανάλυση λέγεται συμπαγής τοπολογική (ή αλλιώς, C^k) 1-πολλαπλότητα χωρίς σύνορο.

Διάλεξη 5

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

   Δυναμικά μοντέλα πολλών πληθυσμών (συνέχεια): Λογιστική παραλλαγή του βασικού μοντέλου Lotka-Volterra

2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

   (α′) Εξάρτηση της λύσης του προβλήματος Cauchy από παράμετρο

   (β′) Διακλάδωση από σημείο ισορροπίας: Διακλάδωση σταθερής κατάστασης

Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας:

Πρώτη παραλλαγή του βασικού μοντέλου Lotka-Volterra. Αν αντί του συστήματος (22), και συγκεκριμένα της (22α′), θεωρήσουμε ότι σε απουσία θηρευτών η δυναμική του πληθυσμού των θηραμάτων περιγράφεται από την λογιστική εξίσωση, τότε παίρνουμε το

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \alpha x\left(1 - \frac{1}{k}x\right) - \beta xy \tag{24α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = -\gamma y + \delta xy, \tag{24β′}$$

όπου όλες οι παράμετροι είναι θετικές.

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy για το παραπάνω μοντέλο είναι το εξής:

Με δεδομένα $x_0, y_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(x, y) \colon \mathcal{I} \to [0, \infty)^2$, τέτοια ώστε η (x, y) να ικανοποιεί τόσο το (24) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$. $(PP_{\text{v2.1}})$

Ομαλή μεγιστική λύση, καλή τοποθέτηση του προβλήματος και αναλλοίωτα σύνολα. Ακριβώς με την ίδια τεχνική (μελέτη αρχικά ενός κατάλληλου γενικότερου προβλήματος) και τα ίδια επιχειρήματα όπως και για το πρόβλημα (PP), παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα και μεγιστικής λύσης του $(PP_{\text{v2.1}})$,

$$(x, y) \colon (-\varepsilon_1, \varepsilon_2) \to [0, \infty)^2, \text{ όπου } 0 < \varepsilon_1, \varepsilon_2 \leq \infty,$$

καθώς επίσης ότι τουλάχιστον (βλ. Άσκηση 35) τα σύνολα

$$(0, 0)\,, \quad \{0\} \times (0, \infty)\,, \quad (0, \infty) \times \{0\} \text{ και } (0, \infty)^2$$

είναι αναλλοίωτα ως προς τον χρόνο για το πρόβλημα.

Ολικότητα. Λόγω της αδυναμίας εύρεσης της λύσης του ($PP_{\text{v2.1}}$) έστω και σε πεπλεγμένη μορφή, για την ολικότητά της μπορούμε να εργαστούμε με διαφορετικό τρόπο, και συγκεκριμένα με την μέθοδο της σύγκρισης.

Έστω ότι η μεγιστική λύση που βρήκαμε παραπάνω δεν είναι θετικά ολική, δηλαδή $\varepsilon_2 < \infty$, και θα καταλήξουμε σε άτοπο. Έστω $T \in (0, \varepsilon_2)$. Παρατηρώντας την (24α′), έχουμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} \leq \alpha x \left(1 - \frac{1}{k}x\right),$$

άρα από σύγκριση έχουμε ότι

$$\max\left\{x(t) \,\middle|\, t \in [0,T]\right\} \leq \max\left\{\hat{x}(t) \,\middle|\, t \in [0,T]\right\} =: A,$$

όπου $\hat{x}$ είναι η (τουλάχιστον) θετικά ολική λύση του (ℓ) με $r = \alpha$ και αρχική συνθήκη $\hat{x}(0) = x_0$. Επιπλέον, από την (24β′) έχουμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} \leq \delta x y,$$

άρα ξανά από σύγκριση έχουμε ότι

$$\max\left\{y(t) \,\middle|\, t \in [0,T]\right\} \leq y_0 \mathrm{e}^{\delta A T}.$$

Δηλαδή η λύση είναι φραγμένη στο $[0,T]$ από μια σταθερά που εξαρτάται συνεχώς (και κατά αύξοντα τρόπο) από το T. Αφού το T είναι αυθαίρετο, παίρνουμε το όριο για $T \to {\varepsilon_2}^-$ για να καταλήξουμε σε άτοπο.

Όσον αφορά το ε_1 και την αρνητική ολικότητα της μεγιστικής λύσης, πάλι θα χρησιμοποιήσουμε την μέθοδο της σύγκρισης, αφού όμως πρώτα αντιστρέψουμε τον χρόνο. Πράγματι αν

$$(x,y)\colon (-\varepsilon_1, \infty) \to [0,\infty)^2$$

είναι η θετικά ολική μεγιστική λύση του ($PP_{\text{v2.1}}$) που βρήκαμε παραπάνω, τότε για την

$$\begin{aligned}(\chi,\psi)\colon (-\infty, \varepsilon_1) &\to [0,\infty)^2\\ s &\mapsto (\chi(s), \psi(s)) := (x(-s), y(-s)),\end{aligned}$$

ισχύει ότι

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}\chi}{\mathrm{d}s} &= -\alpha\chi\left(1 - \frac{1}{k}\chi\right) + \beta\chi\psi\\ \frac{\mathrm{d}\psi}{\mathrm{d}s} &= \gamma\psi - \delta\chi\psi,\end{aligned}$$

καθώς επίσης ότι $(\chi(0), \psi(0)) = (x_0, y_0)$. Άρα,

$$\frac{\mathrm{d}\psi}{\mathrm{d}s} \leq \gamma\psi,$$

συνεπώς, για αυθαίρετο $S \in (0, \varepsilon_1)$ ισχύει ότι

$$\max\left\{\psi(s) \,\middle|\, s \in [0,S]\right\} \leq y_0 \mathrm{e}^{\gamma S} =: B.$$

Επιπλέον, έχουμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}\chi}{\mathrm{d}t} \leq \beta\chi\psi,$$

δηλ.

$$\max\left\{\chi(t) \,\middle|\, s \in [0,T]\right\} \leq x_0 \mathrm{e}^{\beta B S}.$$

Έτσι, μπορούμε να καταλήξουμε με απαγωγή σε άτοπο στο ότι $\varepsilon_1 = \infty$, επίσης.

Σημεία ισορροπίας. Εύκολα, από το σύστημα (24), έχουμε ότι υπάρχουν τρία σημεία ισορροπίας, δηλαδή τα

$$(x^*, y^*) = \begin{cases} (0,0)\,, \\ \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right), & \text{αν } k \geq \frac{\gamma}{\delta} \\ (k,0)\,. \end{cases}$$

Σημειώνουμε ότι απορρίψαμε την περίπτωση του δεύτερου σημείου ισορροπίας με $k < \frac{\gamma}{\delta}$ καθώς ενδιαφερόμαστε για μη αρνητικές λύσεις. Παρατηρούμε ότι το δεύτερο σημείο ισορροπίας συμπίπτει με το τρίτο όταν $k = \frac{\gamma}{\delta}$.

Άσκηση 35. *Τεμαχίστε περαιτέρω τα αναλλοίωτα σύνολα που βρήκαμε παραπάνω σε αναλλοίωτα υποσύνολα.*

Ανάλυση ευστάθειας. Υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi για το σύστημά μας ως

$$J(w,z) = \begin{pmatrix} \alpha\left(1 - \frac{2}{k}w\right) - \beta z & -\beta w \\ \delta z & -\gamma + \delta w \end{pmatrix},$$

δηλαδή

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}$$

και

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right) = \begin{pmatrix} -\frac{\alpha\gamma}{\delta k} & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right) & 0 \end{pmatrix}, \quad J(k,0) = \begin{pmatrix} -\alpha & -\beta k \\ 0 & -\gamma + \delta k \end{pmatrix}.$$

Άμεσα, από γραμμικοποίηση, έχουμε τα εξής:

- Το $(0,0)$ είναι θετικά ασταθές, μιας και οι ιδιοτιμές του αντίστοιχου πίνακα Jacobi είναι οι $\lambda_1 = \alpha > 0$ και $\lambda_2 = -\gamma < 0$.
- Σχετικά με το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right)$, οι ιδιοτιμές δίνονται από τον τύπο

  $$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr} \pm \left(\mathrm{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

  όπου

  $$\mathrm{tr} = -\frac{\alpha\gamma}{\delta k} < 0, \text{ καθώς επίσης } \det = \alpha\gamma\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right) > 0 \text{ όταν } k > \frac{\gamma}{\delta}.$$

  Αφού σε αυτή την περίπτωση η ορίζουσα είναι θετική, συμπεραίνουμε ότι το πρόσημο του πραγματικού μέρους των ιδιοτιμών του πίνακα Jacobi καθορίζεται από το αντίστοιχο πρόσημο του ίχνους. Άρα, το παραπάνω σημείο ισορροπίας είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές όταν $k > \frac{\gamma}{\delta}$.
- Σχετικά με το $(k,0)$, έχουμε ότι οι ιδιοτιμές είναι $\lambda_1 = -\gamma + \delta k$ και $\lambda_2 = -\alpha < 0$, δηλαδή

  $$\lambda_1 \begin{cases} < 0, & \text{όταν } k < \frac{\gamma}{\delta} \\ = 0, & \text{όταν } k = \frac{\gamma}{\delta} \\ > 0 & \text{όταν } k > \frac{\gamma}{\delta}, \end{cases} \quad \text{και επίσης } \lambda_2 < 0.$$

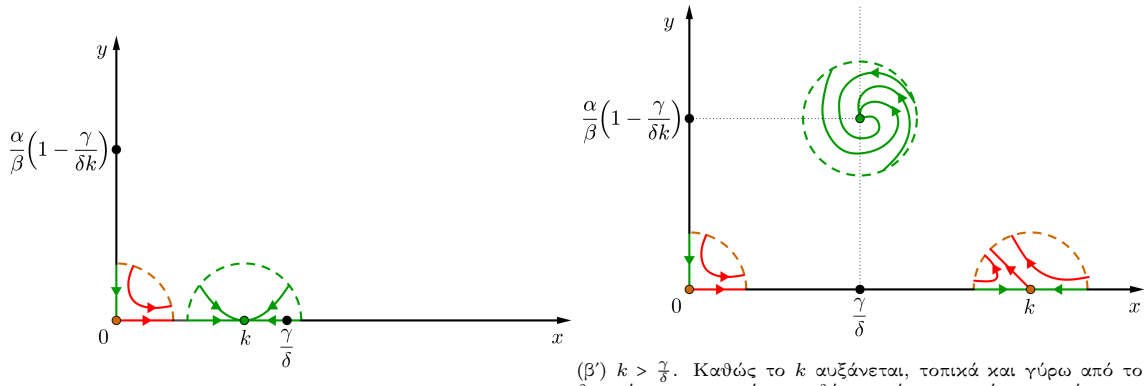
  Άρα το παραπάνω σημείο ισορροπίας είναι

  $$\begin{cases} \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } k < \frac{\gamma}{\delta} \\ \text{θετικά ασταθές}, & \text{όταν } k > \frac{\gamma}{\delta}. \end{cases}$$

Ωστόσο, δεν μπορούμε να αποφανθούμε σχετικά με την ευ/α-στάθειά του $\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$ όταν $\frac{\gamma}{\delta} = k$ μέσω γραμμικοποίησης, λόγω μη υπερβολικότητάς του. Παρατηρώντας όμως το Σχήμα 24 (βλ. Άσκηση 36), σε συνδυασμό με την (τουλάχιστον) συνεχή εξάρτηση της λύσης από την παράμετρο k, διαισθητικά αναμένουμε την θετική ασυμπτωτική ευστάθειά του.

Η αυστηρή απόδειξη αυτού του συμπεράσματος βασίζεται στην θεωρία διακλάδωσης σταθερής κατάστασης.

Άσκηση 36. *Δώστε τις λεπτομέρειες κατασκευής του Σχήματος 24.*



(α′) $k < \frac{\gamma}{\delta}$.

(β′) $k > \frac{\gamma}{\delta}$. Καθώς το k αυξάνεται, τοπικά και γύρω από το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας, η εικόνα των τροχιών ξεκινάει να μοιάζει με αυτή ενός κόμβου και καταλήγει να μοιάζει με αυτή μιας εστίας.

Σχήμα 24: Ποιοτική αναπαράσταση του χώρου φάσης του ($PP_{\text{v2.1}}$) για $k \neq \frac{\gamma}{\delta}$, όπως προκύπτει από την γραμμική ανάλυση ευστάθειας. Αναμένουμε την θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$ όταν $k = \frac{\gamma}{\delta}$, όπως φαίνεται καθώς $k \to \left(\frac{\gamma}{\delta}\right)^-$ ή $k \to \left(\frac{\gamma}{\delta}\right)^+$.

Ανάλυση διακλάδωσης. Καταρχάς, το Σχήμα 24 επιβεβαιώνει την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης από το $(k, 0)$ όταν $k = \frac{\gamma}{\delta}$, κάτι άλλωστε που προκύπτει και από την θεωρία, αφού, κοιτώντας την $\lambda_1 = -\gamma + \delta k$ ως συνάρτηση του k, έχουμε ότι

$$\lambda_1\left(\frac{\gamma}{\delta}\right) = 0, \quad \frac{\mathrm{d}\lambda_1}{\mathrm{d}k}\left(\frac{\gamma}{\delta}\right) \neq 0 \text{ και } \lambda_2 < 0.$$

Άρα θα χαρακτηρίσουμε το τύπο της διακλάδωσης αυτής, με απώτερο σκοπό να βγάλουμε συμπέρασμα για την ευστάθεια του $\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$ όταν $k = \frac{\gamma}{\delta}$. Μιας και γνωρίζουμε όλα τα σημεία ισορροπίας $(x^*, y^*) = (x^*(k), y^*(k))$ γύρω από το $k = \frac{\gamma}{\delta}$, θα το κάνουμε κατασκευάζοντας το διάγραμμα της διακλάδωσης (στον αντίποδα, βλ. Άσκηση 37).

Επιλέγουμε τον κατάλληλο συνδυασμό των x^* και y^*, οι τιμές του οποίου θα απεικονίζονται στον κατακόρυφο άξονα του διαγράμματος. Ο συνδυασμός αυτός προκύπτει από την απλοποίηση Lyapunov-Schmidt, ως εξής: Πρώτα διαγωνοποιούμε τον $J\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right) = P\begin{pmatrix} \lambda_1 = 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 = -\alpha \end{pmatrix} P^{-1} = \begin{pmatrix} -\frac{\beta\gamma}{\alpha\delta} & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & \frac{\beta\gamma}{\alpha\delta} \end{pmatrix},$$

όπου τα $\left(-\frac{\beta\gamma}{\alpha\delta}, 1\right)$ και $(1, 0)$, τα οποία έχουν επιλεγεί για την πρώτη και δεύτερη, αντίστοιχα, στήλη του P, είναι τα ιδιοδιανύσματα της $\lambda_1 = 0$ και της $\lambda_2 = -\alpha$, αντίστοιχα. Έπειτα επιλέγουμε το συνδυασμό

$$(0, 1) \cdot (x^* - k, y^*) = y^*,$$

όπου το $(0, 1)$ είναι η πρώτη γραμμή του P^{-1}.

Άρα το διάγραμμα της διακλάδωσης δίνεται στο Σχήμα 25, και παρατηρούμε ότι πρόκειται για μια διακρίσιμη διακλάδωση (ο ασταθής κλάδος $y^* = \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right) < 0$ για $k < \frac{\gamma}{\delta}$ απορρίπτεται) από το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας $\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$.

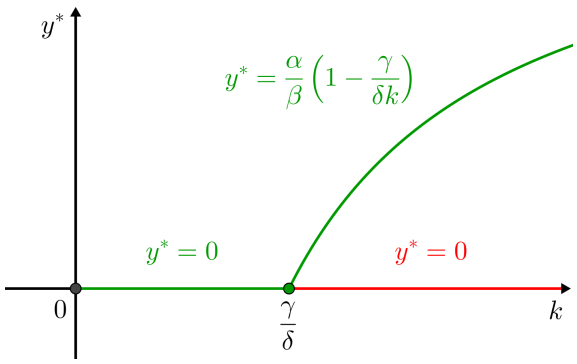
Άσκηση 37 (Ο παράδεισος απέχει μόνο μερικές σελίδες πράξεις ☺)**.** *Αποφανθείτε σχετικά με την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης και τον τύπο της για το* ($PP_{\text{v2.1}}$)*, στην περίπτωση που δεν γνωρίζετε τα υπόλοιπα σημεία ισορροπίας, παρά μόνο το* $(k, 0)$.

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια. Άραγε, θα τείνει ασυμπτωτικά κάθε λύση του ($PP_{\text{v2.1}}$), με αυθαίρετη αρχική συνθήκη, στα θετικά ευσταθή σημεία ισορροπίας; Είναι, δηλαδή, τα θετικά ασυμπτωτικά ευσταθή σημεία ισορροπίας και ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθή;

1. *Περίπτωση* $k > \frac{\gamma}{\delta}$. Εδώ θα ψάξουμε για κατάλληλη συνάρτηση Lyapunov, V. Μιας και για το (PP) βρήκαμε μια τέτοια συνάρτηση, τώρα ελπίζουμε να πορευτούμε τροποποιώντας την.

   Συγκεκριμένα, θα ψάξουμε για κατάλληλη

$$f(w, z) := A \ln z - Bz + C \ln w - Dw, \ \forall\, (w, z) \in (0, \infty)^2,$$



Σχήμα 25: Διάγραμμα διακλάδωσης $y^*\left(y^* - \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right) = 0$. Με πράσινο απεικονίζεται η θετική ασυμπτωτική ευστάθεια, ενώ με κόκκινο η θετική αστάθεια.

με σταθερές A, B, C, D που μένει να καθορίσουμε, τέτοια ώστε

$$\begin{aligned} V\colon (0,\infty)^2 &\to [0,\infty) \\ (w,z) &\mapsto f\left(\tfrac{\gamma}{\delta}, \tfrac{\alpha}{\beta}\left(1 - \tfrac{\gamma}{\delta k}\right)\right) - f(w,z), \end{aligned}$$

για την οποία θα ισχύει ότι $V\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right) = 0$, ότι $V(w,z) > 0$ για κάθε $(w,z) \in (0,\infty)^2 \setminus \left\{\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right)\right\}$, καθώς επίσης ότι $\dot{V}(w,z) \le 0$ για κάθε $(w,z) \in (0,\infty)^2$. Αφού ουσιαστικά θέλουμε η f να έχει (ολικό) μέγιστο για $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right)$, τότε αναγκαστικά θα πρέπει

$$\nabla f\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right) = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} C = \frac{\gamma}{\delta} D \\ A = \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right) B. \end{cases}$$

Επιπλέον, αφού θέλουμε για κάθε $(x_0, y_0) \in (0,\infty)^2$ να ισχύει ότι

$$0 \ge \dot{V} \circ (x,y) = \frac{\mathrm{d}\left(V \circ (x,y)\right)}{\mathrm{d}t} = \nabla V \circ (x,y) \cdot \left(\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}, \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}\right),$$

τότε, σύμφωνα με την (24), αναγκαστικά θα πρέπει

$$0 \ge \dot{V} \circ (x,y) = -D\left(\frac{\gamma}{\delta} - x\right)\left(\alpha\left(1 - \frac{1}{k}x\right) - \beta y\right) - B\left(\frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right) - y\right)(-\gamma + \delta x).$$

Κάτι τέτοιο θα ισχύει αν επιλέξουμε

$$B = \beta \text{ και } D = \delta,$$

καθώς τότε θα έχουμε ότι

$$\dot{V} \circ (x,y) = -\frac{\alpha(-\gamma + \delta x)^2}{\delta k} \le 0.$$

Δηλαδή η V είναι μια ασθενής μελλοντική συνάρτηση Lyapunov. Ωστόσο, παρατηρούμε ότι η $\dot{V}$ δεν μηδενίζεται ταυτοτικά σε καμιά τροχιά, με εξαίρεση την τετριμμένη τροχιά της σταθερής λύσης $(x,y) \equiv \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k}\right)\right)$. Άρα, από την αρχή αναλλοίωτου LaSalle έπεται ότι το σημείο ισορροπίας είναι ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές.

2. *Περίπτωση* $k \le \frac{\gamma}{\delta}$. Εδώ, η εύρεση μιας συνάρτησης Lyapunov για την εξαγωγή συμπεράσματος σχετικά με την ολική συμπεριφορά του $(k,0)$ δεν είναι εύκολη υπόθεση (το σύνηθες σενάριο). Παραδείγματα που μπορούμε άμεσα να σκεφτούμε, όπως η

$$\begin{aligned} V\colon \mathbb{R}^2 &\to [0,\infty) \\ (w,z) &\mapsto (w-k)^2 + z^2, \end{aligned}$$

δεν αρκούν. Ωστόσο θα βγάλουμε συμπέρασμα με έναν απλό κατασκευαστικό τρόπο, αποτυπώνοντας ποιοτικά το *πεδίο διευθύνσεων*:

i. Πρώτα απεικονίζουμε τις *μηδενοκλινείς καμπύλες* στον χώρο φάσης. Μια μηδενοκλινής καμπύλη αποτελεί καμπύλη στον χώρο φάσης επί της οποίας μηδενίζεται η παράγωγος μιας από τις εξαρτημένες μεταβλητές. Με βάση το (24), και όπως φαίνεται στο Σχήμα 26α′ (στο Σχήμα 26 απεικονίζεται η περίπτωση $k < \frac{\gamma}{\delta}$· αντίστοιχα θα έχουμε και για την περίπτωση $k = \frac{\gamma}{\delta}$ (βλ. Άσκηση 38)), όσον αφορά την $\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = 0$ έχουμε τις x-μηδενοκλινείς

$$x = 0 \text{ και } y = \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{1}{k}x\right),$$

και από την $\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = 0$ έχουμε τις y-μηδενοκλινείς

$$y = 0 \text{ και } x = \frac{\gamma}{\delta}.$$

ii. Έπειτα σχεδιάζουμε κατακόρυφα ευθύγραμμα τμήματα κατά μήκος των x-μηδενοκλινών καμπυλών και οριζόντια κατά μήκος των y-μηδενοκλινών, όπως φαίνεται στο Σχήμα 26β′.

iii. Στην συνέχεια επιλέγουμε κατάλληλη φορά στα παραπάνω ευθύγραμμα τμήματα, την οποία εξάγουμε άμεσα από το (24), όπως φαίνεται στο Σχήμα 26γ′.

iv. Τέλος απεικονίζουμε τα κατάλληλα διανύσματα στον υπόλοιπο χώρο φάσης, όπως φαίνεται στο Σχήμα 26δ′, με βάση την φορά της συνισταμένης των διανυσμάτων στις μηδενοκλινείς καμπύλες.

Παίρνουμε έτσι την ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $(k, 0)$ στο αναλλοίωτο σύνολο

$$(0, \infty) \times [0, \infty),$$

δηλ. παντού στον χώρο φάσης εκτός από το αναλλοίωτο σύνολο

$$\{0\} \times [0, \infty),$$

όταν $k \leq \frac{\gamma}{\delta}$.

Συμπεραίνουμε έτσι τα εξής:

1. Αν $k > \dfrac{\gamma}{\delta}$, τότε κάθε λύση με μη μηδενική αρχική συνθήκη για τα θηράματα τείνει μελλοντικά στο σημείο ισορροπίας της συμβίωσης.

2. Αν $k \leq \dfrac{\gamma}{\delta}$, τότε, για κάθε αρχική συνθήκη, μελλοντικά οι θηρευτές μειώνονται μέχρι εξαφάνισης.

Άσκηση 38. *Απεικονίστε ποιοτικά το πεδίο διευθύνσεων του* ($PP_{\text{v2.1}}$), *όταν* $k = \frac{\gamma}{\delta}$ *και όταν* $k > \frac{\gamma}{\delta}$.

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 27, προς επαλήθευση των αποτελεσμάτων μας.

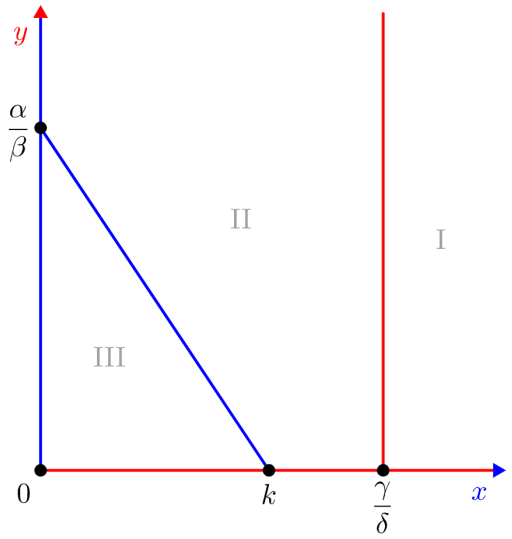
Μαθηματικό Υπόβαθρο:

Εξάρτηση από παράμετρο. Ένα πρόβλημα μεγάλου ενδιαφέροντος είναι η εξάρτηση των λύσεων ενός (πC) από παράμετρο.

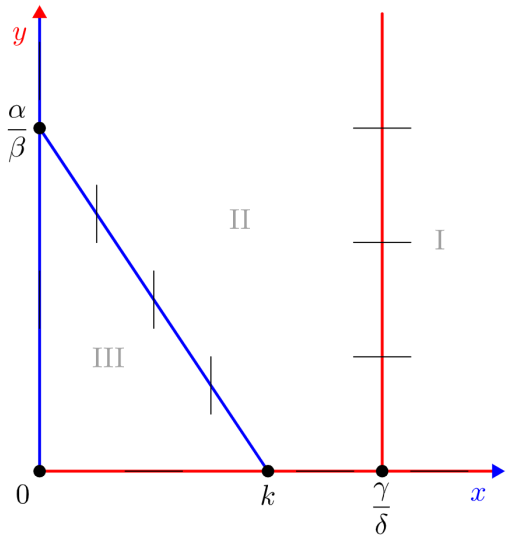
Θεώρημα 39 (συνεχής/διαφορίσιμη εξάρτηση των λύσεων από παράμετρο)**.** *Έστω ανοικτό* $U \subseteq \mathbb{R}^n$, *παράμετρος* $\mu \in U$ *με* $\mu^* \in U$ *και* (πC) *όπου* $f(\cdot, \cdot) = f(\cdot, \cdot, \mu)$. *Αν η* f *είναι είτε συνεχής είτε ομαλή* (C^k *με* $k \in \mathbb{N}$) *σε μια περιοχή του* (t_0, y_0, μ^*), *τότε μια ενδεχόμενη λύση,* $y(\cdot, \cdot) = y(\cdot, \cdot, \mu)$, *θα είναι επίσης είτε συνεχής είτε ομαλή* (C^k *με* $k \in \mathbb{N}$), *αντίστοιχα, σε μια περιοχή του* (t_0, y_0, μ^*).

Σημειώνουμε ότι η εξάρτηση των λύσεων από την αρχική συνθήκη ή την f από την μία, και η εξάρτηση τους από παράμετρο από την άλλη, είναι οι δύο όψεις του ίδιου νομίσματος, με το ένα αποτέλεσμα να μας οδηγεί στο άλλο και αντίστροφα.

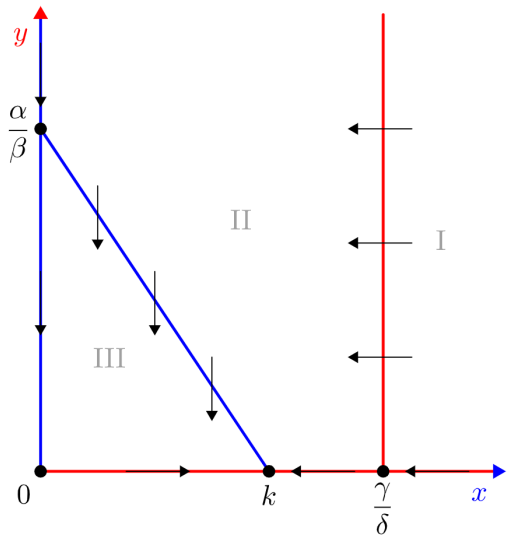
Επίσης, το Θεώρημα 39 δίνει μια πολύ αποτελεσματική μέθοδο προσεγγιστικής επίλυσης εξισώσεων που είναι «κοντινές» σε «μη διαταραγμένες» εξισώσεις των οποίων οι λύσεις είναι γνωστές. Αρκεί να αναπαρασταθεί η λύση της διαταραγμένης εξίσωσης στη μορφή σειράς Taylor σε δυνάμεις της διαταραχής, να αντικατασταθεί αυτή η σειρά στη διαταραγμένη εξίσωση και να εξισωθούν οι συντελεστές



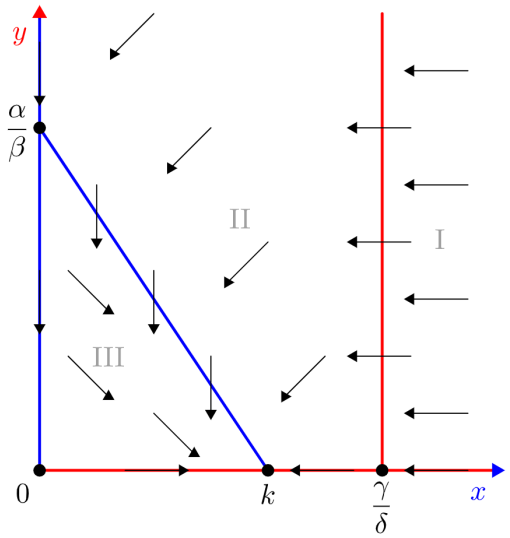
(α′) Με μπλε οι x-μηδενοκλινείς καμπύλες και με κόκκινο οι y-μηδενοκλινείς. Προφανώς όλα τα σημεία ισορροπίας βρίσκονται στην τομή των μηδενοκλινών καμπυλών. Εδώ, οι καμπύλες αυτές χωρίζουν τον χώρο φάσης σε τρεις περιοχές, I, II και III.



(β′) Το πεδίο διευθύνσεων κατά μήκος κάθε μηδενοκλινούς καμπύλης είναι κάθετο στον αντίστοιχο άξονα.



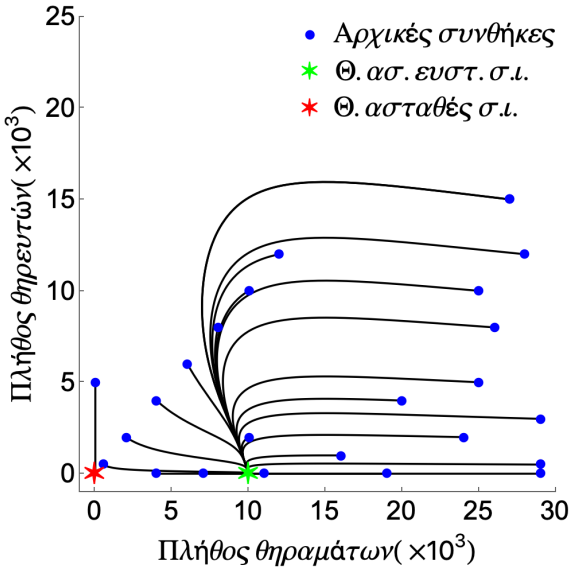
(γ′) Η φορά του πεδίο διευθύνσεων κατά μήκος των μηδενοκλινών καμπυλών καθορίζεται από το (24). Για παράδειγμα, κατά μήκος της x-μηδενοκλινούς $y = \frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{1}{k}x\right)$ παρατηρούμε ότι αφού βρισκόμαστε για $x \leq k < \frac{\gamma}{\delta}$, τότε από την (24β′) προκύπτει ότι $\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} < 0$, δηλαδή ότι η y φθίνει (και μάλιστα γνησίως), και άρα η φορά είναι προς «τα κάτω», δηλαδή προς την καμπύλη $y = 0$.



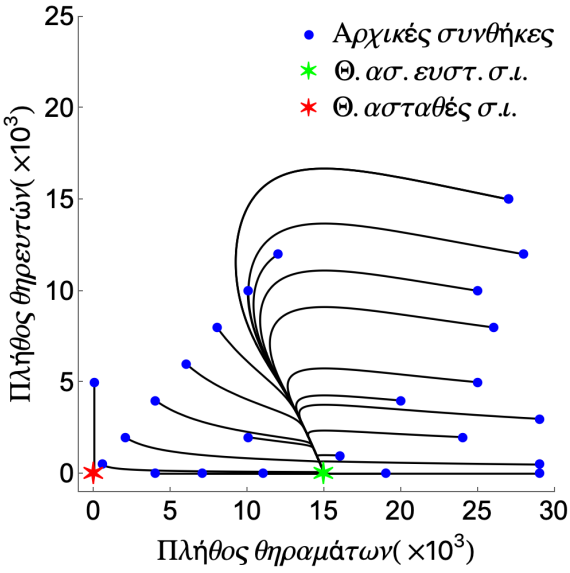
(δ′) Η φορά των διανυσμάτων στο εσωτερικό κάθε περιοχής I, II και III προκύπτει από την φορά της συνισταμένης των διανυσμάτων στο σύνορό της.

Σχήμα 26: Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($PP_{\text{v}2.1}$), όταν $k < \frac{\gamma}{\delta}$.

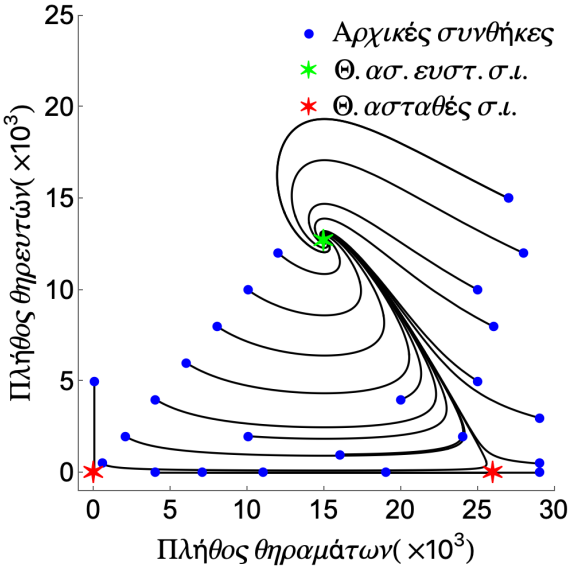
των ίδιων δυνάμεων της διαταραχής. Ο πρώτος (ανεξάρτητος της διαταραχής) όρος της σειράς που αναπαριστά τη λύση θα είναι η γνωστή λύση της μη διαταραγμένης εξίσωσης. Επαναληπτικά επιλύσιμες εξισώσεις θα δώσουν τους ακόλουθους όρους της σειράς. Η πιο σημαντική απ΄ αυτές, η εξίσωση των όρων πρώτου βαθμού ως προς τη διαταραχή, είναι μια μη ομογενής διαφορική εξίσωση. Αυτή η διαδικασία χρησιμοποιείται σε ευρύτατο φάσμα εφαρμογών των διαφορικών εξισώσεων και εμπίπτει στις λεγόμενες *Μεθόδους Διαταραχών*.



(α′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $10 \cdot 10^3$ άτομα $= k < \frac{\gamma}{\delta} = 15 \cdot 10^3$ άτομα.



(β′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $k = 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta}$.



(γ′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $26 \cdot 10^3$ άτομα $= k > \frac{\gamma}{\delta} = 15 \cdot 10^3$ άτομα.

Σχήμα 27: Αριθμητική επίλυση του ($PP_{\text{v2.1}}$) για θετικούς χρόνους για διάφορες τιμές του k, με $\alpha = 30$ [χρόνος]$^{-1}$, $\beta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 15$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\delta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$.

Διακλάδωση από σημείο ισορροπίας (ή αλλιώς, τοπική διακλάδωση). Με τον όρο *διακλάδωση* εννοούμε κάθε αλλαγή στην ποιοτική συμπεριφορά των λύσεων ενός (πC), που η f εξαρτάται από μια παράμετρο, καθώς η παράμετρος αυτή αλλάζει τιμές. Οι *διακλαδώσεις από σημείο ισορροπίας* έχουν *τοπικό χαρακτήρα*, σε αντίθεση από τις *διακλαδώσεις από κλειστή τροχιά* που έχουν *ολικό χαρακτήρα* (και μπορεί να μην σχετίζονται καν με την ίδια την λέξη διακλάδωση).

Το γενικό πλαίσιο της τοπικής θεωρίας διακλαδώσεων είναι αυτό μιας *μονοπαραμετρικής οικογένειας αυτόνομων* (πC), δηλ. η f δεν εξαρτάται απευθείας από τον χρόνο, t, παρά μόνο μέσω της λύσης, y, και επίσης εξαρτάται από μια παράμετρο $\mu \in U^*$ για ανοικτό $U^* \subseteq \mathbb{R}$, τέτοιας ώστε για κάποια συγκεκριμένη τιμή της παραμέτρου, $\mu = \mu^*$, το (πC) έχει ένα *μεμονωμένο μη υπερβολικό σημείο ισορροπίας*. Το κεντρικό φαινόμενο της θεωρίας αυτής, το οποίο και την χαρακτηρίζει, είναι ότι υπάρχουν *επιπρόσθετες, συνήθως μη εμφανείς, λύσεις του* (πC) *κοντά στο μη υπερβολικό αυτό σημείο ισορροπίας*. Τις διακλαδώσεις αυτές τις διαχωρίζουμε σε

- *διακλαδώσεις σταθερής κατάστασης*, όπου οι επιπρόσθετες λύσεις είναι *σταθερές*, και σε

- *διακλαδώσεις Hopf*, όπου οι επιπρόσθετες λύσεις είναι *περιοδικές*.

Η πορεία της ανάλυσης μιας τοπικής διακλάδωσης έχει ως εξής:

1. Την αναγνωρίζουμε και την χαρακτηρίζουμε ως σταθερής κατάστασης ή ως Hopf.
2. Σε περίπτωση που κλάδοι επιπρόσθετων λύσεων εμφανίζονται για $\mu < \mu^*$ ($\mu > \mu^*$) από ένα κλάδο που υπάρχει για τουλάχιστον $\mu \geq \mu^*$ ($\mu \leq \mu^*$), τότε την χαρακτηρίζουμε ως *υποκρίσιμη* (*υπερκρίσιμη*). Αν είναι είτε υποκρίσιμη και υπερκρίσιμη ταυτόχρονα, είτε τίποτα από δύο, τότε αποφεύγουμε αυτούς τους χαρακτηρισμούς.
3. Κατασκευάζουμε, έστω τοπικά, την «υπογραφή» της, δηλαδή το αντίστοιχο *διάγραμμά* της, ως εξής:
   i. Αν η πρόκειται για διακλάδωση σταθερής κατάστασης, τότε το διάγραμμα είναι διδιάστατο.
   ii. Αν η πρόκειται για διακλάδωση Hopf, τότε το διάγραμμα είναι τριδιάστατο.

   Και στις δύο περιπτώσεις στον άξονα «των x» θα απεικονίζονται οι τιμές του μ γύρω από το μ^*.
4. Ταύτιση τοπικά του διαγράμματός της με το διάγραμμα μιας τυποποιημένης διακλάδωσης.

Σημειώνουμε ότι το θεμελιώδες εργαλείο θεωρητική μελέτης μιας τοπικής διακλάδωσης αποτελεί το θεώρημα πεπλεγμένης συνάρτησης.

Διακλάδωση σταθερής κατάστασης. Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) με $f(\cdot) = f(\cdot, \mu) \in C^3(U \times U^*; \mathbb{R}^n)$, όπου $U \subseteq S_2$ και $U^* \subseteq \mathbb{R}$ ανοικτά. Τα σημεία ισορροπίας της θα τα συμβολίζουμε, ως συνήθως, με y^*. Έστω, επίσης, ότι για κάθε $\mu \in U^*$ το πρόβλημα έχει ένα μεμονωμένο σημείο ισορροπίας (το οποίο θα εξαρτάται ομαλά από την μ). Θα το συμβολίζουμε με $y^* = y^\dagger = y^\dagger(\mu)$ για να το ξεχωρίζουμε από τα άλλα σημεία ισορροπίας που θα εμφανιστούν στην διακλάδωση.

Ξεκινάμε με το επόμενο βασικό αποτέλεσμα, η απόδειξη του οποίου βασίζεται στο θεώρημα πεπλεγμένης συνάρτησης.

Θεώρημα 40. *Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων* (πC) *όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιείται η εξής συνθήκη:*

Ο πίνακας Jacobi (με διαφορίσεις ως προς y, χωρίς διαφορίσεις ως προς μ), για $\mu = \mu^*$, $J\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big)$, έχει μία απλή μηδενική ιδιοτιμή και τις υπόλοιπες $n-1$ μη μηδενικές, δηλ. (Σ_1)

$$\lambda_1 = 0, \text{ και } \lambda_i \neq 0, \ \forall i \neq 1.$$

Τότε υπάρχει μια μοναδική ομαλή πραγματική ιδιοτιμή $\lambda_1 = \lambda_1(\mu)$ του $J_y\big(y^\dagger(\mu), \mu\big)$ σε μια περιοχή του μ^*, τέτοια ώστε $\lambda_1(\mu^*) = 0$. Δηλαδή, μπορούμε να δούμε την μηδενική ιδοτιμή ως μια ομαλή πραγματική συνάρτηση ως προς μ γύρω από το $\mu = \mu^*$.

Η συνθήκη του Θεωρήματος 40 αποτελεί την *αναγκαία, αλλά όχι ικανή, συνθήκη* για την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης από το σημείο ισορροπίας $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^*$. Σημειώνουμε ότι για $n = 1$ η παραπάνω συνθήκη είναι απλά η

$$\frac{\partial f}{\partial y}\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big) = 0.$$

Η θεωρητική προσέγγιση των διακλαδώσεων σταθερής κατάστασης έχει ως εξής:

1. $n = 1$.
   i. Διαχωρισμός διάφορων περιπτώσεων μονοπαραμετρικών οικογενειών (πC) όπου η παραπάνω αναγκαία συνθήκη ικανοποιείται, ανάλογα με επιπλέον συνθήκες που αφορούν τον μηδενισμό ή όχι κάποιων μερικών παραγώγων της f στο $\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big)$.

   Οι επιπλέον συνθήκες που αφορούν μερικές παραγώγους αμιγώς ως προς y λέγονται *συνθήκες μη εκφυλισμού*, ενώ οι συνθήκες που μπορούν να διατυπωθούν ως προς τις μερικές παραγώγους και ως προς μ λέγονται *συνθήκες εγκαρσιότητας*.

ii. Η ανάλυση κάθε μιας από τις παραπάνω περιπτώσεις θα μας δώσει μια αντιστοιχία αυτής με μια άλλη περίπτωση μιας τυποποιημένης μονοπαραμετρικής οικογένειας αυτόνομων (πC) με γνωστή διακλάδωση, όπου τώρα η f είναι ένα πολυώνυμο ως προς y που έχει συγκεκριμένες συναρτήσεις του μ για συντελεστές και σταθερά.

Τα πολυώνυμα αυτά λέγονται *κανονικές μορφές Poincaré*.

iii. Η αντιστοιχία αυτή της αρχικής μονοπαραμετρικής οικογένειας προβλημάτων με μια τυποποιημένη σημαίνει θετική απάντηση στο ερώτημα «ύπαρξη ή όχι διακλάδωσης» για την αρχική, καθώς επίσης ίδια συμπεριφορά της διακλάδωσης της αρχικής με αυτή της τυποποιημένης σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$.

2. Αυθαίρετο $n \in \mathbb{N}$.

i. Υποβιβασμός κάθε μονοπαραμετρικής οικογένειας αυτόνομων (πC) που ικανοποιεί την παραπάνω αναγκαία συνθήκη, σε μια μονοπαραμετρική οικογένεια μονοδιάστατων αυτόνομων (πC).

Ο υποβιβασμός αυτός λέγεται *απλοποίηση Lyapunov-Schmidt*.

ii. Η αντιστοιχία αυτή της αρχικής μονοπαραμετρικής οικογένειας προβλημάτων με την υποβιβασμένη της σημαίνει απάντηση στο ερώτημα «ύπαρξη ή όχι διακλάδωσης» για την αρχική, καθώς επίσης, σε περίπτωση ύπαρξης, ίδια συμπεριφορά της διακλάδωσης της αρχικής με την αυτή της υποβιβασμένης σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$. Μάλιστα, σε περίπτωση ύπαρξης, το διάγραμμα διακλάδωσης της υποβιβασμένης λέγεται διάγραμμα διακλάδωσης και της αρχικής.

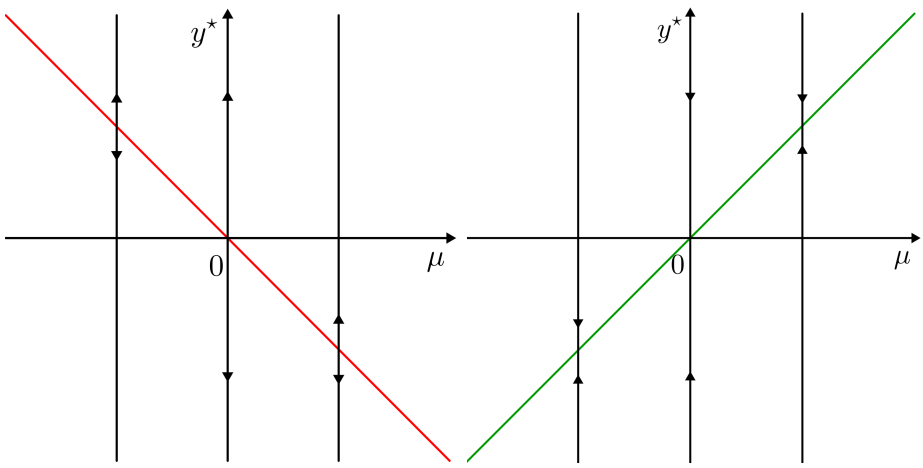
Οπότε, η τοπική συμπεριφορά της ενδεχόμενης διακλάδωσης μιας μονοπαραμετρικής οικογένειας αυθαίρετης διάστασης αυτόνομων (πC) (που ικανοποιεί την παραπάνω αναγκαία συνθήκη) είναι ίδια με την συμπεριφορά της γνωστής διακλάδωσης κάποιας τυποποιημένης μονοπαραμετρικής οικογένειας μονοδιάστατων αυτόνομων (πC). Αφού και το διάγραμμα μιας διακλάδωσης αποτελεί την «υπογραφή» της, σε περίπτωση ύπαρξης διακλάδωσης λοιπόν, η μελέτη της ολοκληρώνεται με την τοπική ταύτιση του διαγράμματος της με το αντίστοιχο μιας από τις τυποποιημένες.

Μέρος του καταλόγου των τυποποιημένων μονοπαραμετρικών οικογενειών μονοδιάστατων προβλημάτων με γνωστές διακλαδώσεις είναι το εξής:

Μερος Καταλογου γνωστων Διακλαδωσεων Σταθερης Καταστασης

Με πράσινο χρωματίζονται οι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθείς κλάδοι ή τμήματα αυτών, ενώ με κόκκινο οι θετικά ασταθείς κλάδοι ή τμήματα αυτών, του αντίστοιχου διαγράμματος διακλάδωσης.

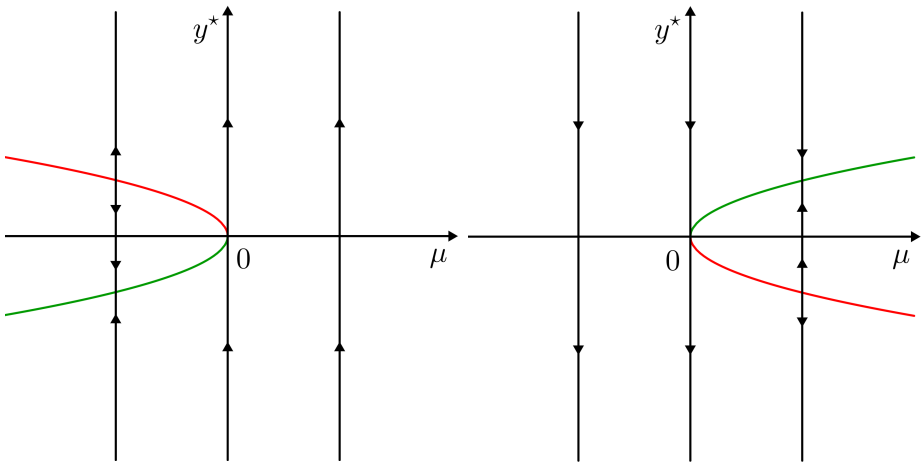
- (για λόγους σύγκρισης) $f(y,\mu) = \mu + y$ ◇ ΟΧΙ ΔΙΑΚΛΑΔΩΣΗ (βλ. Σχήμα 28α′).
- (για λόγους σύγκρισης) $f(y,\mu) = \mu - y$ ◇ ΟΧΙ ΔΙΑΚΛΑΔΩΣΗ (βλ. Σχήμα 28β′).



(α′) $\mu + y^\star = 0$. (β′) $\mu - y^\star = 0$.

Σχήμα 28: Διάγραμμα διακλάδωσης $\mu \pm y^\star = 0$.

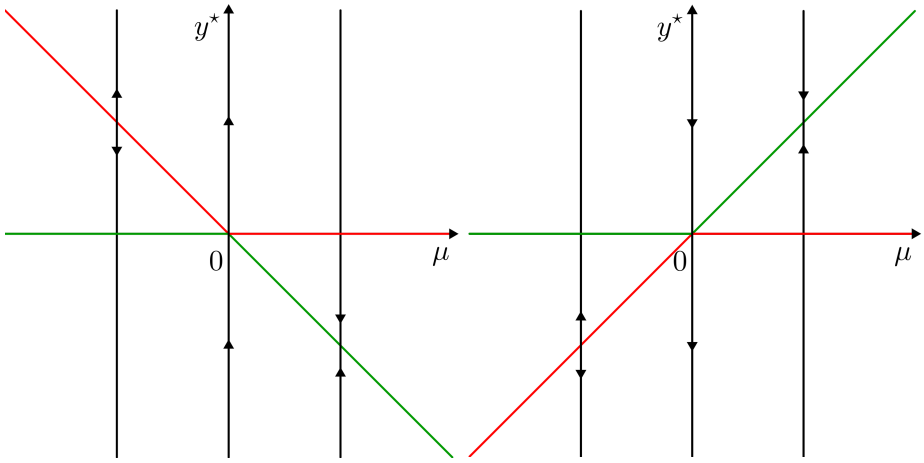
- $f(y,\mu) = \mu + y^2$ ◇ ΠΤΥΧΗ (βλ. Σχήμα 29α′).



(α′) $\mu + {y^\star}^2 = 0$. (β′) $\mu - {y^\star}^2 = 0$

Σχήμα 29: Διάγραμμα διακλάδωσης $\mu \pm {y^\star}^2 = 0$.

- $f(y,\mu) = \mu - y^2$ ◇ ΠΤΥΧΗ (βλ. Σχήμα 29β′).
- $f(y,\mu) = \mu y + y^2$ ◇ ΔΙΑΚΡΙΣΙΜΗ (βλ. Σχήμα 30α′).
- $f(y,\mu) = \mu y - y^2$ ◇ ΔΙΑΚΡΙΣΙΜΗ (βλ. Σχήμα 30β′).



(α′) $\mu y^\star + {y^\star}^2 = 0$. (β′) $\mu y^\star - {y^\star}^2 = 0$.

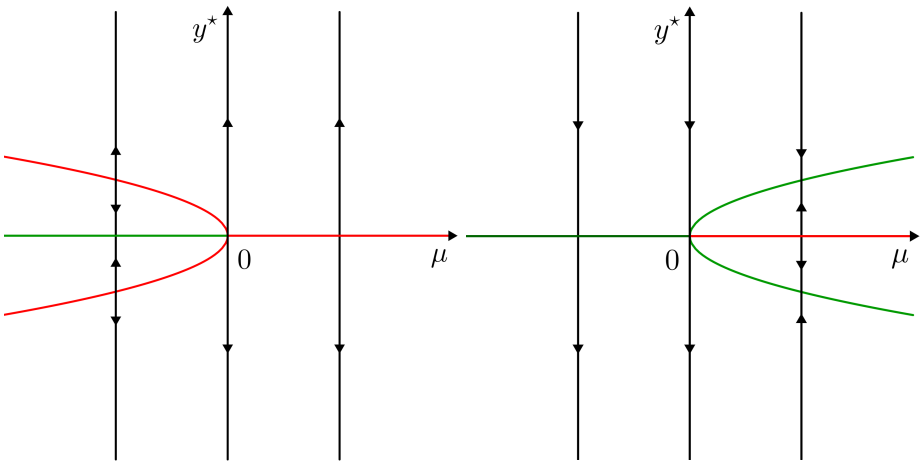
Σχήμα 30: Διάγραμμα διακλάδωσης $\mu y^\star \pm {y^\star}^2 = 0$.

- $f(y,\mu) = \mu y + y^3$ ◇ ΥΠΟΚΡΙΣΙΜΗ ΔΙΚΡΑΝΙΚΗ (βλ. Σχήμα 31α′).
- $f(y,\mu) = \mu y - y^3$ ◇ ΥΠΕΡΚΡΙΣΙΜΗ ΔΙΚΡΑΝΙΚΗ (βλ. Σχήμα 31β′).

Στα παραπάνω παραδείγματα συμμετέχουν αυστηρά δύο *κλάδοι* (ομαλές καμπύλες) στην διακλάδωση, όπου ο ένας από αυτούς αντιστοιχεί στο σημείο ισορροπίας $y^\dagger(\mu)$, οι οποίοι τέμνονται μόνο στο *σημείο διακλάδωσης* $\left(\mu^\star, y^\dagger(\mu^\star)\right) = 0 \in \mathbb{R}^2$. Κάθε σημείο ισορροπίας γύρω από το σημείο διακλάδωσης βρίσκεται αποκλειστικά πάνω σε έναν από τους δύο κλάδους.

Παρατηρούμε, επίσης, ότι η διακλάδωση πτυχή δεν είναι ούτε υποκρίσιμη ούτε υπερκρίσιμη, ενώ η διακρίσιμη διακλάδωση είναι και υποκρίσιμη και υπερκρίσιμη.

Μέρος του αποτελέσματος που μας αντιστοιχίζει κάθε μονοπαραμετρική οικογένεια μονοδιάστατων αυτόνομων (πC) που παρουσιάζει διακλάδωση σταθερής κατάστασης, με μια από τις τυποποιημένες μονοπαραμετρικές οικογένειες μονοδιάστατων αυτόνομων (πC) με γνωστή διακλάδωση, είναι το παρακάτω.



(α′) $\mu y^\star + y^{\star 3} = 0$. (β′) $\mu y^\star - y^{\star 3} = 0$.

Σχήμα 31: Διάγραμμα διακλάδωσης $\mu y^\star \pm y^{\star 3} = 0$.

Θεώρημα 41. *Έστω $n = 1$ και μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιείται η αναγκαία συνθήκη για την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης από το $y^\dagger(\mu)$ για $\mu = \mu^\star$*

$$\frac{\partial f}{\partial y}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) = 0. \tag{Σ_1}$$

i. Αν

$$\frac{\partial f}{\partial \mu}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) \neq 0, \text{ και } \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) \neq 0, \tag{$\Sigma_{2\mathrm{i}}$}$$

τότε υπάρχει διακλάδωση σταθερής κατάστασης από το σημείο ισορροπίας $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^\star$, που αποτελείται από δύο κλάδους (ο ένας εκ των οποίων αντιστοιχεί στο $y^\dagger(\mu)$).

Μάλιστα, υπάρχουν (αντιστρέψιμες) αλλαγές εξαρτημένης μεταβλητής και παραμέτρου $y \mapsto x$ και $\mu \mapsto \kappa$, αντίστοιχα, και αλλαγή ανεξάρτητης μεταβλητής $t \mapsto \tau$ που διατηρεί την φορά, οι οποίες μετασχηματίζουν την εξίσωση του (πC) στη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}\tau} = \kappa + sx^2 + o\big(x^2\big), \text{ καθώς } x \to 0, \text{ όπου } s = \operatorname{sgn}\left(\frac{\partial^2 f}{\partial y^2}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big)\right) = \pm 1.$$

ii. Αν

$$\frac{\partial^2 f}{\partial \mu \partial y}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) \neq 0, \tag{$\Sigma_{2\mathrm{ii}}$}$$

τότε υπάρχει διακλάδωσης σταθερής κατάστασης από το σημείο ισορροπίας $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^\star$, που αποτελείται από δύο κλάδους.

(α′) Αν

$$\frac{\partial f}{\partial \mu}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) = 0, \text{ και } \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) \neq 0, \tag{$\Sigma_{3\alpha'}$}$$

τότε υπάρχουν αλλαγές εξαρτημένης μεταβλητής και παραμέτρου $y \mapsto x$ και $\mu \mapsto \kappa$, αντίστοιχα, και αλλαγή ανεξάρτητης μεταβλητής $t \mapsto \tau$ που διατηρεί την φορά, οι οποίες μετασχηματίζουν την εξίσωση του (πC) στη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}\tau} = \kappa x + sx^2 + o\big(x^2\big), \text{ καθώς } x \to 0, \text{ όπου } s = \operatorname{sgn}\left(\frac{\partial^2 f}{\partial y^2}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big)\right) = \pm 1.$$

(β′) Αν η f είναι περιττή ως προς y και

$$\frac{\partial f}{\partial \mu}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) = 0, \ \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) = 0, \text{ και } \frac{\partial^3 f}{\partial y^3}\big(y^\dagger(\mu^\star), \mu^\star\big) \neq 0, \tag{$\Sigma_{3\beta'}$}$$

τότε υπάρχουν αλλαγές εξαρτημένης μεταβλητής και παραμέτρου $y \mapsto x$ και $\mu \mapsto \kappa$, αντίστοιχα, και αλλαγή ανεξάρτητης μεταβλητής $t \mapsto \tau$ που διατηρεί την φορά, οι οποίες μετασχηματίζουν την εξίσωση του (πC) στη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}\tau} = \kappa x + s x^3 + o\big(x^3\big), \ \textit{καθώς } x \to 0, \ \textit{όπου } s = \operatorname{sgn}\left(\frac{\partial^3 f}{\partial y^3}\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big)\right) = \pm 1.$$

Πρακτικά, το παραπάνω αποτέλεσμα μας λέει ότι, αν ικανοποιούνται οι συνθήκες, τότε όχι μόνο θα υπάρχει διακλάδωση για το πρόβλημά μας, αλλά μάλιστα στην περίπτωση i. το διάγραμμά της θα έχει, σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$, τα ίδια ποιοτικά χαρακτηριστικά με αυτό της διακλάδωσης πτυχής, στην ii.(α') με αυτό της διακρίσιμης, και στην ii.(β') με αυτό της δικρανικής.

Τώρα, περνάμε στην γενική περίπτωση n διαστάσεων, και παρουσιάζουμε την απλοποίηση Lyapunov-Schmidt, η οποία είναι το εφαλτήριο για την μελέτη ενδεχόμενης διακλάδωσης μιας μονοπαραμετρικής οικογένειας n-διάστατων αυτόνομων (πC), που ικανοποιούν την αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης σταθερής κατάστασης.

Απλοποιηση Lyapunov-Schmidt

Έστω μια μονοπαραμετρική οικογένεια n-διάστατων αυτόνομων (πC) όπως παραπάνω.
Ο αλγόριθμος υποβιβασμού διάστασης έχει ως εξής:

1. Μετασχηματισμός της μονοπαραμετρικής οικογένειας των εξισώσεων των (πC), μέσω κατάλληλης αλλαγής μεταβλητών, έτσι ώστε πλέον ο πίνακας Jacobi να βρίσκεται σε μια συγκεκριμένη, αξιοποιήσιμη μορφή, και συγκεκριμένα:

   i. Διαγωνιοποίηση του $J\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big)$. Συγκεκριμένα εύρεση των n ιδιοτιμών λ_i (μόνο μια εκ των οποίων, η λ_1, θα είναι μηδενική), των αντίστοιχων ιδιοδιανυσμάτων u_i, και του (αντιστρέψιμου) πίνακα ομοιότητας P και του αντίστροφού του ώστε

   $$J\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big) = P \begin{pmatrix} \lambda_1 = 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \lambda_2 \neq 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \lambda_n \neq 0 \end{pmatrix} P^{-1},$$

   και σε αυτή την περίπτωση ο P θα έχει ως στήλες τα αντίστοιχα ιδιοδιανύσματα, δηλ.

   $$P \coloneqq \begin{pmatrix} u_1 & \cdots & u_n \end{pmatrix}.$$

   ii. Αλλαγή μεταβλητών

   $$y^\dagger(\mu) + Px \coloneqq y \mapsto x \coloneqq P^{-1}\big(y - y^\dagger(\mu)\big).$$

   iii. Αναγνώριση της συνάρτησης F με τύπο

   $$F(x, \mu) \coloneqq P^{-1} f\big(Px + y^\dagger(\mu), \mu\big),$$

   για τον πίνακα Jacobi της οποία ισχύει

   $$J(0, \mu^*) = \begin{pmatrix} \lambda_1 = 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \lambda_2 \neq 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \lambda_n \neq 0 \end{pmatrix}$$

   (από τον κανόνα της αλυσίδας).

2. Επίλυση του $(n-1) \times (n+1)$ (μη γραμμικού) συστήματος

   $$\begin{aligned} F_2(x, \mu) &= 0 \\ &\vdots \\ F_n(x, \mu) &= 0, \end{aligned}$$

   για την εύρεση μιας μονοπαραμετικής οικογένειας λύσεων της μορφής

   $$x_i = x_i(x_1, \mu), \ \forall i \in \{2, \ldots, n\}$$

   (η επίλυση αυτή εξασφαλίζεται από θεώρημα πεπλεγμένης συνάρτησης).

3. Αναγνώριση της συνάρτησης g με τύπο

$$g(x_1, \mu) \coloneqq F_1(x_1, x_2(x_1, \mu), \ldots, x_n(x_1, \mu)),$$

για την οποία ισχύει ότι

$$g(0, \mu^*) = 0 \text{ και } \frac{\partial g}{\partial x_1}(0, \mu^*) = \lambda_1 = 0,$$

καθώς και της *υποβιβασμένης μονοπαραμετρικής οικογένειας μονοδιάστατων αυτόνομων προβλημάτων Cauchy* ως

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x_1}{\mathrm{d}t}(t, \mu) = g(x_1(t, \mu), \mu) \\ x_1(t_0, \mu) = q_1 \cdot \big(y_0(\mu) - y^\dagger(\mu)\big), \end{cases}$$

όπου q_1 είναι η πρώτη γραμμή του P^{-1}.

Τονίζουμε ότι *ο παραπάνω αλγόριθμος υποβιβασμού διάστασης είναι εφαρμόσιμος σε όλες τις μονοπαραμετρικές οικογένειες αυτόνομων* (πC) *που ικανοποιούν την αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης σταθερής κατάστασης, ανεξάρτητα με τον αν υπάρχει τελικά διακλάδωση ή όχι.*

Άμεσα από τον αλγόριθμο, συμπεραίνουμε ότι τα σημεία ισορροπίας της υποβιβασμένης μονοπαραμετρικής οικογένειας μονοδιάστατων αυτόνομων προβλημάτων Cauchy είναι τα $x_1^* = q_1 \cdot \big(y^* - y^\dagger\big)$.

Επίσης, σε περίπτωση ύπαρξης διακλάδωσης σταθερής κατάστασης, το διάγραμμά της θα έχει τα εξής χαρακτηριστικά:

- Στον κατακόρυφο άξονα (άξονα «των y») θα υπάρχουν οι τιμές του x_1^* (στον οριζόντιο άξονα (άξονα «των x») θα υπάρχουν του μ, όπως ήδη έχουμε αναφέρει).
- Ο οριζόντιος άξονας, $x_1 = 0$, θα είναι μέρος της διακλάδωσης (δηλ. η διακλάδωση θα εμφανίζεται πάνω του), καθώς το 0 είναι σημείο ισορροπίας για την υποβιβασμένη οικογένεια μονοδιάστατων προβλημάτων, το οποίο αντιστοιχεί στο σημείο ισορροπίας $y^* = y^\dagger$ της αρχικής.
- Ο άλλος κλάδος της διακλάδωσης, δηλαδή αυτός που αντιστοιχεί σε σημεία ισορροπίας $y^* \neq y^\ddagger$, θα είναι η καμπύλη που γράφεται ως ένωση των καμπυλών $x_1 = q_1 \cdot \big(y^*(\mu) - y^\dagger(\mu)\big)$, για κάθε τέτοιο y^*.

Έτσι, η αξιοποίηση του αλγόριθμου αλλάζει με βάση το αν γνωρίζουμε ή όχι όλα τα σημεία ισορροπίας σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$, ως εξής:

1. Αν γνωρίζουμε όλα τα σημεία ισορροπίας, $y^* = y^*(\mu)$, σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$, και όχι μόνο το $y^* = y^\dagger(\mu)$, τότε ο αλγόριθμος αξιοποιείται με έναν απλό κατασκευαστικό τρόπο:
   i. Κατασκευή ενός διαγράμματος όπου στον κατακόρυφο άξονα υπάρχουν οι τιμές του x_1 και στον οριζόντιο αυτές του μ.
   ii. Αποτύπωση των γραφημάτων όλων των συναρτήσεων $q_1 \cdot \big(y^*(\mu) - y^\dagger(\mu)\big)$ στο διάγραμμα.
   iii. Αν κάποια από τα γραφήματα τέμνονται πάνω στον οριζόντιο άξονα, τότε υπάρχει διακλάδωση σταθερής κατάστασης και το διάγραμμά της είναι η ίδια η κατασκευή χωρίς τα μη τεμνόμενα επί του οριζόντιου άξονα γραφήματα.
2. Αν δεν γνωρίζουμε όλα τα σημεία ισορροπίας, $y^* = y^*(\mu)$, σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$, αλλά γνωρίζουμε τουλάχιστον το $y^* = y^\dagger(\mu)$, τότε απαντάμε σχετικά με την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης, αλλά και τον τύπο της, μέσω της εφαρμογής του Θεωρήματος 41 για την υποβιβασμένη μονοπαραμετρική οικογένεια μονοδιάστατων προβλημάτων.

Αν και με την παραπάνω διαπίστωση έχει τυπικά ολοκληρωθεί ο θεωρητικός κύκλος τοπικής μελέτης μιας διακλάδωσης σταθερής κατάστασης, ωστόσο υπάρχουν και κάποια επιπλέον, χρήσιμα, αποτελέσματα που αφορούν την υποβιβασμένη μονοπαραμετρική οικογένεια μονοδιάστατων προβλημάτων, όπως το επόμενο.

Θεώρημα 42. *Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων* (πC) *όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιείται μια ελαφρώς ισχυρότερη εκδοχή της αναγκαίας συνθήκης ύπαρξης διακλάδωσης σταθερής κατάστασης ως εξής:*

Ο $J\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big)$ έχει μία απλή μηδενική ιδιοτιμή και τις υπόλοιπες $n-1$ με θετικά πραγματικά μέρη, δηλ. $(\Sigma_1{}')$

$$\lambda_1 = 0, \text{ και } \mathrm{Re}\lambda_i < 0, \ \forall i \neq 1.$$

Έστω, επιπλέον, ότι υπάρχει διακλάδωση σταθερής κατάστασης από το $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^*$, και ένα σημείο ισορροπίας $y^* = y^*(\tilde{\mu})$ για κάποιο $\tilde{\mu}$ εντός περιοχής του $\mu = \mu^*$. Αν

$$\frac{\partial g}{\partial x_1}\big(q_1 \cdot \big(y^*(\tilde{\mu}) - y^\dagger(\tilde{\mu})\big), \tilde{\mu}\big) < 0,$$

τότε το $y^*(\tilde{\mu})$ είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές και αρνητικά ασταθές, ενώ αν

$$\frac{\partial g}{\partial x_1}\big(q_1 \cdot \big(y^*(\tilde{\mu}) - y^\dagger(\tilde{\mu})\big), \tilde{\mu}\big) > 0,$$

τότε το $y^*(\tilde{\mu})$ είναι θετικά ασταθές και αρνητικά ασυμπτωτικά ευσταθές.

Η αξία του παραπάνω αποτελέσματος φαίνεται όταν χρησιμοποιείται σε συνδυασμό με κάποιο αποτέλεσμα ύπαρξης διακλάδωσης σταθερής κατάστασης όπως το παρακάτω, το οποίο δεν είναι τίποτα άλλο παρά η γενίκευση του σημείου ii. του Θεωρήματος 41 στις n διαστάσεις.

Θεώρημα 43. *Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC), όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιούνται τόσο η αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης σταθερής κατάστασης ως εξής:*

Ο $J\big(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\big)$ έχει μία απλή μηδενική ιδιοτιμή και τις υπόλοιπες $n-1$ μη μηδενικές, δηλ. (Σ_1)

$$\lambda_1 = 0, \text{ και } \lambda_i \neq 0, \ \forall i \neq 1.$$

$$\frac{\mathrm{d}\lambda_1}{\mathrm{d}\mu}(\mu^*) \neq 0. \qquad (\Sigma_{2\mathrm{ii}})$$

Τότε

1. *ισχύει ότι*

$$\frac{\mathrm{d}\det J\big(y^\dagger(\,\cdot\,), \cdot\big)}{\mathrm{d}\mu}(\mu^*) \neq 0,$$

   και

2. *υπάρχει διακλάδωση σταθερής κατάστασης από το $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^*$, που αποτελείται από δύο κλάδους.*

Διάλεξη 6

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

   Δυναμικά μοντέλα πολλών πληθυσμών (συνέχεια): Λογιστική παραλλαγή του βασικού μοντέλου Lotka-Volterra με επίδραση Allee

2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

   (α′) Οριακός κύκλος

   (β′) Διακλάδωση από σημείο ισορροπίας (συνέχεια): Διακλάδωση Hopf

***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

Δεύτερη παραλλαγή του βασικού μοντέλου Lotka-Volterra. Αν αντί του συστήματος (22), και συγκεκριμένα της (22α′), θεωρήσουμε ότι σε απουσία θηρευτών η δυναμική του πληθυσμού των θηραμάτων περιγράφεται από την λογιστική εξίσωση με επίδραση του Allee, τότε παίρνουμε το

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = -\alpha x\left(1-\frac{1}{k_1}x\right)\left(1-\frac{1}{k_2}x\right) - \beta xy \tag{25α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = -\gamma y + \delta xy, \tag{25β′}$$

όπου όλες οι παράμετροι είναι θετικές και $k_1 < k_2$.

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy για το παραπάνω μοντέλο είναι το εξής:

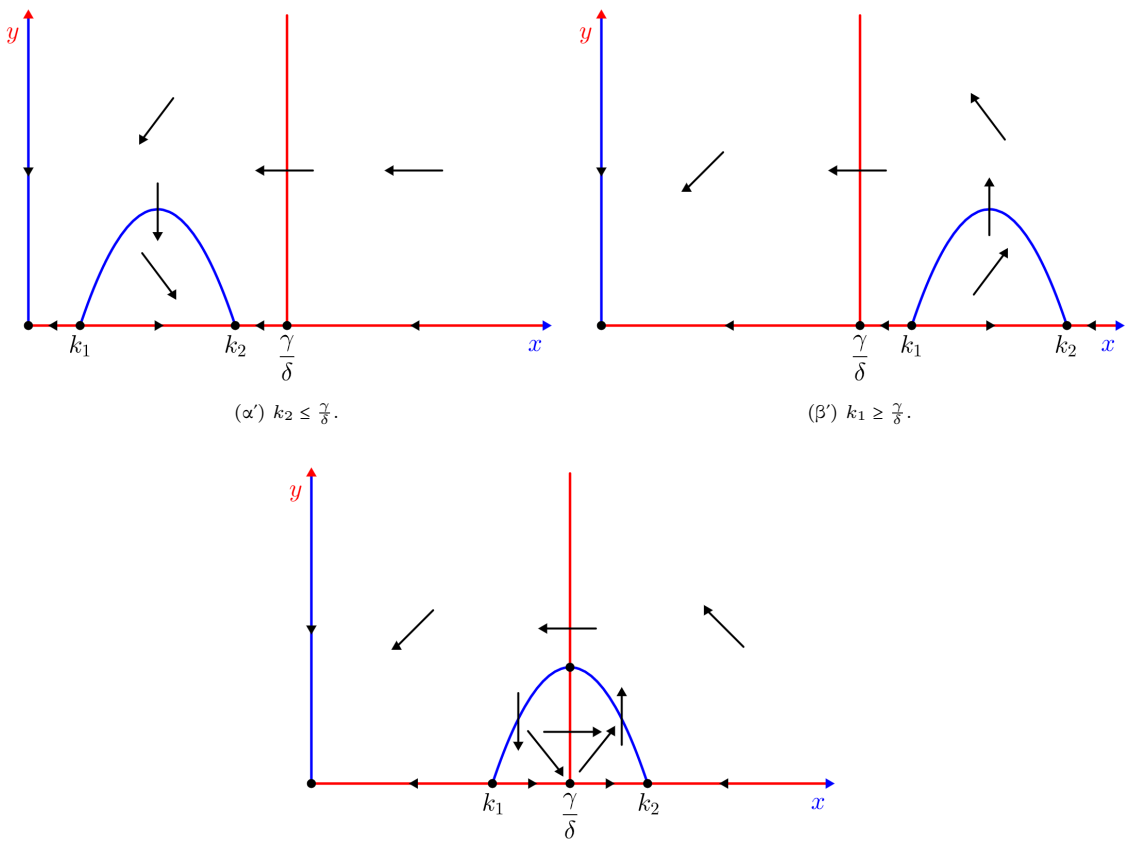
Με δεδομένα $x_0, y_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(x,y)\colon \mathcal{I} \to [0,\infty)^2$, τέτοια ώστε η (x,y) να ικανοποιεί τόσο το (25) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$. $(PP_{\text{v2.2}})$

Ομαλή, θετικά ολική λύση και καλή τοποθέτηση του προβλήματος. Ακριβώς με τα ίδια επιχειρήματα όπως και για το $(PP_{\text{v2.1}})$ (βλ. Άσκηση 44), παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, ολικής λύσης του $(PP_{\text{v2.2}})$,

$$(x,y)\colon \mathbb{R} \to [0,\infty)^2.$$

Άσκηση 44. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της βασικής (Φάση I) μελέτης του $(PP_{\text{v2.2}})$.*

Πεδίο διευθύνσεων. Ξεκινάμε την ποιοτική ανάλυση του $(PP_{\text{v2.2}})$ με την απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων, όπως φαίνεται στο Σχήμα 32, κάτι που μας δίνει πληροφορίες, γλαφυρά και περιεκτικά, για την ολική εικόνα του χώρου φάσης.



(α′) $k_2 \leq \frac{\gamma}{\delta}$.

(β′) $k_1 \geq \frac{\gamma}{\delta}$.

(γ′) $\frac{\gamma}{\delta} \in [k_1, k_2]$.

Σχήμα 32: Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($PP_{v2.2}$). Με μπλε οι x-μηδενοκλινείς καμπύλες και με κόκκινο οι y-μηδενοκλινείς.

Από το Σχήμα 32, αρχικά παρατηρούμε ότι ενδεχομένως να υπάρχουν τέσσερα σημεία ισορροπίας, δηλαδή τα

$$(x^*, y^*) = \begin{cases} (0,0)\,, \\ (k_1,0)\,, \\ (k_2,0)\,, \\ \left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right), \quad \text{αν } \frac{\gamma}{\delta} \in [k_1, k_2]\,. \end{cases}$$

Το σημείο ισορροπίας $\left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$, που υπάρχει όταν $\frac{\gamma}{\delta} \in (k_1, k_2)$, συμπίπτει με το $(k_1, 0)$ και το $(k_2, 0)$, όταν $k_1 = \frac{\gamma}{\delta}$ και $k_2 = \frac{\gamma}{\delta}$, αντίστοιχα. Μάλιστα, η τεταγμένη του λαμβάνει ολικό μέγιστο όταν $\frac{k_1+k_2}{2} = \frac{\gamma}{\delta}$.

Επίσης, παρατηρούμε ότι

- το $(0,0)$ είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, αλλά όχι ολικά,
- το $(k_1, 0)$ είναι θετικά ασταθές, και
- το $(k_2, 0)$ είναι

$$\begin{cases} \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, αλλά όχι ολικά,} & \text{όταν } k_2 < \frac{\gamma}{\delta} \\ \text{θετικά ασταθές,} & \text{όταν } k_2 > \frac{\gamma}{\delta}, \end{cases}$$

ενώ δεν μπορούμε να βγάλουμε εύκολα συμπέρασμα για τις άλλες περιπτώσεις των σημείων ισορροπίας. Οπότε καταφεύγουμε στην ανάλυση ευστάθειας μέσω γραμμικοποίησης.

Άσκηση 45. *Δώστε τις λεπτομέρειες κατασκευής του Σχήματος 32. Ποια είναι τα άμεσα βιολογικά συμπεράσματα που εξάγετε;*

Γραμμική ανάλυση ευστάθειας. Υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi για το σύστημά μας ως

$$J(w,z) = \begin{pmatrix} -\alpha\left(\left(1-\frac{1}{k_1}w\right)\left(1-\frac{1}{k_2}w\right) - \frac{2}{k_1k_2}w\left(\frac{k_1+k_2}{2}-w\right)\right) - \beta z & -\beta w \\ \delta z & -\gamma+\delta w \end{pmatrix},$$

δηλαδή

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} -\alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix},$$

$$J(k_1,0) = \begin{pmatrix} \alpha\left(1-\frac{k_1}{k_2}\right) & -\beta k_1 \\ 0 & -\gamma+\delta k_1 \end{pmatrix}, \quad J(k_2,0) = \begin{pmatrix} \alpha\left(1-\frac{k_2}{k_1}\right) & -\beta k_2 \\ 0 & -\gamma+\delta k_2 \end{pmatrix}$$

και

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right) = \begin{pmatrix} \frac{2\alpha\gamma}{\delta k_1 k_2}\left(\frac{k_1+k_2}{2}-\frac{\gamma}{\delta}\right) & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ -\frac{\alpha\delta}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right) & 0 \end{pmatrix}.$$

Άμεσα, από γραμμικοποίηση, έχουμε τα εξής:

- Το $(0,0)$ επιβεβαιώνουμε ότι είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, αφού οι ιδιοτιμές του αντίστοιχου πίνακα Jacobi είναι οι $\lambda_1 = -\alpha < 0$ και $\lambda_2 = -\gamma < 0$.

- Το $(k_1,0)$ επιβεβαιώνουμε ότι είναι θετικά ασταθές, αφού οι ιδιοτιμές είναι οι $\lambda_1 = \alpha\left(1-\frac{k_1}{k_2}\right) > 0$ και $\lambda_2 = -\gamma+\delta k_1$.

- Σχετικά με το $(k_2,0)$, οι ιδιοτιμές είναι οι $\lambda_1 = \alpha\left(1-\frac{k_2}{k_1}\right) < 0$ και $\lambda_2 = -\gamma+\delta k_2$, οπότε το παραπάνω σημείο ισορροπίας επιβεβαιώνουμε ότι είναι

$$\begin{cases} \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } k_2 < \frac{\gamma}{\delta} \\ \text{θετικά ασταθές}, & \text{όταν } k_2 > \frac{\gamma}{\delta}. \end{cases}$$

- Σχετικά με το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$, οι ιδιοτιμές δίνονται από τον τύπο

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr} \pm \left(\mathrm{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

  όπου

$$\mathrm{tr} = \frac{2\alpha\gamma}{\delta k_1 k_2}\left(\frac{k_1+k_2}{2} - \frac{\gamma}{\delta}\right)$$

  και

$$\det = -\alpha\gamma\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right) > 0, \text{ όταν } \frac{\gamma}{\delta} \in (k_1,k_2).$$

  Αφού σε αυτή την περίπτωση η ορίζουσα είναι θετική, συμπεραίνουμε ότι το πρόσημο του πραγματικού μέρους των ιδιοτιμών του πίνακα Jacobi καθορίζεται από το αντίστοιχο πρόσημο του ίχνους. Άρα, το παραπάνω σημείο ισορροπίας είναι

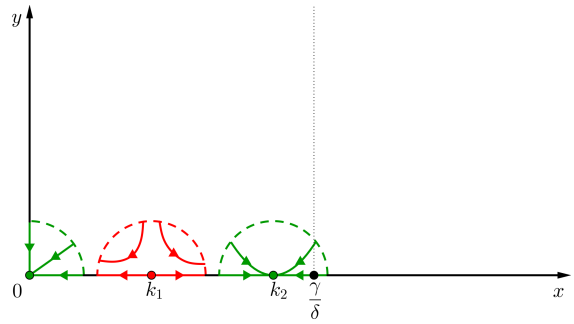
$$\begin{cases} \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{όταν } \frac{k_1+k_2}{2} < \frac{\gamma}{\delta} \\ \text{θετικά ασταθές}, & \text{όταν } \frac{k_1+k_2}{2} > \frac{\gamma}{\delta}. \end{cases}$$

Προκύπτει, δηλαδή, μέσω γραμμικοποίησης το Σχήματος 33. Ωστόσο, δεν μπορούμε να αποφανθούμε σχετικά με την θετική ευ/α-στάθεια των

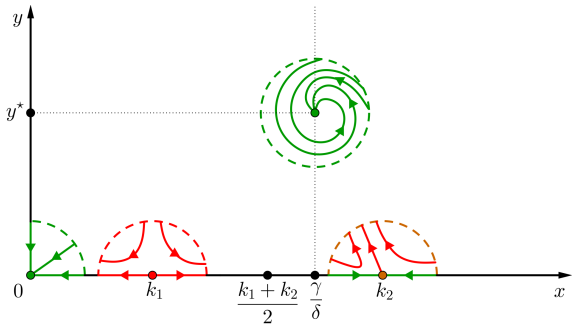
$$\begin{cases} \left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right), & \text{όταν } k_2 = \frac{\gamma}{\delta} \\ \left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right), & \text{όταν } \frac{k_1+k_2}{2} = \frac{\gamma}{\delta}, \end{cases}$$

με αυτή την τεχνική. Για την μελέτη τους καταφεύγουμε στην θεωρία διακλαδώσεων.

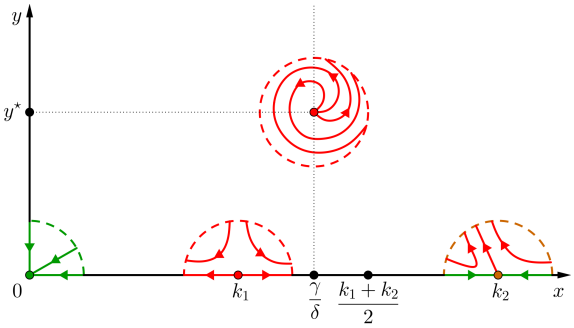
Άσκηση 46. *Δώστε τις λεπτομέρειες κατασκευής του Σχήματος 33.*



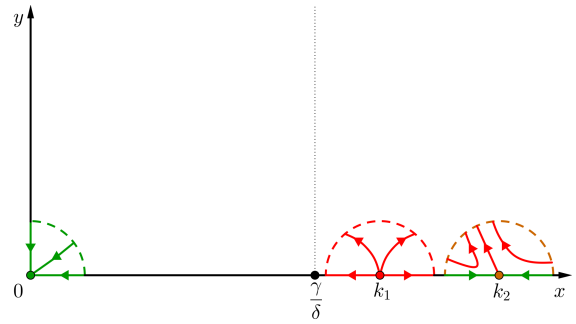
(α′) $k_1 < k_2 < \frac{\gamma}{\delta}$.



(β′) $k_1 < \frac{k_1+k_2}{2} < \frac{\gamma}{\delta} < k_2$. Καθώς το $\frac{k_1+k_2}{2}$ αυξάνεται προς το $\frac{\gamma}{\delta}$, τοπικά και γύρω από το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας $\left(\frac{\gamma}{\delta}, y^*\right)$, η εικόνα των τροχιών ξεκινάει να μοιάζει με αυτή ενός κόμβου και καταλήγει να μοιάζει με αυτή μιας εστίας.



(γ′) $k_1 < \frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} < k_2$. Καθώς το k_1 αυξάνεται προς το $\frac{\gamma}{\delta}$, τοπικά και γύρω από το θετικά ασταθές σημείο ισορροπίας $\left(\frac{\gamma}{\delta}, y^*\right)$, η εικόνα των τροχιών ξεκινάει να μοιάζει με αυτή μιας εστίας και καταλήγει να μοιάζει με αυτή ενός κόμβου.



(δ′) $\frac{\gamma}{\delta} < k_1 < k_2$.

Σχήμα 33: Ποιοτική αναπαράσταση του χώρου φάσης του ($PP_{\text{v2.2}}$) για $\frac{\gamma}{\delta} \notin \left\{k_2, \frac{k_1+k_2}{2}\right\}$, όπως προκύπτει από την γραμμική ανάλυση ευστάθειας. $y^* = -\frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k_2}\right)$.

Ανάλυση διακλάδωσης. Ακολουθώντας τα ίδια βήματα όπως για την θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$ του ($PP_{\text{v2.1}}$), όταν $k = \frac{\gamma}{\delta}$, δείχνουμε ότι και το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, 0\right)$ του ($PP_{\text{v2.2}}$), όταν $k_2 = \frac{\gamma}{\delta}$, είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές (βλ. Άσκηση 47).

Όσον αφορά το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$ όταν $\frac{k_1+k_2}{2} = \frac{\gamma}{\delta}$, για απλοποίηση του συμβολισμού θέτουμε

$$k := \frac{k_1 + k_2}{2}.$$

Έτσι, έχουμε ότι

$$\lambda_\pm = \pm \mathrm{i} \det{}^{\frac{1}{2}} \neq 0, \text{ όταν } k = \frac{\gamma}{\delta}.$$

Επίσης, έχουμε ότι

$$\mathrm{Re}\lambda_\pm = \frac{1}{2}\mathrm{tr}, \text{ όταν } k \text{ εντός μιας περιοχής του } \frac{\gamma}{\delta},$$

οπότε, κοιτώντας τα $\mathrm{Re}\lambda_\pm$ ως συναρτήσεις του k, έπεται ότι

$$\frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}k}(k) = \frac{\alpha\gamma}{\delta k_1 k_2} \neq 0, \text{ και ειδικότερα } \frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}k}\left(\frac{\gamma}{\delta}\right) \neq 0.$$

Άρα υπάρχει διακλάδωση Hopf από το $\left(\frac{\gamma}{\delta}, -\frac{\alpha}{\beta}\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1 - \frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$ για $\frac{k_1+k_2}{2} = \frac{\gamma}{\delta}$.

Μένει, λοιπόν, να υπολογίσουμε την ποσότητα Γ της συνθήκης μη εκφυλισμού, για να δούμε αν είναι μη μηδενική και σε αυτή την περίπτωση, μέσω του πρόσημου της, να χαρακτηρίσουμε την διακλάδωση ως υποκρίσιμη, ή υπερκρίσιμη. Ο χαρακτηρισμός αυτός θα μας δώσει και την ευ/αστάθεια του παραπάνω σημείου ισορροπίας όταν $\frac{k_1+k_2}{2} = \frac{\gamma}{\delta}$. Θα αποφύγουμε, ωστόσο, αυτόν τον επίπονο υπολογισμό και θα απαντήσουμε στα παραπάνω μέσω της αριθμητική επίλυσης του ($PP_{\text{v2.2}}$) (στον αντίποδα, βλ. Άσκηση 49).

Άσκηση 47. *Σχετικά με το σημείο ισορροπίας* $\left(\frac{\gamma}{\delta},0\right)$ *του* $(PP_{\text{v2.2}})$ *όταν* $k_2=\frac{\gamma}{\delta}$*:*

1. *Να συμπεράνετε την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης από το* $(k_2,0)$ *για* $k_2=\frac{\gamma}{\delta}$*.*
2. *Να κατασκευάστε το διάγραμμα αυτής της διακλάδωσης, να βρείτε τον τύπο της και να συμπεράνετε την θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του* $\left(\frac{\gamma}{\delta},0\right)$*, όταν* $k_2=\frac{\gamma}{\delta}$*.*

Άσκηση 48. *Σχετικά με το σημείο ισορροπίας* $\left(\frac{\gamma}{\delta},0\right)$ *του* $(PP_{\text{v2.2}})$ *όταν* $k_1=\frac{\gamma}{\delta}$*:*

1. *Να συμπεράνετε την ύπαρξη διακλάδωσης σταθερής κατάστασης από το* $(k_1,0)$ *για* $k_1=\frac{\gamma}{\delta}$*.*
2. *Ανήκει η διακλάδωση αυτή σε κάποια από τις τυποποιημένες μορφές;*

Άσκηση 49 (Ο παράδεισος απέχει μόνο μερικές σελίδες πράξεις ☺)**.** *Να αποφανθείτε σχετικά με τον τύπο της διακλάδωσης Hopf για το* $(PP_{\text{v2.1}})$*, και άρα και την ευ/α-στάθεια του* $\left(\frac{\gamma}{\delta},-\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$ *όταν* $\frac{k_1+k_2}{2}=\frac{\gamma}{\delta}$*, μέσω του υπολογισμού της ποσότητας* Γ *της συνθήκης μη εκφυλισμού.*

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 34 και στο Σχήμα 35, προς επαλήθευση των αποτελεσμάτων μας, αλλά και προς απάντηση των ερωτημάτων μας.

Μάλιστα θα καταδείξουμε ότι υπάρχει ευσταθής οριακός κύκλος όταν $\frac{k_1+k_2}{2}>\frac{\gamma}{\delta}$, οπότε διανθίζουμε το Σχήμα 33γ′ το οποίο παίρνει πλέον την μορφή του Σχήματος 36.

Πράγματι, παρατηρούμε από το Σχήμα 37 και το Σχήμα 38 ότι για τιμή του $\frac{k_1+k_2}{2}$ που είναι μεν μεγαλύτερη του $\frac{\gamma}{\delta}$, «κοντά» σε αυτό δε, υπάρχει μοναδική περιοδική λύση του $(PP_{\text{v2.2}})$, τέτοια ώστε η (κλειστή) τροχιά-ελκυστής της οποίας να βρίσκεται «κοντά» στο $\left(\frac{\gamma}{\delta},-\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$ και να το περιβάλλει.

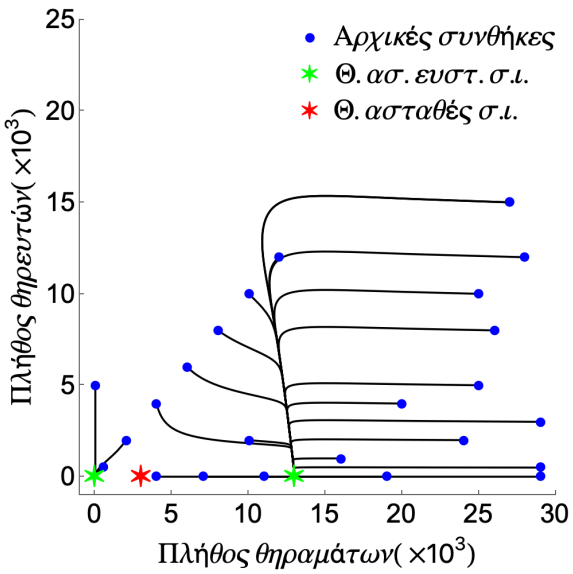
Πρόκειται δηλαδή για μια υπερκρίσιμη διακλάδωση Hopf και άρα το $\left(\frac{\gamma}{\delta},-\frac{\alpha}{\beta}\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_1}\right)\left(1-\frac{\gamma}{\delta k_2}\right)\right)$ για $\frac{k_1+k_2}{2}=\frac{\gamma}{\delta}$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, όπως άλλωστε καταδεικνύεται και στο Σχήμα 34γ′.

Παρατηρούμε, τέλος, ότι ο οριακός κύκλος εξαφανίζεται για κάποιο $\frac{k_1+k_2}{2}$ επαρκώς μεγαλύτερο του $\frac{\gamma}{\delta}$, όπως φαίνεται στο Σχήμα 38δ′.

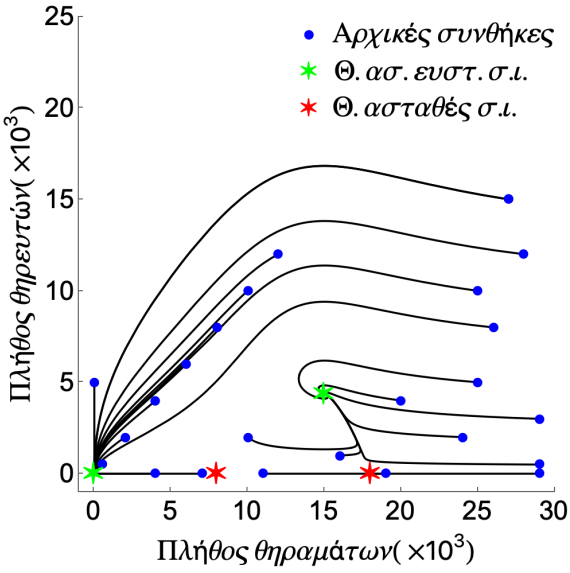
***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

Οριακός κύκλος. Έστω $n=2$ και αυτόνομο (πC), το οποίο για κάθε $y_0\in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική λύση, $y(\,\cdot\,,y_0)$.

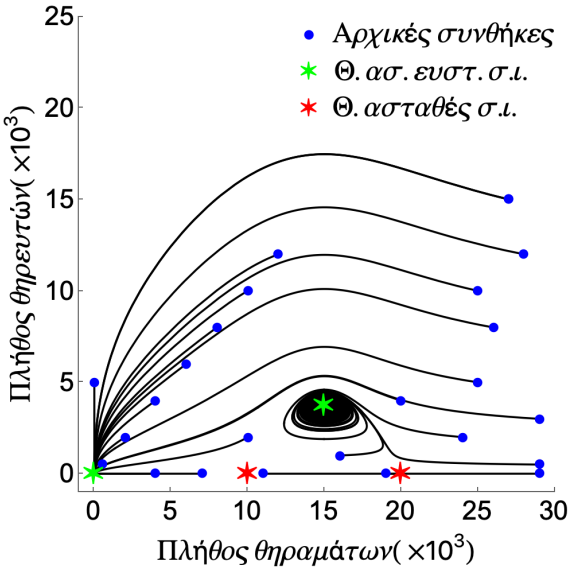
1. Κάθε (κλειστή) τροχιά, $\mathrm{Ran}(y(\,\cdot\,,y_0))\subsetneq S_2$, μιας περιοδικής λύσης, $y(\,\cdot\,,y_0)$, διαμερίζει τον εναπομείναντα χώρο φάσης σε δύο ξένες συνεκτικές συνιστώσες, την *εσωτερική* και την *εξωτερική συνεκτική συνιστώσα του* S_2 *(που η τροχιά της* $y(\,\cdot\,,y_0)$ *καθορίζει)*, με τους προφανείς ορισμούς αυτών.
2. *Εσωτερικός (εξωτερικός) οριακός κύκλος* λέγεται κάθε κλειστή τροχιά, η οποία είναι απομονωμένη από οποιαδήποτε άλλη κλειστή τροχιά εντός της εσωτερικής (εξωτερικής) συνιστώσας. *Οριακός κύκλος* λέγεται κάθε κλειστή τροχιά, η οποία είναι τόσο εσωτερικός όσο και εξωτερικός οριακός κύκλος.
3. Υπάρχουν δύο τύποι εσωτερικού/εξωτερικού οριακού κύκλου:
   i. Ο *θετικά (αρνητικά) ευσταθής*, προς τον οποίο κινούνται σπειροειδώς οι τροχιές θετικά (αρνητικά) ολικών λύσεων, πλησιάζοντάς τον από την εσωτερική/εξωτερική συνιστώσα, καθώς $t\to\infty$ $(t\to-\infty)$.
   ii. Ο *θετικά (αρνητικά) ασταθής*, από τον οποίο κινούνται σπειροειδώς οι τροχιές θετικά (αρνητικά) ολικών λύσεων, απομακρυνόμενες από αυτόν από την εσωτερική/εξωτερική συνιστώσα, καθώς $t\to\infty$ $(t\to-\infty)$.
4. Υπάρχουν τέσσερις τύποι οριακού κύκλου:
   i. Ο *θετικά (αρνητικά) ευσταθής*, προς τον οποίο κινούνται σπειροειδώς οι τροχιές θετικά (αρνητικά) ολικών λύσεων, πλησιάζοντάς τον τόσο από την εσωτερική όσο και από την εξωτερική συνιστώσα, καθώς $t\to\infty$ $(t\to-\infty)$.



(α′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $3 \cdot 10^3$ άτομα $= k_1 < 13 \cdot 10^3$ άτομα $= k_2 < \frac{\gamma}{\delta} = 15 \cdot 10^3$ άτομα.



(β′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $8 \cdot 10^3$ άτομα $= k_1 < 13 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{k_1+k_2}{2} < \frac{\gamma}{\delta} = 15 \cdot 10^3$ άτομα $< k_2 = 18 \cdot 10^3$ άτομα.



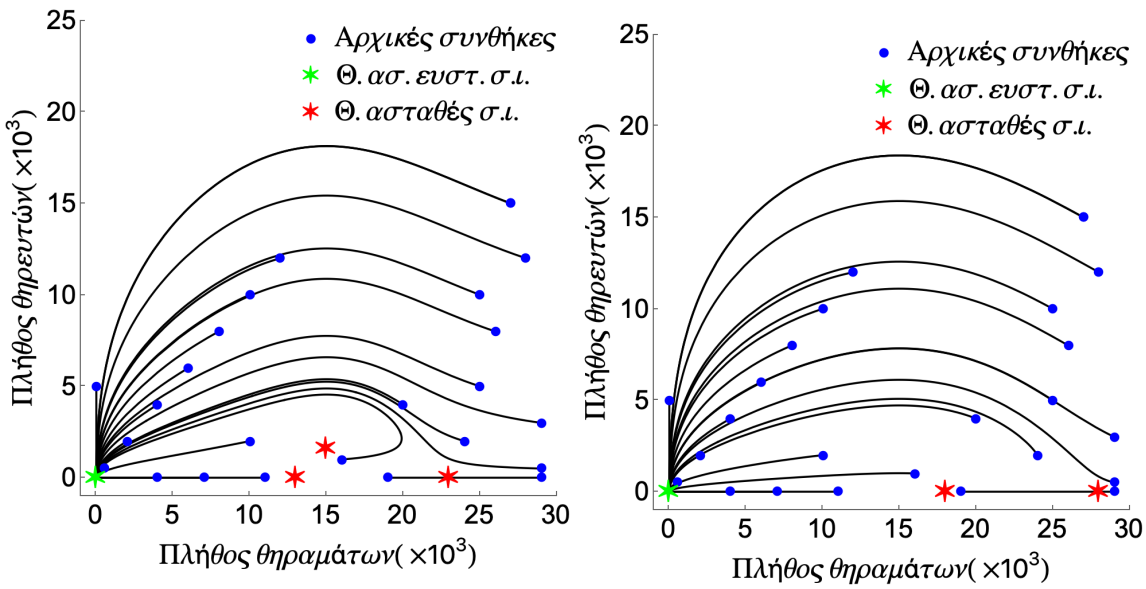
(γ′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $10 \cdot 10^3$ άτομα $= k_1 < 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{k_1+k_2}{2} = \frac{\gamma}{\delta} < k_2 = 20 \cdot 10^3$ άτομα.

Σχήμα 34: Αριθμητική επίλυση του ($PP_{\text{v}2.2}$) για θετικούς χρόνους και για διάφορες τιμές των k_1 και k_2, με $\alpha = 30$ [χρόνος]$^{-1}$, $\beta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 15$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\delta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$.

ii. Ο *θετικά (αρνητικά) ασταθής*, από τον οποίο κινούνται σπειροειδώς οι τροχιές θετικά (αρνητικά) ολικών λύσεων, απομακρυνόμενες από αυτόν τόσο από την εσωτερική όσο και από την εξωτερική συνιστώσα, καθώς $t \to \infty$ $(t \to -\infty)$.

iii. Ο *εσωτερικά/εξωτερικά θετικά (αρνητικά) ευσταθής και εξωτερικά/εσωτερικά θετικά (αρνητικά) ασταθής*, προς τον οποίο κινούνται σπειροειδώς οι τροχιές θετικά (αρνητικά) ολικών λύσεων, πλησιάζοντάς τον από την εσωτερική/εξωτερική συνιστώσα, καθώς $t \to \infty$ $(t \to -\infty)$, καθώς επίσης από τον οποίο κινούνται σπειροειδώς οι τροχιές θετικά (αρνητικά) ολικών λύσεων, απομακρυνόμενες από αυτόν από την εξωτερική/εσωτερική συνιστώσα, καθώς $t \to \infty$ $(t \to -\infty)$. Σε αυτές τις περιπτώσεις, ο οριακός κύκλος λέγεται *ημιευσταθής*.

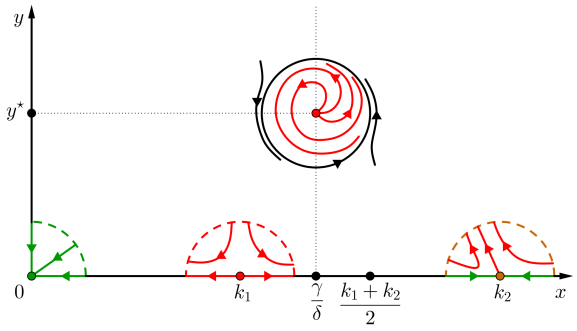
Δύο είναι οι συστηματικοί τρόποι μελέτης οριακών κύκλων,



(α′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $13 \cdot 10^3$ άτομα $= k_1 < 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} = 18 \cdot 10^3$ άτομα $< k_2 = 23 \cdot 10^3$ άτομα.

(β′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta} < k_1 = 18 \cdot 10^3$ άτομα $< k_2 = 28 \cdot 10^3$ άτομα.

Σχήμα 35: (συνέχεια του Σχήματος 34) Αριθμητική επίλυση του ($PP_{\text{v2.2}}$) για μη θετικούς χρόνους για διάφορες τιμές των k_1 και k_2, με $\alpha = 30$ [χρόνος]$^{-1}$, $\beta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 15$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\delta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$.



Σχήμα 36: Συμπλήρωση του Σχήματος 33γ′.

1. ο ένας είναι η *θεωρία των διακλαδώσεων Hopf*, και

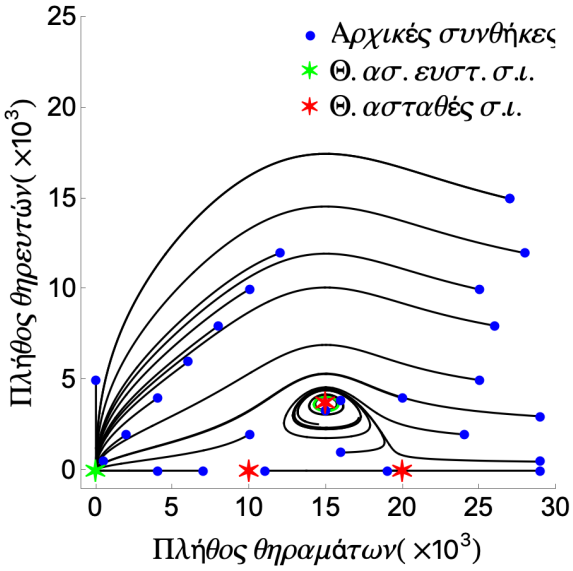
2. ο άλλος είναι η *θεωρία Poincaré-Bendixson.*

Διακλάδωση Hopf. Η διακλάδωση αυτή ονομάζεται, επίσης, διακλάδωση Andronov-Hopf, ή διακλάδωση Poincaré-Andronov-Hopf, ή διακλάδωση γέννησης οριακού κύκλου.

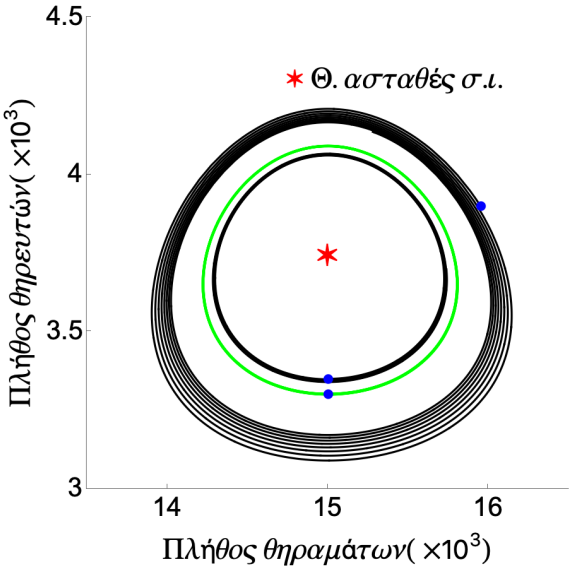
Το γενικό πλαίσιο για την μελέτη διακλαδώσεων Hopf είναι παρόμοιο με αυτό για τις διακλαδώσεις σταθερής κατάστασης: Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) με $f(\cdot) = f(\cdot, \mu) \in C^3(U \times U^*; \mathbb{R}^n)$, όπου $U \subseteq S_2$ και $U^* \subseteq \mathbb{R}$ ανοικτά. *Σε αντίθεση με ό,τι κάναμε για τις διακλαδώσεις σταθερής κατάστασης, τώρα συμβολίζουμε με y^* όχι μόνο τα σημεία ισορροπίας, αλλά και τα σημεία πάνω σε οριακούς κύκλους.* Έστω, επίσης, ότι για κάθε μ σε περιοχή γύρω από το μ^*, το πρόβλημα έχει ένα μεμονωμένο σημείο ισορροπίας (το οποίο θα εξαρτάται ομαλά από την μ). Θα το γράφουμε ως $y^* = y^\dagger = y^\dagger(\mu)$.

Ξεκινάμε με το επόμενο βασικό αποτέλεσμα, η απόδειξη του οποίου βασίζεται στο θεώρημα πεπλεγμένης συνάρτησης.

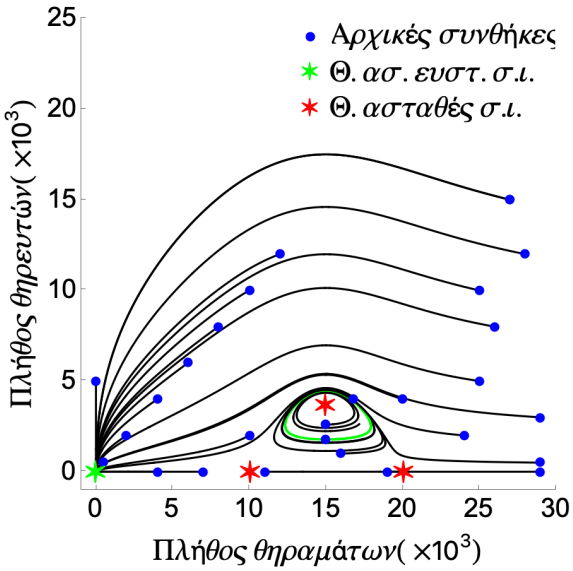
Θεώρημα 50. *Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων* (πC) *όπως παραπάνω, τέτοια ώστε*



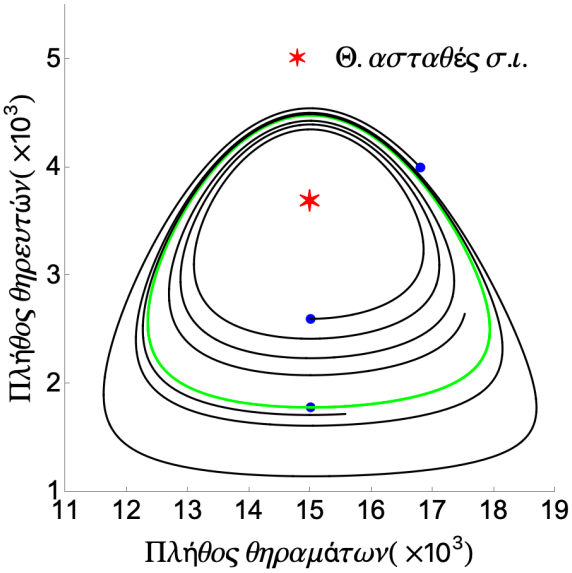
(α′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με 10001 άτομα = $k_1 < 15{\cdot}10^3$ άτομα = $\frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2}$ = 15001 άτομα < k_2 = 20001 άτομα.



(β′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με 10001 άτομα = $k_1 < 15{\cdot}10^3$ άτομα = $\frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2}$ = 15001 άτομα < k_2 = 20001 άτομα.



(γ′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $10.1{\cdot}10^3$ άτομα = $k_1 < 15{\cdot}10^3$ άτομα = $\frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} = 15.1{\cdot}10^3$ άτομα < $k_2 = 20.1 \cdot 10^3$ άτομα.



(δ′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με $10.1{\cdot}10^3$ άτομα = $k_1 < 15{\cdot}10^3$ άτομα = $\frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} = 15.1{\cdot}10^3$ άτομα < $k_2 = 20.1 \cdot 10^3$ άτομα.

Σχήμα 37: (συνέχεια του Σχήματος 35α′) Αριθμητική επίλυση του ($PP_{\gamma 2.2}$) για θετικούς χρόνους για διάφορες τιμές των k_1 και k_2 αλλά αυστηρά για $\frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2}$, με $\alpha = 30$ [χρόνος]$^{-1}$, $\beta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$[χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 15$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\delta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$[χρόνος]$^{-1}$. Η πράσινη κλειστή τροχιά αποτελεί έναν ευσταθή οριακό κύκλο.

να ικανοποιείται η εξής συνθήκη:

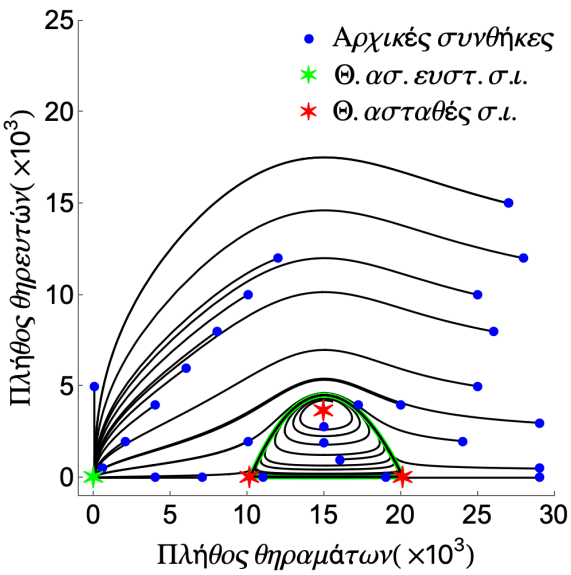
Ο $J(y^*(\mu^*), \mu^*)$ έχει ένα ζεύγος απλών (συζυγών) μη μηδενικών φανταστικών ιδιοτιμών και καμία άλλη από τις υπόλοιπες $n-2$ ιδιοτιμές επί του φανταστικού άξονα, δηλ. (Σ_1)

$$\lambda_{1_\pm} = \pm i\omega \neq 0, \text{ και } \mathrm{Re}\lambda_i \neq 0, \ \forall i \neq 1_\pm.$$

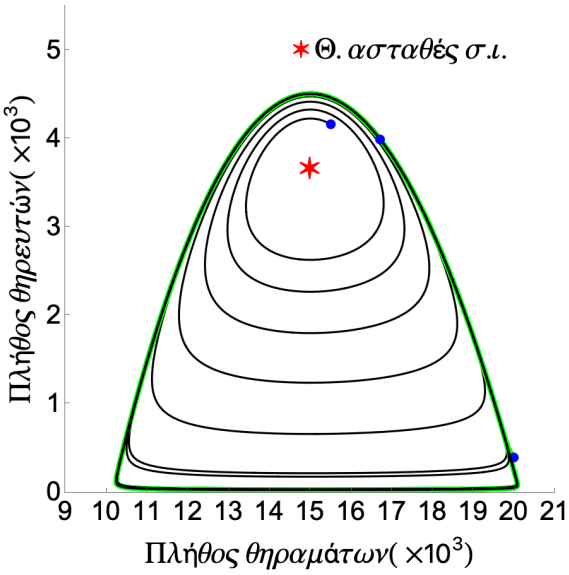
Τότε υπάρχει μοναδικό ζεύγος ομαλών φανταστικών ιδιοτιμών $\lambda_{1_\pm} = \lambda_{1_\pm}(\mu)$ του $J_y\big(y^\dagger(\mu), \mu\big)$ σε μια περιοχή του μ^*, τέτοια ώστε $\lambda_{1_\pm}(\mu^*) = 0$. Δηλαδή, μπορούμε να δούμε τις φανταστικές ιδοτιμές ως ομαλές φανταστικές συναρτήσεις ως προς μ γύρω από το $\mu = \mu^*$.

Η συνθήκη του Θεωρήματος 40 αποτελεί την *αναγκαία, αλλά όχι ικανή, συνθήκη* για την ύπαρξη διακλάδωσης Hopf από το παραπάνω σημείο ισορροπίας όταν $\mu = \mu^*$.

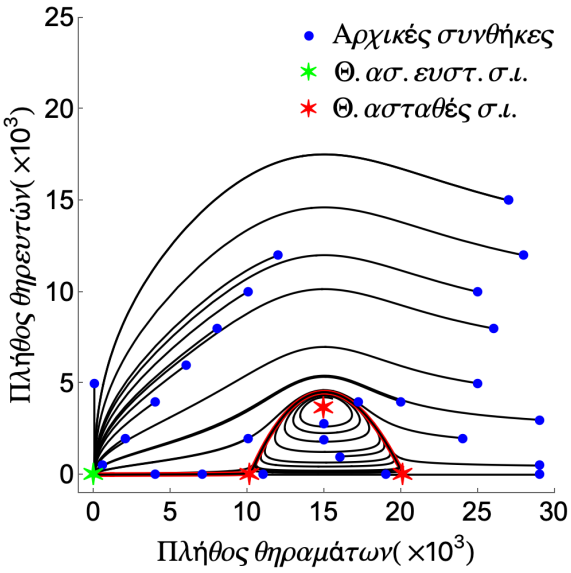
Η θεωρητική προσέγγιση των διακλαδώσεων Hopf έχει ως εξής:



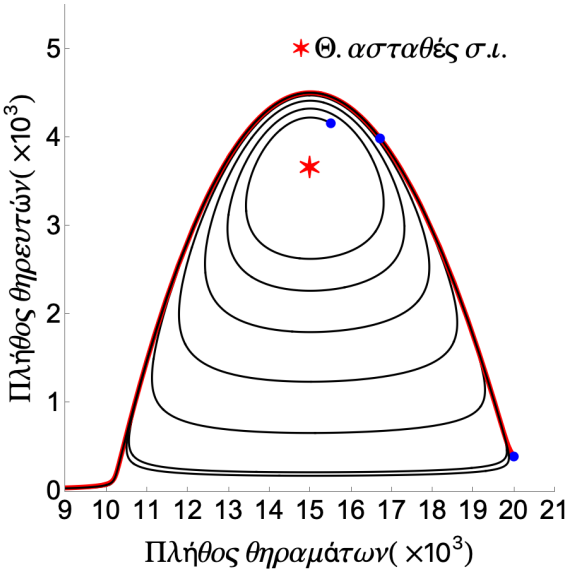
(α′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με 10144.392 άτομα $= k_1 < 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} =$ 15144.392 άτομα $< k_2 =$ 20144.392 άτομα.



(β′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με 10144.392 άτομα $= k_1 < 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} =$ 15144.392 άτομα $< k_2 =$ 20144.392 άτομα.



(γ′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με 10144.393 άτομα $= k_1 < 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} =$ 15144.393 άτομα $< k_2 =$ 20144.393 άτομα.



(δ′) Διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες, με 10144.393 άτομα $= k_1 < 15 \cdot 10^3$ άτομα $= \frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2} =$ 15144.393 άτομα $< k_2 =$ 20144.393 άτομα.

Σχήμα 38: (συνέχεια του Σχήματος 35α′) Αριθμητική επίλυση του ($PP_{\text{v2.2}}$) για θετικούς χρόνους για διάφορες τιμές των k_1 και k_2, αλλά αυστηρά για $\frac{\gamma}{\delta} < \frac{k_1+k_2}{2}$, με $\alpha = 30$ [χρόνος]$^{-1}$, $\beta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 15$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\delta = 1$ $\left(10^3 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$. Η πράσινη κλειστή τροχιά αποτελεί έναν ευσταθή οριακό κύκλο, ενώ η κόκκινη δηλώνει την καταστροφή του. Σημειώνουμε ότι, όπως έχουμε αναφέρει, ο φορμαλισμός που έχουμε επιλέξει μας επιτρέπει να μιλάμε για μη φυσικό πλήθος ατόμων.

1. $n = 2$.

   i. Διαχωρισμός δύο περιπτώσεων μονοπαραμετρικών οικογενειών (πC), όπου η παραπάνω αναγκαία συνθήκη ικανοποιείται σε συνδυασμό με μία δεύτερη συνθήκη, ανάλογα με το πρόσημο μιας μη μηδενικής πραγματικής ποσότητας, $\text{sgn}(\Gamma) \neq 0$, με το οποίο σχετίζεται μια τρίτη συνθήκη.

   Η τρίτη συνθήκη αυτή, η οποία αφορά μερικές παραγώγους αμιγώς ως προς τις εξαρτημένες μεταβλητές, λέγεται *συνθήκη μη εκφυλισμού*.

   ii. Η ανάλυση κάθε μιας από τις παραπάνω περιπτώσεις θα μας δώσει μια αντιστοιχία αυτής με μια άλλη περίπτωση μιας τυποποιημένης μονοπαραμετρικής οικογένειας αυτόνομων (πC) με γνωστή διακλάδωση, όπου τώρα κάθε συνιστώσα της f είναι ένα πολυώνυμο ως προς

τις εξαρτημένες μεταβλητές που έχει συγκεκριμένες συναρτήσεις του μ για συντελεστές και σταθερά.

Οι δύο περιπτώσεις της συνισταμένης των πολυωνύμων αυτών αποτελούν τις *κανονικές μορφές Poincaré*.

iii. Η αντιστοιχία αυτή της αρχικής μονοπαραμετρικής οικογένειας προβλημάτων με μια τυποποιημένη, σημαίνει θετική απάντηση στο ερώτημα «ύπαρξη ή όχι διακλάδωσης» για την αρχική, καθώς επίσης ίδια συμπεριφορά της διακλάδωσης της αρχικής με αυτή της τυποποιημένης σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$.

2. Αυθαίρετο $n \in \mathbb{N} \setminus \{1\}$.

   i. Υποβιβασμός κάθε μονοπαραμετρικής οικογένειας αυτόνομων (πC) που ικανοποιεί την παραπάνω αναγκαία συνθήκη, σε μια μονοπαραμετρική οικογένεια διδιάστατων αυτόνομων (πC), μέσω της απλοποίησης Lyapunov-Schmidt.

   ii. Η αντιστοιχία αυτή της αρχικής μονοπαραμετρικής οικογένειας προβλημάτων με την υποβιβασμένη της σημαίνει απάντηση στο ερώτημα «ύπαρξη ή όχι διακλάδωσης» για την αρχική, καθώς επίσης, σε περίπτωση ύπαρξης, ίδια συμπεριφορά της διακλάδωσης της αρχικής με την αυτή της υποβιβασμένης σε μια περιοχή του $\mu = \mu^*$. Μάλιστα, σε περίπτωση ύπαρξης, το διάγραμμα διακλάδωσης της υποβιβασμένης λέγεται διάγραμμα διακλάδωσης και της αρχικής.

Σε αντίθεση με τις διακλαδώσεις σταθερής κατάστασης, ο κατάλογος των τυποποιημένων μονοπαραμετρικών οικογενειών μονοδιάστατων προβλημάτων με γνωστές διακλαδώσεις Hopf αποτελείται από μόνο δύο περιπτώσεις και έχει ως εξής:

Κατάλογος Γνωστών Διακλαδώσεων Hopf

Με πράσινο χρωματίζονται οι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθείς κλάδοι ή τμήματα αυτών, ενώ με κόκκινο οι θετικά ασταθείς κλάδοι ή τμήματα αυτών, του αντίστοιχου διαγράμματος διακλάδωσης.

- $$\begin{aligned} f_1(y,\mu) &= \mu y_1 - y_2 + y_1\left(y_1^2 + y_2^2\right) \\ f_2(y,\mu) &= y_1 + \mu y_2 + y_2\left(y_1^2 + y_2^2\right) \end{aligned}$$ ◇ ΥΠΟΚΡΙΣΙΜΗ (βλ. Σχήμα 39).

- $$\begin{aligned} f_1(y,\mu) &= \mu y_1 - y_2 - y_1\left(y_1^2 + y_2^2\right) \\ f_2(y,\mu) &= y_1 + \mu y_2 - y_2\left(y_1^2 + y_2^2\right) \end{aligned}$$ ◇ ΥΠΕΡΚΡΙΣΙΜΗ (βλ. Σχήμα 40).

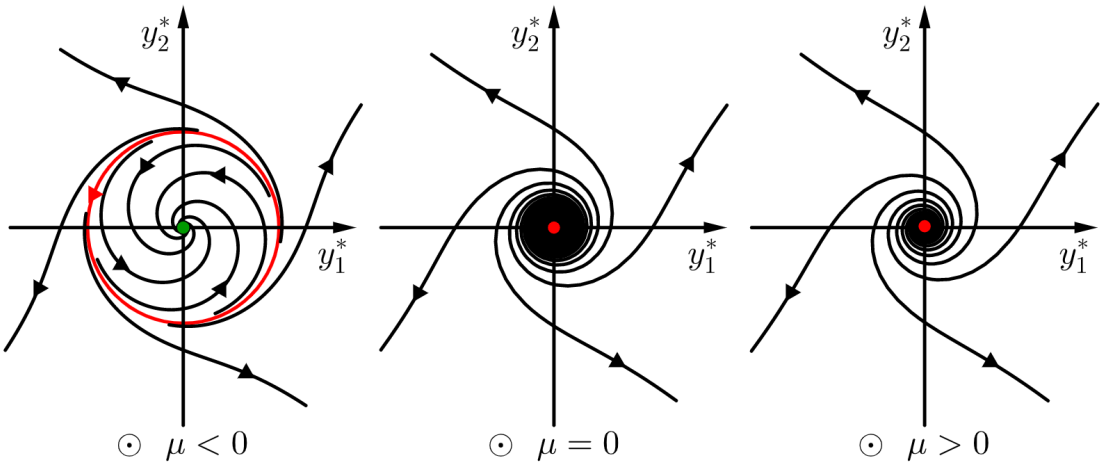
Στις παραπάνω συμμετέχουν αυστηρά δύο κλάδοι στην διακλάδωση, όπου ο ένας (καμπύλη) αντιστοιχεί στο σημείο ισορροπίας $y^\dagger(\mu)$, και ο άλλος (επιφάνεια) αντιστοιχεί στη κλειστή τροχιά (η οποία εξαρτάται ομαλά από το μ), οι οποίοι τέμνονται στο σημείο διακλάδωσης $\left(\mu^*, y_1^\dagger(\mu^*), y_2^\dagger(\mu^*)\right) = 0 \in \mathbb{R}^3$. Κάθε σημείο ισορροπίας γύρω από το σημείο διακλάδωσης βρίσκεται αποκλειστικά πάνω στον ευθύγραμμο κλάδο και κάθε περιοδική τροχιά αποκλειστικά πάνω στον κλάδο-επιφάνεια.

Παρατηρούμε, επίσης, ότι στην υποκρίσιμη διακλάδωση υπάρχει θετικά ασταθής οριακός κύκλος που περιβάλλει το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας $y^\dagger(\mu)$, ενώ στην υπερκρίσιμη υπάρχει θετικά ευσταθής οριακός κύκλος που περιβάλλει το θετικά ασταθές $y^\dagger(\mu)$.

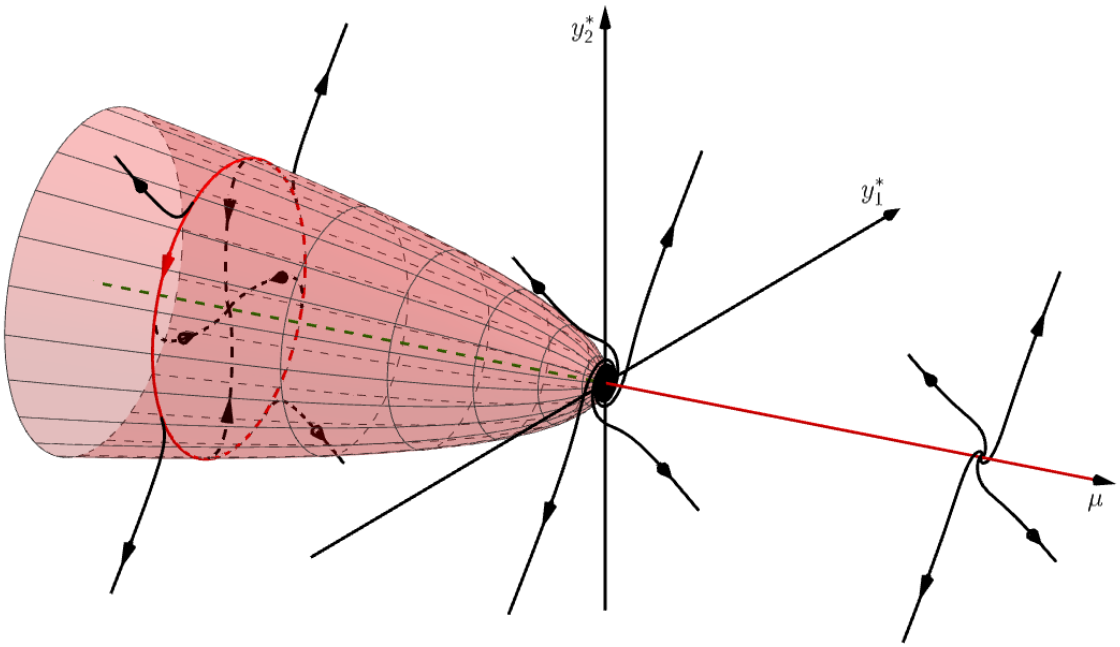
Σημειώνουμε, τέλος, ότι και στις δύο παραπάνω διακλαδώσεις, ο πίνακας Jacobi της f στο σημείο διακλάδωσης έχει την *κανονική μορφή*

$$J\left(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\right) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

και άρα το αν η διακλάδωση είναι υποκρίσιμη ή υπερκρίσιμη εξαρτάται αποκλειστικά από το μη γραμμικό μέρος της f. Άρα είναι λογικό να αναμένουμε ότι, αφού μετασχηματίσουμε μια δοσμένη μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) έτσι ώστε ο πίνακας Jacobi να έχει πλέον την παραπάνω κανονική μορφή, τότε το Γ της συνθήκης μη εκφυλισμού, που καθορίζει το αν είναι η διακλάδωση υποκρίσιμη ή υπερκρίσιμη, θα εξαρτάται αποκλειστικά από τους μη γραμμικούς όρους της νέας μονοπαραμετρικής οικογένειας εξισώσεων. Πράγματι:



(α′) Στο $y_1 y_2$-επίπεδο.



(β′) Στον $\mu y_1 y_2$-χώρο.

Σχήμα 39: Διάγραμμα διακλάδωσης $\mu y_1^* - y_2^* + y_1^* \left(y_1^{*2} + y_2^{*2}\right) = 0 = y_1^* + \mu y_2^* + y_2^* \left(y_1^{*2} + y_2^{*2}\right)$.

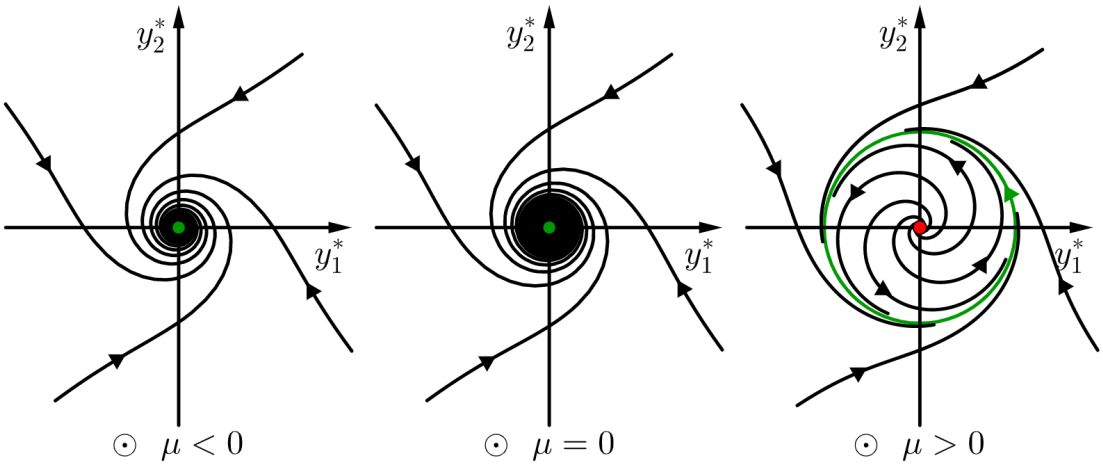
Αλγοριθμος Υπολογισμου του Γ Της Συνθηκης Μη Εκφυλισμου

Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιείται η αναγκαία συνθήκη για διακλάδωση Hopf. Τα βήματα για τον υπολογισμό της ποσότητας Γ είναι τα εξής:

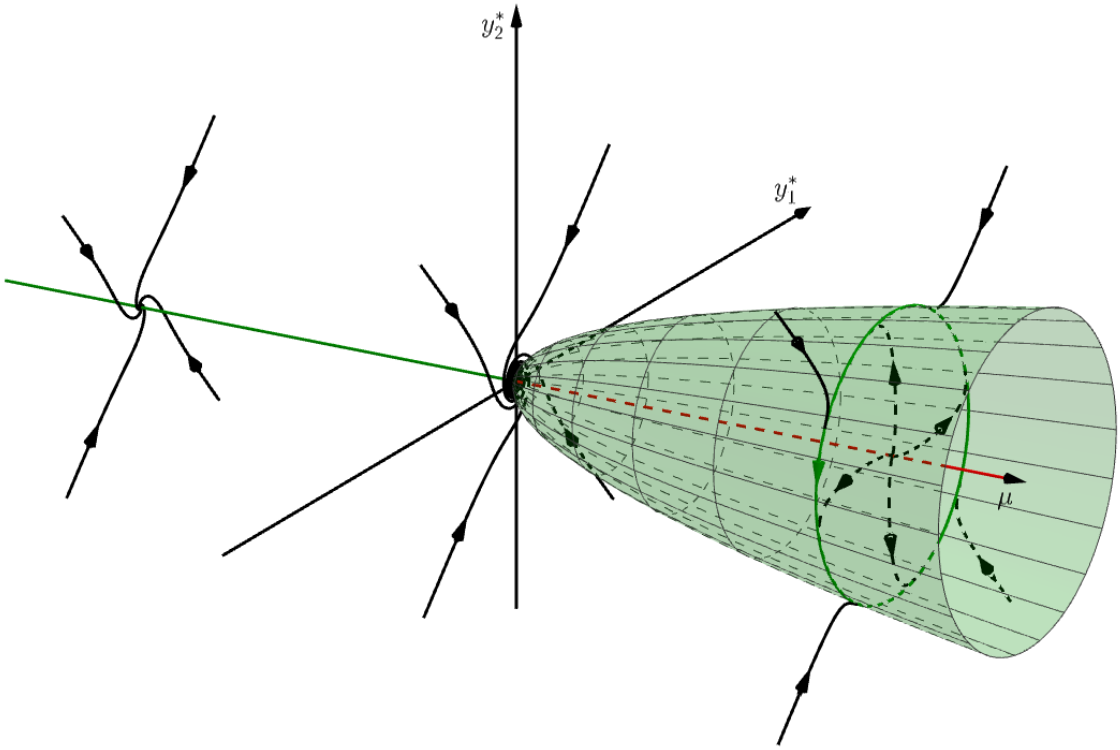
1. Μετασχηματισμός της μονοπαραμετρικής οικογένειας των εξισώσεων των (πC), μέσω κατάλληλης αλλαγής μεταβλητών, έτσι ώστε πλέον ο πίνακας Jacobi να βρίσκεται στην παραπάνω κανονική μορφή, και συγκεκριμένα:

   i. Πραγματική («κατά blocks») διαγωνιοποίηση του $J\left(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\right)$. Συγκεκριμένα,

$$J\left(y^\dagger(\mu^*), \mu^*\right) = P \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix} P^{-1},$$



(α′) Στο $y_1^* y_2^*$-επίπεδο.



(β′) Στον $\mu y_1^* y_2^*$-χώρο.

Σχήμα 40: Διάγραμμα διακλάδωσης $\mu y_1^* - y_2^* - y_1^* \left(y_1^{*2} + y_2^{*2}\right) = 0 = y_1^* + \mu y_2^* - y_2^* \left(y_1^{*2} + y_2^{*2}\right)$.

όπου αν u_- είναι το (μιγαδικό) ιδιοδιάνυσμα που αντιστοιχεί στην ιδιοτιμή $\lambda_{1-} = -\mathrm{i}\,\omega$, τότε

$$P \coloneqq \begin{pmatrix} \mathrm{Re}u_- & \mathrm{Im}u_- \end{pmatrix},$$

δηλαδή οι στήλες του P είναι, στην σειρά, οι $\mathrm{Re}u_-$ και $\mathrm{Im}u_-$.

ii. Αλλαγή μεταβλητών

$$y^\dagger(\mu) + Px \coloneqq y \mapsto x \coloneqq P^{-1}\left(y - y^\dagger(\mu)\right).$$

iii. Αναγνώριση της συνάρτησης g με τύπο

$$g(x,\mu) \coloneqq P^{-1} f\big(Px + y^\dagger(\mu), \mu\big),$$

για τον πίνακα Jacobi της οποίας ισχύει ότι

$$J(0,\mu^*) = \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix}.$$

2. Υπολογισμός της ποσότητας Γ ως

$$\Gamma := \left[\frac{\partial^3 g_1}{\partial x_1^3} + \frac{\partial^3 g_1}{\partial x_1 \partial x_2^2} + \frac{\partial^3 g_2}{\partial x_1^2 \partial x_2} + \frac{\partial^3 g_2}{\partial x_2^3}\right] +$$
$$+\frac{1}{\omega}\left[\frac{\partial^2 g_1}{\partial x_1 \partial x_2}\left(\frac{\partial^2 g_1}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 g_1}{\partial x_2^2}\right) - \frac{\partial^2 g_2}{\partial x_1 \partial x_2}\left(\frac{\partial^2 g_2}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 g_2}{\partial x_2^2}\right)\right] -$$
$$-\frac{1}{\omega}\left[\frac{\partial^2 g_1}{\partial x_1^2}\frac{\partial^2 g_2}{\partial x_1^2} - \frac{\partial^2 g_1}{\partial x_2^2}\frac{\partial^2 g_2}{\partial x_2^2}\right],$$

όπου όλες οι διαφορίσεις υπολογίζονται στο $x = 0 \in \mathbb{R}^2$.

Το γιατί το Γ δεν περιλαμβάνει κάποια παράγωγο πρώτης τάξης έγινε σαφές παραπάνω. Σχετικά όμως με το πώς προκύπτει το Γ, αναφέρουμε ότι μέσω πολικών συντεταγμένων η μονοπαραμετρική οικογένεια διδιάστατων προβλημάτων ανάγεται σε μια μονοδιάστατων προβλημάτων, στην οποία η συνθήκη που θα καθορίσει αν μια ενδεχόμενη δικρανική διακλάδωση είναι υποκρίσιμη ή υπερκρίσιμη μας δίνει τελικά τον ορισμό του Γ.

Τώρα, είμαστε σε θέση να παραθέσουμε το παρακάτω αποτέλεσμα, που μας αντιστοιχίζει κάθε μονοπαραμετρική οικογένεια μονοδιάστατων αυτόνομων (πC) που παρουσιάζει διακλάδωση Hopf, με μια από τις τυποποιημένες μονοπαραμετρικές οικογένειες διδιάστατων αυτόνομων (πC) με γνωστή διακλάδωση. Σημειώνουμε ότι το αποτέλεσμα αυτό έχει νόημα υπό το πρίσμα του Θεωρήματος 40.

Θεώρημα 51. *Έστω $n = 2$ και μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιούνται τόσο η αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης Hopf όσο και μια δεύτερη συνθήκη, ως εξής:*

Ο $J(y^*(\mu^*), \mu^*)$ έχει ένα ζεύγος απλών (συζυγών) μη μηδενικών φανταστικών ιδιοτιμών, δηλ. (Σ_1)

$$\lambda_\pm = \pm \mathrm{i}\,\omega \neq 0.$$

Για το παραπάνω ζεύγος συζυγών ιδιοτιμών - που είναι ομαλές ως προς μ σε περιοχή του $\mu = \mu^*$ - ισχύει ότι (Σ_2)

$$\frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}\mu}(\mu^*) \neq 0.$$

Τότε υπάρχει διακλάδωση Hopf από το $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^*$, που αποτελείται από δύο κλάδους (ο ένας εκ των οποίων αντιστοιχεί στο $y^\dagger(\mu)$).

Αν, επιπλέον, ικανοποιείται και η συνθήκη μη εκφυλισμού

$$\Gamma \neq 0, \qquad (\Sigma_3)$$

τότε υπάρχουν (αντιστρέψιμες) αλλαγές εξαρτημένης μεταβλητής και παραμέτρου $y \mapsto x$ και $\mu \mapsto \kappa$, αντίστοιχα, και αλλαγή ανεξάρτητης μεταβλητής $t \mapsto \tau$ που διατηρεί την φορά, οι οποίες μετασχηματίζουν την εξίσωση του (πC) στη μορφή

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}x_1}{\mathrm{d}\tau} &= \kappa x_1 - x_2 + s x_1\left(x_1^2 + x_2^2\right) + o\left(|x|^3\right)\\ \frac{\mathrm{d}x_2}{\mathrm{d}\tau} &= x_1 + \kappa x_2 + s x_2\left(x_1^2 + x_2^2\right) + o\left(|x|^3\right),\end{aligned} \quad \text{καθώς } x \to 0, \text{ όπου } s = \mathrm{sgn}(\Gamma) = \pm 1.$$

Πρακτικά, το παραπάνω αποτέλεσμα μας λέει ότι, αν ικανοποιούνται οι συνθήκες, τότε όχι μόνο θα υπάρχει διακλάδωση για το πρόβλημά μας, αλλά επιπλέον μας καθορίζει αν θα έχει ίδια ποιοτικά χαρακτηριστικά με το διάγραμμα της υποκρίσιμης ή της υπερκρίσιμη διακλάδωσης. Συγκεκριμένα, *αν $\Gamma > 0$ ($\Gamma < 0$), τότε η διακλάδωση είναι υποκρίσιμη (υπερκρίσιμη).*

Σημειώνουμε ότι η δεύτερη συνθήκη του Θεωρήματος 51 απλοποιείται, λόγω του τύπου

$$\mathrm{Re}\lambda_\pm(\mu) = \frac{1}{2}\mathrm{tr}J(y^*(\mu), \mu), \text{ για κάθε } \mu \text{ σε μια περιοχή του } \mu^*, \text{ όταν } n = 2.$$

Όσον αφορά, τώρα, την γενική περίπτωση των $n \geq 2$ διαστάσεων, υποβιβάζουμε τη μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων (πC) που ικανοποιούν την αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης Hopf, μέσω της απλοποίησης Lyapunov-Schmidt, κατά έναν γενικότερο τρόπο από αυτόν με τον οποίο χρησιμοποιήθηκε η διαδικασία για τις διακλαδώσεις σταθερής κατάστασης. Προφανώς η υποβιβασμένη οικογένεια θα αποτελείται από διδιάστατα αυτόνομα προβλήματα.

Απλοποιηση Lyapunov-Schmidt

Έστω μια μονοπαραμετρική οικογένεια n-διάστατων αυτόνομων (πC) όπως παραπάνω. Ο αλγόριθμος υποβιβασμού διάστασης έχει ως εξής:

1. Μετασχηματισμός της μονοπαραμετρικής οικογένειας των εξισώσεων των (πC), μέσω κατάλληλης αλλαγής μεταβλητών, έτσι ώστε πλέον ο πίνακας Jacobi να βρίσκεται σε μια συγκεκριμένη, αξιοποιήσιμη μορφή, και συγκεκριμένα:

   i. Πραγματική διαγωνιοποίηση του $J\big(y^\dagger(\mu^*),\mu^*\big)$. Συγκεκριμένα, εύρεση των ιδιοτιμών λ_i, (όλες τους θα είναι μη μηδενικές, και μόνο δυο συζυγείς, $\lambda_{1_\pm} = \pm \mathrm{i}\,\omega$ θα έχουν μηδενικά πραγματικά μέρη), των αντίστοιχων ιδιοδιανυσμάτων u_i, και του (αντιστρέψιμου) πίνακα πραγματικής ομοιότητας P και του αντίστροφού του ώστε

   $$J\big(y^\dagger(\mu^*),\mu^*\big) = P\begin{pmatrix} C_1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & C_k \end{pmatrix}P^{-1}, \text{ για κάποιο } \mathbb{N} \ni k \le n,$$

   και σε αυτή την περίπτωση

   - κάθε C_i είτε θα είναι μία πραγματική ιδιοτιμή λ_i (δηλ. ένας 1×1 πραγματικός πίνακας), είτε θα είναι ένας 2×2 πραγματικός πίνακας, που θα αντιστοιχεί σε ένα ζεύγος συζυγών μιγαδικών ιδιοτιμών $\lambda_{i_\pm} = \mathrm{Re}\lambda_{i_\pm} \pm \mathrm{i}\,\mathrm{Im}\lambda_{i_\pm}$, και θα έχει την μορφή

     $$C_i \coloneqq \begin{pmatrix} \mathrm{Re}\lambda_{i_\pm} & -\mathrm{Im}\lambda_{i_\pm} \\ \mathrm{Im}\lambda_{i_\pm} & \mathrm{Re}\lambda_{i_\pm} \end{pmatrix},$$

   - ο P θα έχει την μορφή

     $$P \coloneqq \begin{pmatrix} P_1 & \cdots & P_k \end{pmatrix},$$

     όπου για κάθε P_i θα ισχύει ότι
     - αν το C_i είναι μία πραγματική ιδιοτιμή λ_i, τότε το P_i θα είναι μία στήλη, και συγκεκριμένα το αντίστοιχο πραγματικό ιδιοδιάνυσμα, u_i, της λ_i, και
     - αν το C_i είναι ένας 2×2 πραγματικός πίνακας, που θα αντιστοιχεί σε ένα ζεύγος συζυγών μιγαδικών ιδιοτιμών $\lambda_{i_\pm} = \mathrm{Re}\lambda_{i_\pm} \pm \mathrm{i}\,\mathrm{Im}\lambda_{i_\pm}$, τότε το P_i θα αποτελείται από δύο πραγματικές στήλες, και συγκεκριμένα

       $$P_i = \begin{pmatrix} \mathrm{Re}u_{i_-} & \mathrm{Im}u_{i_-} \end{pmatrix},$$

       όπου u_{i_-} το μιγαδικό ιδιοδιάνυσμα της λ_{i_-},

     και

   - μόνο το C_1 έχει μηδενικά διαγώνια στοιχεία, και συγκεκριμένα

     $$C_1 = \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix}.$$

   ii. Αλλαγή μεταβλητών

   $$y^\dagger(\mu) + Px \coloneqq y \mapsto x \coloneqq P^{-1}\left(y - y^\dagger(\mu)\right).$$

   iii. Αναγνώριση της συνάρτησης F με τύπο

   $$F(x,\mu) \coloneqq P^{-1} f\big(Px + y^\dagger(\mu),\mu\big),$$

   για τον πίνακα Jacobi της οποίας ισχύει ότι

   $$J(0,\mu^*) = \begin{pmatrix} C_1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & C_k \end{pmatrix}.$$

2. Επίλυση του $(n-2)\times(n+1)$ (μη γραμμικού) συστήματος

   $$\begin{aligned} F_3(x,\mu) &= 0 \\ &\vdots \\ F_n(x,\mu) &= 0, \end{aligned}$$

   για την εύρεση μιας μονοπαραμετικής οικογένειας λύσεων της μορφής

   $$x_i = x_i(x_1,x_2,\mu), \ \ \forall i \in \{3,\ldots,n\}.$$

3. Αναγνώριση της συνάρτησης $g = (g_1, g_2)$ με τύπο

$$g_1(x_1, x_2, \mu) \coloneqq F_1(x_1, x_2, x_3(x_1, x_2, \mu), \ldots, x_n(x_1, x_2, \mu))$$
$$g_2(x_1, x_2, \mu) \coloneqq F_2(x_1, x_2, x_3(x_1, x_2, \mu), \ldots, x_n(x_1, x_2, \mu)),$$

για την οποία ισχύει ότι

$$g(0, 0, \mu^*) = 0 \text{ και } J((0,0), \mu^*) = C_1 = \begin{pmatrix} 0 & -\omega \\ \omega & 0 \end{pmatrix},$$

καθώς και της *υποβιβασμένης μονοπαραμετρικής οικογένειας διδιάστατων αυτόνομων προβλημάτων Cauchy* ως

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x_1}{\mathrm{d}t}(t, \mu) = g_1(x_1(t, \mu), x_2(t, \mu), \mu) \\ \dfrac{\mathrm{d}x_2}{\mathrm{d}t}(t, \mu) = g_2(x_1(t, \mu), x_2(t, \mu), \mu) \\ x_1(t_0, \mu) = q_1 \cdot \big(y_0(\mu) - y^\dagger(\mu)\big) \\ x_2(t_0, \mu) = q_2 \cdot \big(y_0(\mu) - y^\dagger(\mu)\big), \end{cases}$$

όπου $q_{1,2}$ είναι η πρώτη και η δεύτερη, αντίστοιχα, γραμμή του P^{-1}.

Τονίζουμε ότι *ο παραπάνω αλγόριθμος υποβιβασμού διάστασης είναι εφαρμόσιμος σε όλες τις μονοπαραμετρικές οικογένειες αυτόνομων* (πC) *που ικανοποιούν την αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης Hopf, ανεξάρτητα με το αν υπάρχει τελικά διακλάδωση ή όχι.*

Χρήσιμο είναι και το επόμενο αποτέλεσμα.

Θεώρημα 52. *Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων* (πC) *όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιείται μια ελαφρώς ισχυρότερη εκδοχή της αναγκαίας συνθήκης ύπαρξης διακλάδωσης Hopf ως εξής:*

Ο $J(y^*(\mu^*), \mu^*)$ έχει ένα ζεύγος απλών (συζυγών) μη μηδενικών φανταστικών ιδιοτιμών και όλες τις υπόλοιπες $n-2$ ιδιοτιμές στα αριστερά του φανταστικού άξονα, δηλ. $(\Sigma_1{}')$

$$\lambda_{1_\pm} = \pm \mathrm{i}\omega \neq 0, \text{ και } \mathrm{Re}\lambda_i < 0, \ \forall i \neq 1_\pm.$$

Έστω, επιπλέον, ότι υπάρχει διακλάδωση Hopf από το $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^*$. Αν η διακλάδωση είναι υποκρίσιμη (υπερκρίσιμη), τότε οι οριακοί κύκλοι της διακλάδωσης είναι θετικά ασταθής (ευσταθής).

Η αξία του παραπάνω αποτελέσματος φαίνεται όταν χρησιμοποιείται σε συνδυασμό με κάποιο αποτέλεσμα ύπαρξης διακλάδωσης Hopf, όπως το επόμενο, το οποίο δεν είναι τίποτα άλλο παρά η γενίκευση του πρώτου μέρους του Θεωρήματος 51 στις $n \geq 2$ διαστάσεις.

Θεώρημα 53. *Έστω μία μονοπαραμετρική οικογένεια αυτόνομων* (πC) *όπως παραπάνω, τέτοια ώστε να ικανοποιούνται τόσο η αναγκαία συνθήκη ύπαρξης διακλάδωσης Hopf όσο και μια δεύτερη συνθήκη, ως εξής:*

Ο $J(y^*(\mu^*), \mu^*)$ έχει ένα ζεύγος απλών (συζυγών) μη μηδενικών φανταστικών ιδιοτιμών και καμία άλλη από τις υπόλοιπες $n-2$ ιδιοτιμές επί του φανταστικού άξονα, δηλ. (Σ_1)

$$\lambda_{1_\pm} = \pm \mathrm{i}\omega \neq 0, \text{ και } \mathrm{Re}\lambda_i \neq 0, \ \forall i \neq 1_\pm.$$

Για το παραπάνω ζεύγος συζυγών ιδιοτιμών - που είναι ομαλές ως προς μ σε περιοχή του $\mu = \mu^*$ - ισχύει ότι (Σ_2)

$$\frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}\mu}(\mu^*) \neq 0.$$

Τότε υπάρχει διακλάδωση Hopf από το $y^\dagger(\mu)$ όταν $\mu = \mu^*$, που αποτελείται από δύο κλάδους.

Διάλεξη 7

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**
   (α′) Γενικά στοιχεία περί δυναμικών επιδημιολογικών μοντέλων κλάσεων
   (β′) Δυναμικά επιδημιολογικά μοντέλα: Βασικό μοντέλο SIR
2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**
   (α′) Ασυμπτωτική ανάλυση: Βασικές έννοιες
   (β′) Αλγόριθμοι αδιαστατοποίησης

Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας:

Δυναμικά επιδημιολογικά μοντέλα κλάσεων. Χρησιμοποιώντας μοντέλα ΣΔΕ μπορούμε να προβλέψουμε την (χρονική) εξέλιξη μιας επιδημίας ή/και μιας πανδημίας ενός λοιμώδους μεταδοτικού νοσήματος, π.χ.: πανδημίας όπως αυτής της πανούκλας (στην αρχαία Ελλάδα το 430 – 428 π.Χ., αλλά και στην Ευρώπη το 14ο αιώνα μ.Χ.), του AIDS, αλλά και της πιο σύγχρονης πανδημίας του COVID-19.

Μια ευρέως χρησιμοποιούμενη πρακτική που απλοποιεί την μαθηματική μοντελοποίηση των λοιμωδών μολυσματικών νοσημάτων είναι η αξιοποίηση των *μοντέλων κλάσεων (compartmental models)*.[12] Τα μοντέλα αυτά, σε αντίθεση με τα της Οικολογίας Πληθυσμών που περιγράφουν πληθυσμούς διαφορετικών ειδών, αφορούν κλάσεις ατόμων ενός πληθυσμού. Για παράδειγμα, θα μπορούσαμε να θεωρήσουμε τη κλάση των νοσούντων σε μία χώρα ως προς το μελετούμενο λοιμώδες μολυσματικό νόσημα σε αντιδιαστολή με την αντίστοιχη των μη νοσούντων.

Τα θεμελιώδη μοντέλα κλάσεων για την περιγραφή την μετάδοσης λοιμωδών μολυσματικών νοσημάτων περιέχονται σε μία σειρά τριών δημοσιεύσεων από τους Kermack και McKendrick το 1927, το 1932 και το 1933, στην πρώτη από τις οποίες περιγράφονται *επιδημικά μοντέλα (epidemic models)*, δηλαδή μοντέλα χωρίς δημογραφικές παραμέτρους όπως γεννήσεις, μεταναστεύσεις, θάνατοι, ή άλλες όπως π.χ. περιπτώσεις ατελούς ανοσίας, ενώ στις επόμενες δύο δημοσιεύσεις περιγράφονται αντίστοιχα *ενδημικά μοντέλα (endemic models)*, δηλαδή με παρουσία τέτοιων παραμέτρων. Να σημειωθεί ότι στις εργασίες αυτές επεκτάθηκαν και μελετήθηκαν λεπτομερέστερα παλαιότερες ιδέες του En'ko, καθώς και των Hamer, Ross, Martini, ιδέες στις οποίες στηρίχθηκαν και άλλοι μελετητές, σύγχρονοι των Kermack και McKendrick, όπως ο Soper.

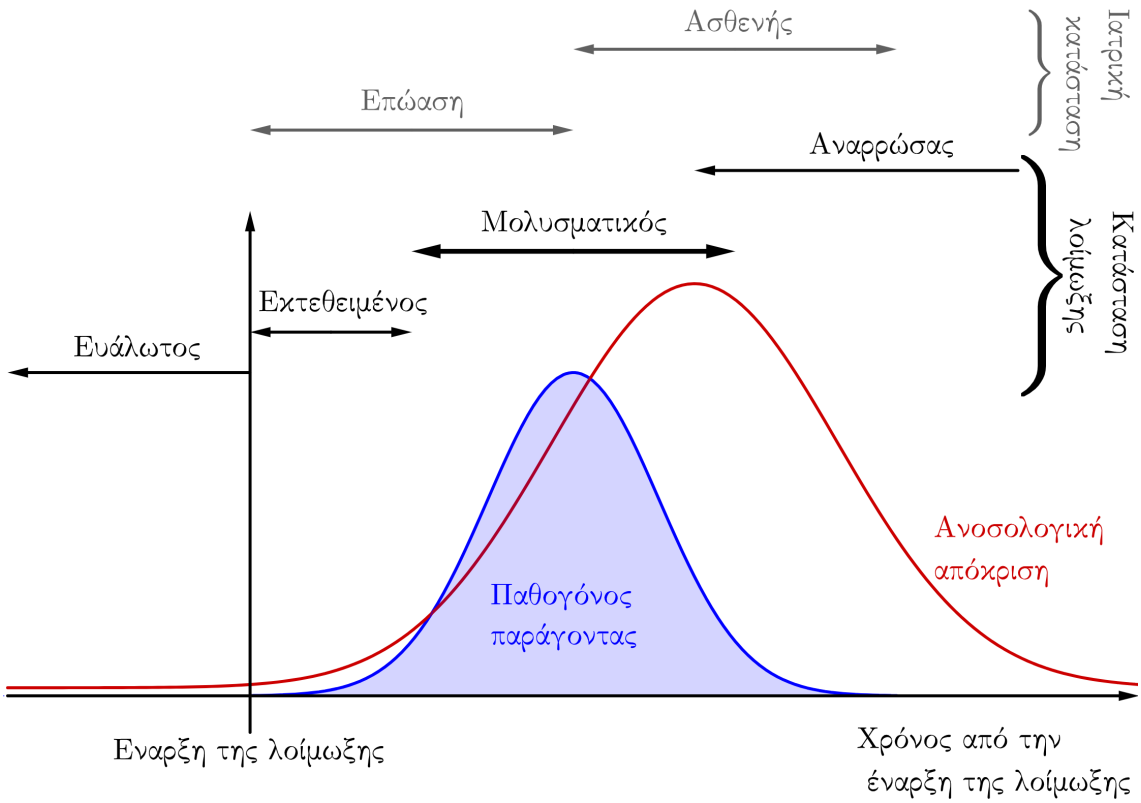
Εν γένει, στα μοντέλα Kermack-McKendrick, τα οποία δεν είναι απαραίτητα αμιγώς ΣΔΕ, ενδεχομένως υπάρχει εξάρτηση των βασικών παραμέτρων από την ηλικία των ατόμων, πρόκειται δηλαδή για *μοντέλα δομημένα ως προς την ηλικία (age-structured models)*. Μία ειδική περίπτωση των μοντέλων αυτών, όπου οι παράμετροι είναι σταθερές ως προς την ηλικία των ατόμων, είναι τα γνωστά μοντέλα SIR και οι παραλλαγές τους, με τα οποία θα ασχοληθούμε στη συνέχεια.

Για να αναπτύξουμε ένα επιδημιολογικό μοντέλο κλάσεων για την μελέτη της διασποράς ενός λοιμώδους μολυσματικού νοσήματος σε ένα πληθυσμό, θα πρέπει να λάβουμε υπόψη μας διάφορα στοιχεία της Λοιμωξιολογίας και συγκεκριμένα κάποιες από τις κατηγοριοποιήσεις των λοιμώξεων. Οι λοιμώξεις γενικά διακρίνονται σε *ενεργές (active)* και σε *λανθάνουσες (latent)*, ανάλογα με το αν

[12] Χρησιμοποιούμε τον όρο κλάση για την μετάφραση του αγγλικού *compartment*, για να αναδείξουμε την συνάφεια αυτού του όρου με τον αντίστοιχο μαθηματικό της *κλάσης ισοδυναμίας (equivalence class)*.

εκδηλώνουν το αντίστοιχο λοιμώδες νόσημα ή όχι. Από τις ενεργές λοιμώξεις διακρίνουμε τις *κλινικές (clinical)* από τις *υποκλινικές (subclinical)*, με βάση την εμφάνιση ή όχι παρατηρήσιμων κλινικών συμπτωμάτων του αντίστοιχου λοιμώδους νοσήματος. Οι κλινικές λοιμώξεις, τώρα, διακρίνονται σε *οξείες (acute)*, *υποξείες (subacute)* και *χρόνιες (chronic)*, με βάση τον χρονικό ορίζοντα κλιμάκωσης, ύφεσης και εξαφάνισης των συμπτωμάτων των αντίστοιχων λοιμωδών νοσημάτων. Επίσης, οι λοιμώξεις στην γενικότητά τους διακρίνονται με βάση τα κριτήρια του Koch (τα οποία συνήθως δεν μπορούν να εφαρμοστούν στην σύγχρονη πρακτική για ηθικούς λόγους) στο αν είναι *μολυσματικές (infectious)* ή όχι, δηλαδή αν υπάρχει ένας παράγοντας μετάδοσης ή όχι, και οι μολυσματικές διακρίνονται με τη σειρά τους σε *μεταδοτικές (contagious)* ή όχι, δηλαδή αν ο παράγοντας μετάδοσης διευκολύνεται με την κοντινή κοινωνική επαφή και την ανταλλαγή υγρών ή αν δεν επηρεάζεται από αυτές. Μία άλλη κατηγοριοποίηση, τέλος, μπορεί να γίνει με βάση την ανοσολογική απόκριση του οργανισμού κατά τη διάρκεια της λοίμωξης και μετά από αυτή.

Η πρόοδος ενός λοιμώδους και μεταδοτικού νοσήματος εξαρτάται μεταξύ άλλων από τη συγκέντρωση του παθογόνου παράγοντα στο εσωτερικό του ξενιστή, από τον ρυθμό ανάπτυξής του και από την αλληλεπίδραση μεταξύ αυτού και των στοιχείων της ανοσοαπόκρισης του ξενιστή. Στο Σχήμα 41 βλέπουμε ένα απλοποιημένο προφίλ λοίμωξης, από την αρχική εμφάνιση ενός παθογόνου παράγοντα στον οργανισμό.



Σχήμα 41: Χρονοδιάγραμμα λοίμωξης που περιγράφει την δυναμική του παθογόνου παράγοντα, την ανοσολογική απόκριση του φορέα/ασθενούς, καθώς και επιμέρους φάσεις της λοίμωξης. Να σημειωθεί ότι η περίοδος ασθένειας όπου τα συμπτώματα εκδηλώνονται δεν συσχετίζεται απαραίτητα με κάποια από τις φάσεις λοίμωξης.

Για την μελέτη της εξέλιξης μιας επιδημίας από ένα λοιμώδες μολυσματικό νόσημα συνήθως κατατάσσουμε έναν πληθυσμό έμβιων ατόμων (ανθρώπων, ζώων, φυτών, κ.α.) πλήθους N στις παρακάτω, μεταξύ άλλων, κλάσεις:

1. Οι *ευάλωτοι (Susceptible)* και το πλήθος τους S: Η ομάδα ατόμων του πληθυσμού τα οποία είναι μεν υγιή αλλά και εν δυνάμει ασθενείς.

2. Τα *βρέφη με παθητική ανοσία (Maternally derived immunity)* και το πλήθος τους M: Η ομάδα ατόμων του πληθυσμού τα οποία δεν γεννιούνται ανήκοντας στην ομάδα των ευάλωτων, αλλά έχοντας παθητική ασυλία στην ασθένεια για τους πρώτους μήνες της ζωής τους λόγω των μητρικών αντισωμάτων (από τον πλακούντα ή/και το μητρικό γάλα).

3. Οι *μολυσμένοι/μολυσματικοί (Infected/Infectious)* και το πλήθος τους I: Η ομάδα ατόμων του πληθυσμού τα οποία φέρουν τον παθογόνο παράγοντα, νοσούν από αυτόν ή/και τον μεταδίδουν.

4. Οι *εκτεθειμένοι (Exposed)* και το πλήθος τους E: Η ομάδα ατόμων του πληθυσμού τα οποία φέρουν τον παθογόνο παράγοντα, αλλά όχι ακόμη μολυσματικά (λανθάνουσα φάση).

5. Οι *αναρρώσαντες/διαγραμμένοι (Recovered/Removed)* και το πλήθος τους R: Η ομάδα ατόμων του πληθυσμού τα οποία είτε έχουν θεραπευτεί και έχουν αποκτήσει ανοσία, είτε έχουν πεθάνει, είτε έχουν μπει σε καραντίνα, είτε έχουν αφαιρεθεί από το σύνολο του πληθυσμού κατόπιν της λοίμωξής τους για να περιοριστεί η έκταση της λοίμωξη στον πληθυσμό (συνήθης τακτική σε κτηνοτροφικές μονάδες).

6. Οι *φορείς (Carrier)* και το πλήθος τους C: Η ομάδα ατόμων του πληθυσμού τα οποία φέρουν τον παθογόνο παράγοντα χωρίς να εκδηλώνουν την νόσο. Η δυνατότητα μετάδοσης του μολυσματικού παράγοντα αυτών των ατόμων παρουσιάζει διακυμάνσεις τόσο στο χρόνο για μία λοίμωξη όσο και μεταξύ των διάφορων λοιμώξεων.

Η επιλογή της κλάσης (ισοδυναμίας) στην οποία θα ανήκει το κάθε άτομο καθορίζεται από την επιλογή της σχέσης (ισοδυναμίας) που διέπει τα άτομα των κλάσεων, η οποία με τη σειρά της καθορίζεται (στην προκειμένη περίπτωση) από συγκεκριμένες κλινικοεργαστηριακές εξετάσεις.

Με βάση τους ορισμούς παραπάνω, το I καθορίζει την ύπαρξη ή μη αλλά και την πορεία μιας επιδημίας. Πράγματι, λέμε ότι το φαινόμενο εξελίσσεται όσο μεταβάλλεται το I. Λέμε επίσης ότι μία επιδημία ξεσπά όταν το I αυξάνεται σε σχέση με την αρχική μας παρατήρηση, ότι έχει φτάσει στην κορύφωσή της τη στιγμή που το I θα αρχίσει να μειώνεται, και τότε πλέον η επιδημία θα βαίνει προς ύφεση.

Σημειώνεται, τέλος, ότι όταν δεν ληφθούν υπόψη δημογραφικοί όροι στο μοντέλο, αν οι διαγραμμένοι περιέχουν και τυχόν νεκρούς από το λοιμώδες μολυσματικό νόσημα, τότε το πλήθος N είναι σταθερό, δηλαδή $N \equiv N_0 > 0$. Από την άλλη μεριά, όταν ληφθούν τέτοιοι όροι υπόψη, αν η χρονική κλίμακα της εξέλιξης μιας επιδημίας από ένα λοιμώδες μολυσματικό νόσημα είναι πολύ μικρότερη (π.χ. εβδομάδες) από την αντίστοιχη για ουσιαστικές αλλαγές στην αναλογία γεννήσεων/θανάτων (π.χ. δεκαετίες), κάτι που ισχύει εν γένει, τότε μπορούμε να θεωρήσουμε ότι το πλήθος N είναι σταθερό.

Βασικό μοντέλο SIR. Για την κατασκευή του μοντέλου ζητάμε τα ακόλουθα:

1. Ο πληθυσμός σταθερού πλήθους $N \equiv N_0$ χωρίζεται σε τρεις κλάσεις, αυτές των ευάλωτων, των μολυσμένων/μολυσματικών και των διαγραμμένων, τα πλήθη των οποίων, S, I και R αντίστοιχα, είναι συναρτήσεις ως προς τον χρόνο t (και μάλιστα τουλάχιστον απόλυτα συνεχείς). Δηλαδή,
$$N_0 \equiv N = S + I + R. \tag{26}$$
Για παράδειγμα, δεν λαμβάνουμε υπόψη μας το χρόνο επώασης του λοιμώδους νοσήματος, θεωρούμε ότι όσοι αναρρώνουν έχουν αναπτύξει ισόβια ανοσία, κ.ο.κ..

2. Κατά την απουσία μολυσμένων/μολυσματικών το πλήθος των υπολοίπων είναι σταθερό, δηλαδή
$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} \equiv 0, \text{ όταν } I \equiv 0.$$

3. Αντίστοιχα, κατά την απουσία ευάλωτων («τροφής» για την επιδημία) το πλήθος των μολυσμένων/μολυσματικών μειώνεται με ρυθμό ανάλογο του πλήθους, δηλαδή
$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = -\gamma I, \text{ όπου } \gamma > 0, \text{ όταν } S \equiv 0.$$

4. Σε πλήρη αντιστοιχία με το σύστημα (22) και σε συμφωνία με τον **νόμο δράσης της μάζας** (τύπο I του Holling), οι ρυθμοί μεταβολής του πλήθους των ευάλωτων και των μολυσμένων/μολυσματικών εξαρτώνται γραμμικά από το γινόμενο των πληθών τους, και μάλιστα έχουν αντίθετους γραμμικούς συντελεστές, $-\beta < 0$ και $\beta > 0$, αντίστοιχα, με
$$\beta = \frac{m\varpi}{N_0}, \tag{27}$$
όπου m ο μέσος αριθμός κοντινών κοινωνικών επαφών ενός ατόμου με άλλα άτομα συναρτήσει του χρόνου και ϖ η πιθανότητα συναρτήσει του χρόνου ένας ευάλωτος να μεταπηδήσει στη κλάση των μολυσμένων/μολυσματικών μετά από μία κοντινή κοινωνική επαφή με έναν από αυτούς.

Συνοψίζοντας, οδηγούμαστε στις εξισώσεις:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = -\beta SI \tag{28α′}$$

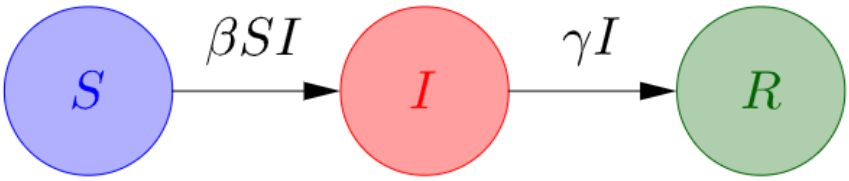
$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = -\gamma I + \beta SI \tag{28β′}$$

$$\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = \gamma I. \tag{28γ′}$$

Η (28γ′) προκύπτει από τον συνδυασμό των (28α′) και (28β′) με την

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = 0,$$

η οποία θέλουμε να ισχύει λόγω της (26). Οι ροές μετακίνησης από την μία ομάδα στην άλλη απεικονίζονται στο Σχήμα 42.



Σχήμα 42: Διάγραμμα ροών του μοντέλου (28).

Σημειώνουμε ότι το β είναι ο (μέσος) ρυθμός μετάδοσης του λοιμώδους μολυσματικού νοσήματος και ότι η *επίπτωσή (incidence)* του, δηλαδή το πλήθος των νέων κρουσμάτων ανά μονάδα χρόνου, εκφράζεται με τον όρο βSI στο μοντέλο αυτό, σε αντιδιαστολή με το γ που είναι ο (μέσος) ρυθμός ανάρρωσης/διαγραφής των μολυσμένων/μολυσματικών. Έτσι, το γ^{-1} είναι η (μέση) διάρκεια του νοσήματος, ή αλλιώς η (μέση) μολυσματική διάρκεια, μέχρι την ανάρρωση/διαγραφή.

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Ένα πρόβλημα Cauchy στο οποίο χρησιμοποιείται ένα τέτοιο μοντέλο είναι το εξής:

Με δεδομένα $S_0, I_0, R_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(S, I, R) \colon \mathcal{I} \to [0, \infty)^3$, τέτοια ώστε η (S, I, R) να ικανοποιεί τόσο το (28) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(S(0), I(0), R(0)) = (S_0, I_0, R_0)$.

Λόγω της (26), το παραπάνω πρόβλημα είναι ισοδύναμο με το εξής:

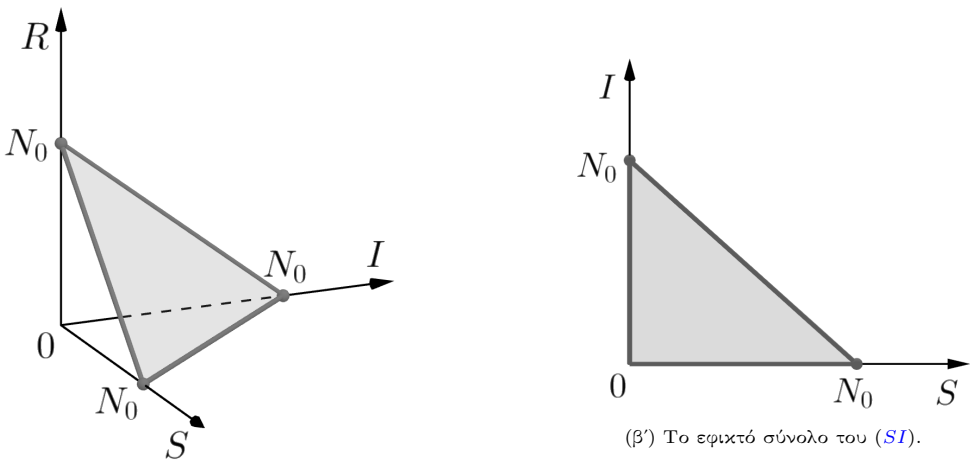
Με δεδομένα $S_0, I_0, R_0 \geq 0$, θέτουμε $N_0 \coloneqq S_0 + I_0 + R_0$ και αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(S, I, R) \colon \mathcal{I} \to \left\{(s, i, r) \in [0, N_0]^3 \,\middle|\, s + i + r = N_0\right\}$, τέτοια ώστε η (S, I, R) να ικανοποιεί τόσο το (28) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(S(0), I(0), R(0)) = (S_0, I_0, R_0)$. (SIR)

Πηγαίνοντας ένα βήμα παραπέρα, λόγω της (26) εύκολα συμπεραίνουμε ότι η συνιστώσα R της λύσης περισσεύει, και έτσι, λόγω της δομής του ίδιου του (28), το (SIR) είναι ισοδύναμο με το εξής:

Με δεδομένα $S_0, I_0, R_0 \geq 0$, θέτουμε $N_0 \coloneqq S_0 + I_0 + R_0$ και αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(S, I) \colon \mathcal{I} \to \left\{(s, i) \in [0, N_0]^2 \,\middle|\, s + i \leq N_0\right\}$, τέτοια ώστε η (S, I) να ικανοποιεί τόσο το $\{(28α′) - (28β′)\}$ στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(S(0), I(0)) = (S_0, I_0)$. (SI)

Το *εφικτό σύνολο*, δηλαδή το σύνολο τιμών των εξαρτημένων μεταβλητών, του (SIR) και του (SI), απεικονίζεται στο Σχήμα 43α′ και στο Σχήμα 43β′, αντίστοιχα.

Άσκηση 54. *Δώστε τις λεπτομέρειες σχετικά με το ότι τα (SIR) και (SI) είναι ισοδύναμα σε όλες τις Φάσεις μελέτης τους.*



(α′) Το εφικτό σύνολο του (SIR).

(β′) Το εφικτό σύνολο του (SI).

Σχήμα 43: Το εφικτό σύνολο του (SIR) και του (SI).

Ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλής από τα αρχικά δεδομένα λύσης του γενικού προβλήματος. Ανεξάρτητα από το πρόσημο του N_0, εξάγουμε, κατά τα γνωστά (βλ. Άσκηση 55), ύπαρξη, μοναδικότητα και ομαλότητα μεγιστικής και ομαλώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα λύσης,

$$(S^\diamond, I^\diamond) \colon (-\varepsilon_1, \varepsilon_2) \to \mathbb{R}, \text{ όπου } 0 < \varepsilon_1, \varepsilon_2 \leq \infty,$$

για το εξής βοηθητικό γενικό πρόβλημα:

Με δεδομένα $S_0, I_0 \in \mathbb{R}$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(S, I) \colon \mathcal{I} \to \mathbb{R}$, τέτοια ώστε η (S, I) να ικανοποιεί τόσο το $\{(28\alpha') - (28\beta')\}$ στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(S(0), I(0)) = (S_0, I_0)$. $(S^\diamond I^\diamond)$

Αναλλοίωτα σύνολα, καλή τοποθέτηση ενός ενδιάμεσου προβλήματος και ομαλότητα της λύσης του. Κατά τα γνωστά, πλέον, μπορούμε να δείξουμε ότι τα σύνολα

$$(0, s) \ \ \forall s \in [0, \infty), \ \ \{0\} \times (0, \infty) \ \text{ και } \ (0, \infty)^2$$

είναι αναλλοίωτα για το ($S^\diamond I^\diamond$) (βλ. Άσκηση 55). Συνεπώς, η $(S^\diamond, I^\diamond)$ όταν $S_0, I_0 \geq 0$ λύνει επίσης το εξής:

Με δεδομένα $S_0, I_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(S, I) \colon \mathcal{I} \to [0, \infty)$, τέτοια ώστε η (S, I) να ικανοποιεί τόσο το $\{(28\alpha') - (28\beta')\}$ στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(S(0), I(0)) = (S_0, I_0)$. $(S^\geq I^\geq)$

Δηλαδή υπάρχει μοναδική, ομαλή, συνεχής από τα αρχικά δεδομένα και μεγιστική λύση του ($S^\geq I^\geq$),

$$\left(S^\geq, I^\geq\right) \colon (-\varepsilon_1, \varepsilon_2) \to \mathbb{R}, \text{ όπου } 0 < \varepsilon_1, \varepsilon_2 \leq \infty,$$

καθώς επίσης τα παραπάνω σύνολα είναι αναλλοίωτα και για το ($S^\geq I^\geq$).

Άσκηση 55. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του ($S^\diamond I^\diamond$).*

Ολικότητα της λύσης του ενδιάμεσου προβλήματος. Σχετικά με το ε_2, αθροίζοντας τις (28α′) και (28β′) έπεται ότι

$$\frac{\mathrm{d}S^\geq}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}I^\geq}{\mathrm{d}t} = -\gamma I^\geq \leq 0,$$

άρα από σύγκριση έχουμε ότι

$$S^\geq(t) + I^\geq(t) \leq S_0 + I_0, \ \ \forall t \in [0, \varepsilon_2),$$

δηλ. $\varepsilon_2 = \infty$ και η θετική ολικότητα έπεται.

Σχετικά με το ε_1, αντιστρέφουμε πρώτα τον χρόνο και έτσι θεωρούμε την

$$\begin{aligned}(\sigma,\iota)\colon(-\infty,\varepsilon_1)&\to[0,\infty)^2\\ \tau&\mapsto(\sigma(\tau),\iota(\tau))\coloneqq\left(S^{\geq}(-\tau),I^{\geq}(-\tau)\right),\end{aligned}$$

για την οποία ισχύει ότι

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}\sigma}{\mathrm{d}\tau}&=\beta\sigma\iota\\ \frac{\mathrm{d}\iota}{\mathrm{d}\tau}&=\gamma\iota-\beta\sigma\iota\end{aligned}$$

και $(\sigma(0),\iota(0))=(S_0,I_0)$. Αθροίζοντας τις εξισώσεις του παραπάνω συστήματος, παίρνουμε ότι

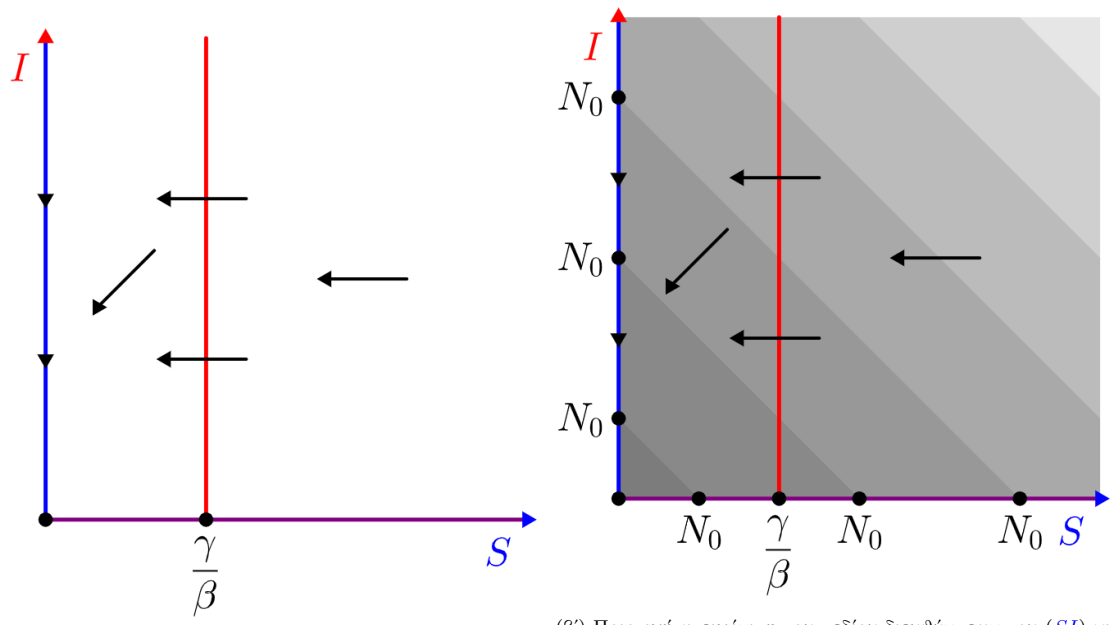
$$\frac{\mathrm{d}\sigma}{\mathrm{d}\tau}+\frac{\mathrm{d}\iota}{\mathrm{d}\tau}=\gamma\iota\leq\gamma(\sigma+\iota),$$

άρα από σύγκριση συμπεραίνουμε ότι

$$\sigma(\tau)+\iota(\tau)\leq(S_0+I_0)\,\mathrm{e}^{\gamma\tau},\ \ \forall\tau\in[0,\varepsilon_1)\,,$$

δηλ. $\varepsilon_1=\infty$ και η αρνητική ολικότητα έπεται.

Πεδίο διευθύνσεων θετική ομαλότητα των λύσεων του αρχικού προβλήματος. Η αδρή κατασκευή του πεδίου διευθύνσεων του ($S^{\geq}I^{\geq}$) δίνεται στο Σχήμα 44α′.



(α′) Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($S^{\geq}I^{\geq}$). Με μπλε οι S-μηδενοκλινείς καμπύλες και με κόκκινο οι I-μηδενοκλινείς. Η καμπύλη $I\equiv 0$ είναι μωβ γιατί είναι κοινή μηδενοκλινής. Συμπεραίνουμε άμεσα την ολικότητα των λύσεων του προβλήματος.

(β′) Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του (SI) για διάφορες τιμές του N_0. Οι μηδενοκλινείς είναι οι ίδιες με αυτές του Σχήματος 44α′, ωστόσο περιορισμένες εντός του εκάστοτε εφικτού συνόλου. Συμπεραίνουμε την θετική ολικότητα των λύσεων του προβλήματος, ωστόσο, υπάρχει τώρα το ενδεχόμενο μια (μεγιστική) λύση να ορίζεται πλέον σε διάστημα που είναι κλειστό από τα αριστερά.

Σχήμα 44: Αδρή απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($S^{\geq}I^{\geq}$) και του (SI). Μέσω της διαδικασίας αυτής μπορούμε για τα συγκεκριμένα προβλήματα να βγάλουμε συμπεράσματα που αφορούν την ολικότητα ή μη των λύσεών τους.

Τροποποιώντας κατάλληλα το Σχήμα 44α′, μπορούμε να κατασκευάσουμε αδρά και το πεδίο διευθύνσεων του (SI), όπως φαίνεται στο Σχήμα 44β′. Η μόνη διαφορά με το Σχήμα 44α′ είναι ότι πλέον οφείλουμε να λάβουμε υπόψη μας το εφικτό σύνολο

$$\left\{(s,i)\in[0,N_0]^2\,\middle|\,s+i\leq N_0\right\},$$

εντός του οποίου θα «ζουν» πλέον οι μεγιστικές λύσεις μας. Άρα παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, θετικά ολικής, και μεγιστικής λύσης του (*SI*),

$$(S,I)\colon \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1,\infty), \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0,\infty) \end{cases} \to [0,\infty)^2.$$

Δηλαδή, η μοναδική μεγιστική λύση του (*SI*) μπορεί να έχει για πεδίο ορισμού διάστημα που είναι *κλειστό από τα αριστερά* (βλ. Άσκηση 57).

Συμπερασματικά, η αδρή απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων ενός προβλήματος είναι ικανή κάποιες φορές να μας δώσει πληροφορίες και για την ολικότητα ή μη των λύσεών του.

Άσκηση 56. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της κατασκευής του Σχήματος 44.*

Άσκηση 57. *Συμπεράνετε ότι οι τροχιές των μεγιστικών λύσεων του (SI) που διέρχονται (ουσιαστικά ξεκινούν) από την υποτείνουσα του αντίστοιχου εφικτού συνόλου εκτός του $(N_0,0)$, είναι οι μόνες που έχουν για πεδίο ορισμού διάστημα κλειστό από τα αριστερά, και σχεδιάστε αδρά μια τέτοια.*

Γενική λύση σε πεπλεγμένη μορφή. Ορίζουμε

$$\begin{aligned} f\colon (0,\infty)\times\mathbb{R} &\to \mathbb{R} \\ (s,i) &\mapsto -\beta i + \gamma \ln s - \beta s \end{aligned}$$

και την $F\colon \mathbb{R}$ ή $[-\varepsilon_1,\infty) \to \mathbb{R}$ ως $F := f\circ(S,I)$ όταν $S_0>0$, όπου (S,I) λύση του (*SI*), αφού αν $S_0>0$ τότε $S(t)>0$ για κάθε $t\in(-\varepsilon_1,\infty)$ ή $t\in[-\varepsilon_1,\infty)$. Χρησιμοποιώντας το (28), άμεσα παίρνουμε το νέο σύστημα

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} &= SI\frac{\partial f}{\partial i}(S,I) \\ \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} &= -SI\frac{\partial f}{\partial s}(S,I) \end{aligned}$$

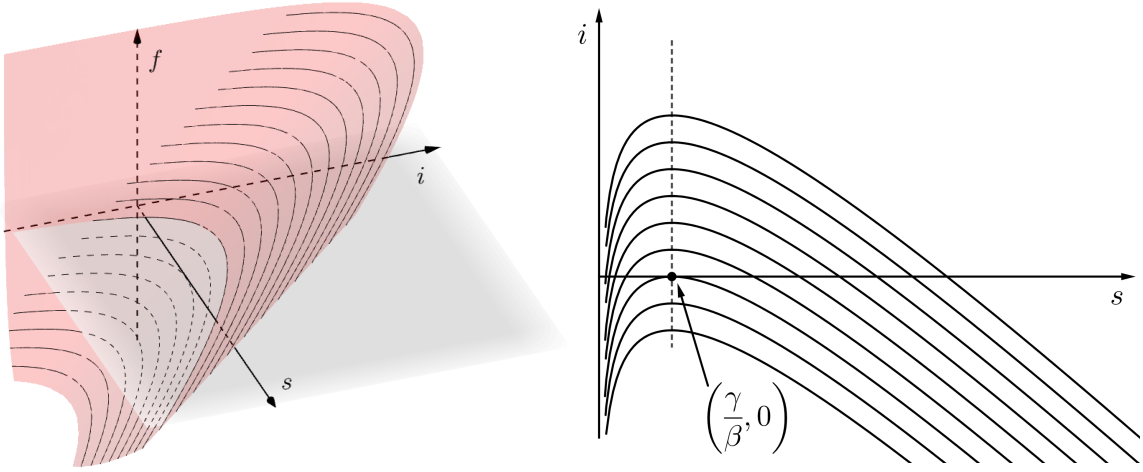
από όπου παίρνουμε την

$$\frac{\mathrm{d}F}{\mathrm{d}t} = 0$$

δηλαδή καταλήγουμε στην

$$I + S - \frac{\gamma}{\beta}\ln S = c, \text{ για κάποιο σταθερό } c\in\mathbb{R}. \tag{29}$$

Μπορούμε εύκολα με την μελέτη της (29) να αποτυπώσουμε με αξιοπιστία το γράφημα των καμπυλών στάθμης, η πραγματική μορφή των οποίων δίνεται στο Σχήμα 45β′.



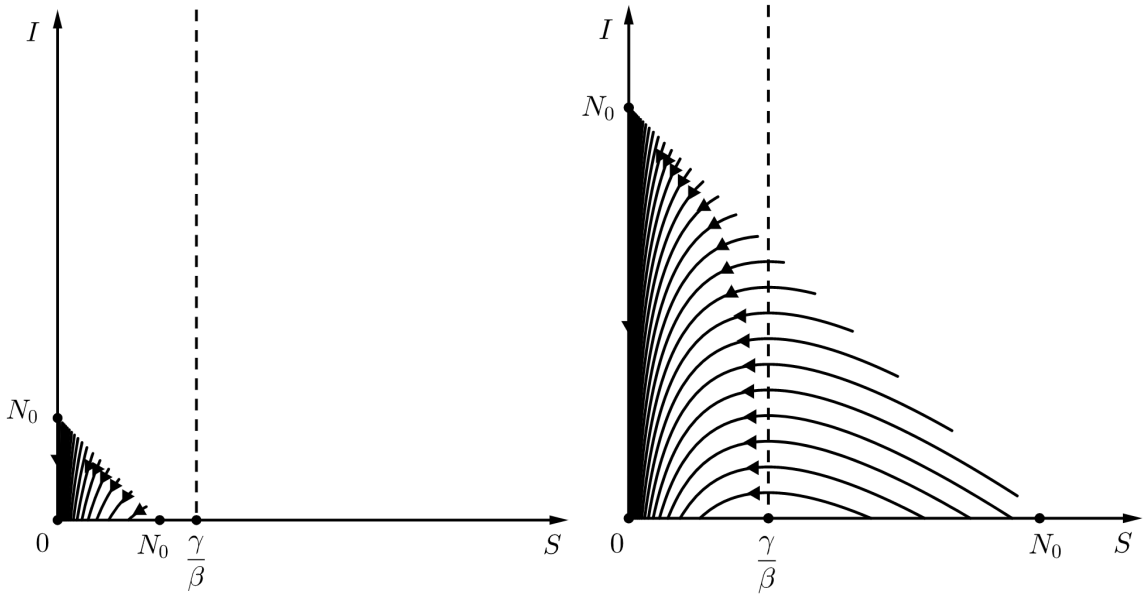
(α′) Γράφημα μιας τέτοιας f.

(β′) Γράφημα των καμπυλών στάθμης.

Σχήμα 45: Γεωμετρία των f και των καμπυλών στάθμης.

Συνεπώς, είμαστε σε θέση να κατασκευάσουμε αδρά μεν, ορθά και χωρίς να χάνουμε πληροφορία δε, το διάγραμμα φάσης του (*SI*), η πραγματική μορφή του οποίου δίνεται στο Σχήμα 46.

Άσκηση 58. *Δώστε τις λεπτομέρειες κατασκευής του Σχήματος 45 και του Σχήματος 46.*



(α′) Περίπτωση όπου $0 < N_0 \leq \frac{\gamma}{\beta}$.

(β′) Περίπτωση όπου $\frac{\gamma}{\beta} < N_0$.

Σχήμα 46: Διαγράμματα φάσης του (SI). Αν $R_0 = 0$ τότε όλες οι τροχιές ξεκινούν από την $I + S = N_0$. Παρατηρούμε ότι η συμπεριφορά της λύσης ενδεχομένως να αλλάζει ανάλογα με το αν $0 < N_0 \leq \frac{\gamma}{\beta}$ ή αν $\frac{\gamma}{\beta} < N_0$. Συγκεκριμένα, αν εκφράσουμε το I της λύσης συναρτήσει του S, τότε ενώ στην περίπτωση όπου $0 < N_0 \leq \frac{\gamma}{\beta}$ η I είναι φθίνουσα για κάθε δεδομένη αρχική συνθήκη, στην περίπτωση όπου $\frac{\gamma}{\beta} < N_0$ το I ενδεχομένως να αυξάνει πριν να αρχίσει τελικά να φθίνει.

Ανάλυση ευστάθειας. Όπως άλλωστε υπονοήσαμε κατά την εύρεση των αναλλοίωτων συνόλων, τα σημεία ισορροπίας του (SI) είναι τα

$$(S^*, I^*) = (s, 0)\,, \quad \forall s \in [0, N_0]\,.$$

Ήδη με το Σχήμα 46 έχουμε εικόνα της ευ/α-στάθειας των παραπάνω σημείων ισορροπίας. Ας γίνουμε όμως πιο αναλυτικοί.

Αν προσπαθήσουμε να βγάλουμε συμπέρασμα μέσω γραμμικής ανάλυσης ευστάθειας θα οδηγηθούμε εν μέρει σε αδιέξοδο. Πράγματι, ο πίνακας Jacobi του συστήματός μας είναι ο

$$J(s,i) = \begin{pmatrix} -\beta i & -\beta s \\ \beta i & -\gamma + \beta s \end{pmatrix}$$

και οι ιδιοτιμές του στα σημεία ισορροπίας είναι οι $\lambda_1 = 0$ και $\lambda_2 = -\gamma + \beta s$ για $s \in [0, N_0]$. Οπότε

- αν $\frac{\gamma}{\beta} < N_0$, τότε το $(s, 0)$ για κάθε $s \in \left(\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right]$ είναι θετικά ασταθές, ενώ
- δεν μπορούμε να αποφανθούμε σχετικά με το $(s, 0)$ για κάθε $s \in \left[0, \min\left\{\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right\}\right]$.

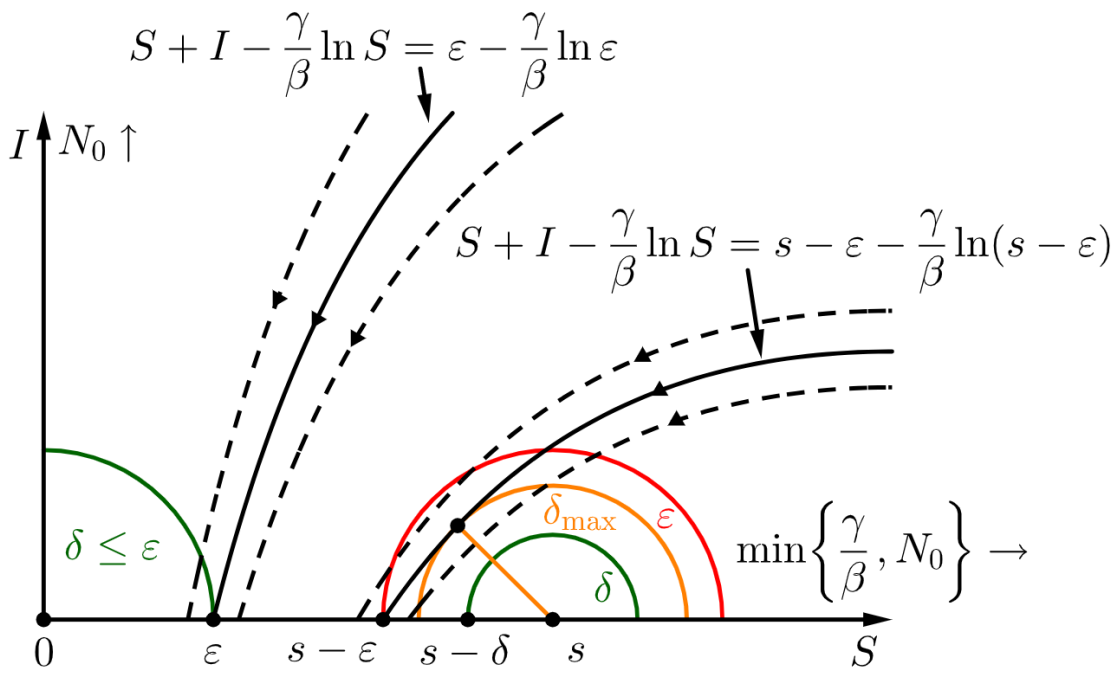
Ωστόσο, υπό το πρίσμα του Σχήματος 46 μπορούμε να κατασκευάσουμε το Σχήμα 47, που ανοίγει τον δρόμο για την αξιοποίηση απευθείας του («$\varepsilon - \delta$») ορισμού της ευστάθειας ως εξής (βλ. Άσκηση 60):

- Για το $(0, 0)$, για κάθε $\varepsilon \in \left(0, \frac{\gamma}{\beta}\right]$ αρκεί να επιλέξουμε κάποιο $\delta \in (0, \varepsilon]$.
- Για το $(s, 0)$ με $s \in \left(0, \min\left\{\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right\}\right]$, για κάθε $\varepsilon \in (0, s]$ αρκεί να επιλέξουμε κάποιο $\delta \in (0, \delta_{\max}]$, όπου $\delta_{\max} \in (0, \varepsilon)$ με

$$\delta_{\max} := \operatorname{dist}\left((s, 0)\,, \left\{S + I - \frac{\gamma}{\beta} \ln S = s - \varepsilon - \frac{\gamma}{\beta} \ln (s - \varepsilon)\right\}\right).$$

Μάλιστα, έχουμε ότι η παραπάνω ευστάθεια δεν είναι ασυμπτωτική.

Συνοπτικά, έχουμε τον εξής πίνακα για την ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας του (SI):



Σχήμα 47: Σχηματική απεικόνιση των επιτρεπτών δ σε σχέση με τα ε για την ευστάθεια των σημείων ισορροπίας $(s,0)$ με $s \in \left[0, \min\left\{\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right\}\right]$, μέσω του ορισμού της ευστάθειας.

σ.ι. / συνθήκη	$(s,0),\ \forall s \in \left[0, \min\left\{\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right\}\right]$	$(s,0),\ \forall s \in \left(\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right]$
$0 < N_0 \le \frac{\gamma}{\beta}$	θετικά ευσταθές, όχι ασυμπτωτικά	–
$\frac{\gamma}{\beta} < N_0$	θετικά ευσταθές, όχι ασυμπτωτικά	θετικά ασταθές

Άσκηση 59. *Επαληθεύστε την θετική αστάθεια των $(s,0)$ για κάθε $s \in \left(\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right]$ όταν $\frac{\gamma}{\beta} < N_0$, με την χρήση του θεωρήματος Četaev και της*

$$V\colon \mathbb{R}^2 \to [0,\infty)$$
$$(s,i) \mapsto V(s,i) := \frac{i^2}{2}.$$

Άσκηση 60. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες σχετικά με την ευστάθεια του $(s,0)$ για κάθε $s \in \left[0, \min\left\{\frac{\gamma}{\beta}, N_0\right\}\right]$, απευθείας με την επαλήθευση του ορισμού αυτής.*

Επιδημιολογικά συμπεράσματα. Με βάση το διάγραμμα φάσης του Σχήματος 46, η επιδημία θα ξεσπάσει *αν και μόνον αν*

$$\boxed{\frac{\gamma}{\beta} < S_0 < N_0}, \tag{30}$$

ή ισοδύναμα

$$\boxed{\frac{\gamma}{\beta} < S_0 \neq N_0},$$

και ο *ουδός (threshold), ή κατώφλι*, για την ύφεσή της είναι η τιμή $\frac{\gamma}{\beta}$ για το πλήθος των ευάλωτων S. Το συμπέρασμα αυτό ονομάζεται και *θεώρημα ουδού της Επιδημιολογίας (threshold theorem of Epidemiology)*. Άρα μία επιδημία μπορεί να ελεγχθεί με τρεις τρόπους ως εξής:

1. Με την μείωση του S_0, δηλαδή με τη μείωση του αρχικού πλήθους των εν δυνάμει μολυσμένων/μολυσματικών.
2. Με την αύξηση του γ, δηλαδή με αύξηση της ανίχνευσης των μολυσμένων/μολυσματικών, μέσω ιατρικών ελέγχων αλλά και μέσω της ενημέρωσης του κοινού, όπως επίσης με έγκαιρη απομόνωση και τη σωστή περίθαλψη τους.

3. Με την μείωση του β, και συγκεκριμένα του m στη σχέση (27), δηλαδή με την μείωση του μέσου αριθμού των κοντινών κοινωνικών επαφών κάθε ατόμου.

Τέλος, η επιδημία θα σβήσει λόγω εξάλειψης των μολυσμένων/μολυσματικών και όχι λόγω του ότι δεν θα υπάρχουν άλλοι ευάλωτοι που να μην μεταπήδησαν στη κλάση των τελευταίων, καθώς κατά το κρίσιμο σημείο της (δηλαδή όταν λάβει το I την μέγιστή της τιμή) πάντα θα υπάρχουν εναπομείναντες ευάλωτοι.

Το αδιάστατο πρόβλημα. Στην πράξη χρησιμοποιείται ευρέως η αδιάστατη μορφή του (SIR) και του (SI), που οδηγεί στην μείωση του αριθμού των παραμέτρων σε μία. Μιας και η εν δυνάμει μέγιστη τιμή των S, I και R είναι από κοινού η N_0, οι αδιάστατες εξαρτημένες μεταβλητές επιλέγονται να είναι οι

$$S \mapsto S_\alpha \coloneqq \frac{S}{N_0},\ I \mapsto I_\alpha \coloneqq \frac{I}{N_0},\ R \mapsto R_\alpha \coloneqq \frac{R}{N_0}$$

και το (28) παίρνει την μορφή

$$\begin{aligned}
\frac{1}{\gamma}\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t} &= -\frac{\beta N_0}{\gamma} S_\alpha I_\alpha \\
\frac{1}{\gamma}\frac{\mathrm{d}I_\alpha}{\mathrm{d}t} &= -I_\alpha + \frac{\beta N_0}{\gamma} S_\alpha I_\alpha \\
\frac{1}{\gamma}\frac{\mathrm{d}R_\alpha}{\mathrm{d}t} &= I_\alpha,
\end{aligned}$$

το οποίο μας ωθεί να επιλέξουμε ως αδιάστατη ανεξάρτητη μεταβλητή την

$$t \mapsto t_\alpha \coloneqq \gamma t$$

και έτσι το (28) να γίνει τελικά

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = -\mathcal{R}_0 S_\alpha I_\alpha \tag{31α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}I_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = -I_\alpha + \mathcal{R}_0 S_\alpha I_\alpha \tag{31β′}$$

$$\frac{\mathrm{d}R_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = I_\alpha, \tag{31γ′}$$

όπου

$$\mathcal{R}_0 \coloneqq \frac{\beta N_0}{\gamma}$$

είναι η μοναδική (αδιάστατη) σταθερά του αδιάστατου μοντέλου η οποία ονομάζεται *βασικός αριθμός (αναλογία, ρυθμός) αναπαραγωγής (basic reproductive number (ratio, rate) και προφέρεται «r nought» ή «r zero»)*. Μάλιστα, με βάση την (27),

> ο $\mathcal{R}_0$ είναι ο μέσος αριθμός των δευτερογενών κρουσμάτων που προκαλούνται από έναν μόνο μολυσμένο/μολυσματικό, όταν αυτός βρεθεί σε ένα πληθυσμό με μόνο ευάλωτους γύρω του.

Έτσι, για παράδειγμα, η αδιαστατοποιημένη εκδοχή του (SI) θα έχει ως εξής:

$$\begin{gathered}
\textit{Με δεδομένα } S_0, I_0, R_0 \geq 0, \textit{ θέτουμε } N_0 \coloneqq S_0 + I_0 + R_0 \textit{ και αναζητούμε διάστημα} \\
\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \textit{ με } 0 \in \mathcal{I} \textit{ και συνάρτηση } (S_\alpha, I_\alpha) \colon \mathcal{I} \to \left\{(s,i) \in [0,1]^2 \,\middle|\, s + i \leq 1\right\}, \textit{ τέτοια} \\
\textit{ώστε η } (S_\alpha, I_\alpha) \textit{ να ικανοποιεί τόσο το } \{(31\alpha') - (31\beta')\} \textit{ στο } (\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ \textit{ όσο και} \\
\textit{την } (S_\alpha, I_\alpha) = \left(\tfrac{S_0}{N_0}, \tfrac{I_0}{N_0}\right) \textit{ για } t_\alpha = 0.
\end{gathered} \tag{$SI\alpha$}$$

Τώρα, η *ικανή και αναγκαία* συνθήκη για να ξεσπάσει επιδημία, (30), γίνεται

$$\boxed{1 < \mathcal{R}_0 S_{\alpha 0} < \mathcal{R}_0},$$

όπου $S_{\alpha 0} \coloneqq \frac{S_0}{N_0}$, ή ισοδύναμα

$$\boxed{S_{\alpha 0} \neq 1, S_{\alpha 0} \neq 0 \text{ και } \mathcal{R}_0 > \frac{1}{S_{\alpha 0}}}.$$

Άρα,

- *αναγκαία συνθήκη για να ξεσπάσει επιδημία* είναι η $\boxed{\mathcal{R}_0 > 1}$, ενώ
- *ικανή συνθήκη για να μην ξεσπάσει επιδημία* είναι η $\boxed{\mathcal{R}_0 \leq 1}$.

Συνεχίζοντας την αναδιατύπωση των συμπερασμάτων μας της προηγούμενης παραγράφου, θα έχουμε ότι όσο μεγαλύτερη του 1 είναι η τιμή του $\mathcal{R}_0$, τόσο δυσκολότερο είναι να ελεγχθεί η επιδημία, κάτι που έχει όντως παρατηρηθεί. Για παράδειγμα, το SARS που προκαλείται από τον SARS-CoV (SARS-CoV-1) έχει $2 \lessapprox \mathcal{R}_0 \lessapprox 4$ και το COVID-19 που προκαλείται από τον SARS-CoV-2 έχει: το αρχέγονο στέλεχος $2.4 \lessapprox \mathcal{R}_0 \lessapprox 3.4$, το στέλεχος Άλφα $4 \lessapprox \mathcal{R}_0 \lessapprox 5$, το στέλεχος Δέλτα $\mathcal{R}_0 \approx 5.1$ και το στέλεχος Όμικρον $\mathcal{R}_0 \approx 9.5$, καθιστώντας τους κορωνοϊούς αυτούς πιο μολυσματικούς από τους ιούς της γρίπης (που μεταδίδονται επίσης μέσω σταγονιδίων στον αέρα) καθώς για τον βασικό αριθμό αναπραγωγής της γρίπης έχει υπολογιστεί ότι $1.2 \lessapprox \mathcal{R}_0 \lessapprox 1.4$. Από την άλλη, η ανεμοβλογιά, δηλαδή η πρωτοπαθής λοίμωξη από το ιό του έρπητα ζωστήρα, HHV-3 ή VZV, και η ιλαρά, που προκαλείται από τον παραμυξοϊό της ιλαράς του γένους morbillivirus, MeV, ανήκουν στις πιο μεταδοτικές ασθένειες με $10 \lessapprox \mathcal{R}_0 \lessapprox 12$ και $12 \lessapprox \mathcal{R}_0 \lessapprox 18$, αντίστοιχα.

Αναφορικά μόνο σημειώνουμε ότι μία άλλη ποσότητα που χρησιμοποιείται συχνά είναι ο *αποτελεσματικός «αριθμός» αναπαραγωγής (effective reproductive number)* ο οποίος ορίζεται ως η συνάρτηση

$$\begin{aligned} \mathcal{R}_e \colon \mathbb{R} \text{ ή } [-\gamma\varepsilon_1, \infty) &\to (0, \infty) \\ t_\alpha &\mapsto \mathcal{R}_e(t_\alpha) \coloneqq \mathcal{R}_0 S_\alpha(t_\alpha), \end{aligned}$$

και λαμβάνει υπόψη του το ποσοστό των ευάλωτων, δηλαδή

ο $\mathcal{R}_e(t_\alpha)$ είναι ο μέσος αριθμός των δευτερογενών κρουσμάτων που προκαλούνται από έναν μόνο μολυσμένο/μολυσματικό την χρονική στιγμή t_α.

Εάν, μέσω παρεμβάσεων («μέτρα κατά επιδημίας»), ο $\mathcal{R}_e$ μπορέσει να γίνει μικρότερος από το 1, τότε η επιδημία θα βαίνει προς ύφεση.

Οι εκτιμήσεις των Kermack-McKendrick. Κλασικές είναι πλέον οι παρακάτω δύο εκτιμήσεις που δημοσιεύτηκαν από τους Kermack-McKendrick.

1. Η πρώτη αφορά την μεταβολή του S. Συγκεκριμένα, αν το αρχικό πλήθος των ευάλωτων S_0 είναι μεγαλύτερο από τον ουδό $\frac{\gamma}{\beta}$ μεν, αρκετά κοντά του δε, τότε μπορούμε να εκτιμήσουμε το πλήθος των ευάλωτων που τελικά θα νοσήσουν, υπό την προϋπόθεση ότι το αρχικό πλήθος των μολυσμένων I_0 είναι πολύ μικρό σε σχέση με το S_0. Μάλιστα, η μεταβολή του S είναι κατά προσέγγιση συμμετρική γύρω από τον ουδό. Η εκτίμηση αυτή «πατάει» στην παρατήρηση από το Σχήμα 46 ότι

$$\text{αν } I_0 \ll S_0 \text{ και } S_0 - \frac{\gamma}{\beta} \ll \frac{\gamma}{\beta}, \text{ τότε } S_0 - S_\infty \ll S_0 \text{ όπου } S_\infty \coloneqq \lim_{t\to\infty} S(t). \tag{*}$$

Έτσι έχουμε ότι δεδομένης της (*),

$$\text{αν } S_0 = \tfrac{\gamma}{\beta} + \nu \text{ με } 0 < \nu \ll \tfrac{\gamma}{\beta} \text{ και επίσης } I_0 \ll S_0, \text{ τότε } S_0 - S_\infty \approx 2\nu.$$

Πράγματι, από την (29) θα έχουμε

$$0 = I_0 + S_0 - S_\infty + \frac{\gamma}{\beta} \ln \frac{S_\infty}{S_0} \approx S_0 - S_\infty + \frac{\gamma}{\beta} \ln\left(1 - \left(\frac{S_0 - S_\infty}{S_0}\right)\right),$$

μιας και $I_0 \ll S_0$. Λόγω της (*) μπορούμε να εκτιμήσουμε με βάση το ανάπτυγμα κατά Taylor και να πάρουμε

$$S_0 - S_\infty - \frac{\gamma}{\beta}\left(\frac{S_0 - S_\infty}{S_0}\right) - \frac{\gamma}{2\beta}\left(\frac{S_0 - S_\infty}{S_0}\right)^2 \approx 0,$$

και λύνοντας ως προς $S_0 - S_\infty$ συμπεραίνουμε ότι

$$S_0 - S_\infty \approx 2S_0\left(\frac{\beta}{\gamma}S_0 - 1\right) = 2\frac{\gamma}{\beta}\left(1 + \frac{\beta}{\gamma}\nu\right)\frac{\beta}{\gamma}\nu \approx 2\nu.$$

Ορισμένοι συγγραφείς αναφέρουν αυτό το αποτέλεσμα ως *θεώρημα ουδού της Επιδημιολογίας (threshold theorem of Epidemiology)*.

2. Η δεύτερη αφορά τα R και $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t}$. Πρώτα, δυο λόγια εισαγωγικά για την χρησιμότητα αυτών των ποσοτήτων. Κατά τη διάρκεια μιας επιδημίας είναι σχεδόν πάντα αδύνατο να καθοριστεί ο αριθμός των νέων μολυσμένων ανά ημέρα ή ανά εβδομάδα, καθώς οι μόνοι από αυτούς που μπορούν να καταγραφούν και να αφαιρεθούν από τη διαδικασία είναι αυτοί που θα επισκεφτούν τελικά τις δομές υγείας. Σχεδόν πάντα όταν γίνεται λόγος για στατιστικά στοιχεία του συστήματος δημόσιας υγείας σχετικά με τα «νέα κρούσματα» ενός νοσήματος (δηλαδή μία μέτρηση που αφορά το I), εννοείται ότι πρόκειται για νέα καταγεγραμμένα κρούσματα του νοσήματος αυτού (δηλαδή μία μέτρηση που αφορά το R) τα οποία εν προκειμένω αφαιρούνται από την διαδικασία/αλυσίδα μετάδοσης. Οπότε για να εφαρμόσουμε το μοντέλο σε πραγματικές καταστάσεις επιδημίας, να συγκρίνουμε δηλαδή εν πρώτοις τα πραγματικά στοιχεία παλαιότερων επιδημιών με τη λύση του (28) και στη συνέχεια, αν πειστούμε, να το χρησιμοποιούμε και για προβλέψεις κατά τη διάρκεια τρεχουσών επιδημιών, χρειαζόμαστε εν γένει να γνωρίζουμε τον αριθμό των διαγραμμένων και τον αριθμό των διαγραμμένων ανά μονάδα χρόνου ως συνάρτηση του χρόνου, δηλαδή το R και το $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t}$, αντίστοιχα. Υπό αυτό το πρίσμα, από την (29) και την (26) παίρνουμε ότι

$$R + \frac{\gamma}{\beta}\ln S = c, \text{ για κάποιο } c \in \mathbb{R}, \text{ δηλαδή } S = S_0 e^{-\frac{\beta}{\gamma}R}$$

και έτσι η (28γ′) γίνεται

$$\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = \gamma\left(N_0 - R - S_0 e^{-\frac{\beta}{\gamma}R}\right). \tag{32}$$

Για το αποτέλεσμα, τώρα, απαιτείται η υπόθεση ότι η επιδημία δεν είναι μεγάλη, και συγκεκριμένα ότι

$$\sup_{\substack{t\in\mathbb{R}\\ \text{ή}\\ t\in[-\varepsilon_1,\infty)}} \{R(t)\} \left(= \lim_{t\to\infty} R(t)\right) \ll \frac{\gamma}{\beta}. \tag{**}$$

Έτσι έχουμε ότι δεδομένης της (**), τότε

$$R(t) \approx \frac{\gamma^2}{S_0\beta^2}\left(\frac{S_0\beta}{\gamma} - 1 + \alpha\tanh(\varphi(t))\right) \text{ και } \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} \approx \frac{\alpha^2\beta^2}{2S_0\gamma}\operatorname{sech}^2(\varphi(t)), \text{ με}$$

$$\varphi(t) := \frac{1}{2}\alpha\gamma t - \phi,\ \alpha := \left(\left(\frac{S_0\beta}{\gamma} - 1\right)^2 + \frac{2S_0(N_0 - S_0)\beta^2}{\gamma^2}\right)^{\frac{1}{2}} \text{ και}$$

$$\phi := \tanh^{-1}\left(\frac{1}{\alpha}\left(\frac{S_0\beta}{\gamma} - 1\right)\right).$$

Πράγματι, λόγω της (**), με χρήση του αναπτύγματος κατά Taylor η (32) γίνεται

$$\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} \approx \gamma\left(N_0 - S_0 + \left(\frac{S_0\beta}{\gamma} - 1\right)R - \frac{S_0\beta^2}{2\gamma^2}R^2\right),$$

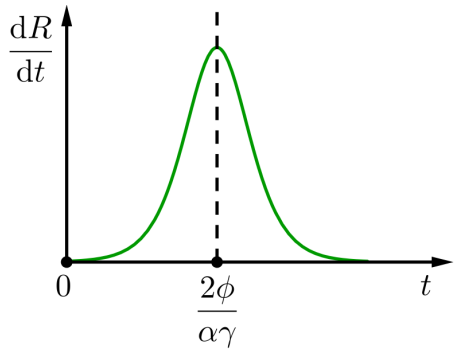
της οποίας η λύση γνωρίζουμε ότι είναι η

$$R(t) \approx \frac{\gamma^2}{S_0\beta^2}\left(\frac{S_0\beta}{\gamma} - 1 + \alpha\tanh(\varphi(t))\right),$$

και έτσι παίρνουμε το ζητούμενο. Όπως φαίνεται στο Σχήμα 48, το γράφημα της παραπάνω προσέγγισης της $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t}$ απεικονίζει μία συμμετρική «καμπάνα» γύρω από τον χρόνο $t = \frac{2\phi}{\alpha\gamma}$ και έχει παρατηρηθεί ήδη από τότε ότι αποτελεί μία καλή προσέγγιση της *επιδημιολογικής καμπύλης*, δηλαδή του γραφήματος του αριθμού των διαγραμμένων ανά μονάδα χρόνου ως προς το χρόνο, διάφορων λοιμωδών μολυσματικών νοσημάτων. Συγκεκριμένα, οι δύο ερευνητές προσέγγισαν ικανοποιητικά πραγματικά δεδομένα για τον αριθμό των θανάτων ανά βδομάδα για όσες εβδομάδες κράτησε μία επιδημία βουβωνικής πανώλης στη Βομβάη (πλέον Μουμπάι) της Ινδίας από το δεύτερο μισό του 1905 έως το πρώτο μισό του 1906, με τη συνάρτηση $890\operatorname{sech}^2(0.2t - 3.4)$, όπου το t μετράται σε εβδομάδες. Από τότε και ύστερα, εμφανίζεται τακτικά στη βιβλιογραφία πληθώρα εφαρμογών αυτής της προσέγγισης για πραγματικά δεδομένα.

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 49 και στο Σχήμα 50, προς επαλήθευση των συμπερασμάτων μας.

Επίσης, με το Σχήμα 51 επαληθεύουμε την πρώτη εκτίμηση των Kermack-McKendrick και με το Σχήμα 52 την δεύτερη.



Σχήμα 48: Δεδομένης της (**), το γράφημα της εκτίμησης $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} \approx \frac{\alpha^2\gamma^3}{2S_0\beta^2}\operatorname{sech}^2\left(\frac{1}{2}\alpha\gamma t - \phi\right)$, αποτελεί μία καλή προσέγγιση της παρατηρούμενης επιδημιολογικής καμπύλης.

***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

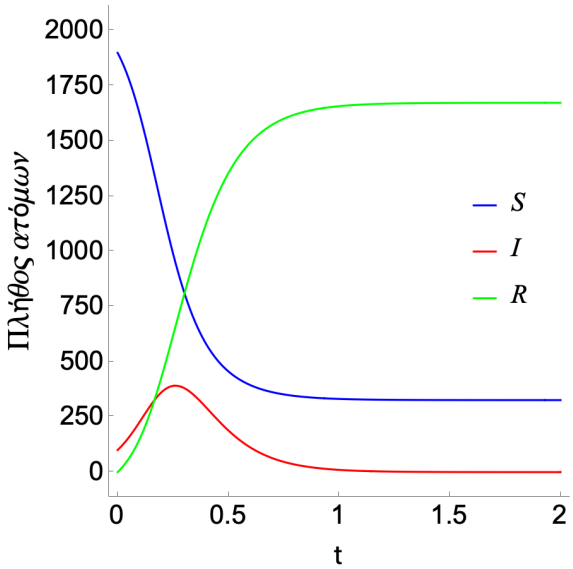
Σύμβολα τάξης μεγέθους. Το κεφαλαίο όμικρον (O) (*big oh*) (λέγεται επίσης και σύμβολο Bachmann) και το μικρό όμικρον (o) (*little oh*) (λέγεται επίσης και σύμβολο Landau), καθώς και η μεγάλη ανισότητα $\ll$ (λέγεται επίσης και σύμβολο Vinogradov), είναι μαθηματικά σύμβολα της ασυμπτωτικής ανάλυσης.

Έστω, λοιπόν, f και g συναρτήσεις ορισμένες έτσι ώστε οι παρακάτω σχέσεις να έχουν νόημα, $\Sigma \subseteq \mathrm{Dom}(f) \cap \mathrm{Dom}(g)$, καθώς επίσης $x_0 \in \overline{\mathbb{R}}$.

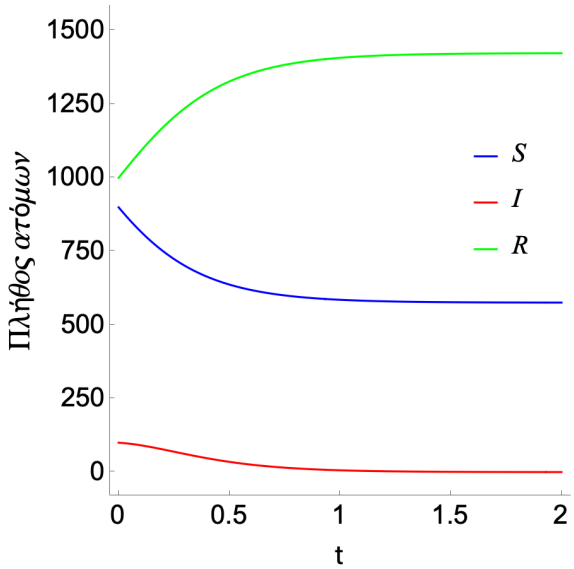
1. Γράφουμε
$$f(x) = O(g(x)), \ \forall x \in \Sigma,$$
ανν $\exists M_0 > 0$ τέτοιο ώστε
$$|f(x)| \leq M_0 \, |g(x)|, \ \forall x \in \Sigma.$$
Ενδεχομένως να γράφουμε
$$f(x) = O(g(x)), \ \text{καθώς } x \to x_0,$$
όταν
$$|f(x)| \leq M_0 \, |g(x)|, \ \text{για κάθε } x \text{ σε μια περιοχή του } x_0,$$
δηλαδή θεωρούμε το Σ να είναι μια περιοχή του x_0. Άλλες φορές γράφουμε σκέτα
$$f = O(g),$$
όταν εννοείται το σύνολο στο οποίο θεωρούμε την αντίστοιχη ανισότητα.

2. Γράφουμε
$$f(x) = o(g(x)), \ \text{καθώς } x \to x_0,$$
ανν
$$\lim_{x \to x_0} \frac{|f(x)|}{|g(x)|} = 0.$$
Προφανώς, ισχύουν τα
$$f(x) = o(g(x)), \ \text{καθώς } x \to x_0 \Rightarrow f(x) = O(g(x)), \ \text{καθώς } x \to x_0$$
και
$$f(x) = O(g(x)), \ \text{καθώς } x \to x_0 \not\Rightarrow f(x) = o(g(x)), \ \text{καθώς } x \to x_0.$$

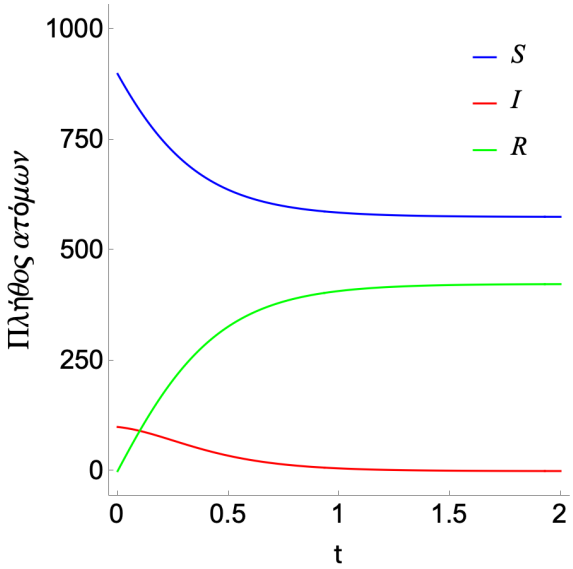
3. Γράφουμε
$$f(x) \sim g(x), \ \text{καθώς } x \to x_0,$$
ανν
$$\lim_{x \to x_0} \frac{f(x)}{g(x)} = 1.$$



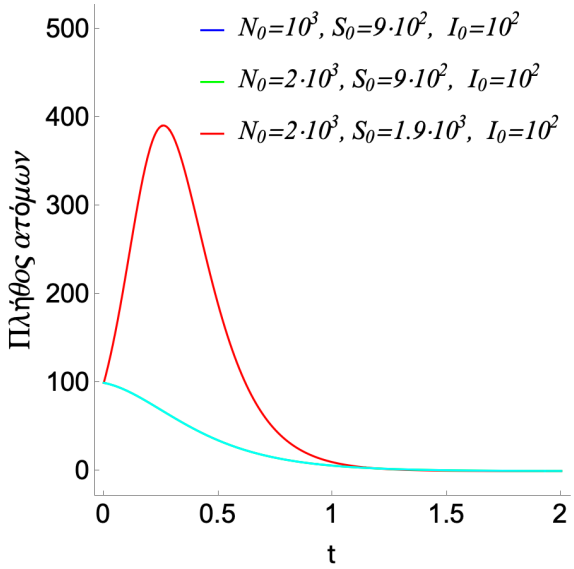
(α′) $N_0 = 2 \cdot 10^3$ άτομα και $S_0 = 1.9 \cdot 10^3$ άτομα.



(β′) $N_0 = 2 \cdot 10^3$ άτομα και $S_0 = 9 \cdot 10^2$ άτομα.



(γ′) $N_0 = 10^3$ άτομα και $S_0 = 9 \cdot 10^2$ άτομα.



(δ′) Συγκεντρωτικό διάγραμμα των γραφημάτων του I των προηγούμενων περιπτώσεων.

Σχήμα 49: Γραφήματα των S, I και R για μη αρνητικούς χρόνους, για ίδια λοιμώδη μεταδοτικά νοσήματα, $\beta = 1$ $\left(10^2 \text{ άτομα}\right)^{-1} \cdot [\text{χρόνος}]^{-1}$ και $\gamma = 9.5$ $[\text{χρόνος}]^{-1}$, αλλά για διαφορετικές αρχικές συνθήκες εκτός του σταθερού $I_0 = 10^2$ άτομα. Παραμένει ίδιος δηλαδή ο ουδός $\frac{\gamma}{\beta}$ και μετατοπίζονται οι αρχικές συνθήκες εκατέρωθεν αυτού στο διάγραμμα φάσης του (*SI*) (Σχήμα 46), παραμένοντας ωστόσο στο ίδιο ύψος I_0, έτσι ώστε να καταδείξουμε ότι οι αλλαγές στη συμπεριφορά της λύσης δεν οφείλονται στην τιμή I_0. Στις περιπτώσεις (α′) και (β′) ισχύει $\frac{\gamma}{\beta} < N_0$ και στην (γ′) ισχύει $0 < \frac{\gamma}{\beta} < N_0$. Μόνο στην (α′) ικανοποιείται η (30) και έτσι μόνο σε αυτή θα ξεσπάσει επιδημία. Στο διάγραμμα (δ′) καταγράφονται συγκεντρωτικά το I των προηγούμενων περιπτώσεων. Σημειώνουμε ότι τα γραφήματα για τα S και I θα είναι τα ίδια για τις περιπτώσεις (β′) και (γ′), όπου, εκτός από το I_0, και το S_0 είναι κοινό και για τις δύο.

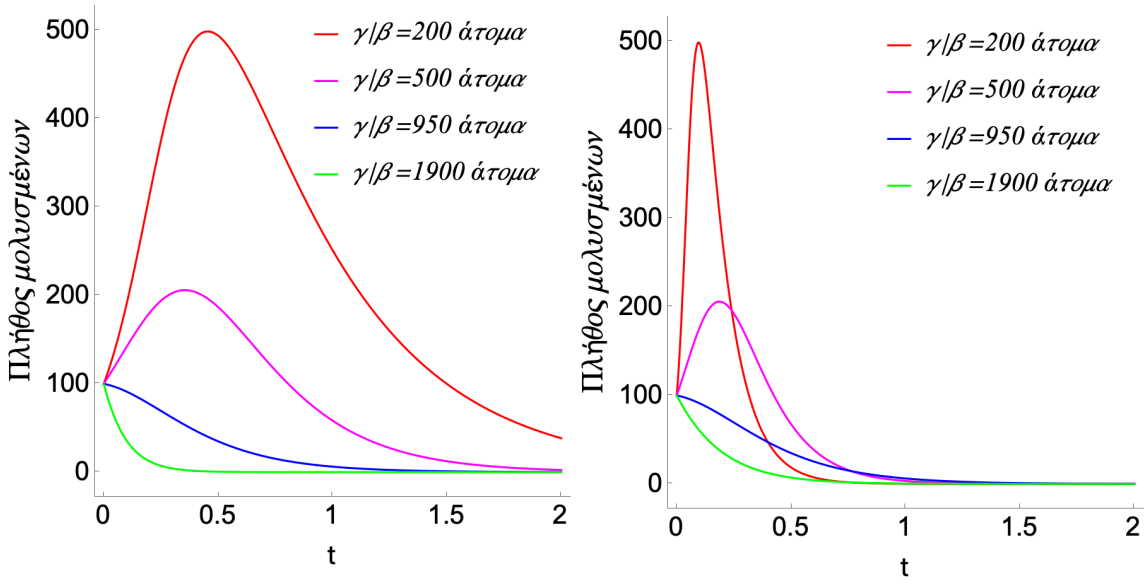
Οι υπόλοιποι ορισμοί εμπλέκουν μια προεπιλεγμένη ποσότητα που επιλέγεται κάθε φορά αδρά (ποιοτικά). Έστω, λοιπόν, f, g, Σ και x_0 όπως πριν.

4. Γράφουμε

$$f(x) \ll g(x), \ \forall x \in \Sigma,$$

ανν $\exists M_1 > 0$ «κοντά» στο 0, τέτοιο ώστε

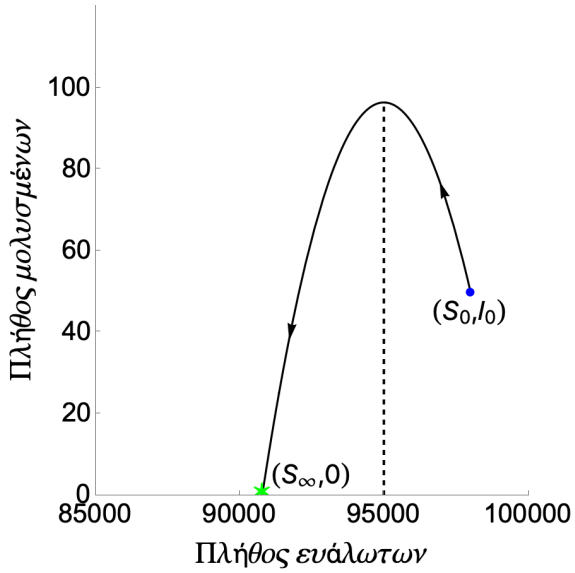
$$|f(x)| \leq M_1 \, |g(x)|, \ \forall x \in \Sigma.$$



(α′) Σταθερό $\beta = 1\ \left(10^2\ \text{άτομα}\right)^{-1} \cdot [\text{χρόνος}]^{-1}$ και μεταβαλλόμενο γ.

(β′) Σταθερό $\gamma = 9.5\ [\text{χρόνος}]^{-1}$ και μεταβαλλόμενο β.

Σχήμα 50: Γραφήματα του I για μη αρνητικούς χρόνους, για ίδιες αρχικές συνθήκες, $N_0 = 10^3$ άτομα, $S_0 = 9 \cdot 10^2$ άτομα και $I_0 = 10^2$ άτομα, αλλά για διαφορετικά λοιμώδη μολυσματικά νοσήματα. Μεταβάλλεται δηλαδή κάθε φορά ο ουδός $\frac{\gamma}{\beta}$. Στην περίπτωση (α′) μεταβάλλεται κρατώντας το β σταθερό και μεταβάλλοντας το γ, ενώ στην περίπτωση (β′) κρατώντας σταθερό το γ και μεταβάλλοντας το β, για να καταδείξουμε έτσι την επιρροή της εκάστοτε παραμέτρου στο προφίλ της λύσης. Ωστόσο, το αν θα ξεσπάσει επιδημία (κόκκινο και μωβ γράφημα) ή όχι (μπλε και πράσινο γράφημα) εξαρτάται συνολικά και αποκλειστικά από τον λόγο $\frac{\gamma}{\beta}$ στο παράδειγμά μας.



Σχήμα 51: Η τροχιά της λύσης για θετικούς χρόνους στο επίπεδο φάσης του (*SI*), για $\frac{\gamma}{\beta} = 9.5 \cdot 10^4$ άτομα και για αρχικές συνθήκες $N_0 = 2 \cdot 10^5$ άτομα, $S_0 = 9.8 \cdot 10^4$ άτομα και $I_0 = 50$ άτομα. Έχουμε τότε ότι $S_\infty \approx 90800$ άτομα. Θα μπορούσαμε να πούμε ότι $S_0 - \frac{\gamma}{\beta} = 3 \cdot 10^3$ άτομα $\approx 4 \cdot 10^3$ άτομα $\approx \frac{\gamma}{\beta} - S_\infty$, αν λάβουμε υπόψη την κλίμακα μεγέθους των S_0 και $\frac{\gamma}{\beta}$ σε σχέση με αυτή των παραπάνω διαφορών.

Προφανώς, ισχύουν τα

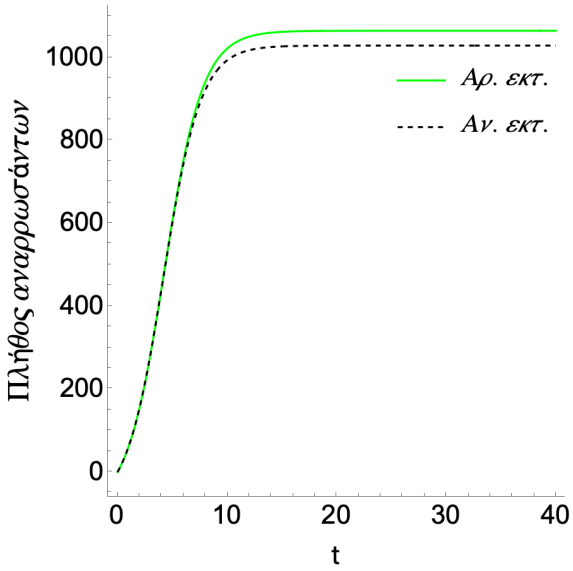
$$f(x) \ll g(x),\ \forall x \in S \Rightarrow f(x) = O(g(x)),\ \forall x \in \Sigma$$

και

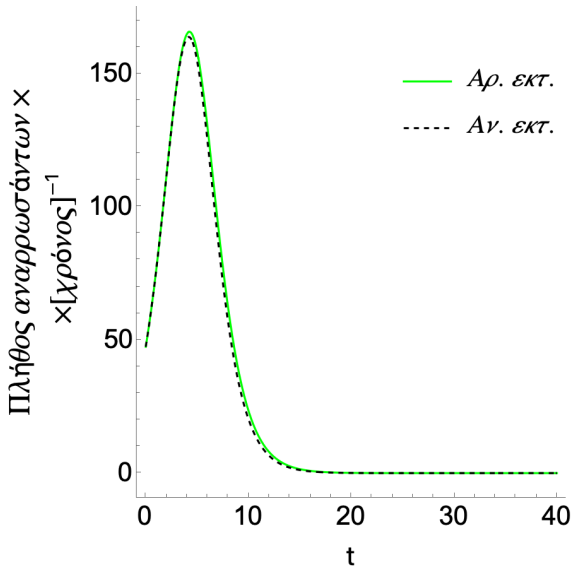
$$f(x) = O(g(x)),\ \forall x \in \Sigma \not\Rightarrow f(x) \ll g(x),\ \forall x \in \Sigma.$$

Ενδεχομένως να γράφουμε

$$f(x) \ll g(x),\ \text{καθώς}\ x \to x_0,$$



(α′) Το γράφημα της αριθμητικής εκτίμησης του R (πράσινο συνεχές), σε σύγκριση με αυτό της αναλυτικής εκτίμησης $R(t) \approx \frac{\gamma^2}{S_0\beta^2}\left(\frac{S_0\beta}{\gamma} - 1 + \alpha\tanh\left(\varphi(t)\right)\right)$ (μαύρο διακεκομμένο).



(β′) Το γράφημα της αριθμητικής εκτίμησης του $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t}$ (πράσινο συνεχές), σε σύγκριση με αυτό της αναλυτικής εκτίμησης $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} \approx \frac{\alpha^2\gamma^3}{2S_0\beta^2}\mathrm{sech}^2\left(\frac{1}{2}\alpha\gamma t - \phi\right)$ (μαύρο διακεκομμένο).

Σχήμα 52: Αριθμητική και αναλυτική εκτίμηση του R και του $\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t}$ για $\frac{\gamma}{\beta} = 9.5 \cdot 10^3$ άτομα και για αρχικές συνθήκες $N_0 = 10^4$ άτομα, $S_0 = 9995$ άτομα και $I_0 = 5$ άτομα.

με την ευκόλως εννοούμενη ερμηνεία, ή, άλλες φορές, σκέτα

$$f \ll g.$$

5. Γράφουμε

$$f(x) \asymp g(x), \ \forall x \in \Sigma,$$

ανν $\exists\, M_2, M_3 > 0$ «κοντά» στο 1, τέτοια ώστε

$$|f(x)| \leq M_2\,|g(x)| \ \text{και} \ |g(x)| \leq M_3\,|f(x)|, \ \forall x \in \Sigma.$$

Σε αυτή την περίπτωση λέμε ότι εντός του S οι f και g είναι *της ίδιας τάξης μεγέθους*, ή αλλιώς, είναι *συγκρίσιμες*. Προφανώς, ισχύουν τα

$$f(x) \asymp g(x), \ \forall x \in \Sigma \Rightarrow f(x) = O(g(x)) \ \text{και} \ g(x) = O(f(x)), \ \forall x \in \Sigma$$

και

$$f(x) = O(g(x)) \ \text{και} \ g(x) = O(f(x)), \ \forall x \in \Sigma \not\Rightarrow f(x) \asymp g(x), \ \forall x \in \Sigma.$$

Όπως και πριν, ενδεχομένως να γράφουμε

$$f(x) \asymp g(x), \ \text{καθώς} \ x \to x_0,$$

ή, άλλες φορές, σκέτα

$$f \asymp g.$$

Αλγόριθμοι αδιαστατοποίησης. Η *αδιαστατοποίηση, ή αλλιώς κανονικοποίηση, (scaling)* είναι μια βασική τεχνική που επιτρέπει την εκτίμηση του σχετικού μεγέθους των όρων που εμφανίζονται στις εξισώσεις ενός μοντέλου, όταν συγκριθούν με κάποιες «εσωτερικές» ποσότητες αναφοράς που προκύπτουν κατά φυσιολογικό τρόπο από το αντίστοιχο (πC). Περιγραφικά, συνίσταται στην επιλογή νέων, συνήθως αδιάστατων, μεταβλητών και την αναδιατύπωση του προβλήματος μέσω αυτών των μεταβλητών.

Η έννοια της αδιαστατοποίησης είναι ιδιαίτερα σημαντική για τον χαρακτηρισμό παραμέτρων ως μεγάλων ή/και μικρών, όταν εφαρμόζονται μέθοδοι διαταραχών για την επίλυση ενός προβλήματος. Αν,

π.χ., μελετάμε την κίνηση ενός παγετώνα, ο χρόνος είναι η ανεξάρτητη μεταβλητή του προβλήματος. Είναι προφανές ότι δεν είναι δυνατόν να παρατηρήσουμε σημαντικές αλλαγές σε χρονικό διάστημα ενός δευτερολέπτου, δηλ. ότι το δευτερόλεπτο ως χρονική μονάδα είναι ακατάλληλη (πολύ «γρήγορη»). Αντίστοιχα, αν μελετάμε μια πυρηνική αντίδραση, το δευτερόλεπτο ως χρονική μονάδα είναι επίσης ακατάλληλη (πολύ «αργή»), καθώς κάθε σημαντική μεταβολή έχει ολοκληρωθεί σε ένα πολύ μικρό κλάσμα του πρώτου δευτερολέπτου. Κάθε χρονοεξαρτώμενο πρόβλημα έχει συνεπώς μια *εγγενή κλίμακα χρόνου* (*χαρακτηριστικό χρόνο αναφοράς*). Συγκεκριμένα, ο χαρακτηριστικός χρόνος στην περίπτωση του παγετώνα πρέπει να είναι της τάξης ετών, ενώ στην περίπτωση της πυρηνικής αντίδρασης της τάξης εκατομμυριοστών του δευτερολέπτου. Υπάρχουν προβλήματα που έχουν πολλαπλές κλίμακες χρόνου. Για παράδειγμα, μια χημική αντίδραση μπορεί να αρχίζει και να εξελίσσεται για αρκετό χρόνο αργά και μετά να ολοκληρώνεται μ' ένα ταχύτατο τελικό στάδιο, οπότε ο χαρακτηριστικός χρόνος αναφοράς που είναι κατάλληλος για το πρώτο διάστημα, είναι ακατάλληλος για τον δεύτερο. Η παρατήρηση αυτή είναι *sine qua non* κατά την αναζήτηση προσεγγιστικών λύσεων γύρω στις διάφορες εγγενείς χρονικές κλίμακες ενός τέτοιου προβλήματος.

Εκτός της θεωρητικής σημασίας της αδιαστατοποίησης για την μελέτη του (πC), έχει επίσης αξία και σε πρακτικό επίπεδο, καθώς

1. οδηγεί στην μείωση του αριθμού των παραμέτρων και επιτρέπει το άμεσο υπολογισμό τους από στατιστικές μελέτες καθώς επίσης την αναζήτηση των τιμών τους στην βιβλιογραφία για την αριθμητική επίλυση του (πC), και

2. επιτρέπει την άμεση σύγκριση των αποτελεσμάτων διάφορων αριθμητικών επιλύσεων του (πC).

Αν είναι γνωστός ο χαρακτηριστικός χρόνος αναφοράς t_*, τότε μπορούμε να ορίσουμε μια νέα αδιάστατη χρονική μεταβλητή t_α ως εξής

$$t_\alpha \coloneqq \frac{t}{t_*}\,,$$

για την οποία ισχύει

$$t_\alpha \asymp 1 \Leftrightarrow t \asymp t_*, \text{ για κάθε } t \text{ εντός κάποιου συνόλου.}$$

Αν δεν είναι γνωστός ο t_*, τότε ο προσδιορισμός του είναι ένα ουσιαστικό πρόβλημα. Γενικά, *δεν υπάρχουν σωστές ή λαθεμένες χαρακτηριστικές ποσότητες αναφοράς* (αρκεί προφανώς να έχουν τις ίδιες μονάδες μέτρησης με τις ποσότητες που χαρακτηρίζουν), τόσο για την ανεξάρτητη μεταβλητή (δηλ. τον χρόνο t), όσο και για τις εξαρτημένες μεταβλητές (δηλ. τις συνιστώσες του y), *παρά μόνο χρήσιμες και άχρηστες*. Ο γενικός κανόνας είναι ότι οι ποσότητες αυτές, προσδιορίζονται από συνδυασμούς διαφόρων διαστατικών σταθερών του προβλήματος και ότι πρέπει, χονδρικά, να είναι της ίδιας τάξης μεγέθους με την ποσότητα που χαρακτηρίζουν. Παραθέτουμε δύο αλγόριθμους που μας βοηθάνε στην παραπάνω διαδικασία εύρεσης τέτοιων ποσοτήτων.

Αλγοριθμοι Αδιαστατοποιησης

Έστω (πC), το οποίο θέλουμε να εκφράσουμε με αδιάστατες μεταβλητές (εξαρτημένες και ανεξάρτητη). Η διαδικασία αδιαστατοποίησης που θα ακολουθήσουμε εξαρτάται από τον λόγο για τον οποίο την εφαρμόζουμε.

Στην περίπτωση που ***υπάρχει σημείο ισορροπίας του προβλήματος εντός του*** $(0,\infty)^n$ ***και θέλουμε να μελετήσουμε την συμπεριφορά των λύσεων κοντά σε αυτό***, τότε ακολουθούμε τα εξής βήματα:

1. Αναγνώριση του σημείου ισορροπίας, $y^* \in (0,\infty)^n$, που μας ενδιαφέρει.

2. Επιλογή των $y_1^*, \ldots, y_n^*$ ως χαρακτηριστικές ποσότητες αναφοράς για τις εξαρτημένες μεταβλητές $y_1, \ldots, y_n$ αντίστοιχα.

3. Αδιαστατοποίηση των εξαρτημένων μεταβλητών στο μοντέλο.

4. Επιλογή του εναπομείναντος διαστατικού χρονικού όρου στο μοντέλο μας ως χαρακτηριστική ποσότητα αναφοράς για την ανεξάρτητη μεταβλητή.

5. Αδιαστατοποίηση της ανεξάρτητη μεταβλητής στο μοντέλο.

Στην περίπτωση που ***υπάρχει το supremum κάθε εξαρτημένης μεταβλητής εντός του*** $(0,\infty)$ ***και θέλουμε να συγκρίνουμε τις εξαρτημένες μεταβλητές μεταξύ τους***, τότε ακολουθούμε τα εξής βήματα:

1. Αναγνώριση των $\sup \mathrm{Ran}(y_1), \ldots, \sup \mathrm{Ran}(y_n) \in (0, \infty)$.
2. Επιλογή των $\sup \mathrm{Ran}(y_1), \ldots, \sup \mathrm{Ran}(y_n)$ ως χαρακτηριστικές ποσότητες αναφοράς για τις εξαρτημένες μεταβλητές $y_1, \ldots, y_n$ αντίστοιχα.
3. Αδιαστατοποίηση των εξαρτημένων μεταβλητών στο μοντέλο.
4. Επιλογή του εναπομείναντος διαστατικού χρονικού όρου στο μοντέλο μας ως χαρακτηριστική ποσότητα αναφοράς για την ανεξάρτητη μεταβλητή.
5. Αδιαστατοποίηση της ανεξάρτητης μεταβλητής στο μοντέλο.

Διάλεξη 8

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

   Δυναμικά επιδημιολογικά μοντέλα (συνέχεια): Βασικό μοντέλο SIR με δημογραφικούς όρους

2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

   (α′) Θεωρία Poincaré-Bendixson

   (β′) Αποκλεισμός περιοδικών λύσεων με χρήση του αρνητικού κριτηρίου Bendixson-Dulac

Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας:

Βασικό μοντέλο SIR με δημογραφικούς όρους. Η ανάλυση του βασικού μοντέλου SIR έδειξε ότι μία επιδημία ενός λοιμώδους μεταδοτικού νοσήματος βαίνει προς ύφεση και τελικά σβήνει, λόγω της μείωσης του πλήθους των ευάλωτων κάτω από έναν ουδό. Ωστόσο, υπάρχουν λοιμώδη μεταδοτικά νοσήματα που παραμένουν στον πληθυσμό χωρίς να εξαλείφονται, που είναι δηλαδή *ενδημικά (endemic)*, ή αλλιώς, που παρουσιάζουν *ενδημικότητα (endemicity)*. Άρα συμπεραίνουμε ότι σε αυτές τις περιπτώσεις θα πρέπει να τροποποιήσουμε το βασικό μοντέλο έτσι ώστε να επιτρέπουμε την ανανέωση της κλάσης των ευάλωτων. Ένας τρόπος για κάτι τέτοιο στα πλαίσια ενός μοντέλου των τριών κλάσεων ευάλωτων - μολυσμένων/μολυσματικών - διαγραμμένων είναι να συμπεριλάβουμε και την εισαγωγή ευάλωτων νεογνών στην αλυσίδα. Συνεπώς, για την κατασκευή μιας παραλλαγής του συστήματος (28) έτσι ώστε να περιέχει επιπρόσθετους δημογραφικούς όρους, κάνουμε τις ακόλουθες τροποποιήσεις:

1. Λαμβάνουμε υπόψη μας γεννήσεις και θανάτους, που συμβαίνουν όμως με αντίθετους ρυθμούς έτσι ώστε $N \equiv N_0$.

2. Όλα τα νεογνά είναι ευάλωτα.

3. Ο ρυθμός των θανάτων της κάθε κλάσης είναι ίδιος.

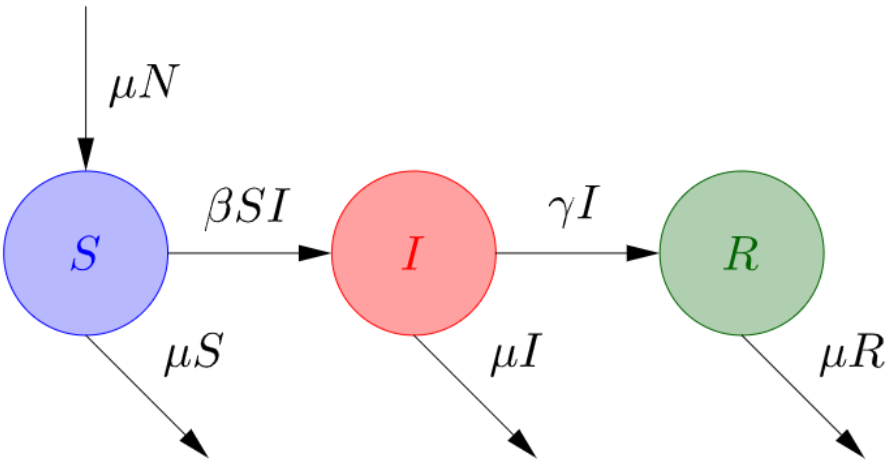
Οδηγούμαστε έτσι στις εξισώσεις:

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = \mu N - \mu S - \beta SI \tag{33α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = -(\gamma + \mu) I + \beta SI \tag{33β′}$$

$$\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = \gamma I - \mu R \tag{33γ′}$$

όπου $\mu > 0$ είναι ο (μέσος) ρυθμός θανάτων αλλά και γεννήσεων, μ^{-1} η (μέση) διάρκεια ζωής, $\gamma + \mu$ ο (μέσος) ρυθμός ανάρρωσης/διαγραφής ή θανάτου των μολυσμένων/μολυσματικών και $(\gamma + \mu)^{-1}$ η (μέση) διάρκεια του νοσήματος, ή αλλιώς η (μέση) μολυσματική διάρκεια, μέχρι την ανάρρωση/διαγραφή ή το θάνατο. Οι ροές απεικονίζονται στο Σχήμα 53.



Σχήμα 53: Διάγραμμα ροών του μοντέλου (33).

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Ένα πρόβλημα Cauchy στο οποίο χρησιμοποιείται ένα τέτοιο μοντέλο είναι το εξής:

$$\begin{gathered}\textit{Με δεδομένα } S_0, I_0, R_0 \geq 0, \textit{ θέτουμε } N_0 \coloneqq S_0 + I_0 + R_0 \textit{ και αναζητούμε διάστημα} \\ \mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \textit{ με } 0 \in \mathcal{I} \textit{ και συνάρτηση } (S, I, R) \colon \mathcal{I} \to \left\{(s, i, r) \in [0, N_0]^3 \,\middle|\, s + i + r = N_0\right\}, \\ \textit{τέτοια ώστε η } (S, I, R) \textit{ να ικανοποιεί τόσο το (33) στο } (\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ \textit{ όσο και την} \\ (S(0), I(0), R(0)) = (S_0, I_0, R_0).\end{gathered} \tag{$SIR\mu$}$$

Ισοδύναμα, μπορούμε να θεωρήσουμε το εξής:

$$\begin{gathered}\textit{Με δεδομένα } S_0, I_0, R_0 \geq 0, \textit{ θέτουμε } N_0 \coloneqq S_0 + I_0 + R_0 \textit{ και αναζητούμε διάστημα} \\ \mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \textit{ με } 0 \in \mathcal{I} \textit{ και συνάρτηση } (S, I) \colon \mathcal{I} \to \left\{(s, i) \in [0, N_0]^2 \,\middle|\, s + i \leq N_0\right\}, \textit{ τέτοια} \\ \textit{ώστε η } (S, I) \textit{ να ικανοποιεί τόσο το } \{(33\alpha') - (33\beta')\} \textit{ στο } (\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ \textit{ όσο και την} \\ (S(0), I(0)) = (S_0, I_0).\end{gathered} \tag{$SI\mu$}$$

Τα εφικτά σύνολα των ($SIR\mu$) και ($SI\mu$), συμπίπτουν με τα αντίστοιχα για το (SIR) και το (SI), και απεικονίζονται στο Σχήμα 43α′ και στο Σχήμα 43β′.

Ομαλή, θετικά ολική λύση και καλή τοποθέτηση του προβλήματος. Όπως και για το (SI), έτσι και για το ($SI\mu$) παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, θετικά ολικής, και μεγιστικής λύσης

$$(S, I) \colon \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1, \infty), \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0, \infty) \end{cases} \to [0, \infty)^2.$$

Άσκηση 61. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του ($SI\mu$), και αναγνωρίστε τα αναλλοίωτα σύνολα, τόσο του ($SI\mu$) όσο και του ($SIR\mu$).*

Σημεία ισορροπίας. Άμεσα από το (33) συμπεραίνουμε ότι τα σημεία ισορροπίας του ($SI\mu$) είναι ένα και εν δυνάμει δύο. Συγκεκριμένα,

$$(S^*, I^*) = \begin{cases} (N_0, 0) \\ \left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right), \quad \text{αν } \frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0. \end{cases}$$

Το πρώτο είναι γνωστό ως *ελεύθερο νοσήματος σημείο ισορροπίας/σταθερό σημείο (disease-free steady state/equilibrium/fixed point)* και το δεύτερο ως *ενδημικό σημείο ισορροπίας/σταθερό σημείο (endemic steady state/equilibrium/fixed point).*

Ανάλυση ευστάθειας. Υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi ως

$$J(s,i) = \begin{pmatrix} -\beta i - \mu & -\beta s \\ \beta i & -\gamma + \beta s - \mu \end{pmatrix},$$

δηλαδή

$$J(N_0, 0) = \begin{pmatrix} -\mu & -\beta N_0 \\ 0 & -\gamma + \beta N_0 - \mu \end{pmatrix}$$

και

$$J\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right) = \begin{pmatrix} -\frac{\beta\mu N_0}{\gamma+\mu} & -\gamma-\mu \\ \frac{\beta\mu N_0}{\gamma+\mu} - \mu & 0 \end{pmatrix}, \text{ αν } \frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0.$$

Άμεσα, από γραμμικοποίηση, έχουμε τα εξής:

- Για το $(N_0, 0)$, παρατηρούμε ότι ο πίνακας έχει ιδιοτιμές τις $\lambda_1 = \beta N_0 - (\gamma+\mu)$ και $\lambda_2 = -\mu < 0$. Άρα έχουμε ότι το το παραπάνω σημείο ισορροπίας είναι

$$\begin{cases} \text{θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές,} & \text{αν } 0 < N_0 < \frac{\gamma+\mu}{\beta} \\ \text{θετικά ασταθές,} & \text{αν } \frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0. \end{cases}$$

- Για το $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$, αν $\frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0$, παρατηρούμε ότι

$$\mathrm{tr} = -\frac{\beta\mu N_0}{\gamma+\mu} < 0 \text{ και επίσης } \det = \mu\left(\beta N_0 - (\gamma+\mu)\right) > 0,$$

  άρα οι ιδιοτιμές του πίνακα έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος και τελικά καταλήγουμε ότι το παραπάνω σημείο ισορροπίας είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές.

Συνοπτικά, έχουμε τον εξής πίνακα για την ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας του ($SI\mu$):

σ.ι. / συνθήκη	$(N_0, 0)$	$\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$
$0 < N_0 < \frac{\gamma+\mu}{\beta}$	θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές	–
$\frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0$	θετικά ασταθές	θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές

Ωστόσο δεν μπορούμε να αποφανθούμε σχετικά με την ευ/α-στάθεια του $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, 0\right)$ όταν $N_0 = \frac{\gamma+\mu}{\beta}$ μέσω γραμμικοποίησης, λόγω μη υπερβολικότητάς του.

Άσκηση 62. *Απεικονίστε ποιοτικά τον χώρο φάσης του ($SI\mu$) για $N_0 \neq \frac{\gamma+\mu}{\beta}$, όπως προκύπτει από την γραμμική ανάλυση ευστάθειας.*

Ανάλυση διακλάδωσης. Παρατηρούμε ότι αν κοιτάξουμε την $\lambda_1 = \beta N_0 - (\gamma+\mu)$ ως συνάρτηση του N_0 έχουμε ότι

$$\lambda_1\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}\right) = 0, \quad \frac{\mathrm{d}\lambda_1}{\mathrm{d}N_0}\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}\right) \neq 0 \text{ και } \lambda_2 < 0,$$

δηλ. υπάρχει διακλάδωση σταθερής κατάστασης από το $(N_0, 0)$ όταν $N_0 = \frac{\gamma+\mu}{\beta}$. Άρα θα χαρακτηρίσουμε το τύπο της διακλάδωσης αυτής, για να βγάλουμε συμπέρασμα για την ευ/α-στάθεια του $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, 0\right)$ όταν $N_0 = \frac{\gamma+\mu}{\beta}$. Γνωρίζουμε όλα τα σημεία ισορροπίας $(S^*, I^*) = (S^*(N_0), I^*(N_0))$ γύρω από το $N_0 = \frac{\gamma+\mu}{\beta}$, άρα θα το κάνουμε κατασκευάζοντας το διάγραμμα της διακλάδωσης.

Επιλέγουμε τον κατάλληλο συνδυασμό των S^* και I^*, οι τιμές του οποίου θα απεικονίζονται στον κατακόρυφο άξονα του διαγράμματος. Ο συνδυασμός αυτός προκύπτει από την απλοποίηση Lyapunov-Schmidt, ως εξής: Πρώτα διαγωνοποιούμε τον $J\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, 0\right)$

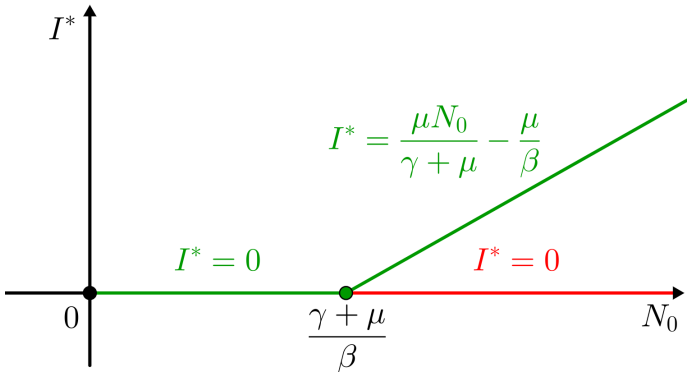
$$J\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, 0\right) = P\begin{pmatrix} \lambda_1 = 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 = -\mu \end{pmatrix} P^{-1} = \begin{pmatrix} -1 - \frac{\gamma}{\mu} & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 + \frac{\gamma}{\mu} \end{pmatrix},$$

όπου τα $\left(-1-\frac{\gamma}{\mu},1\right)$ και $(1,0)$, τα οποία έχουν επιλεγεί για την πρώτη και δεύτερη, αντίστοιχα, στήλη του P, είναι τα ιδιοδιανύσματα της $\lambda_1 = 0$ και της $\lambda_2 = -\mu$, αντίστοιχα. Έπειτα επιλέγουμε το συνδυασμό

$$(0,1)\cdot(S^*-N_0,I^*) = I^*,$$

όπου το $(0,1)$ είναι η πρώτη γραμμή του P^{-1}.

Άρα το διάγραμμα της διακλάδωσης δίνεται στο Σχήμα 54, και παρατηρούμε ότι πρόκειται για μια διακρίσιμη διακλάδωση (ο ασταθής κλάδος $I^* = \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta} < 0$ για $N_0 < \frac{\gamma+\mu}{\beta}$ απορρίπτεται) από το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta},0\right)$.



Σχήμα 54: Διάγραμμα διακλάδωσης $I^*\left(I^* - \left(\frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)\right) = 0$. Με πράσινο απεικονίζεται η θετική ασυμπτωτική ευστάθεια, ενώ με κόκκινο η θετική αστάθεια.

Οπότε, η ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας του $(SI\mu)$ συνοψίζεται τελικά στον παρακάτω πίνακα:

σ.ι. / συνθήκη	$(N_0,0)$	$\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta},\frac{\mu N_0}{\gamma+\mu}-\frac{\mu}{\beta}\right)$
$0 < N_0 \le \frac{\gamma+\mu}{\beta}$	θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές	–
$\frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0$	θετικά ασταθές	θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια. Σχετικά με το αν είναι τα θετικά ασυμπτωτικά ευσταθή σημεία ισορροπίας του $(SI\mu)$ και ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθή, εκτός των τεχνικών που έχουμε ήδη δει (βλ. Άσκηση 63), μπορούμε να την εξάγουμε μέσω του θεωρήματος Poincaré-Bendixson σε συνδυασμό με το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac.

Αρχικά θα αποκλείσουμε το ενδεχόμενο να υπάρχει *ομοκλινής* τροχιά, ή *κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών* τροχιών, ή *κλειστή* τροχιά, εντός του χώρου φάσης, η/το οποί-α/ο, αν περιβάλλει τα θετικά ασυμπτωτικά ευσταθή σημεία, τότε θα αποκόπτει την πορεία κάποιων (φραγμένων) θετικών ημιτροχιών προς αυτά. Πράγματι, όσον αφορά τις ομοκλινείς τροχιές και τα ζεύγη αντίστροφων ετεροκλινών τροχιών, αυτά αποκλείονται άμεσα λόγω της γνώσης μας σχετικά με το πλήθος και την ευ/α-στάθεια των σημείων ισορροπίας. Όσον αφορά τις κλειστές τροχιές, από την μία έχουμε ότι (βλ. Άσκηση 61) τα σύνολα

$$\Sigma_1 := [0,N_0]\times\{0\} \text{ και } \left\{(s,i)\in[0,N_0]\times(0,N_0]\,\middle|\, s+i\le N_0\right\} =: \Sigma_2$$

είναι αναλλοίωτα, άρα αν θα υπήρχαν τέτοιες τροχιές θα βρισκόντουσαν αναγκαστικά εντός του δεύτερου. Από την άλλη, επιλέγοντας την

$$\begin{aligned}\varphi\colon \mathbb{R}\times(-\infty,0)\cup(0,\infty) &\to (-\infty,0)\cup(0,\infty)\\ (s,i) &\mapsto \varphi(s,i) := \frac{1}{i},\end{aligned}$$

συμπεραίνουμε από το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac ότι δεν τέτοιες τροχιές ούτε εντός του Σ_2, καθώς, θέτοντας

$$f_{N_0}(s,i) := (\mu N_0 - \mu s - \beta si, -(\gamma+\mu)\,i + \beta si)\,,\ \forall N_0 > 0,$$

θα έχουμε ότι

$$\operatorname{div}(\varphi f_{N_0})(s,i) = -\frac{\mu}{i} - \beta < 0, \ \ \forall\,(s,i) \in \Sigma_2.$$

Σημειώνουμε ότι με το ίδιο επιχείρημα μπορούμε συγχρόνως να αποκλείσουμε τόσο ομοκλινείς τροχιές, όσο και ζεύγη αντίστροφων ετεροκλινών.

Άρα, από το θεώρημα Poincaré-Bendixson καταλήγουμε ότι όλες οι (φραγμένες) τροχιές εντός του συμπαγούς εφικτού συνόλου

$$\left\{(s,i) \in [0,N_0]^2 \,\middle|\, s+i \le N_0\right\}$$

του ($SI\mu$), θα έχουν κάποιο σημείο ισορροπίας για ω-οριακό σύνολο, και προφανώς κάποιο από τα (θετικά ασυμπτωτικά) ευσταθή, και έτσι η ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια αυτών έπεται.

Άσκηση 63. *Σχετικά με την ολικότητα της θετικής ασυμπτωτικής ευστάθειας των αντίστοιχων σημείων ισορροπίας του ($SI\mu$), δείξτε την:*

1. *με την ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($SI\mu$), ή, εναλλακτικά,*
2. *για $\frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0$, με την άμεση μέθοδο Lyapunov, μέσω της*

$$\begin{aligned} V\colon (0,\infty)^2 &\to [0,\infty) \\ (s,i) &\mapsto f\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right) - f(s,i), \end{aligned}$$

όπου

$$\begin{aligned} f\colon (0,\infty)^2 &\to [0,\infty) \\ (s,i) &\mapsto f(s,i) := \left(\frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)\ln i - i + \frac{\gamma+\mu}{\beta}\ln s - s. \end{aligned}$$

Επιδημιολογικά συμπεράσματα. Στο βασικό μοντέλο SIR με δημογραφικούς όρους, αν ο σταθερός πληθυσμός N_0 είναι μεγαλύτερος του ουδού $\frac{\gamma+\mu}{\beta}$, τότε το μελετούμενο λοιμώδες μεταδοτικό νόσημα θα είναι ενδημικό.

Μάλιστα, μπορούμε να περιγράψουμε περαιτέρω την συμπεριφορά του φαινομένου καθώς βαίνει προς την ενδημική ισορροπία. Πράγματι, αν γίνουμε ακόμα πιο αναλυτικοί με την μελέτη της ευστάθειας του ($SI\mu$) και υπολογίσουμε ακριβώς τις ιδιοτιμές του $J\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$ όταν $\frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0$, θα βρούμε ότι

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\operatorname{tr} \pm \left(\operatorname{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right) = \frac{\beta\mu}{2(\gamma+\mu)}\left(-N_0 \pm \left(N_0^2 - \frac{4(\gamma+\mu)^2}{\beta\mu}N_0 + \frac{4(\gamma+\mu)^3}{\beta^2\mu}\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

από όπου έχουμε για

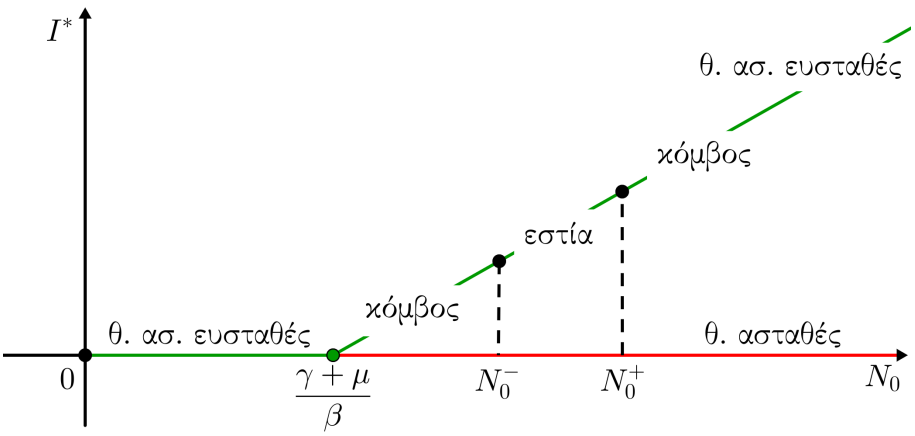
$$N_0^\pm := \frac{\gamma+\mu}{\beta}\cdot\frac{2(\gamma+\mu)}{\mu}\left(1 \pm \left(1 - \frac{\mu}{\gamma+\mu}\right)^{\frac{1}{2}}\right) > \frac{\gamma+\mu}{\beta} \tag{34}$$

ότι

$$\lambda_\pm \in \begin{cases} (-\infty, 0), & \text{αν } N_0 \in \left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, N_0^-\right] \cup [N_0^+, \infty) \\ \mathbb{C} \text{ με } \operatorname{Re}\lambda_\pm < 0, & \text{αν } N_0 \in (N_0^-, N_0^+). \end{cases}$$

Δηλαδή, μπορούμε να διανθίσουμε το διάγραμμα διακλάδωσης όπως φαίνεται στο Σχήμα 55. Μάλιστα, είμαστε σε θέση (βλ. Άσκηση 64) να υπολογίσουμε την περίοδο T της προσεγγιστικής φθίνουσας ταλάντωσης καθώς και την απόσβεση D του πλάτους της προσεγγιστικής λύσης σε μία περίοδο, όταν $N_0 \in (N_0^-, N_0^+)$, ως

$$T \approx \frac{4\pi(\gamma+\mu)}{\beta\mu\left(-N_0^2 + \frac{4(\gamma+\mu)^2}{\beta\mu}N_0 - \frac{4(\gamma+\mu)^3}{\beta^2\mu}\right)^{\frac{1}{2}}} \text{ και } D \approx \mathrm{e}^{-\frac{\beta\mu N_0}{2(\gamma+\mu)}T}.$$



Σχήμα 55: Μπορούμε να διανθίσουμε το διάγραμμα διακλάδωσης του Σχήματος 54, έτσι ώστε να περιλαμβάνεται και η πληροφορία που αφορά την ποιοτική εικόνα του χώρου φάσης «κοντά» στο ενδημικό σημείο ισορροπίας.

Έτσι, αν υποθέσουμε ότι η (μέση) μολυσματική διάρκεια είναι πολύ μικρότερη από την (μέση) διάρκεια ζωής, το οποίο εν γένει ισχύει, δηλαδή αν $(\gamma+\mu)^{-1} \ll \mu^{-1}$ ή αλλιώς $\mu \ll \gamma+\mu$, τότε από την (34) συμπεραίνουμε ότι

$$\frac{\gamma+\mu}{\beta} \approx N_0^- \ll N_0^+,$$

που σημαίνει ότι αναμένουμε εν γένει το σημείο ισορροπίας $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$ να μοιάζει με εστία για τη λύση του ($SI\mu$). Συγκεκριμένα, τα πλήθη των κλάσεων θα οδεύουν, κατά προσέγγιση, ταλαντούμενα και με περίοδο T προς την ενδημική ισορροπία, με απόσβεση D του πλάτους τους ανά περίοδο.

Άσκηση 64. *Δώστε τις λεπτομέρειες υπολογισμού των ποσοτήτων T και D της προσεγγιστικής λύσης «κοντά» στο ενδημικό σημείο ισορροπίας, όταν $N_0 \in (N_0^-, N_0^+)$.*

Το αδιάστατο πρόβλημα. Για τους ίδιους λόγους για τους οποίους εισάγαμε την αδιάστατη μορφή του (SIR) και του (SI), μπορούμε κατά πλήρη αντιστοιχία να εισάγουμε την αδιάστατη μορφή του ($SIR\mu$) και του ($SI\mu$), αντίστοιχα. Αναφέρουμε μόνο (βλ. Άσκηση 65) ότι μέσω της κανονικοποίησης

$$S \mapsto S_\alpha := \frac{S}{N_0},\ I \mapsto I_\alpha := \frac{I}{N_0},\ R \mapsto R_\alpha := \frac{R}{N_0},\ t \mapsto t_\alpha := (\gamma+\mu)\,t,$$

η αδιάστατη μορφή του (33) είναι η

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} &= M - MS_\alpha - \mathcal{R}_0 S_\alpha I_\alpha \\
\frac{\mathrm{d}I_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} &= -I_\alpha + \mathcal{R}_0 S_\alpha I_\alpha \\
\frac{\mathrm{d}R_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} &= I_\alpha - MR_\alpha,
\end{aligned}$$

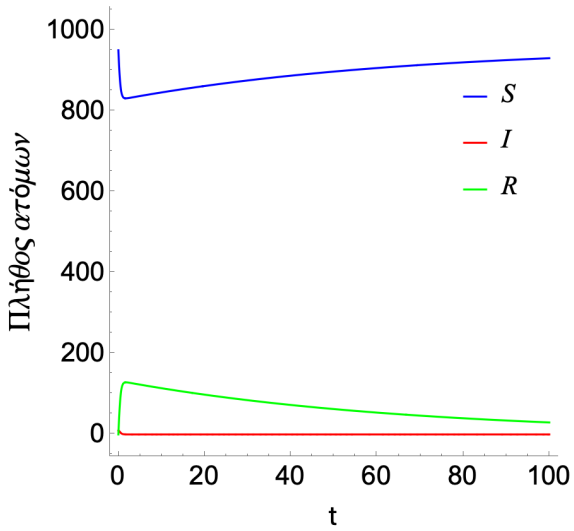
όπου

$$\mathcal{R}_0 := \frac{\beta N_0}{\gamma+\mu} \text{ και } M := \frac{\mu}{\gamma+\mu}.$$

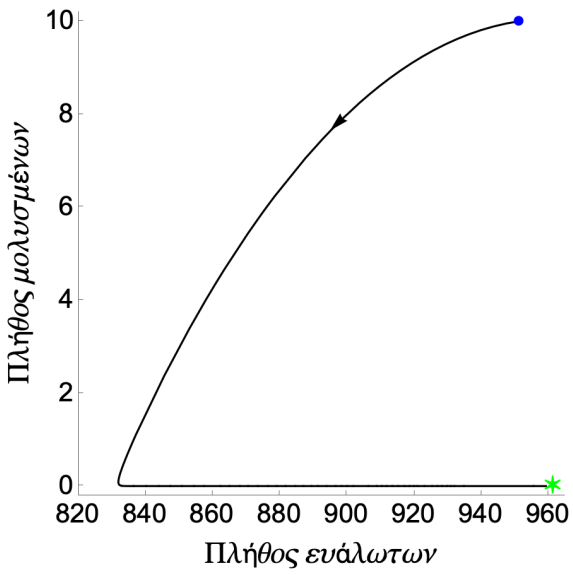
Άσκηση 65. *Δικαιολογήστε την επιλογή των αδιάστατων μεταβλητών για το ($SIR\mu$) και υπολογίστε τον αντίστοιχο αποτελεσματικό «αριθμό» αναπαραγωγής, $\mathcal{R}_e$.*

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 56, στο Σχήμα 57, στο Σχήμα 58 και στο Σχήμα 59, προς επαλήθευση των συμπερασμάτων μας.

Μαθηματικό Υπόβαθρο:

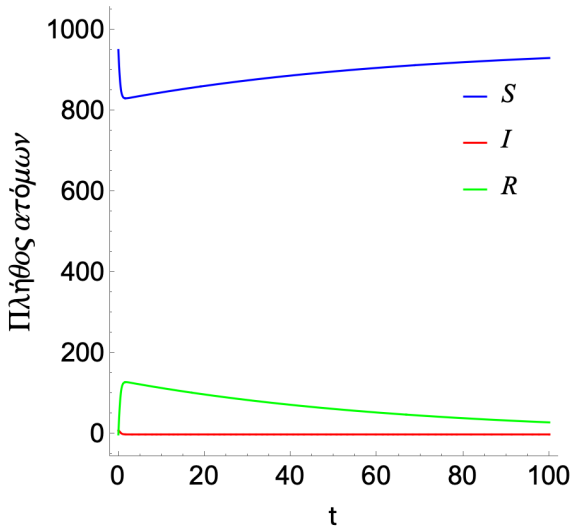


(α′) Τα S, I και R για θετικούς χρόνους.

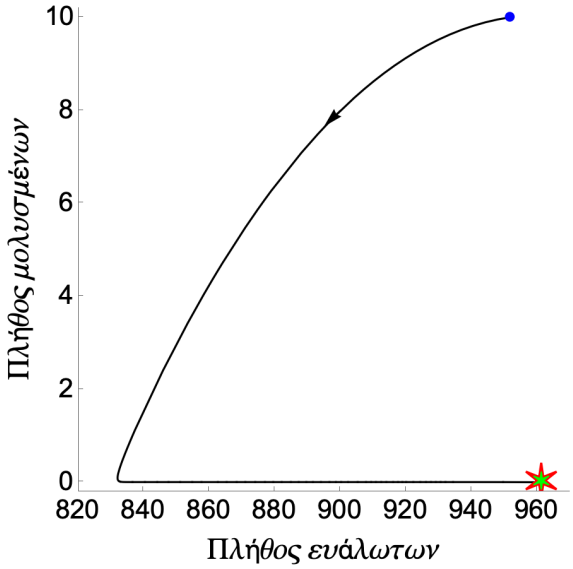


(β′) Η θετική ημιτροχιά στο επίπεδο φάσης SI. Απεικονίζεται το ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας $(N_0, 0)$ (πράσινο αστέρι).

Σχήμα 56: Γραφήματα των S, I και R για θετικούς χρόνους, καθώς και της θετικής ημιτροχιάς της λύσης στο επίπεδο φάσης του ($SI\mu$), με αρχικές συνθήκες $N_0 = 961$ άτομα, $I_0 = 10$ άτομα και $S_0 = N_0 - I_0$, και τιμές των παραμέτρων $\mu = 0.015$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 24.985$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\beta = 0.026$ άτομα$^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$. Σημειώνουμε ότι $0 < N_0 < \frac{\gamma+\mu}{\beta} = 961.\overline{538461}$ άτομα.



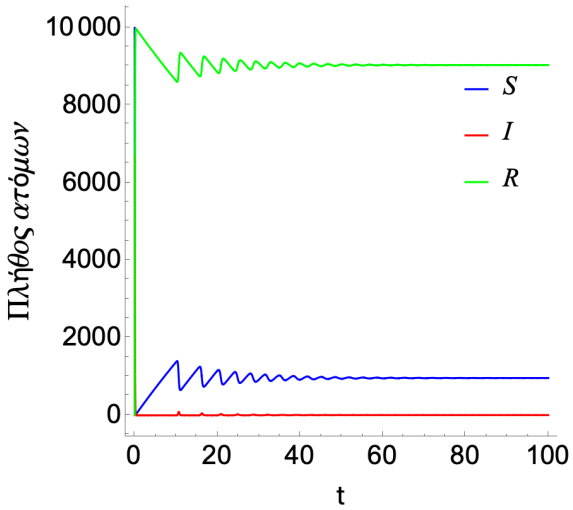
(α′) Τα S, I και R για θετικούς χρόνους.



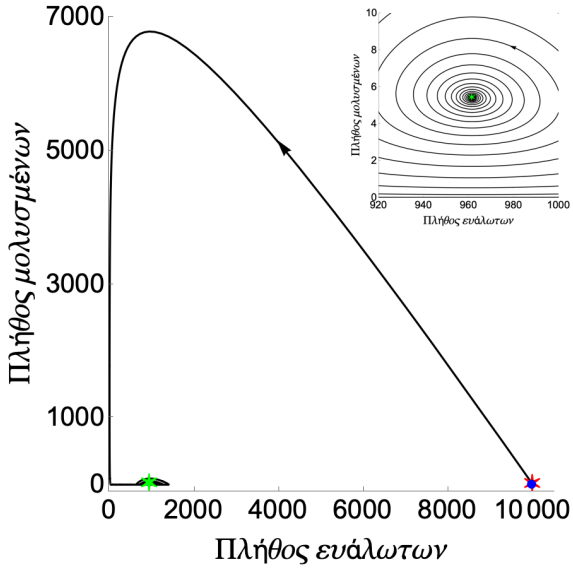
(β′) Η θετική ημιτροχιά της λύσης στο επίπεδο φάσης SI. Απεικονίζεται το θετικά ασταθές σημείο ισορροπίας $(N_0, 0)$ (κόκκινο αστέρι) και το ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$ (πράσινο αστέρι), τα οποία εδώ είναι πολύ κοντά μεταξύ τους.

Σχήμα 57: Γραφήματα των S, I και R για θετικούς χρόνους, καθώς και της θετικής ημιτροχιάς της λύσης στο επίπεδο φάσης του ($SI\mu$), με αρχικές συνθήκες $N_0 = 961.6$ άτομα, $I_0 = 10$ άτομα και $S_0 = N_0 - I_0$, και τιμές των παραμέτρων $\mu = 0.015$, $\gamma = 24.985$ και $\beta = 0.026$. Σημειώνουμε ότι $961.\overline{538461} = \frac{\gamma+\mu}{\beta} < N_0 < N_0^- \approx 961.683$ άτομα.

Θεωρία Poincaré-Bendixson. Πριν περάσουμε στην διατύπωση του κεντρικού αποτελέσματος, θα χρειαστούμε κάποιες έννοιες. Έτσι, έστω $y_0 \in S_2$, όπου S_2 ο χώρος φάσης ενός αυτόνομου (πC), το οποίο έχει μοναδική μεγιστική θετικά (αρνητικά) ολική λύση, $y(\cdot, y_0)$. Τότε ορίζεται το *ω-οριακό*

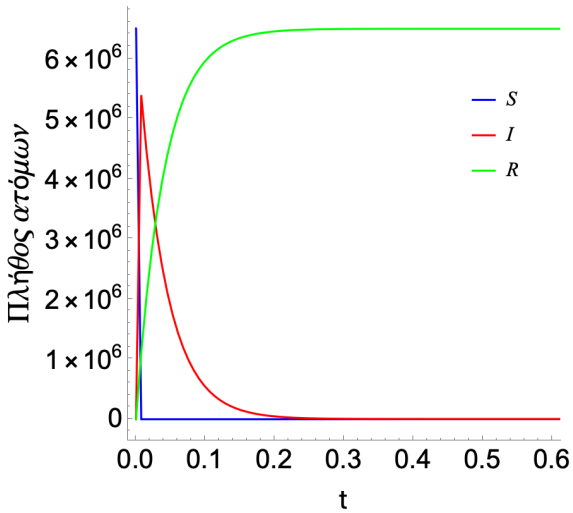


(α′) Τα S, I και R για θετικούς χρόνους.

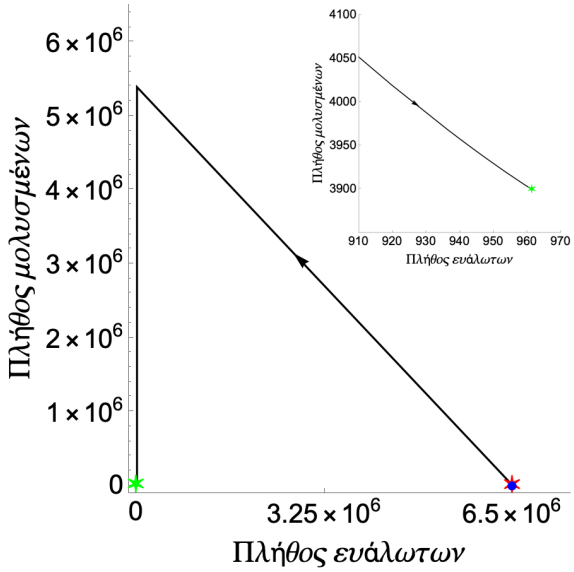


(β′) Η θετική ημιτροχιά της λύσης στο επίπεδο φάσης SI. Απεικονίζεται το θετικά ασταθές σημείο ισορροπίας $(N_0, 0)$ (κόκκινο αστέρι) και το ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$ (πράσινο αστέρι).

Σχήμα 58: Γραφήματα των S, I και R για θετικούς χρόνους, καθώς και της θετικής ημιτροχιάς της λύσης στο επίπεδο φάσης του ($SI\mu$), με αρχικές συνθήκες $N_0 = 10^4$ άτομα, $I_0 = 10$ άτομα και $S_0 = N_0 - I_0$, και τιμές των παραμέτρων $\mu = 0.015$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 24.985$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\beta = 0.026$ άτομα$^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$. Σημειώνουμε ότι $961.683 \approx N_0^- < N_0 < N_0^+ \approx 6.40929 \cdot 10^6$ άτομα.



(α′) Τα S, I και R για θετικούς χρόνους.



(β′) Η θετική ημιτροχιά της λύσης στο επίπεδο φάσης SI. Απεικονίζεται το θετικά ασταθές σημείο ισορροπίας $(N_0, 0)$ (κόκκινο αστέρι) και το ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές $\left(\frac{\gamma+\mu}{\beta}, \frac{\mu N_0}{\gamma+\mu} - \frac{\mu}{\beta}\right)$ (πράσινο αστέρι).

Σχήμα 59: Γραφήματα των S, I και R για θετικούς χρόνους, καθώς και της θετικής ημιτροχιάς της λύσης στο επίπεδο φάσης του ($SI\mu$), με αρχικές συνθήκες $N_0 = 6.5 \cdot 10^6$ άτομα, $I_0 = 10$ άτομα και $S_0 = N_0 - I_0$, και τιμές των παραμέτρων $\mu = 0.015$ [χρόνος]$^{-1}$, $\gamma = 24.985$ [χρόνος]$^{-1}$ και $\beta = 0.026$ άτομα$^{-1} \cdot$ [χρόνος]$^{-1}$. Σημειώνουμε ότι $N_0 > N_0^+ \approx 6.40929 \cdot 10^6$ άτομα.

(α-οριακό) σύνολο του y_0, $\omega(y_0) \subseteq S_2$ $(\alpha(y_0) \subseteq S_2)$, ως

$$\omega(y_0) := \bigcap_{m\in\mathbb{N}} \overline{\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{[m,\infty)}\Big)} \quad \left(\alpha(y_0) := \bigcap_{m\in\mathbb{N}} \overline{\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(-\infty,-m]}\Big)}\right).$$

Εύκολα συμπεραίνουμε ότι όλα τα σημεία πάνω σε μια τροχιά έχουν το ίδιο ω-οριακό (α-οριακό) σύνολο. Άμεσα επαληθεύσιμα παραδείγματα οριακών συνόλων αποτελούν το $\{y^*\} = \omega(y^*) = \alpha(y^*)$ για κάθε σημείο ισορροπίας y^* του αυτόνομου (πC), όπως επίσης και η ίδια η τροχιά κάθε περιοδικής λύσης y του (πC), δηλ. $\mathrm{Ran}(y(\,\cdot\,, y_0)) = \omega(y_0) = \alpha(y_0)$ για κάθε τέτοια y.

Την ιδέα για το επόμενο αποτέλεσμα την είχε αρχικά συλλάβει ο Poincaré, αλλά ήταν ο Bendixson, μετά από μια δεκαετία περίπου, που το απέδειξε πλήρως.

Θεώρημα 66 (Poincaré-Bendixson). *Έστω $n = 2$, αυτόνομο (πC) το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική θετικά (αρνητικά) ολική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$, καθώς επίσης ότι υπάρχουν $y_0 \in S_2$ και συμπαγές $\Sigma \subseteq S_2$, τέτοια ώστε*

$$\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(0,\infty)}\Big) \subseteq \Sigma \ \left(\mathrm{Ran}\Big(y(\,\cdot\,, y_0)|_{(-\infty,0)}\Big) \subseteq \Sigma\right),$$

δηλ. η αντίστοιχη θετική (αρνητική) ημί-τροχιά είναι φραγμένη. Τότε το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$)

1. *είτε περιέχει κάποιο σημείο ισορροπίας,*
2. *είτε είναι ένας οριακός κύκλος.*

Συγκεκριμένα, υπό τις παραπάνω υποθέσεις έχουμε τα εξής:

1. *Έστω ότι το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) περιέχει ένα ή περισσότερα του ενός αλλά πεπερασμένα στο πλήθος σημεία ισορροπίας.*
   i. *Αν το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) περιέχει μόνο σημεία ισορροπίας, τότε το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) είναι ένα μοναδικό σημείο ισορροπίας.*
   ii. *Αν το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) δεν περιέχει μόνο σημεία ισορροπίας, τότε το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) αποτελείται από ένα σύνολο τροχιών ολικών λύσεων, κάθε μία από τις οποίες τείνει, καθώς $t \to \pm\infty$, σε ένα από τα σημεία ισορροπίας, που περιέχονται και αυτά στο $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$).*
2. *Αν το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) δεν περιέχει σημεία ισορροπίας, τότε το $\omega(y_0)$ ($\alpha(y_0)$) είναι ένας οριακός κύκλος.*

Με αφορμή το σημείο 2.*ii.* του Θεωρήματος 66, εισάγουμε κάποιες έννοιες που αφορούν ένα αυτόνομο (πC), με $n = 2$, που έχει μοναδική μεγιστική λύση:

α΄. Κάθε τροχιά ολικής λύσης που τείνει στο ίδιο σημείο ισορροπίας, καθώς $t \to -\infty$ και $t \to \infty$, λέγεται *ομοκλινής* και παράδειγμα της γεωμετρίας της αποτυπώνεται στο Σχήμα 60β΄.

β΄. Κάθε τροχιά ολικής λύσης που τείνει σε διαφορετικά σημεία ισορροπίας, καθώς $t \to -\infty$ και $t \to \infty$, λέγεται *ετεροκλινής* και παράδειγμα της γεωμετρίας του αποτυπώνεται στο Σχήμα 60γ΄. Μάλιστα ένα σύνολο ετεροκλινών τροχιών, οι οποίες, μαζί με τα αντίστοιχα σημεία ισορροπίας, σχηματίζουν κατά τμήματα ομαλό και προσανατολισμένο σύνορο κάποιου απλά συνεκτικού συνόλου, λέγεται *κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών τροχιών* (βλ., επίσης, Σχήμα 60γ΄).

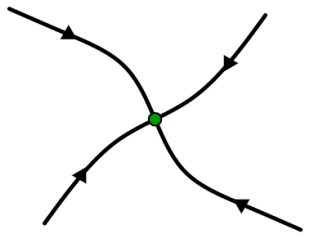
Στην πράξη, το Θεώρημα 66 χρησιμοποιείται συνήθως για δύο σκοπούς,

1. την ολική ασυμπτωτική ευστάθεια σημείου ισορροπίας με αποκλεισμό ομοκλινών τροχιών, ζεύγους αντίστροφων ετεροκλινών τροχιών και κλειστών τροχιών, μέσω του *αρνητικού κριτηρίου Bendixson-Dulac*, και
2. την ύπαρξη περιοδικών λύσεων μέσω της αξιοποίησης *χωρίων παγίδευσης* που δεν περιέχουν σημεία ισορροπίας.

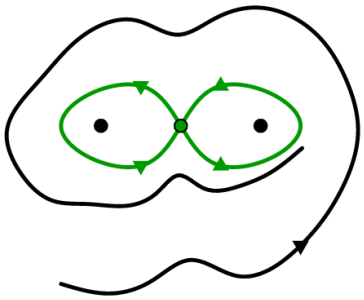
Συνέπεια του Θεωρήματος 66 αποτελεί το ακόλουθο αποτέλεσμα, η γεωμετρία του οποίου απεικονίζεται στο Σχήμα 61.

Θεώρημα 67 (Poincaré). *Έστω $n = 2$ και αυτόνομου (πC), το οποίο έχει μοναδική μεγιστική θετικά, ή αρνητικά, ολική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$, για κάθε $y_0 \in S_2$, όπου ${S_2}^\circ \neq \varnothing$, καθώς επίσης ότι υπάρχει $\Sigma \subsetneq S_2$, τέτοιο ώστε*

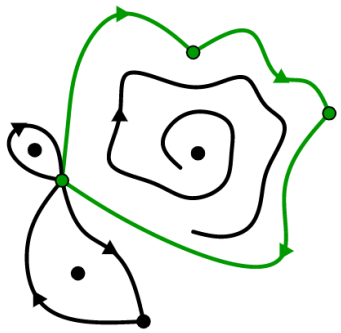
$$\Sigma = \begin{cases} \text{είτε μια ομοκλινής τροχιά,} \\ \text{είτε ένα κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών τροχιών,} \\ \text{είτε μια κλειστή τροχιά.} \end{cases}$$



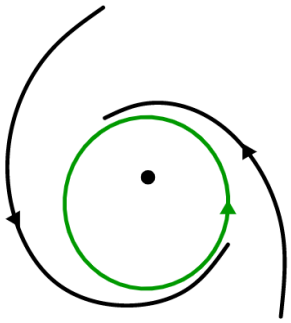
(α′) Ένα σημείο ισορροπίας.



(β′) Δύο ομοκλινείς τροχιές (τροχιές όπου ταυτίζονται το α-οριακό και το ω-οριακό σύνολο έκαστης) με κοινό αντίστοιχο σημείο ισορροπίας, μαζί με το σημείο αυτό.



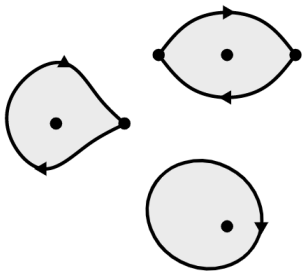
(γ′) Ένα κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών τροχιών μαζί με τα αντίστοιχα σημεία ισορροπίας (όλα μαζί με πράσινο). Απεικονίζονται, επίσης, δύο άλλες ετεροκλινείς τροχιές που και αυτές σχηματίζουν ένα (ανεξάρτητο του προηγούμενου) κλειστού και προσανατολισμένου συμπλέγματος, καθώς και μια ομοκλινής τροχιά.



(δ′) Μια κλειστή τροχιά.

Σχήμα 60: Παραδείγματα ω-οριακών συνόλων (με πράσινο) ενός αυτόνομου (πC) στο επίπεδο, όπως προκύπτουν από το Θεώρημα 66. Παρατηρούμε ότι i. η κλειστότητα των ομοκλινών τροχιών, ii. η κλειστότητα των κλειστών και προσανατολισμένων συμπλεγμάτων ετεροκλινών τροχιών, και iii. οι κλειστές τροχιές, σχηματίζουν κατά τμήματα ομαλά και προσανατολισμένα σύνορα κάποιων απλά συνεκτικών συνόλων.

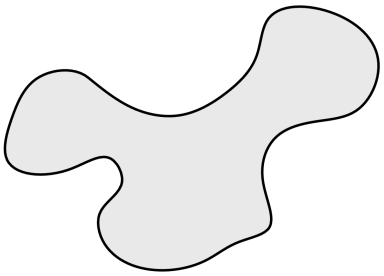
1. *Τότε υπάρχει περιοχή του $\overline{\Sigma}$ εντός του S_2, στην οποία δεν υπάρχει σημείο ισορροπίας του* (πC).
2. *Αν όλα τα σημεία που «γνήσια περιβάλλει» το $\overline{\Sigma}$ ανήκουν στο S_2, τότε τουλάχιστον ένα από αυτά είναι σημείο ισορροπίας του* (πC).



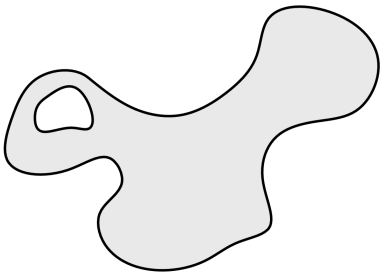
Σχήμα 61: Χοντρικά, σύμφωνα με το Θεώρημα 67, κάθε ομοκλινής τροχιά, κάθε κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών τροχιών, και κάθε κλειστή τροχιά στον χώρο φάσης ενός αυτόνομου (πC) στο επίπεδο, περιβάλλει γνήσια κάποιο σημείο ισορροπίας.

Για την επόμενη συνέπεια του Θεωρήματος 66 εισάγουμε μια έννοια, που χρησιμοποιείται για την

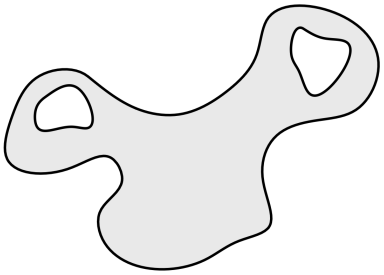
ταξινόμηση συνεκτικών συνόλων στο επίπεδο και γενικεύει την έννοια του απλά συνεκτικού συνόλου. Συγκεκριμένα, ένα $\Sigma \subseteq \mathbb{R}^2$ με $\Sigma^\circ \neq \varnothing$ λέγεται *m-συνεκτικό*, με $m \in \mathbb{N}_0$, αν είναι συνεκτικό και έχει ακριβώς m «τρύπες». Προφανώς οι έννοιες «0-συνεκτικό» και «απλά συνεκτικό» είναι ταυτόσημες (στο επίπεδο πάντα). Παραδείγματα της γεωμετρίας τέτοιων συνόλων απεικονίζονται στο Σχήμα 62.



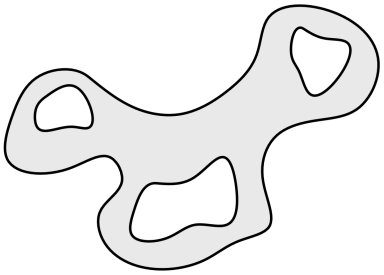
(α′) 0-συνεκτικό, ή, εναλλακτικά, απλά συνεκτικό.



(β′) 1-συνεκτικό.



(γ′) 2-συνεκτικό.



(δ′) 3-συνεκτικό.

Σχήμα 62: Παραδείγματα m-συνεκτικών συνόλων στο επίπεδο, με $m \in \mathbb{N}_0$.

Θεώρημα 68. *Έστω $n = 2$, αυτόνομο (πC) το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική θετικά, ή αρνητικά, ολική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$ και συμπαγές 1-συνεκτικό $\Sigma \subseteq S_2$, όπου $\partial\Sigma = \Sigma_1 \cup \Sigma_2$ με $\Sigma_1 \neq \varnothing \neq \Sigma_2$ και $\Sigma_1 \cap \Sigma_2 = \varnothing$, τέτοιο ώστε κάθε Σ_1 και Σ_2 να είναι*

- *είτε η κλειστότητα*
  - *είτε μιας ομοκλινούς τροχιάς,*
  - *είτε ενός κλειστού και προσανατολισμένου συμπλέγματος ετεροκλινών τροχιών,*
- *είτε μια κλειστή τροχιά.*

Αν το Σ° δεν περιλαμβάνει ούτε σημεία ισορροπίας ούτε κλειστές τροχιές, τότε όλες μαζί οι τροχιές ολικών λύσεων του (πC) εντός του Σ° τείνουν σε κάποια από τις Σ_1 και Σ_2, καθώς $t \to -\infty$, και στην άλλη, καθώς $t \to \infty$.

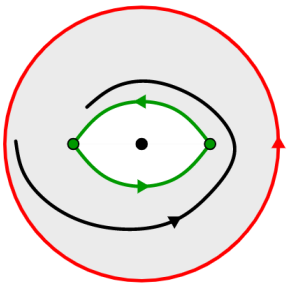
Παραδείγματα της γεωμετρίας του Θεωρήματος 68 απεικονίζονται στο Σχήμα 63.

Αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac. Όπως έχουμε αναφέρει, το Θεώρημα 66 μπορεί να αποτελέσει την βάση για την εξαγωγή ολικής ασυμπτωτικής ευστάθειας ενός σημείου ισορροπίας, αν αυτό συνδυαστεί με ένα αποτέλεσμα αποκλεισμού ύπαρξης περιοδικών τροχιών εντός του χώρου φάσης. Ένα τέτοιο αποτέλεσμα αποτελεί το παρακάτω, το οποίο, κατά τα άλλα, είναι ανεξάρτητο του Θεωρήματος 66 και των συνεπειών του, καθώς για την απόδειξή του χρησιμοποιείται μονάχα το θεώρημα Green.

Θεώρημα 69 (Bendixson-Dulac, ή αλλιώς, αρνητικό κριτήριο)**.** *Έστω $n = 2$, αυτόνομο (πC) τέτοιο ώστε $f \in C^1\big(U; \mathbb{R}^2\big)$ με ανοικτό $U \subseteq S_2$, και m-συνεκτικό $\Sigma \subseteq U$ με $m \in \mathbb{N}_0$, εντός του οποίου υπάρχουν στο πλήθος ακριβώς*

i. m_1 ομοκλινείς τροχιές,

ii. m_2 ζεύγη αντίστροφων ετεροκλινών τροχιών, και



Σχήμα 63: Χοντρικά, σύμφωνα με το Θεώρημα 68, μεταξύ δύο διαδοχικών, είτε ομοκλινών τροχιών, είτε κλειστών και προσανατολισμένων συμπλεγμάτων ετεροκλινών τροχιών, είτε κλειστών τροχιών, στον χώρο φάσης ενός αυτόνομου (πC) στο επίπεδο, οι τροχιές απομακρύνονται από την μία και πλησιάζουν την άλλη.

iii. m_3 *κλειστές τροχιές,*

όπου $m_1, m_2, m_3 \in \mathbb{N}_0$. *Αν υπάρχει* $\varphi \in C^1(U;\mathbb{R})$, *τέτοια ώστε η*

$$\operatorname{div}(\varphi f) = \frac{\partial(\varphi f)}{\partial x_1} + \frac{\partial(\varphi f)}{\partial x_2}$$

να διατηρεί σταθερό, μη μηδενικό, πρόσημο σχεδόν παντού στο Σ, *τότε*

$$m_1 + m_2 + m_3 \leq m.$$

Σημειώνουμε ότι στην βιβλιογραφία αναφέρονται συχνά μόνο οι κλειστές τροχιές στο Θεώρημα 69, ωστόσο δεν αποκλείονται ούτε οι ομοκλινείς τροχιές ούτε τα ζεύγη αντίστροφων ετεροκλινών τροχιών, λόγω των γεωμετρικών γενικεύσεων (κατά τμήματα ομαλά σύνορο, χωρίς ενδεχομένως κάποια σημεία του συνόρου) που επιδέχεται το θεώρημα Green (και γενικότερα το θεώρημα Stokes στον $\mathbb{R}^n$).

Διάλεξη 9 ■

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**
   (α′) Κινητική χημικών αντιδράσεων
   (β′) Βασικό μοντέλο ενζυμικής κατάλυσης
2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**
   Τοπικά προσεγγιστικές λύσεις προβλημάτων: Βασικές έννοιες και τεχνικές

Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας:

Γενικά περί χημικών αντιδράσεων. Μια *χημική αντίδραση (chemical reaction)* είναι μια διαδικασία μετατροπής ενός συνόλου *χημικών ουσιών (chemical substances)* (χημικά στοιχεία, ιόντα, χημικές ενώσεις) σε ένα άλλο. Η *χημική εξίσωση (chemical equation)* μιας *μονόδρομης (irreversible)* χημικής αντίδρασης έχει την μορφή

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \to \sum_{j=1}^{m} b_j B_j,$$

όπου οι χημικές ουσίες A_i $\forall i \in \{1,\dots,n\}$ αποτελούν τα *αντιδρώντα (reagents)* και οι B_j $\forall j \in \{1,\dots,m\}$ τα *προϊόντα (products)*. Επιπλέον, οι συντελεστές

$$a_i, b_j \in \mathbb{N},\ \forall\,(i,j) \in \{1,\dots,n\} \times \{1,\dots,m\}$$

ονομάζονται *στοιχειομετρικοί (stoichiometric)* και προκύπτουν από την *αρχή διατήρησης της ύλης (μάζας) (conservation of matter (mass))*. Πολλά θέματα που εγείρονται κατά την δυναμική μελέτη μιας μονόδρομης χημικής αντίδρασης μπορούν να εξηγηθούν φυσικά με μία από τις γνωστές θεωρίες χημικών αντιδράσεων, αυτή της *θεωρίας συγκρούσεων (collision theory)*, την οποία και πρότεινε ο Arrhenius το 1889. Σύμφωνα με αυτή, για να αντιδράσουν κάποια εν δυνάμει αντιδρώντα θα πρέπει να συγκρουστούν αποτελεσματικά, δηλαδή να έχουν ικανό μέτρο ταχύτητας και σωστή κατεύθυνση κίνησης, έτσι ώστε να σπάσουν οι εσωτερικοί τους δεσμοί και στην συνέχεια να δημιουργηθούν άλλοι, οι οποίοι άλλοι σχηματίζουν τα προϊόντα. Έτσι, σε ένα οσοδήποτε μικρό χρονικό διάστημα, στις γρήγορες χημικές αντιδράσεις οι αποτελεσματικές συγκρούσεις μεταξύ των αντιδρώντων είναι περισσότερες από αυτές στις αργές.

Από την άλλη, η χημική εξίσωση μιας *αμφίδρομης (reversible)* χημικής αντίδρασης έχει την μορφή

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \rightleftharpoons \sum_{j=1}^{m} b_j B_j.$$

Μια αμφίδρομη αντίδραση πραγματοποιείται και προς τις δύο (αντίθετες) κατευθύνσεις ταυτόχρονα, και καταλήγει σε μια κατάσταση δυναμικής ισορροπίας, γνωστή ως *χημική ισορροπία (chemical equilibrium)*, όπου η σύσταση (τόσο ποιοτική όσο και ποσοτική) των αντιδρώντων και των προϊόντων παραμένει σταθερή. Ενώ δίνεται η εντύπωση ότι το μείγμα δεν αντιδρά, ωστόσο οι δύο αντίστροφες αντιδράσεις γίνονται ακατάπαυστα με την ίδια *ταχύτητα (rate)* υ. Στην θεωρία, όλες οι χημικές αντιδράσεις είναι αμφίδρομες. Ωστόσο στην πράξη, οι χημικές αντιδράσεις στις οποίες η πλάστιγγα

γέρνει κατά πολύ περισσότερο προς την μία πλευρά, ώστε τουλάχιστον μία από της χημικές ουσίες που εμφανίζονταν στην αρχή τελικά να μην ανιχνεύεται, λαμβάνονται ως μονόδρομες. Επιπλέον, στις πολύ αργές μονόδρομες αντιδράσεις δίνεται η ψευδαίσθηση χημικής ισορροπίας. Ωστόσο η αξιοποίηση *καταλυτών (catalysts)* είναι ένας αξιόπιστος τρόπος να διακρίνουμε μια αληθή χημική ισορροπία από μια φαινομενική, και τελικά μια αργή μονόδρομη χημική αντίδραση από μια αμφίδρομη. Καταλύτης ονομάζεται μια ουσία, η οποία με την παρουσία της (συνήθως σε μικρές ποσότητες), αυξάνει την ταχύτητα μιας αντίδρασης, ενώ στο τέλος της αντίδρασης παραμένει σχεδόν αμετάβλητη τόσο στη μάζα όσο και στην χημική της σύσταση. Στις *βιοχημικές αντιδράσεις (biochemical reactions)*, δηλαδή στις χημικές αντιδράσεις του *μεταβολισμού (metabolism)* των *οργανισμών (organisms)*, τα *ένζυμα (enzymes)* παίζουν τον ρόλο των καταλυτών, τα οποία και χαρακτηρίζονται ως *βιοκαταλύτες (biocatalysts)*. Τέτοιες δε αντιδράσεις καλούνται *ενζυμικές (enzymatic)*, και τα αντιδρώντα εκτός των ενζύμων καλούνται συνολικά *υπόστρωμα (substrate)*.

Για την δυναμική μελέτη μιας χημικής αντίδρασης, ή γενικότερα ενός συστήματος χημικών εξισώσεων, χρησιμοποιούμε ΣΔΕ οι οποίες εμπλέκουν τις ποσότητες των χημικών ουσιών που εξετάζονται καθώς και των ρυθμών μεταβολής αυτών των ποσοτήτων.

Παρακάτω αναφέρουμε βασικές συνθήκες που επιβάλουμε, οι οποίες αποτελούν το έδαφος για την μαθηματική μοντελοποίηση των χημικών αντιδράσεων και κατ' επέκταση για την δυναμικής τους μελέτη. Οι συνθήκες αυτές, αν και περιορίζουν από την μία το φάσμα των υπό μελέτη χημικών αντιδράσεων, από την άλλη ικανοποιούνται από τις βιοχημικές αντιδράσεις, οι οποίες εν τέλει είναι και το ζητούμενο.

1. Ενδιαφερόμαστε μόνο για τα *διαλύματα (solutions)*, δηλαδή για ομογενή υγρά μείγματα όπου όλες οι χημικές ουσίες είναι πλήρως διαλυμένες. Η βάση του διαλύματος, δηλαδή η χημική ουσία του διαλύματος η οποία είναι σε υγρή μορφή, βρίσκεται σε περίσσεια, και ενδεχομένως δεν συμμετέχει στην υπό μελέτη χημική αντίδραση, αποτελεί τον *διαλύτη (solvent)*. Ο συνήθης διαλύτης στις βιοχημικές αντιδράσεις είναι το νερό (H_2O).

2. Ο όγκος του διαλύματος είναι σταθερός, μια συνθήκη η οποία είναι σχεδόν πάντα αποδεκτή και ιδιαίτερα χρήσιμη στην πράξη. Έτσι, η συγκέντρωση μιας χημικής ουσίας μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την μελέτη της ποσοτικής μεταβολής της ίδιας. Συγκεκριμένα, η συγκέντρωση μιας πλήρως διαλυμένης χημικής ουσίας A δίνεται από τον τύπο
$$[A] = \frac{n_A}{V},$$
όπου n_A είναι η ποσότητα της ουσίας μετρημένης σε γραμμομόρια (mol) και V ο (σταθερός) όγκος του διαλύματος μετρημένος συνήθως σε λίτρα (L). Η συγκέντρωση σε αυτή την περίπτωση αναφέρεται πιο περιγραφικά ως γραμμομοριακότητα κατ' όγκο ή μοριακότητα κατ' όγκο (*molarity*) και μετράται σε molars (M), δηλαδή $1M = 1mol \cdot L^{-1}$. Σημειώνουμε ότι κατά την δυναμική μελέτη οι συγκεντρώσεις θεωρούνται ως συναρτήσεις ως προς τον χρόνο, δηλαδή
$$\begin{aligned}[A]\colon \mathbb{R} \supseteq \mathcal{I} &\to [0,\infty)\\ t &\mapsto [A](t),\end{aligned}$$
για κατάλληλο διάστημα $\mathcal{I}$, ωστόσο η αναγραφή του ορίσματος (t) στον συμβολισμό δεν συνηθίζεται.

3. Η θερμοκρασία κατά την διάρκεια μελέτης των χημικών αντιδράσεων παραμένει σταθερή. Γενικά, η ταχύτητα μιας μονόδρομης αυξάνεται με την αύξηση της θερμοκρασίας, καθώς η αύξηση της θερμοκρασίας προκαλεί αύξηση της μέσης κινητικής ενέργειας των αντιδρώντων (κατανομή των Maxwell-Boltzmann με επακόλουθη αύξηση του αριθμού των αποτελεσματικών συγκρούσεων. Επιπλέον, δεν υφίστανται ακτινοβολίες, οι οποίες μπορούν να προκαλέσουν χημικές μεταβολές στα αντιδρώντα, με συνέπεια να αλλάξουν ενδεχομένως οι μηχανισμοί και οι ταχύτητες των χημικών αντιδράσεων.

Ταχύτητα μονόδρομης χημικής αντίδρασης. Σύμφωνα με την στοιχειομετρία της παρακάτω χημικής εξίσωσης
$$aA \to bB,$$
αν σε ένα οσοδήποτε μικρό χρονικό διάστημα αντιδράσουν $ax\ mol\ A$, τότε στο ίδιο χρονικό διάστημα θα σχηματιστούν $bx\ mol\ B$. Έπεται άμεσα ότι
$$\frac{1}{a}\left|\frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t}\right| = \frac{1}{b}\left|\frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t}\right|, \text{ δηλαδή } -\frac{1}{a}\frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{b}\frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t},$$

μιας και η A καταναλώνεται και η B παράγεται. Αυτό το συμπέρασμα δεν πρέπει να μας εκπλήσσει, καθώς η στοιχειομετρία μιας χημικής εξίσωσης επιβάλλεται από τον νόμο διατήρησης της ύλης, οποίος στην προκειμένη έχει την μορφή

$$b\,[A] + a\,[B] = \text{σταθερό}.$$

Γενικεύοντας, αν έχουμε την

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \to \sum_{j=1}^{m} b_j B_j,$$

τότε

$$-\frac{1}{a_1}\frac{\mathrm{d}\,[A_1]}{\mathrm{d}t} = \cdots = -\frac{1}{a_n}\frac{\mathrm{d}\,[A_n]}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{b_1}\frac{\mathrm{d}\,[B_1]}{\mathrm{d}t} = \cdots = \frac{1}{b_m}\frac{\mathrm{d}\,[B_m]}{\mathrm{d}t},$$

και η συνάρτηση αυτή ως προς τον χρόνο δεν είναι άλλη από την ταχύτητα υ της παραπάνω χημικής αντίδρασης.

Οι παράγοντες που επηρεάζουν την ταχύτητα μιας χημικής αντίδρασης είναι η συγκέντρωση των αντιδρώντων, η πίεση όταν ένα τουλάχιστον αντιδρών βρίσκεται σε αέρια μορφή, η επιφάνεια επαφής των στερεών αντιδρώντων, η θερμοκρασία, η ακτινοβολία και η παρουσία καταλυτών. Εδώ, οι μόνοι παράγοντες επιρροής είναι η συγκέντρωση των αντιδρώντων και η παρουσία βιοκαταλυτών, καθώς οι υπόλοιποι παράγοντες είναι είτε σταθεροί είτε απόντες.

Απλή χημική αντίδραση. Μια *απλή* ή *στοιχειώδης* (*elementary*) χημική αντίδραση

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \to \sum_{j=1}^{m} b_j B_j,$$

ορίζεται να ικανοποιεί τον **νόμο δράσης της μάζας** (τύπο I του Holling), δηλαδή ισχύει ότι

$$\upsilon = k \prod_{i=1}^{n} [A_i]^{a_i},$$

δηλαδή

$$-\frac{1}{a_i}\frac{\mathrm{d}\,[A_i]}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{b_j}\frac{\mathrm{d}\,[B_j]}{\mathrm{d}t} = k \prod_{i=1}^{n} [A_i]^{a_i}, \ \forall\,(i,j) \in \{1,\ldots,n\} \times \{1,\ldots,m\},$$

όπου η $k > 0$ (με, ή χωρίς, κάποιον δείκτη) είναι ενδιάστατη (οι διαστάσεις τις εξαρτώνται από την αντίστοιχη χημική αντίδραση), ονομάζεται *σταθερά* της χημικής αντίδρασης (*rate constant*) και εξαρτάται από την θερμοκρασία. Ο νόμος αυτός ουσιαστικά μας εξασφαλίζει ότι ο ρυθμός μεταβολής της συγκέντρωσης κάθε χημικής ουσίας (είτε προϊόντος, είτε αντιδρώντος) είναι ανάλογος του γινομένου των συγκεντρώσεων των αντιδρώντων, και μπορεί να εξαχθεί πιθανοθεωρητικά υπό το πλαίσιο της θεωρίας των αποτελεσματικών συγκρούσεων, όπως ακριβώς έγινε και για μοντέλα Οικολογίας (συναντήσεις μεταξύ θηρευτών και θηραμάτων) και Επιδημιολογίας (επαφές μεταξύ ευάλωτων και μολυσματικών).

Θεωρείται ότι μια απλή χημική αντίδραση τελείται σε ένα στάδιο/βήμα, αυτό ακριβώς που περιγράφεται από την χημικής της εξίσωση. Μάλιστα, ο van 't Hoff το 1884 εισήγαγε την «φυσική ταξινόμηση» των απλών χημικών αντιδράσεων, η οποία περιέχει αποκλειστικά χημικές αντιδράσεις όπου για τις αντίστοιχες χημικές εξισώσεις ισχύει ότι $\sum_{i=1}^{n} a_i \in \{1,2,3\}$ (προφανώς τότε $n \in \{1,2,3\}$). Μιας και για την δυναμική μελέτη μιας απλής χημικής αντίδρασης απαιτούνται μόνο η στοιχειομετρία της και η γνώση της σταθεράς k, θα ξεχωρίζουμε μια απλή χημική αντίδραση από την χημική της εξίσωση, η οποία θα έχει πλέον ως εξής

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \xrightarrow{k} \sum_{j=1}^{m} b_j B_j.$$

Πολύπλοκη χημική αντίδραση. Μια *πολύπλοκη* (*complex*) χημική αντίδραση αποτελείται από περισσότερες της μιας απλές χημικές αντιδράσεις οι οποίες διαπλέκονται μεταξύ τους. Παραδείγματα πολύπλοκων χημικών αντιδράσεων αποτελούν

1. οι μονόδρομες με απλές συνιστώσες σε επαλληλία,
2. οι αμφίδρομες με απλές συνιστώσες (προς αντίθετες κατευθύνσεις) και
3. οι συνθέσεις των παραπάνω περιπτώσεων.

Αμφίδρομη χημική αντίδραση. Η δυναμική προσέγγιση των αμφίδρομων χημικών αντιδράσεων μπορεί να γίνει μέσω της θεώρησης που ήδη έχουμε αναφέρει, ότι δηλαδή οι μονόδρομες αποτελούν ακραίες περιπτώσεις των πρώτων. Συγκεκριμένα, θεωρούμε τις ταχύτητες ως προσημασμένα μεγέθη, δηλαδή ως διανύσματα διάστασης 1, και επεκτείνουμε τον ορισμό της ταχύτητας μονόδρομων χημικών αντιδράσεων και για αμφίδρομες. Θεωρώντας την θετική φορά προς τα δεξιά, η

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \to \sum_{j=1}^{m} b_j B_j,$$

με θετική ταχύτητα υ_+, θεωρείται ως αμφίδρομη

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \rightleftharpoons \sum_{j=1}^{m} b_j B_j,$$

με προσημασμένη ταχύτητα υ, όπου η

$$\sum_{j=1}^{m} b_j B_j \to \sum_{i=1}^{n} a_i A_i$$

έχει θετική ταχύτητα υ_-, και για τις οποίες ισχύει ότι

$$\upsilon_+ \gg \upsilon_-.$$

Σημειώνουμε ότι η παραπάνω χημική αντίδραση με εξίσωση γραμμένη ως

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \leftarrow \sum_{j=1}^{m} b_j B_j$$

θα έχει πλέον αρνητική ταχύτητα ίση με $-\upsilon_-$. Επιπλέον, τα αντίστοιχα αποτελέσματα ισχύουν και για την περίπτωση όπου

$$\upsilon_- \gg \upsilon_+.$$

Έτσι συμπεραίνουμε ότι

$$-\frac{1}{a_i}\frac{\mathrm{d}\left[A_i\right]}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{b_j}\frac{\mathrm{d}\left[B_j\right]}{\mathrm{d}t} = \upsilon = \upsilon_+ - \upsilon_-, \ \forall\,(i,j) \in \{1,\ldots,n\} \times \{1,\ldots,m\}\,.$$

Όπως έχουμε ήδη αναφέρει, κατά την διάρκεια της χημικής ισορροπίας ισχύει ότι

$$\upsilon_+ \approx \upsilon_-,$$

ή, ισοδύναμα,

$$\frac{\mathrm{d}\left[A_i\right]}{\mathrm{d}t} \approx \frac{\mathrm{d}\left[B_j\right]}{\mathrm{d}t} \approx 0, \ \forall\,(i,j) \in \{1,\ldots,n\} \times \{1,\ldots,m\}\,.$$

Τέλος, η απλούστερη αμφίδρομη χημική αντίδραση

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \rightleftharpoons \sum_{j=1}^{m} b_j B_j$$

λαμβάνεται όταν οι επιμέρους αντίθετες μονόδρομες χημικές αντιδράσεις είναι απλές, δηλαδή όταν

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \xrightarrow{k_+} \sum_{j=1}^{m} b_j B_j$$

και

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \xleftarrow{k_-} \sum_{j=1}^{m} b_j B_j.$$

Σε αυτήν την περίπτωση γράφουμε

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \underset{k_-}{\overset{k_+}{\rightleftharpoons}} \sum_{j=1}^{m} b_j B_j,$$

και ισχύουν οι εξισώσεις

$$-\frac{1}{a_i}\frac{\mathrm{d}[A_i]}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{b_j}\frac{\mathrm{d}[B_j]}{\mathrm{d}t} = k_+\prod_{i=1}^{n}[A_i]^{a_i} - k_-\prod_{j=1}^{m}[B_j]^{b_j},\ \forall\,(i,j)\in\{1,\ldots,n\}\times\{1,\ldots,m\},$$

καθώς

$$\upsilon_+ = k_+\prod_{i=1}^{n}[A_i]^{a_i} \text{ και } \upsilon_- = k_-\prod_{j=1}^{m}[B_j]^{b_j}.$$

Τονίζουμε, ωστόσο, ότι παρακάτω θα δούμε έναν γενικό τρόπο εξαγωγής συστημάτων διαφορικών εξισώσεων όπως το παραπάνω, χαρακτηριστικά για την εκάστοτε υπό μελέτη χημική αντίδραση, οσοδήποτε πολύπλοκη και αν είναι αυτή.

Εισροές και εκροές. Πολλές φορές θεωρούμε αφηρημένους όρους εισροών ή/και εκροών σε μια χημική αντίδραση. Αυτή η πρακτική είναι απαραίτητη και ουσιαστική όταν, για παράδειγμα, η υπό μελέτη χημική αντίδραση αποτελεί επιμέρους τμήμα σύνθετης χημικής διεργασίας όπως είναι ένα *μεταβολικό μονοπάτι* (*metabolic pathway*) (γλυκόλυση, κύκλος του κιτρικού οξέος κτλ). Εδώ, αυτούς του όρους τους συμβολίζουμε σε διακεκομμένα βέλη

$$\overset{\cdot}{\dashrightarrow}$$

που έχουν κατάλληλη κατεύθυνση κάθε φορά. Συγκεκριμένα, όταν υπάρχει εισροή η μύτη του βέλους δείχνει προς την χημική ουσία που προστίθεται εξωγενώς, π.χ.

$$\overset{f}{\dashrightarrow} A \to B \ \text{(εισροή προς το } A \text{ ίση με } f\text{)},$$

ενώ όταν υπάρχει εκροή το πίσω μέρος του βέλους δείχνει προς την χημική ουσία που αφαιρείται, π.χ.

$$\overset{f}{\dashleftarrow} A \to B \ \text{(εκροή από το } A \text{ ίση με } f\text{)}.$$

Η μονάδα μέτρησης των όρων εισροών και εκροών είναι προφανώς τα molars ανά μονάδα χρόνου, του οποίου η μονάδα μέτρησης είναι το δευτερόλεπτο (s) (συνήθως οι υποδιαιρέσεις του και σπάνια τα πολλαπλάσιά του).

Μηχανισμός χημικής αντίδρασης. Οι απλές συνιστώσες μιας χημικής αντίδρασης σε συνδυασμό με ενδεχόμενους όρους εισροών ή/και εκροών συνθέτουν τον *μηχανισμό* (*mechanism*) της. Θα μπορούσαμε να πούμε ότι ο μηχανισμός μιας χημικής αντίδρασης αποτελεί τον σκελετό της. Αν το πλήθος των συνιστωσών μιας χημικής αντίδρασης είναι ίσο με 1, τότε είναι μονόδρομη και μάλιστα απλή, διαφορετικά είναι πολύπλοκη.

Η εύρεση ενός αξιόπιστου μηχανισμού αποτελεί το πρώτο και ουσιαστικό βήμα για την θεωρητική δυναμική μοντελοποίηση μιας χημικής αντίδρασης. Τονίζεται, ωστόσο, ότι οι βιοχημικές, και όχι μόνο, αντιδράσεις είναι πολύπλοκες, και ο μηχανισμός των περισσότερων από αυτές είναι άγνωστος και ενδεχομένως υπερβολικά σύνθετος.

Με το πείραμα ευελπιστούμε να ξεπεράσουμε την δυσκολία ενός άγνωστου μηχανισμού. Για παράδειγμα, αν η μονόδρομη χημική αντίδραση

$$A_1 + 2A_2 \to B_1 + 2B_2$$

έχει βρεθεί πειραματικά ότι δεν είναι απλή και μάλιστα ότι η ταχύτητά της κάθε χρονική στιγμή δίνεται από την σχέση

$$\upsilon \approx k\,[A_1]\,[A_2],$$

τότε ένας πιθανός μηχανισμός της χημικής αντίδρασης είναι ο

$$A_1 + A_2 \xrightarrow{k} B_3 \qquad \text{(αργό στάδιο)}$$

$$A_2 + B_3 \xrightarrow{k_0} B_1 + 2B_2 \qquad \text{(γρήγορο στάδιο)},$$

ο οποίος και θα καθορίσει κατάλληλη επιλογή παραμέτρων και αρχικών τιμών συγκεντρώσεων των χημικών ουσιών.

Νόμος της ταχύτητας. Σε τελική ανάλυση, θα καταφύγουμε στο πείραμα για την επαλήθευση (στην περίπτωση γνωστού μηχανισμού), ή την εξαγωγή (στην περίπτωση μη γνωστού μηχανισμού), της σχέσης της ταχύτητας μιας μονόδρομης χημικής αντίδρασης ως προς την συγκέντρωση των αντιδρώντων. Έτσι, η ταχύτητα της

$$\sum_{i=1}^{n} a_i A_i \to \sum_{j=1}^{m} b_j B_j$$

συχνά θεωρείται ότι ακολουθεί τον *νόμο της ταχύτητας* (*rate law*)

$$\upsilon \approx k \prod_{i=1}^{n} [A_i]^{x_i},$$

όπου οι εκθέτες $x_i \in \mathbb{R}$ προκύπτουν πειραματικά, και σε αυτή την περίπτωση η χημική αντίδραση χαρακτηρίζεται ως τάξης x_i ως προς A_i, ενώ η ολική τάξη της χημικής αντίδρασης ισούται με $\sum_{i=1}^{n} x_i$. Στην περίπτωση όπου τελικά

$$x_i \approx a_i, \ \forall i \in \{1, \ldots, n\},$$

τότε η χημική αντίδραση είναι απλή και ο νόμος της ταχύτητας δεν είναι άλλος από τον νόμο δράσης της μάζας.

Δυναμική μοντελοποίηση μιας χημικής αντίδρασης με γνωστό μηχανισμό. Δεδομένου ενός μηχανισμού μιας χημικής αντίδρασης, για την εύρεση των εξισώσεων της δυναμικής των συγκεντρώσεων των χημικών ουσιών που συμμετέχουν σε αυτή γίνεται χρήση δύο εργαλείων,

1. του νόμου δράσης της μάζας και
2. της αρχής διατήρησης της ύλης (μάζας).

Έτσι, έστω X μια από τις υπό μελέτη χημικές ουσίες της χημικής αντίδρασης και x η συγκέντρωσή της. Απομονώνουμε τις απλές χημικές αντιδράσεις του μηχανισμού στις οποίες συμμετέχει η X. Για κάθε τέτοια απλή χημική αντίδραση, ο νόμος δράσης των μαζών μας δίνει τον τύπο της επιμέρους μεταβολής της $\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}$. Το άθροισμα όλων αυτών των επιμέρους μεταβολών ισούται με την συνολική ζητούμενη μεταβολή της $\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}$, λόγω της ισχύς της αρχής διατήρησης της ύλης (μάζας).

Δεν χρειάζεται παρά ένα παράδειγμα για να γίνει αμέσως αντιληπτό το παραπάνω σκεπτικό. Με δεδομένο τον ακόλουθο μηχανισμό

$$\begin{aligned}
&\xrightarrow{f_1} A_1 \\
A_1 + aA_2 &\xrightarrow{k_1} C \\
C + A_2 &\underset{k_{-2}}{\overset{k_2}{\rightleftharpoons}} bB \\
bB &\xrightarrow{f_2},
\end{aligned}$$

συμπεραίνουμε το εξής σύστημα διαφορικών εξισώσεων

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}[A_1]}{\mathrm{d}t} &= f_1 - k_1 [A_1][A_2]^a \\
\frac{\mathrm{d}[A_2]}{\mathrm{d}t} &= -ak_1 [A_1][A_2]^a - k_2 [C][A_2] + bk_{-2}[B]^b \\
\frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} &= k_1 [A_1][A_2]^a - k_2 [C][A_2] + bk_{-2}[B]^b \\
\frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t} &= k_2 [C][A_2] - bk_{-2}[B]^b - f_2.
\end{aligned}$$

Υποβιβασμός του πλήθους των διαφορικών εξισώσεων του συστήματος. Είναι προτιμητέο να περιορίσουμε την ανάλυση ενός συστήματος διαφορικών εξισώσεων στην ανάλυση ενός ισοδύναμου με λιγότερες εξισώσεις. Αυτή είναι συνήθως και η διαδικασία που ακολουθούμε όταν μελετάμε συστήματα που προκύπτουν από την μοντελοποίηση της κινητικής χημικών αντιδράσεων.

Μάλιστα, αυτή η απλοποίηση έπεται εύκολα, συνήθως από εξισώσεις που προκύπτουν μέσω κατάλληλων γραμμικών συνδυασμών των εξισώσεων του αρχικού συστήματος.

Για παράδειγμα, το 4×4 σύστημα της προηγούμενης παραγράφου μετατρέπεται άμεσα σε ένα 2×2 σύστημα μέσω των εξισώσεων

$$\frac{\mathrm{d}[A_1]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t} = f_1 - f_2$$

και

$$a\frac{\mathrm{d}[A_1]}{\mathrm{d}t} - \frac{\mathrm{d}[A_2]}{\mathrm{d}t} - \frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t} = af_1 + f_2,$$

δηλαδή, ισοδύναμα, των

$$A_1 + C + B = \int (f_1 - f_2)\, dt$$

και

$$aA_1 - A_2 - B = \int (af_1 + f_2)\, dt,$$

όπου βεβαίως οι ροές f_1 και f_2 είναι γνωστές.

Βασικό μοντέλο ενζυμικής κατάλυσης. Εδώ θα μελετήσουμε το θεμελιώδες μαθηματικό μοντέλο για την μελέτη της κινητικής της γενικής ενζυμικής αντίδρασης με χημική εξίσωση

$$S + E \to E + P, \tag{35}$$

όπου S είναι το υπόστρωμα, P το προϊόν και E το ένζυμο που την καταλύει.

Πρώτα, λίγα εισαγωγικά λόγια περί της ιστορίας της. Ήδη από το 1894 ο Fischer είχε αναπτύξει το *μοντέλο κλειδαριάς και κλειδιού (lock and key model)* για την ερμηνεία της βιοκατάλυσης, ενώ πριν το 1901 ο Brown πρότεινε ένα ενδιάμεσο βήμα στην ενζυμική αντίδραση που περιγράφεται από την (35) όπου το υπόστρωμα σχηματίζει με το ένζυμο ένα *σύμπλοκο (complex)* πριν ξεκινήσει η κατάλυση, ιδέα που δημοσιεύτηκε το 1902. Ήδη δηλαδή από τότε είχε γίνει αντιληπτό ότι οι ενζυμικές βιοχημικές αντιδράσεις θα πρέπει να τελούνται σε τουλάχιστον δύο στάδια, και μάλιστα θα πρέπει τα στάδια αυτά να έχουν διαφορετικές χρονικές *κλίμακες (scales)*. Βασιζόμενος στην ιδέα αυτή, σε συνδυασμό με συζητήσεις που είχε με τον Bodenstein, ο Henri δημοσίευσε το 1902 και στην συνέχεια το 1903 μια αρχική εκδοχή μιας αξιόπιστης διαφορικής εξίσωσης για την περιγραφή της κινητικής της ενζυμικής αντίδρασης με χημική εξίσωση την (35), ιδέα που είχε συλλάβει ήδη από το 1901. Μετά από μια δεκαετία, το 1913, οι Michaelis και Menten εξήγαγαν την εξίσωση αυτή χρησιμοποιώντας ένα πιο λεπτομερές και αναλυτικό σχήμα που αξιοποιεί την *υπόθεση της ταχείας ισορροπίας (assumption of rapid equilibrium)*, την ερμήνευσαν σε πειστικό βαθμό και την μελέτησαν διεξοδικά. Συγκεκριμένα, χρησιμοποιώντας ως παράδειγμα την καταλυόμενη από την ιμβερτάση υδρόλυση της σουκρόζης σε γλυκόζη και φρουκτόζη, μελέτησαν την (35) μέσω του μηχανισμού

$$S + E \underset{k_{-1}}{\overset{k_1}{\rightleftharpoons}} C \xrightarrow{k_2} E + P, \tag{36}$$

όπου ($k_1, k_{-1}, k_2 > 0$ και) C παριστάνει το σύμπλοκο υποστρώματος-ενζύμου, και εμμέσως συμπέραναν ότι όταν

$$[S] = [S]_0 \gg [E]_0 = [E] \text{ και } [C] = [C]_0 = 0, \text{ για } t = 0, \tag{37}$$

συνθήκη αποδεκτή στις ενζυμικές αντιδράσεις, τότε για την ταχύτητα υ της ενζυμικής αντίδρασης με χημική εξίσωση την (35) ισχύει ότι

$$\upsilon \approx \frac{\upsilon_{\mathrm{sup}}[S]}{K_{\mathrm{dis}} + [S]}, \tag{38}$$

όπου

$$\upsilon_{\mathrm{sup}} := k_2[E]_0,$$

καθώς επίσης

$$K_{\mathrm{dis}} := \frac{k_{-1}}{k_1}, \tag{39}$$

η σταθερά που πλέον καλείται *σταθερά διάστασης (dissociation constant)* του συμπλόκου. Από την άλλη, οι Van Slyke αλλά μελετώντας την καταλυόμενη από την ουρεάση υδρόλυση της ουρίας σε αμμωνία και διοξείδιο του άνθρακα, αντί της (36) χρησιμοποίησαν τον μηχανισμό

$$S + E \xrightarrow{k_1} C \xrightarrow{k_2} E + P$$

και κατέληξαν το 1914 στην

$$v \approx \frac{v_{\text{sup}}\,[S]}{K_{\text{VSC}} + [S]} \tag{40}$$

αντί της (38), όπου

$$K_{\text{VSC}} \coloneqq \frac{k_2}{k_1}, \tag{41}$$

σταθερά η οποία είναι πλέον γνωστή ως η σταθερά των Van Slyke-Cullen. Το 1925 οι Briggs και Haldane δημοσίευσαν μία μικρή σημείωση όπου συνέθεταν τις ιδέες των Michaelis-Menten και των Van Slyke-Cullen μέσω μιας ακατέργαστης πρώτης εκδοχής μιας νέας - για την ενζυμική κινητική - υπόθεσης (ήδη χρησιμοποιούμενη γενικά στην χημική κινητική από το 1913), της γνωστής πλέον ως *τυπική υπόθεση της σχεδόν σταθερής κατάστασης (standard assumption of quasi-steady state)*. Ειδικότερα, βελτίωσαν τις (38) και (40), καταδεικνύοντας ότι

$$v \approx \frac{v_{\text{sup}}\,[S]}{K_{\text{M}} + [S]}, \tag{42}$$

όπου

$$K_{\text{M}} \coloneqq K_{\text{dis}} + K_{\text{VSC}} = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1}. \tag{43}$$

Έχει πλέον καθιερωθεί να λέγεται ότι η (42) «χαρακτηρίζει την κινητική των Michaelis-Menten» και η σταθερά της (43) να καλείται σταθερά των Michaelis-Menten. Οι Lineweaver και Burk το 1934 καθιέρωσαν την (42) στην μορφή

$$\frac{1}{v} \approx \frac{1}{v_{\text{sup}}} + \frac{K_{\text{M}}}{v_{\text{sup}}}\frac{1}{[S]}$$

ως εργαλείο πειραματικού υπολογισμού των τιμών των v_{sup} και K_{M}. Ήδη από τις αρχές του δεύτερου μισού του 20ου αιώνα και καθόλη την διάρκειά του, πολλοί ερευνητές ασχολήθηκαν με την εγκυρότητα της υπόθεσης της σχεδόν σταθερής κατάστασης και τον προσδιορισμό των δύο χρονικών κλιμάκων του μοντέλου μέσω εφαρμογής της Μεθοδολογίας των Διαταραχών. Ωστόσο, ήταν πολύ αργότερα, το 1988 και το 1989, όταν ο Segel μόνος του και μαζί με τον Slemrod, αντίστοιχα, έδειξε ότι όταν

$$(K_{\text{M}} + [S]_0) \gg [E]_0 \text{ και } [C]_0 = 0, \tag{44}$$

τότε υπάρχουν όντως δύο χρονικές κλίμακες, τις οποίες και κατέγραψε ως εξής

$$t_C = \frac{1}{k_1\,(K_{\text{M}} + [S]_0)} \ll \frac{K_{\text{M}} + [S]_0}{k_2[E]_0} = t_S,$$

και ισχύει ότι

$$v \approx \begin{cases} 0, & \text{για χρόνους συγκρίσιμους με } t_C \\ \text{όπως στην (42)}, & \text{για χρόνους συγκρίσιμους με } t_S. \end{cases} \tag{45}$$

Μάλιστα, η (44) είναι γενικότερη της (37) αφού επιτρέπει

$$\frac{[E]_0}{[S]_0} = O(1), \text{ καθώς } \frac{[E]_0}{K_{\text{M}} + [S]_0} \to 0^+$$

ή ακόμα και

$$[E]_0 \gg [S]_0.$$

Το 1996 οι Corless, Gonnet, Hare, Jeffrey και Knuth (και όχι το 1997 οι Schnell και Mendoza, όπως συχνά αναφέρεται στην βιβλιογραφία) αποτύπωσαν την λύση της εξίσωσης της κινητικής των Michaelis-Menten σε κλειστή μορφή χρησιμοποιώντας την συνάρτηση W του Lambert και για την ακρίβεια μιας ειδικής περίπτωσης αυτής, η οποία ορίζεται μέσω της αντίστροφής της ως εξής

$$W^{-1}(x) = xe^x, \ \forall x \geq 0.$$

Επιπλέον, μέσω τις προαναφερόμενης δουλειάς των Segel και Slemrod εισάγεται μια πρώτη μορφή άλλης υπόθεσης, της *αντίστροφης υπόθεσης της σχεδόν σταθερής κατάστασης (reverse assumption of quasi-steady state)*, όπου καταδεικνύεται ότι όταν

$$[E]_0 \gg K_{\text{M}} \text{ και } [C]_0 = 0, \tag{46}$$

τότε υπάρχουν πάλι δύο χρονικές κλίμακες,

$$\widetilde{t_S} = \frac{1}{k_1[E]_0} \ll \frac{1}{k_2} = \widetilde{t_C},$$

και ισχύει ότι

$$v \approx \begin{cases} k_1[E]_0\,[S]\,, & \text{για χρόνους συγκρίσιμους με } \widetilde{t_S} \\ 0, & \text{για χρόνους συγκρίσιμους με } \widetilde{t_C}. \end{cases} \tag{47}$$

Περίπου μια δεκαετία αργότερα, το 2000, οι Schnell και Maini διαπίστωσαν ότι η (46) δεν αρκεί για να ισχύει η (47), αντίθετα, η νέα υπόθεση θα πρέπει να έχει την μορφή

$$[E]_0 \gg K_{\mathrm{M}},\ [E]_0 \gg [S]_0 \text{ και } [C]_0 = 0. \tag{48}$$

Τέλος, αναφέρουμε ότι το 1996, με την εργασία των Borghans, Boer και Segel, εισάγεται ο μετασχηματισμός της συγκέντρωσης του ολικού υποστρώματος, $[T]$, δηλαδή το άθροισμα των συγκεντρώσεων του ελεύθερου/αδέσμευτου υποστρώματος συν του δεσμευμένου υποστρώματος σε μορφή συμπλόκου με το ένζυμο, δηλαδή

$$[T] \coloneqq [S] + [C]\,, \tag{49}$$

για να περιγραφεί μια τρίτη υπόθεση, η *ολική υπόθεση της σχεδόν σταθερής κατάστασης (total assumption of quasi-steady state)*, και αρκετοί ερευνητές έχουν από τότε ασχοληθεί με την υπόθεση αυτή. Ωστόσο, όπως θα καταδείξουμε εδώ (βλ. Άσκηση 75 και Άσκηση 77), δεν υπάρχει ουσιαστική τρίτη υπόθεση, παρά μόνο μια διαφορετική προσέγγιση των δύο πρώτων.

Τώρα, επιστρέφοντας στην μελέτη μας, αξιοποιώντας τον μηχανισμό (36) με τον τρόπο που έχουμε ήδη παρουσιάσει, καταλήγουμε στις εξισώσεις

$$\frac{\mathrm{d}[S]}{\mathrm{d}t} = -k_1\,[S]\,[E] + k_{-1}\,[C] \tag{50α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}[E]}{\mathrm{d}t} = -k_1\,[S]\,[E] + (k_{-1} + k_2)\,[C] \tag{50β′}$$

$$\frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} = k_1\,[S]\,[E] - (k_{-1} + k_2)\,[C] \tag{50γ′}$$

$$\frac{\mathrm{d}[P]}{\mathrm{d}t} = k_2\,[C]\,. \tag{50δ′}$$

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy για το παραπάνω μοντέλο είναι το εξής:

Με δεδομένα $[S]_0, [E]_0, [C]_0, [P]_0 \geq 0$, *αναζητούμε διάστημα* $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ *με* $0 \in \mathcal{I}$ *και συνάρτηση* $([S], [E], [C], [P]) : \mathcal{I} \to [0, \infty)^4$, *τέτοια ώστε η* $([S], [E], [C], [P])$ *να ικανοποιεί τόσο το* (50) *στο* $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ *όσο και την* $([S], [E], [C], [P]) = ([S]_0, [E]_0, [C]_0, [P]_0)$ *για* $t = 0$. (*SECP*)

Για μια λύση του (*SECP*) ισχύει ότι

$$\frac{\mathrm{d}[S]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[P]}{\mathrm{d}t} = 0,$$

ή, ισοδύναμα,

$$[S] + [C] + [P] = [S]_0 + [C]_0 + [P]_0 \eqqcolon A_1, \tag{51}$$

λόγω της αρχικής συνθήκης του (*SECP*), όπως επίσης ότι

$$\frac{\mathrm{d}[E]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} = 0,$$

ή, ισοδύναμα,

$$[E] + [C] = [E]_0 + [C]_0 \eqqcolon A_2. \tag{52}$$

Από τις (51) και (52) σε συνδυασμό με την μη αρνητικότητα των συνιστωσών των λύσεων του (*SECP*), συμπεραίνουμε ότι

$$[S] \leq A_1,\ \ [E] \leq A_2,\ \ [C] \leq \min\{A_1, A_2\} \text{ και } [P] \leq A_1. \tag{53}$$

Επιπλέον, από την (50γ′) σε συνδυασμό με τα φράγματα για τις $[S]$ και $[E]$ στην (53) έχουμε ότι

$$[C] \leq \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}}}, \tag{54}$$

όπου K_{M} όπως στην (43), ενώ οι υπόλοιπες εξισώσεις του (50) δεν περιέχουν επιπλέον πληροφορία. Έτσι, από την (53) και την (54) παίρνουμε τελικά ότι

$$[S] \leq A_1, \;\; [E] \leq A_2, \;\; [C] \leq \min\left\{A_1, A_2, \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}}}\right\} =: A_3 \text{ και } [P] \leq A_1. \tag{55}$$

Υπό το πρίσμα της (55), θέτουμε

$$\Omega_0 := \left\{(s, e, c, p) \in [0, A_1] \times [0, A_2] \times [0, A_3] \times [0, A_1] \,\middle|\, s + c + p = A_1, \;\; e + c = A_2\right\}$$

και έτσι μπορούμε να θεωρήσουμε ισοδύναμο του ($SECP$) πρόβλημα ως εξής:

Με δεδομένα $[S]_0, [E]_0, [C]_0, [P]_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $([S], [E], [C], [P]) : \mathcal{I} \to \Omega_0$, τέτοια ώστε η $([S], [E], [C], [P])$ να ικανοποιεί τόσο το (50) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $([S], [E], [C], [P]) = ([S]_0, [E]_0, [C]_0, [P]_0)$ για $t = 0$.

Τώρα, υπό την ισχύ των (51) και (52), συμπεραίνουμε ότι το σύστημα (50) μπορεί ισοδύναμα να περιοριστεί στο

$$\frac{\mathrm{d}[S]}{\mathrm{d}t} = -k_1 A_2 [S] + k_1 [S][C] + k_{-1}[C] \tag{56α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} = k_1 A_2 [S] - k_1 [S][C] - (k_{-1} + k_2)[C]. \tag{56β′}$$

Με χρήση της (56β′) σε συνδυασμό με το φράγμα της $[S]$ στην (55) έχουμε ότι

$$[C] \leq \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}} + A_1}. \tag{57}$$

Άρα, από το φράγμα της $[C]$ στην (55) και την (57) παίρνουμε ότι τελικά

$$[C] \leq \min\left\{A_1, A_2, \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}}}, \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}} + A_1}\right\} = \min\left\{A_1, \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}} + A_1}\right\} =: A_4. \tag{58}$$

Μάλιστα, βασικές για την συνέχεια είναι οι άμεσα επαληθεύσιμες συνεπαγωγές

$$\boxed{A_2 \leq K_{\mathrm{M}} + A_1 \Rightarrow A_4 = \frac{A_1 A_2}{K_{\mathrm{M}} + A_1}}, \tag{59}$$

και στον αντίποδα,

$$\boxed{A_2 \geq K_{\mathrm{M}} + A_1 \Rightarrow A_4 = A_1}. \tag{60}$$

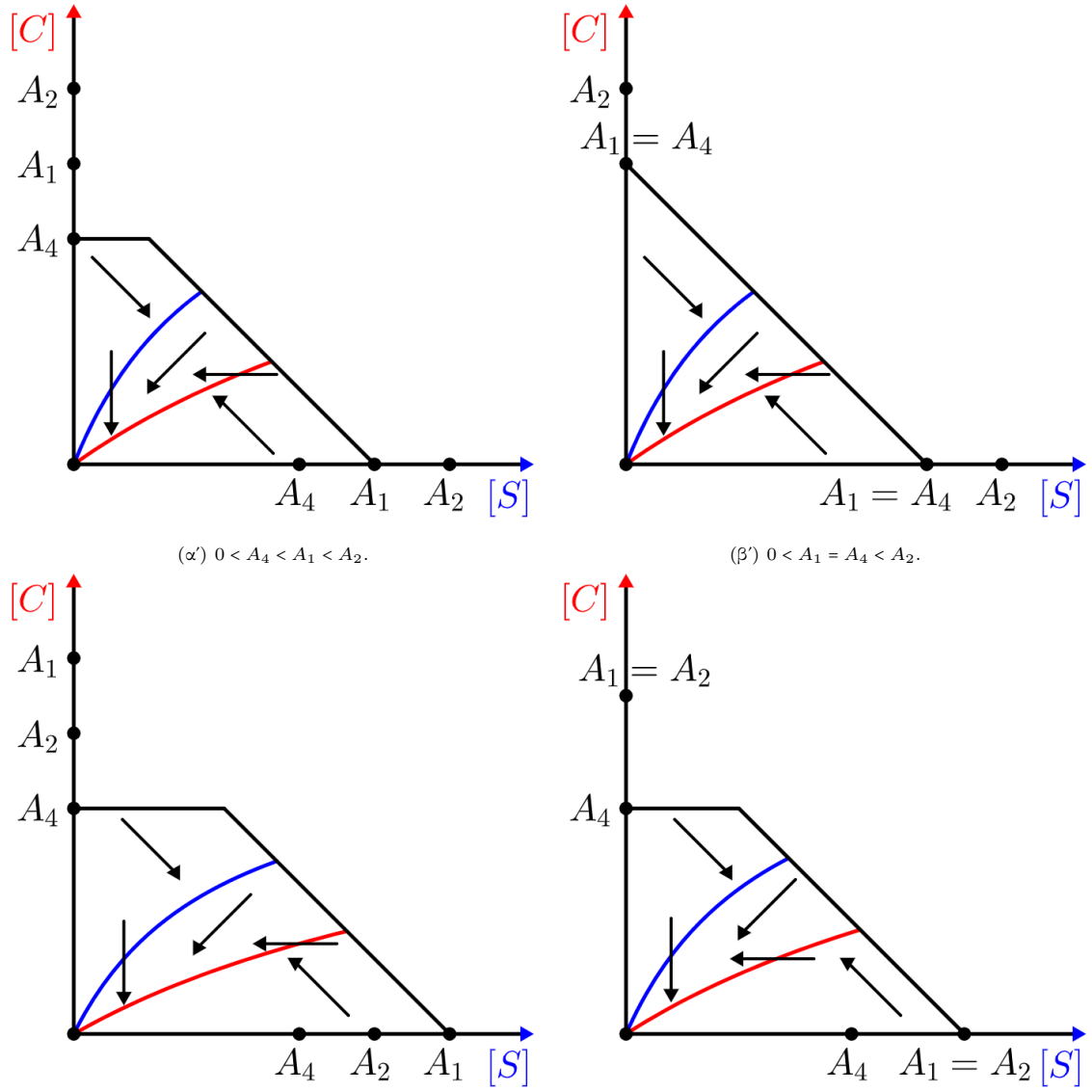
Τώρα, υπό το πρίσμα του φράγματος της $[S]$ στην (55) και της (58), θέτουμε

$$\Omega_1 := \left\{(s, c) \in [0, A_1] \times [0, A_4] \,\middle|\, s + c \leq A_1\right\}$$

και έτσι μπορούμε να θεωρήσουμε ισοδύναμο του ($SECP$) πρόβλημα ως εξής:

Με δεδομένα $[S]_0, [E]_0, [C]_0, [P]_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $([S], [C]) : \mathcal{I} \to \Omega_1$, τέτοια ώστε η $([S], [C])$ να ικανοποιεί τόσο το (56) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $([S], [C]) = ([S]_0, [C]_0)$ για $t = 0$. (SC)

Άσκηση 70. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες πίσω από όλα τα φράγματα των εξαρτημένων μεταβλητών του ($SECP$) και του (SC), μέχρι και την εξαγωγή των (59) και (60).*



Σχήμα 64: Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του (SC) για διάφορες περιπτώσεις των A_1, A_2 και A_4, όταν $A_1 > 0$ και $A_2 > 0$. Με μπλε η $[S]$-μηδενοκλινής καμπύλη και με κόκκινο η $[C]$-μηδενοκλινής. Σημειώνουμε ότι σε κάθε περίπτωση ισχύει ότι $A_4 \leq A_1$ και $A_4 < A_2$, δεδομένου ότι $A_1 > 0$ και $A_2 > 0$.

Ομαλή, θετικά ολική λύση και καλή τοποθέτηση του προβλήματος. Με γνωστά επιχειρήματα (βλ. Άσκηση 71), παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, θετικά ολικής, και μεγιστικής λύσης του (SC),

$$([S],[C]) : \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1, \infty), \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0,\infty) \end{cases} \to [0,\infty)^2,$$

και μάλιστα η αδρή απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του (SC), για την μη τετριμμένη περίπτωση όπου $A_1 > 0$ και $A_2 > 0$, δίνεται στο σχήμα Σχήμα 64. Η μόνες μεγιστικές λύσεις με ανοικτό πεδίο ορισμού είναι οι σταθερές, το πεδίο ορισμού των οποίων είναι συγκεκριμένα όλο το $\mathbb{R}$.

Άσκηση 71. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του (SC), αναγνωρίστε τα αναλλοίωτα σύνολα, τόσο του (SC) όσο και του ($SECP$) και ελέγξτε την κατασκευή του Σχήματος 64 καθώς και του αντίστοιχού του για την περίπτωση όπου είτε $A_1 = 0$ είτε $A_2 = 0$.*

Σημεία ισορροπίας. Εύκολα μπορούμε να συμπεράνουμε ότι τα

$$\left([S]^*, [C]^*\right) = \begin{cases} (s,0) \text{ με } s \in [0, A_1], & \text{όταν } A_1 = 0 \text{ ή } A_2 = 0 \\ (0,0), & \text{όταν } A_2 > 0 \end{cases}$$

είναι τα σημεία ισορροπίας του (*SC*). Ωστόσο, άμεσα συμπεραίνουμε ότι έχει νόημα να μελετήσουμε την ευστάθεια μόνο του $(0,0)$ για την μη τετριμμένη περίπτωση όπου $A_1 > 0$ και $A_2 > 0$.

Ανάλυση ευστάθειας. Υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi ως

$$J(s,c) = \begin{pmatrix} k_1(c - A_2) & k_1 s + k_{-1} \\ k_1(A_2 - c) & -k_1 s - (k_{-1} + k_2) \end{pmatrix},$$

οι ιδιοτιμές του οποίου στο $(0,0)$ δίνονται από τον τύπο

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr} \pm \left(\mathrm{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

όπου

$$\mathrm{tr} = -k_1 A_2 - (k_{-1} + k_2) < 0 \text{ και } \det = k_1 k_2 A_2 > 0.$$

Άρα το $(0,0)$ είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας του (*SC*).

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια. Άμεσα από το Σχήματος 64, ή εναλλακτικά με χρήση του συνδυασμού του θεωρήματος Poincaré-Bendixson με το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac (βλ. Άσκηση 72), συμπεραίνουμε την ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $(0,0)$.

Έτσι, υπό το πρίσμα της (52), για κάθε αρχική συνθήκη του (*SECP*), η συγκέντρωση του ενζύμου, $[E]$, θα παραμείνει τελικά (για $t \to \infty$) αμετάβλητη, όπως άλλωστε αναμενόταν.

Άσκηση 72. *Δείξτε την ολικότητα της θετικής ασυμπτωτικής ευστάθειας του $(0,0)$ για το (SC), αξιοποιώντας το θεώρημα Poincaré-Bendixson, σε συνδυασμό με το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac με την συνάρτηση $\varphi \equiv 1$.*

Τυπική υπόθεση της σχεδόν σταθερής κατάστασης. Η τυπική υπόθεση της σχεδόν σταθερής κατάστασης είναι η εξής:

$$\boxed{A_1 > 0 \text{ και } 0 < A_2 \ll K_\mathrm{M} + A_1}, \qquad (sQSSA)$$

ή, ισοδύναμα,

$$A_1 > 0 \text{ και } \begin{cases} 0 < A_2 \ll K_\mathrm{M}, \text{ ή} \\ 0 < A_2 \ll A_1, \text{ ή} \\ \text{τα δύο τελευταία μαζί ισχύουν ταυτόχρονα,} \end{cases}$$

και υπό την ισχύ αυτής μελετάμε το πρόβλημα (*SC*), δηλαδή, με χρήση αποκλειστικά της (*sQSSA*) θα δείξουμε ότι:

1. Το πρόβλημα (*SC*) έχει εγγενώς δύο χρονικές κλίμακες τις οποίες και θα υπολογίσουμε. Μάλιστα, η (*sQSSA*) οφείλει την ονομασία της στην ύπαρξη των παραπάνω χρονικών κλιμάκων. Συγκεκριμένα, εκτός μιας μικρής αρχικής χρονικής διάρκειας όπου η ενζυμική αντίδραση με χημική εξίσωση την (35) δεν εξελίσσεται, δηλαδή $\upsilon \approx 0$, κατά την υπόλοιπη χρονική διάρκειά της η ενζυμική αντίδραση βρίσκεται σε μια σταθερή κατάσταση κατά την οποία ισχύει η (42).

2. Υπάρχει μια καλή ολική (αναλυτική) προσέγγιση της λύσης του (*SC*) σε κλειστή μορφή την οποία και θα υπολογίσουμε.

Για να αναδειχθούν οι προαναφερθείσες χρονικές κλίμακες, το πρώτο και βασικό βήμα είναι η αδιαστατοποίηση του (*SC*). Έτσι, κατά τα γνωστά, λόγω του φράγματος της $[S]$ στην (55) και της (58) επιλέγουμε τις αδιάστατες εξαρτημένες μεταβλητές ως

$$S_\alpha(t_\alpha) := \frac{1}{A_1}[S]\left(\frac{t}{t_*}\right) \text{ και } C_\alpha(t_\alpha) := \frac{1}{A_4}[C]\left(\frac{t}{t_*}\right),$$

όπου έχουμε επιλέξει μια αυθαίρετη, προς ώρας, χρονική κλίμακα $t_* > 0$ για την αδιαστατοποίηση, δηλαδή

$$t_\alpha \coloneqq \frac{t}{t_*},$$

ο υπολογισμός τ-ης/ων οποί-ας/ων θα προκύψει φυσικά κατά την διαδικασία. Παρατηρούμε, όμως, ότι δεδομένης της ($sQSSA$) έπεται από την (59) ότι

$$\boxed{A_4 = \varepsilon A_1 \ll A_1}$$

και

$$C_\alpha(t_\alpha) = \frac{1}{\varepsilon A_1}[C]\left(\frac{t}{t_*}\right),$$

όπου

$$0 \overset{(sQSSA)}{<} \varepsilon \coloneqq \frac{A_2}{K_\mathrm{M} + A_1} \overset{(sQSSA)}{\ll} 1, \tag{61}$$

δηλαδή, ισοδύναμα,

$$0 < \varepsilon \approx 0. \tag{62}$$

Ένα πρώτο συμπέρασμα είναι ότι η ενδεχόμενη μεταβολή της $[S]$ είναι πολύ μεγαλύτερη της αντίστοιχης της $[C]$. Τώρα, το (56) θα πάρει την ακόλουθη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = k_1 A_2 t_* \left(-S_\alpha + \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha + \frac{\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha\right) \tag{63α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = k_1 (K_\mathrm{M} + A_1) t_* \left(S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma} C_\alpha\right), \tag{63β′}$$

όπου

$$\sigma \coloneqq \frac{A_1}{K_\mathrm{M}} \text{ και } \rho \coloneqq \frac{K_\mathrm{dis}}{K_\mathrm{VSC}} = \frac{k_{-1}}{k_2}, \tag{64}$$

όπου K_dis και K_VSC όπως στις (39) και (41), αντίστοιχα.

Παρατηρώντας το (63), ορίζουμε

$$\frac{1}{k_1 (K_\mathrm{M} + A_1)} \eqqcolon t_1 \overset{(61)}{\ll} \frac{t_1}{\varepsilon} = \frac{1}{k_1 A_2} \eqqcolon t_2, \tag{65}$$

για να συμπεράνουμε ότι

$$t_* = t_1 \Rightarrow \begin{cases} k_1 A_2 t_* = \varepsilon \\ k_1 (K_\mathrm{M} + A_1) t_* = 1 \end{cases} \quad \text{και } t_* = t_2 \Rightarrow \begin{cases} k_1 A_2 t_* = 1 \\ k_1 (K_\mathrm{M} + A_1) t_* = \frac{1}{\varepsilon}, \end{cases}$$

και έτσι το (63) να πάρει τις εξής μορφές:

- Αν $\boxed{t_\alpha = \dfrac{t}{t_1}}$, τότε

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \varepsilon \left(-S_\alpha + \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha + \frac{\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha\right) \tag{66α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma} C_\alpha. \tag{66β′}$$

- Αν $\boxed{t_\alpha = \dfrac{t}{t_2}}$, τότε

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = -S_\alpha + \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha + \frac{\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha \tag{67α′}$$

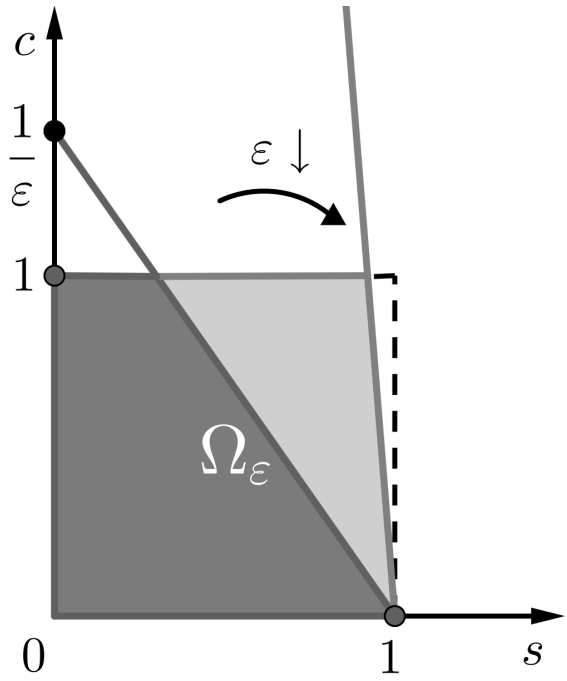
$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \frac{1}{\varepsilon}\left(S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma} C_\alpha\right). \tag{67β′}$$

Θέτοντας

$$\Omega_\varepsilon := \left\{(s,c) \in [0,1]^2 \,\middle|\, s + \varepsilon c \le 1\right\},$$

η αδιαστατοποιημένη εκδοχή του (*SC*) θα έχει ως εξής:

Με δεδομένα $[S]_0, [C]_0, [P]_0 \ge 0$ *και* $\varepsilon > 0$, *αναζητούμε διάστημα* $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ *με* $0 \in \mathcal{I}$ *και συνάρτηση* $(S_\alpha, C_\alpha) : \mathcal{I} \to \Omega_\varepsilon$, *τέτοια ώστε η* (S_α, C_α) *να ικανοποιεί τόσο το* (66) *αν* $t_\alpha = \frac{t}{t_1}$ *ή το* (67) *αν* $t_\alpha = \frac{t}{t_2}$ *στο* $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ *όσο και την* $(S_\alpha, C_\alpha) = \left(\frac{[S]_0}{A_1}, \frac{[C]_0}{\varepsilon A_1}\right)$ *για* $t_\alpha = 0$. $(SC\alpha_s)$



Σχήμα 65: Το εφικτό σύνολο Ω_ε του ($SC\alpha_s$). Παρατηρούμε ότι $\Omega_\varepsilon \to [0,1]^2$ καθώς $\varepsilon \to 0^+$.

Μελετάμε ξεχωριστά την κάθε μία από τις δύο εκδοχές του ($SC\alpha_s$) για να βρούμε από μία αντίστοιχη προσέγγιση, τόσο στο *εσωτερικό* όσο και στο *εξωτερικό στρώμα*, της λύσης $([S], [C])$ του (*SC*), δηλαδή μια προσέγγιση για χρόνους *συγκρίσιμους* με t_1, γνωστή και ως *εσωτερική προσέγγιση*, και μια για *συγκρίσιμους* με t_2, γνωστή και ως *εξωτερική προσέγγιση*, αντίστοιχα. Αναλυτικότερα:

- Κοιτώντας το (*SC*) σαν ένα *διαταραγμένο* πρόβλημα με *διαταραχή* $\varepsilon > 0$ «κοντά» στο 0, έχουμε, υπό το πρίσμα της συνεχούς (και ομαλής) εξάρτησης της λύσης από τις παραμέτρους του προβλήματος, την εξής πληροφορία για την (66α′)

$$\underbrace{\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \varepsilon \left(\underbrace{-S_\alpha + \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha + \frac{\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha}_{\substack{= O(1) \text{ (ομοιόμορφα ως προς } t_\alpha\text{), καθώς } \varepsilon \to 0^+, \\ \text{αφού } (S_\alpha, C_\alpha,) = O(1), \text{ καθώς } \varepsilon \to 0^+, \\ \text{αφού } (S_\alpha, C_\alpha) \in \Omega_\varepsilon,\ \forall \varepsilon > 0}} \right)}_{= O(\varepsilon), \text{ καθώς } \varepsilon \to 0^+},$$

καθώς επίσης

$$\underbrace{\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha}}_{\substack{= O(1), \text{ καθώς } \varepsilon \to 0^+, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1, \\ \text{αφού } S_\alpha = O(1), \text{ καθώς } \varepsilon \to 0^+, \\ \text{σε συνδυασμό με τον ορισμό της παραγώγου}}} = \underbrace{\cdots}_{= O(\varepsilon), \text{ καθώς } \varepsilon \to 0^+},$$

άρα

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = O(\varepsilon), \text{ καθώς } \varepsilon \to 0^+, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1.$$

Έτσι, λόγω της (62) έπεται ότι

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha}(t_\alpha) \approx 0, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1, \tag{68}$$

και λόγω της αρχικής συνθήκης του ($SC\alpha_s$) έχουμε τελικά ότι

$$S_\alpha(t_\alpha) \approx \frac{[S]_0}{A_1}, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1.$$

Αν αντικαταστήσουμε την παραπάνω προσεγγιστική ισότητα στην (66β′), τότε η τελευταία γίνεται μια γραμμική διαφορική προσεγγιστική εξίσωση, η λύση της οποίας είναι η

$$C_\alpha(t_\alpha) \approx \frac{(1+\sigma)\,S_\alpha}{1+\sigma S_\alpha} + \left(\frac{[C]_0}{\varepsilon A_1} - \frac{(1+\sigma)\,S_\alpha}{1+\sigma S_\alpha}\right)\exp\left\{-\frac{1+\sigma S_\alpha}{1+\sigma}\,t_\alpha\right\}, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1,$$

δεδομένης της αρχικής συνθήκης του ($SC\alpha_s$). Συνεπώς, η εσωτερική προσέγγιση, $([S]_{\mathrm{in}}, [C]_{\mathrm{in}})$, της λύσης $([S], [C])$ του (SC), δηλ. η προσέγγιση για t για τα οποία ισχύει ότι

$$\boxed{t \asymp t_1},$$

είναι η

$$\boxed{\begin{aligned} &[S]_{\mathrm{in}} \equiv [S]_0, \\ &[C]_{\mathrm{in}} = \frac{A_2[S]_0}{K_{\mathrm{M}} + [S]_0} + \left([C]_0 - \frac{A_2[S]_0}{K_{\mathrm{M}} + [S]_0}\right)\exp\left\{-k_1\left(K_{\mathrm{M}} + [S]_0\right)t\right\}. \end{aligned}}$$

- Για την (67β′) έχουμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \underbrace{\frac{1}{\varepsilon}\left(\underbrace{S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma}C_\alpha}_{=O(1),\ \text{καθώς } \varepsilon\to 0^+}\right)}_{=O\left(\frac{1}{\varepsilon}\right),\ \text{καθώς } \varepsilon\to 0^+}$$

καθώς επίσης

$$\underbrace{\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha}}_{=O(1),\ \text{καθώς } \varepsilon\to 0^+,\ \text{όταν } t_\alpha \asymp 1} = \underbrace{\cdots}_{=O\left(\frac{1}{\varepsilon}\right),\ \text{καθώς } \varepsilon\to 0^+},$$

άρα

$$\underbrace{S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma}C_\alpha}_{=O(\varepsilon),\ \text{καθώς } \varepsilon\to 0^+,\ \text{όταν } t_\alpha \asymp 1}.$$

Έτσι, έπεται ότι

$$\varepsilon\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma}C_\alpha \approx 0, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1, \tag{69}$$

δηλαδή

$$C_\alpha \approx \frac{(1+\sigma)\,S_\alpha}{1+\sigma S_\alpha}, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1.$$

Αν αντικαταστήσουμε την παραπάνω προσεγγιστική ισότητα στην (67α′), τότε η τελευταία γίνεται μια μη γραμμική διαφορική προσεγγιστική εξίσωση χωριζομένων μεταβλητών, δηλαδή

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} \approx -\frac{S_\alpha}{(1+\rho)\,(1+\sigma S_\alpha)}, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1, \tag{70}$$

η λύση της οποίας είναι η (βλ. Άσκηση 73)

$$S_\alpha(t_\alpha) \approx \frac{1}{\sigma} W\left(\sigma\ell \exp\left\{\sigma\ell - \frac{1}{1+\rho}\, t_\alpha\right\}\right), \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1,$$

όπου W η συνάρτηση του Lambert, όπως ήδη έχουμε αναφέρει, και $\ell \geq 0$ μια σταθερά που μένει να προσδιοριστεί. Συνεπώς, η εξωτερική προσέγγιση, $([S]_{\text{out}}, [C]_{\text{out}})$, της λύσης $([S], [C])$ του (*SC*), δηλ. η προσέγγιση για t για τα οποία ισχύει ότι

$$\boxed{t \asymp t_2},$$

είναι η

$$\boxed{\begin{aligned} [S]_{\text{out}} &= K_{\text{M}} W\left(\frac{\ell A_1}{K_{\text{M}}} \exp\left\{\frac{1}{K_{\text{M}}}\left(\ell A_1 - k_2 A_2 t\right)\right\}\right), \\ [C]_{\text{out}} &= \frac{A_2 W\left(\frac{\ell A_1}{K_{\text{M}}} \exp\left\{\frac{1}{K_{\text{M}}}\left(\ell A_1 - k_2 A_2 t\right)\right\}\right)}{1 + W\left(\frac{\ell A_1}{K_{\text{M}}} \exp\left\{\frac{1}{K_{\text{M}}}\left(\ell A_1 - k_2 A_2 t\right)\right\}\right)}. \end{aligned}}$$

Πώς θα βρούμε μια *ολική/ομοιόμορφη* προσέγγιση της λύσης $([S], [C])$ του (*SC*) από τις επιμέρους προσεγγίσεις $([S]_{\text{in}}, [C]_{\text{in}})$ και $([S]_{\text{out}}, [C]_{\text{out}})$; Καταρχάς, επιλέγοντας την *ενδιάμεση* των t_1 και t_2 χρονική κλίμακα ως

$$t_{\text{int}} := \frac{t_1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}} \in (t_1, t_2),$$

δηλ. επιλέγοντας την χρονική κλίμακα στο *στρώμα επικάλυψης*, βρίσκουμε εύκολα ότι το κοινό όριο που προκύπτει από την *συνθήκη συναρμογής* των δύο επιμέρους λύσεων θα πρέπει να είναι το

$$L := \left([S]_0, \frac{A_2 [S]_0}{K_{\text{M}} + [S]_0}\right).$$

Συνεπώς

$$\ell = \frac{[S]_0}{A_1}$$

και άρα μια ομοιόμορφη προσέγγιση, $([S]_{\text{un}}, [C]_{\text{un}})$, της $([S], [C])$ είναι η

$$([S]_{\text{un}}, [C]_{\text{un}}) = ([S]_{\text{in}}, [C]_{\text{in}}) + ([S]_{\text{out}}, [C]_{\text{out}}) - L,$$

δηλαδή, αναλυτικότερα, η

$$\boxed{\begin{aligned} [S]_{\text{un}} &= K_{\text{M}} W\left(\frac{[S]_0}{K_{\text{M}}} \exp\left\{\frac{1}{K_{\text{M}}}\left([S]_0 - k_2 A_2 t\right)\right\}\right), \\ [C]_{\text{un}} &= \frac{A_2 W\left(\frac{[S]_0}{K_{\text{M}}} \exp\left\{\frac{1}{K_{\text{M}}}\left([S]_0 - k_2 A_2 t\right)\right\}\right)}{1 + W\left(\frac{[S]_0}{K_{\text{M}}} \exp\left\{\frac{1}{K_{\text{M}}}\left([S]_0 - k_2 A_2 t\right)\right\}\right)} + \left([C]_0 - \frac{A_2 [S]_0}{K_{\text{M}} + [S]_0}\right) \exp\left\{-k_1 \left(K_{\text{M}} + [S]_0\right) t\right\}. \end{aligned}}$$

Άσκηση 73. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της επίλυσης της διαφορικής εξίσωσης στην (70) μέσω χωρισμού μεταβλητών.*

Άσκηση 74. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της συναρμογής των επιμέρους προσεγγιστικών λύσεων του (SC), υπό την ισχύ της (sQSSA).*

Άσκηση 75. *Αντί της προσέγγισης ελεύθερου υποστρώματος, όπου μελετήθηκε η δυναμική της συγκέντρωσης του ελεύθερου/αδέσμευτου υποστρώματος, $[S]$, αντιμετωπίστε το (SC) μέσω της προσέγγισης ολικού υποστρώματος, όπου μελετάται η δυναμική της συγκέντρωσης του ολικού υποστρώματος, $[T]$, όπως αυτή ορίστηκε στην (49). Συγκεκριμένα:*

1. *Τροποποιήστε το (56) έτσι ώστε οι εξαρτημένες μεταβλητές να είναι πλέον οι $[T]$ και $[C]$, και θεωρείστε το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy.*
2. *Επιλύστε προσεγγιστικά το παραπάνω θεωρούμενο πρόβλημα υπό την ισχύ της (sQSSA).*
3. *Συγκρίνετε τα αποτελέσματά σας με τα αντίστοιχα της προσέγγισης ελεύθερου υποστρώματος.*

Αντίστροφη υπόθεση της σχεδόν σταθερής κατάστασης. Η αντίστροφη υπόθεση της σχεδόν σταθερής κατάστασης είναι η εξής:

$$\boxed{A_1 > 0 \text{ και } A_2 \gg K_{\mathrm{M}} + A_1}, \tag{$rQSSA$}$$

ή, ισοδύναμα,

$$A_1 > 0,\ A_2 \gg K_{\mathrm{M}} \text{ και } A_2 \gg A_1,$$

και υπό την ισχύ αυτής μελετάμε το πρόβλημα (SC). Παρατηρούμε ότι η μεγάλη ανισότητα της ($rQSSA$) είναι η αντίστροφη της αντίστοιχης της ($sQSSA$), εξ ου και η ονομασία της πρώτης. Με χρήση αποκλειστικά της ($rQSSA$) θα δείξουμε ότι:

1. Το πρόβλημα (SC) έχει εγγενώς δύο χρονικές κλίμακες τις οποίες και θα υπολογίσουμε. Συγκεκριμένα, εκτός μιας μικρής αρχικής χρονικής διάρκειας όπου η ενζυμική αντίδραση με χημική εξίσωση την (35) εξελίσσεται με ταχύτητα υ που παρουσιάζει κατά προσέγγιση γραμμική συμπεριφορά ως προς την $[S]$ και συγκεκριμένα $\upsilon \approx k_1 A_2 [S]$ όπως στην (47), κατά την υπόλοιπη χρονική διάρκειά της η ενζυμική αντίδραση δεν εξελίσσεται, δηλαδή $\upsilon \approx 0$.

2. Υπάρχει μια καλή ολική προσέγγιση της λύσης του (SC) σε κλειστή μορφή την οποία και θα υπολογίσουμε.

Κατά τα γνωστά, επιλέγουμε τις αδιάστατες εξαρτημένες μεταβλητές ως

$$S_\alpha(t_\alpha) := \frac{1}{A_1}[S]\left(\frac{t}{t_*}\right) \text{ και } C_\alpha(t_\alpha) := \frac{1}{A_4}[C]\left(\frac{t}{t_*}\right),$$

όπου έχουμε επιλέξει μια αυθαίρετη, προς ώρας, χρονική κλίμακα $t_* > 0$ για την αδιαστατοποίηση. Παρατηρούμε, όμως, ότι δεδομένης της ($rQSSA$) έπεται από την (60) ότι

$$\boxed{A_4 = A_1}$$

και

$$C_\alpha(t_\alpha) = \frac{1}{A_1}[C]\left(\frac{t}{t_*}\right).$$

Ένα πρώτο συμπέρασμα είναι ότι η ενδεχόμενη μεταβολή της $[S]$ είναι συγκρίσιμη της αντίστοιχης της $[C]$. Θέτουμε

$$0 \overset{(rQSSA)}{<} \eta := \frac{A_1}{A_2} < \frac{K_{\mathrm{M}} + A_1}{A_2} = \frac{1}{\varepsilon} \overset{(rQSSA)}{\ll} 1, \tag{71}$$

όπου ε όπως στην (61), δηλαδή, ισοδύναμα

$$0 < \eta < \frac{1}{\varepsilon} \approx 0, \tag{72}$$

και έτσι το (56) θα πάρει την ακόλουθη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \frac{k_1 (K_{\mathrm{M}} + A_1) A_2}{A_1} t_* \left(-\frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha + \frac{\eta\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha + \frac{\eta\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha\right) \tag{73α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \frac{k_1 (K_{\mathrm{M}} + A_1) A_2}{A_1} t_* \left(\frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha - \frac{\eta\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha - \frac{\eta}{1+\sigma} C_\alpha\right), \tag{73β′}$$

όπου σ και ρ όπως στην (64).

Επίσης κατά τα γνωστά, παρατηρώντας το (73), ορίζουμε

$$\frac{A_1}{k_1 (K_{\mathrm{M}} + A_1) A_2} =: t_1 \overset{(71)}{\ll} \frac{t_1}{\eta} = \frac{1}{k_1 (K_{\mathrm{M}} + A_1)} =: t_2, \tag{74}$$

για να συμπεράνουμε ότι

$$t_* = t_1 \Rightarrow \frac{k_1 (K_{\mathrm{M}} + A_1) A_2}{A_1} t_* = 1 \text{ και } t_* = t_2 \Rightarrow \frac{k_1 (K_{\mathrm{M}} + A_1) A_2}{A_1} t_* = \frac{1}{\eta},$$

και έτσι το (73) να πάρει τις εξής μορφές:

- Αν $\boxed{t_\alpha = \dfrac{t}{t_1}}$, τότε

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = -\frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha + \frac{\eta\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha + \frac{\eta\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)}C_\alpha \tag{75α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha - \frac{\eta\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha - \frac{\eta}{1+\sigma}C_\alpha. \tag{75β′}$$

- Αν $\boxed{t_\alpha = \dfrac{t}{t_2}}$, τότε

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = -\frac{\sigma}{\eta(1+\sigma)}S_\alpha + \frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha + \frac{\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)}C_\alpha \tag{76α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \frac{\sigma}{\eta(1+\sigma)}S_\alpha - \frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha C_\alpha - \frac{1}{1+\sigma}C_\alpha. \tag{76β′}$$

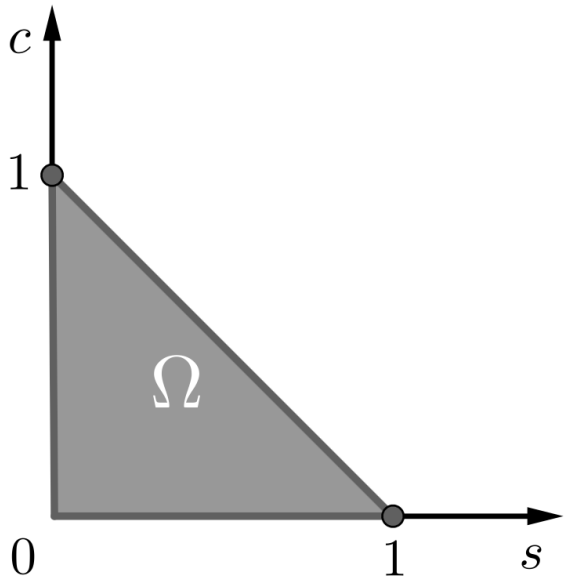
Θέτοντας

$$\Omega := \left\{(s,c) \in [0,1]^2 \,\middle|\, s + c \le 1\right\},$$

η αδιαστοποιημένη εκδοχή του (SC) θα έχει ως εξής:

Με δεδομένα $[S]_0, [C]_0, [P]_0 \ge 0$ και $\eta > 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $(S_\alpha, C_\alpha) \colon \mathcal{I} \to \Omega$, τέτοια ώστε η (S_α, C_α) να ικανοποιεί τόσο το (75) αν $t_\alpha = \frac{t}{t_1}$ ή το (76) αν $t_\alpha = \frac{t}{t_2}$ στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $(S_\alpha, C_\alpha) = \left(\frac{[S]_0}{A_1}, \frac{[C]_0}{A_1}\right)$ για $t_\alpha = 0$. ($SC\alpha_r$)

Μελετάμε ξεχωριστά την κάθε μία από τις δύο εκδοχές του ($SC\alpha_r$):



Σχήμα 66: Το εφικτό σύνολο Ω του ($SC\alpha_r$).

- Από την (75α′), η οποία λόγω της (72) θα πάρει την προσεγγιστική γραμμική μορφή

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} \approx -\frac{\sigma}{1+\sigma}S_\alpha, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1, \tag{77}$$

θα πάρουμε ότι, λόγω της αρχικής συνθήκης του ($SC\alpha_r$), ότι

$$S_\alpha(t_\alpha) \approx \frac{[S]_0}{A_1}\exp\left\{-\frac{\sigma}{1+\sigma}t_\alpha\right\}, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1.$$

Αν αντικαταστήσουμε την παραπάνω προσεγγιστική ισότητα στην (75β′), η οποία θα έχει πλέον την προσεγγιστική μορφή

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} \approx \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1,$$

τότε θα πάρουμε ότι

$$C_\alpha(t_\alpha) \approx \frac{[C]_0}{A_1} + \frac{[S]_0}{A_1}\left(1 - \exp\left\{-\frac{\sigma}{1+\sigma}\, t_\alpha\right\}\right), \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1,$$

δεδομένης της αρχικής συνθήκης του ($SC\alpha_r$). Συνεπώς, η προσέγγιση στο εσωτερικό στρώμα, $([S]_{\mathrm{in}}, [C]_{\mathrm{in}})$, της $([S], [C])$ είναι η

$$\boxed{\begin{aligned} [S]_{\mathrm{in}} &= [S]_0 \exp\{-k_1 A_2 t\}, \\ [C]_{\mathrm{in}} &= [C]_0 + [S]_0 \left(1 - \exp\{-k_1 A_2 t\}\right). \end{aligned}}$$

- Από την (76α′) έχουμε ότι

$$\eta\left(\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} - \frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha C_\alpha - \frac{\rho}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha\right) = -\frac{\sigma}{1+\sigma} S_\alpha \approx 0, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1, \tag{78}$$

δηλαδή

$$S_\alpha(t_\alpha) \approx 0, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1,$$

άρα

$$\frac{\mathrm{d}S_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha}(t_\alpha) \approx 0, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1.$$

Αν αντικαταστήσουμε την παραπάνω προσεγγιστική ισότητα στο άθροισμα των (76α′) και (76β′), τότε από αυτό προκύπτει η παρακάτω γραμμική διαφορική προσεγγιστική εξίσωση

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} \approx -\frac{1}{(1+\rho)(1+\sigma)} C_\alpha, \text{ όταν } t_\alpha \asymp 1,$$

η λύση της οποίας είναι η

$$C_\alpha(t_\alpha) \approx \ell \exp\left\{-\frac{1}{(1+\rho)(1+\sigma)}\, t_\alpha\right\}, \text{ όπου } t_\alpha \asymp 1,$$

όπου $\ell \geq 0$ μια σταθερά που μένει να προσδιοριστεί. Συνεπώς, η προσέγγιση στο εξωτερικό στρώμα, $([S]_{\mathrm{out}}, [C]_{\mathrm{out}})$, της $([S], [C])$ είναι η

$$\boxed{\begin{aligned} [S]_{\mathrm{out}} &\equiv 0, \\ [C]_{\mathrm{out}} &= \ell A_1 \exp\{-k_2 t\}. \end{aligned}}$$

Τέλος, από την συνθήκη συναρμογής βρίσκουμε ότι

$$\ell = \frac{[S]_0}{A_1} + \frac{[C]_0}{A_1}$$

καθώς επίσης ότι η ομοιόμορφη προσέγγιση, $([S]_{\mathrm{un}}, [C]_{\mathrm{un}})$, της $([S], [C])$ είναι η

$$\boxed{\begin{aligned} [S]_{\mathrm{un}} &= [S]_0 \exp\{-k_1 A_2 t\}, \\ [C]_{\mathrm{un}} &= [C]_0 \exp\{-k_2 t\} + [S]_0 \left(\exp\{-k_2 t\} - \exp\{-k_1 A_2 t\}\right). \end{aligned}}$$

Άσκηση 76. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της συναρμογής των επιμέρους προσεγγιστικών λύσεων του (SC), υπό την ισχύ της (rQSSA).*

Άσκηση 77. *Επιλύστε το πρόβλημα Cauchy της προσέγγισης ολικού υποστρώματος στην Άσκηση 75 υπό την ισχύ της (rQSSA) αυτή την φορά, και συγκρίνετε τα αποτελέσματά σας με τα αντίστοιχα της προσέγγισης ελευθέρου υποστρώματος.*

Συμπεράσματα. Δεδομένης της (*sQSSA*) υπάρχει $t_1 > 0$ τέτοιο ώστε

$$\frac{\mathrm{d}\,[S]}{\mathrm{d}t}(t) \approx 0, \text{ όταν } t \asymp t_1,$$

το οποίο προκύπτει άμεσα από την (68), όπως επίσης ότι υπάρχει $t_2 \gg t_1$ τέτοιο ώστε

$$\frac{\mathrm{d}\,[C]}{\mathrm{d}t}(t) \approx 0, \text{ όταν } t \asymp t_2,$$

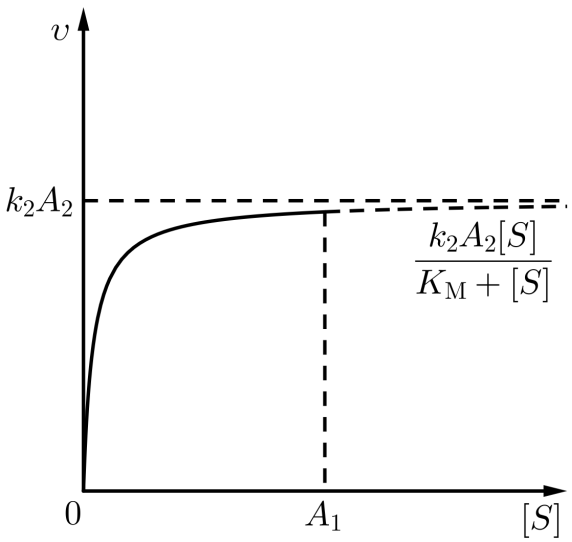
το οποίο προκύπτει με την σειρά του από την (69). Μάλιστα, λόγω της (70) ισχύει ότι

$$\frac{\mathrm{d}\,[S]}{\mathrm{d}t} \approx -\frac{k_2 A_2\,[S]}{K_\mathrm{M} + [S]}, \text{ όταν } t \asymp t_2.$$

Συμπεραίνουμε, έτσι, ότι

$$\upsilon \approx \begin{cases} 0, & \text{όταν } t \asymp t_1 \\ \dfrac{k_2 A_2\,[S]}{K_\mathrm{M} + [S]}, & \text{όταν } t \asymp t_2, \end{cases}$$

όπου υ η ταχύτητα της χημικής αντίδρασης με χημική εξίσωση την (35), δηλ. μη τετριμμένη κινητική εμφανίζεται μόνο στο εξωτερικό στρώμα. Η παραπάνω προσεγγιστική ισότητα για t συγκρίσιμα με t_2 δεν είναι άλλη από την προσέγγιση των Michaelis-Menten για την κινητική της προαναφερόμενης χημικής αντίδρασης, όπως αναφέραμε ήδη στην (42), και απεικονίζεται στο Σχήμα 67.



Σχήμα 67: Προσέγγιση για την κινητική της χημικής αντίδρασης (35) υπό την ισχύ της (*sQSSA*), για χρόνους συγκρίσιμους με t_2.

Επιπλέον, δεδομένης της (*rQSSA*) υπάρχει $t_1 > 0$ τέτοιο ώστε

$$\frac{\mathrm{d}\,[S]}{\mathrm{d}t} \approx -k_1 A_2\,[S]\,, \text{ όταν } t \asymp t_1,$$

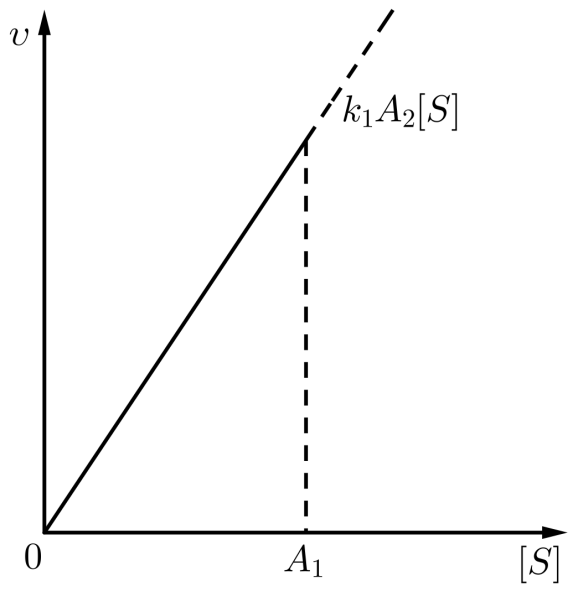
το οποίο προκύπτει άμεσα από την (77), όπως επίσης ότι υπάρχει $t_2 \gg t_1$ τέτοιο ώστε

$$\frac{\mathrm{d}\,[S]}{\mathrm{d}t}(t) \approx [S]\,(t) \approx 0, \text{ όταν } t \asymp t_2,$$

το οποίο προκύπτει με την σειρά του από την (78). Συμπεραίνουμε, έτσι, ότι

$$\upsilon \approx \begin{cases} k_1 A_2\,[S]\,, & \text{όταν } t_\alpha \asymp t_1 \\ 0, & \text{όταν } t_\alpha \asymp t_2, \end{cases}$$

δηλ. μη τετριμμένη κινητική εμφανίζεται αυτή την φορά μόνο στο εσωτερικό στρώμα, η οποία και απεικονίζεται στο Σχήμα 68.



Σχήμα 68: Προσέγγιση για την κινητική της χημικής αντίδρασης (35) υπό την ισχύ της (*rQSSA*), για χρόνους συγκρίσιμους με t_1.

Σημειώνουμε ότι παρόλο που για την ανάλυση της (*rQSSA*) χρησιμοποιήθηκε άμεσα η $0 < \eta \approx 0$, δηλαδή η

$$A_1 \ll A_2,$$

εντούτοις και η

$$K_{\mathrm{M}} \ll A_2,$$

αν και - τρόπον τινά - «κρυφή», αφού δεν εμφανίζεται άμεσα στις αδιαστατοποιημένες εξισώσεις (75) και (76), παίζει ουσιαστικό ρόλο για τον διαχωρισμό της (*rQSSA*) από την (*sQSSA*). Πράγματι, έστω ότι

$$K_{\mathrm{M}} \not\ll A_2,$$

δηλαδή

$$K_{\mathrm{M}} \gg A_2 \text{ ή } K_{\mathrm{M}} \asymp A_2.$$

Τότε, δεδομένης της $A_1 \ll A_2$, καταλήγουμε ότι

$$\begin{cases} A_2 \ll K_{\mathrm{M}} + A_1, & \text{αν } K_{\mathrm{M}} \gg A_2 \gg A_1, \text{ ή} \\ A_2 \asymp K_{\mathrm{M}} + A_1, & \text{αν } K_{\mathrm{M}} \asymp A_2 \gg A_1. \end{cases}$$

Στην πρώτη περίπτωση ισχύει η (*sQSSA*), ενώ στην δεύτερη δεν ισχύει καμία από τις (*sQSSA*) και (*rQSSA*).

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 69 και στο Σχήμα 70, προς επαλήθευση των συμπερασμάτων μας.

Για τις αριθμητικές τιμές των σταθερών και των αρχικών συνθηκών υπό την ισχύ της (*sQSSA*) ακολουθούμε την εργασία του Segel, 1988, όπως φαίνεται στον παρακάτω πίνακα.

Παράμετρος	Τιμή	Μονάδες μέτρησης
k_{-1}	25	s^{-1}
k_1	$4 \cdot 10^6$	$M^{-1}s^{-1}$
k_2	15	s^{-1}
$[S]_0$	10^{-5}	M
$[E]_0$	10^{-8}	M
$[C]_0$	0	M
$[P]_0$	0	M

Υπολογίζουμε

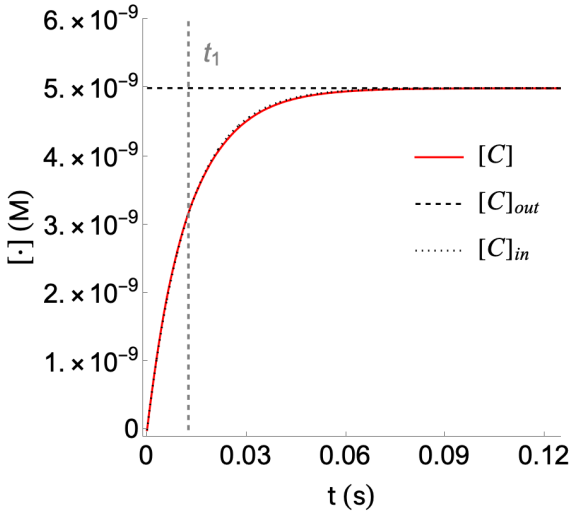
$$K_{\mathrm{M}} = [S]_0 = A_1 \text{ και } A_2 = [E]_0 = 10^{-3}[S]_0 = 10^{-3}A_1,$$

δηλαδή

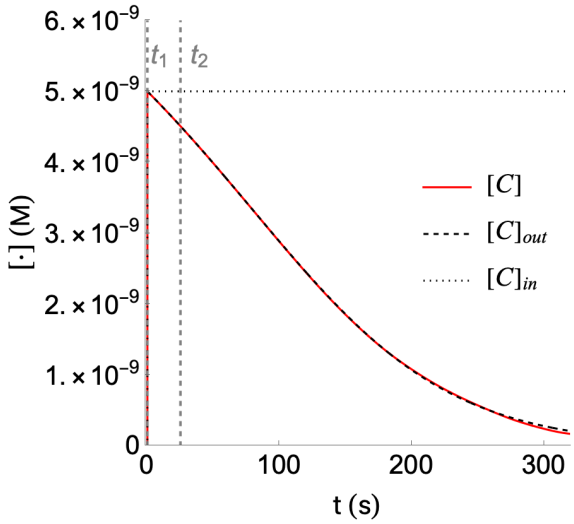
$$\varepsilon = 5 \cdot 10^{-4}$$

και

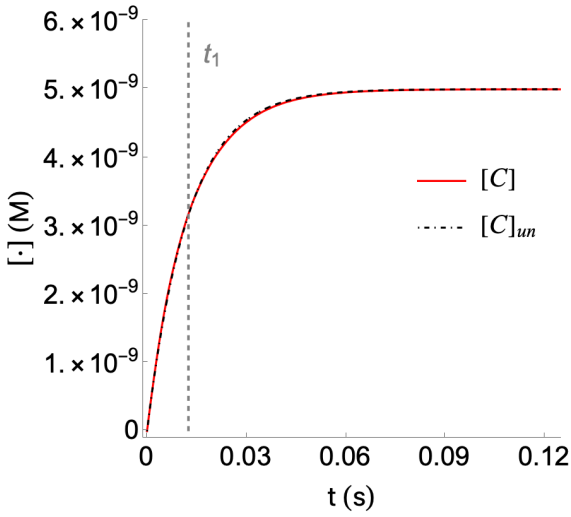
$$t_1 = 1,25 \cdot 10^{-2}s \text{ και } t_2 = 25s.$$



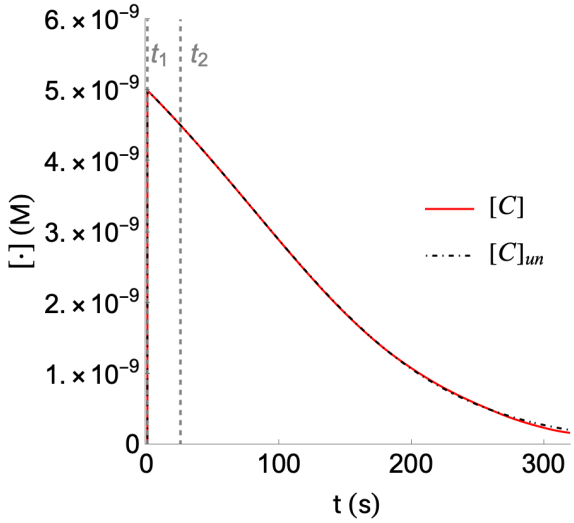
(α′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την εσωτερική και εξωτερική προσέγγιση, στο εσωτερικό στρώμα.



(β′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την εσωτερική και εξωτερική προσέγγιση, στο εξωτερικό στρώμα.



(γ′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την ομοιόμορφη προσέγγιση, στο εσωτερικό στρώμα.



(δ′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την ομοιόμορφη προσέγγιση, στο εξωτερικό στρώμα.

Σχήμα 69: Σύγκριση του αποτελέσματος της αριθμητικής επίλυσης του (*SC*) υπό την ισχύ της (*sQSSA*) (όντως υπάρχουν δύο διακεκριμένες φάσεις εξέλιξης του φαινομένου), με τις αντίστοιχες αναλυτικές προσεγγίσεις (εσωτερική, εξωτερική και ομοιόμορφη).

Για τις αριθμητικές τιμές των σταθερών και των αρχικών συνθηκών υπό την ισχύ της (*rQSSA*), αυτή την φορά, τροποποιούμε αντίστοιχα τον προηγούμενο πίνακα, όπως φαίνεται παρακάτω.
Υπολογίζουμε

$$K_{\mathrm{M}} = [S]_0 = A_1 \text{ και } A_2 = [E]_0 = 10^{3}[S]_0 = 10^{3}A_1,$$

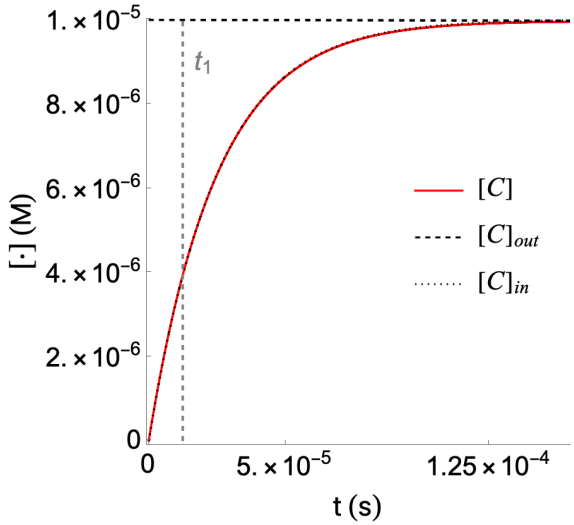
δηλαδή

$$\varepsilon = 500, \ \frac{1}{\varepsilon} = 2 \cdot 10^{-3} \text{ και } \eta = 10^{-3}$$

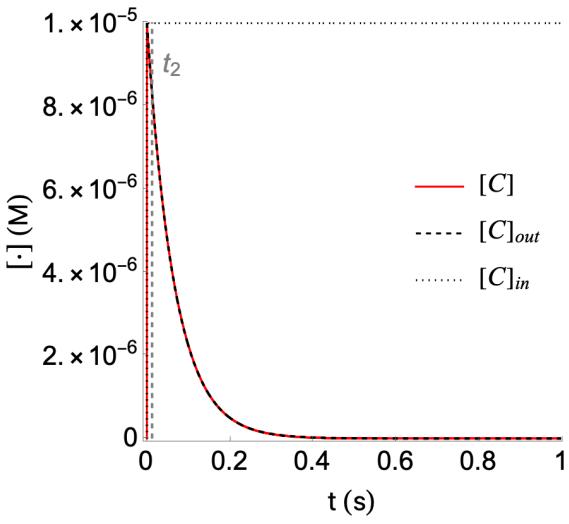
Παράμετρος	Τιμή	Μονάδες μέτρησης
k_{-1}	25	s^{-1}
k_1	$4 \cdot 10^6$	$M^{-1}s^{-1}$
k_2	15	s^{-1}
$[S]_0$	10^{-5}	M
$[E]_0$	10^{-2}	M
$[C]_0$	0	M
$[P]_0$	0	M

και

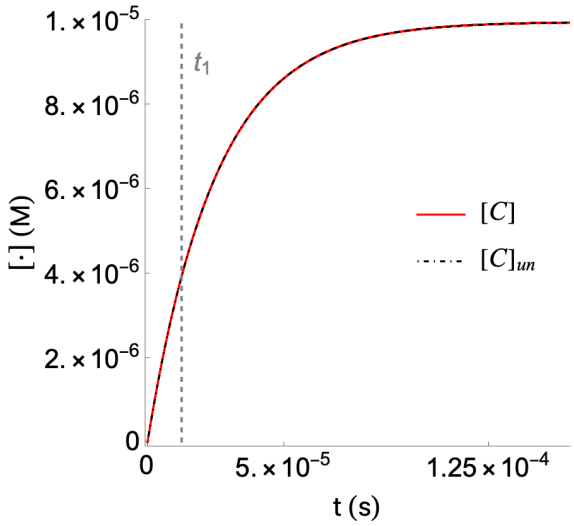
$$t_1 = 1,25 \cdot 10^{-5} s \text{ και } t_2 = 1,25 \cdot 10^{-2} s.$$



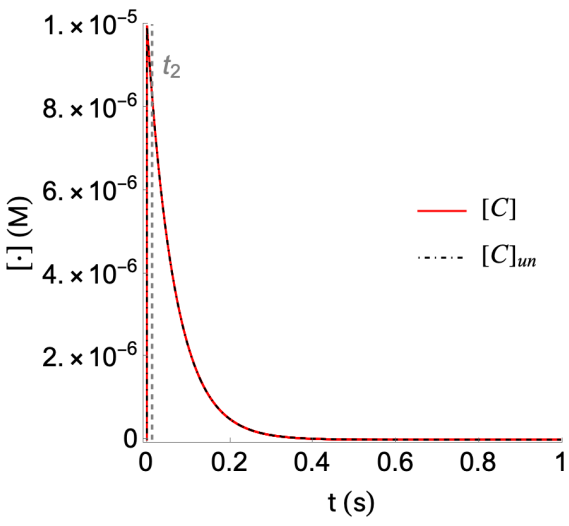
(α′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την εσωτερική και εξωτερική προσέγγιση, στο εσωτερικό στρώμα.



(β′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την εσωτερική και εξωτερική προσέγγιση, στο εξωτερικό στρώμα.



(γ′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την ομοιόμορφη προσέγγιση, στο εσωτερικό στρώμα.



(δ′) Αριθμητική προσέγγιση σε σύγκριση με την ομοιόμορφη προσέγγιση, στο εξωτερικό στρώμα.

Σχήμα 70: Σύγκριση του αποτελέσματος της αριθμητικής επίλυσης του (SC) υπό την ισχύ της ($rQSSA$) αυτή την φορά (όντως υπάρχουν, και τώρα, δύο διακεκριμένες φάσεις εξέλιξης του φαινομένου), με τις αντίστοιχες αναλυτικές προσεγγίσεις (εσωτερική, εξωτερική και ομοιόμορφη).

Τέλος, σημειώνουμε ότι για λόγους συμπαγούς παρουσίασης των αποτελεσμάτων επιλέχθηκε μόνο

το $[C]$ στα παραπάνω σχήματα. Ανάλογα συμπεράσματα μπορούν να εξαχθούν με τον ίδιο τρόπο και για τις άλλες εξαρτημένες μεταβλητές.

***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

Τοπικά προσεγγιστικές λύσεις. Δεδομένων δύο διακεκριμένων χρονικών κλιμάκων

$$0 < t_1 \ll t_2$$

εντός του S_1 ενός (πC), το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική θετικά ολική λύση, $y(\cdot, y_0)$, όπου $t_1, t_2 \in \mathrm{Dom}(y)$, καθώς επίσης και ενός $y_0 \in S_2$, έχουμε τα εξής (βλ. Σχήμα 71):

1. Η περιοχή γύρω από το t_1 (t_2), για κάθε t εντός της οποίας θεωρείται ότι

$$t \asymp t_1 \ (t \asymp t_2),$$

λέγεται *εσωτερικό (εξωτερικό) στρώμα/χωρίο*.

2. Μια προσέγγιση της λύσης εντός του εσωτερικού (εξωτερικού) στρώματος, y_{in} (y_{out}), λέγεται *εσωτερική (εξωτερική)*. Μια προσέγγιση της λύσης εντός τόσο του εσωτερικού όσο και του εξωτερικού στρώματος λέγεται *ολική/ομοιόμορφη*. Το στρώμα το οποίο έχει πολύ μικρότερο εύρος σε σύγκριση με το άλλο, λέγεται *οριακό/συνοριακό*.

3. Η περιοχή μεταξύ των t_1 και t_2, στην οποία τέμνονται το εσωτερικό και το εξωτερικό στρώμα, λέγεται *στρώμα/περιοχή επικάλυψης*.

4. Μια χρονική κλίμακα, t_{int}, τέτοια ώστε

   i. να βρίσκεται μεταξύ των t_1 και t_2, δηλ.

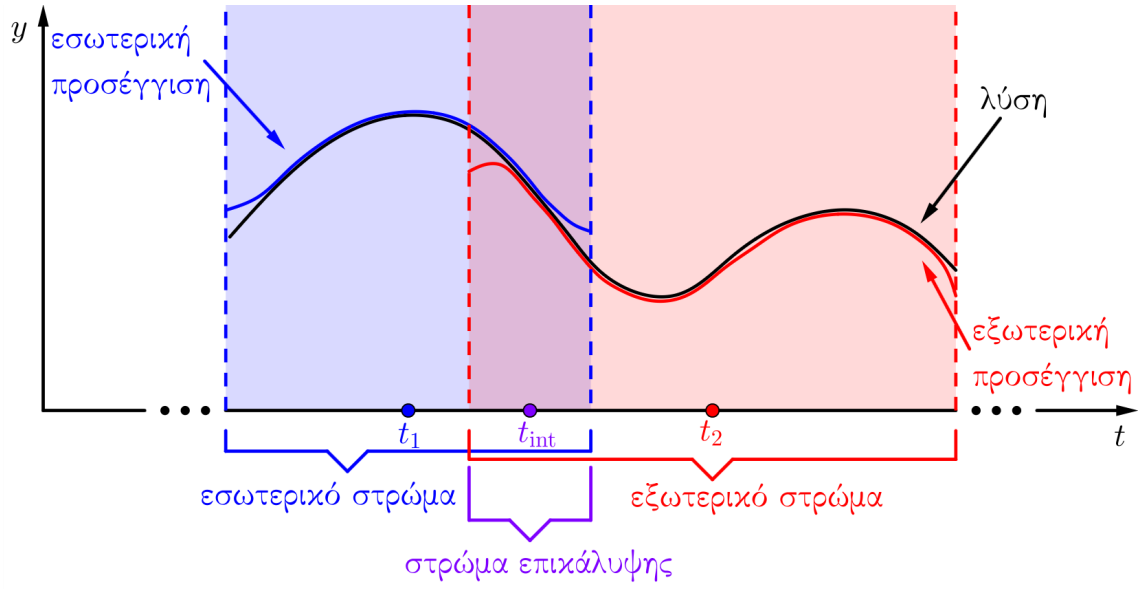
   $$t_1 < t_{\mathrm{int}} < t_2$$

   και

   ii. για κάθε t εντός του χωρίου επικάλυψης να θεωρείται ότι

   $$t \asymp t_{\mathrm{int}},$$

   λέγεται *ενδιάμεση*.



Σχήμα 71: Βασικές έννοιες κατά την μελέτη τοπικά προσεγγιστικών λύσεων.

Συναρμογή προσεγγιστικών λύσεων. Δεδομένων μιας εσωτερικής και μιας εξωτερικής προσέγγισης, ψάχνουμε πώς θα τις *συναρμόσουμε* στο στρώμα επικάλυψής τους; Με τον όρο *συναρμογή* δεν εννοούμε την συνεχή συρραφή των δύο προσεγγίσεων σε κάποιο σημείο του στρώματος επικάλυψης, αλλά της εύρεσης ενός κοινού τους ορίου εντός του στρώματος αυτού και την κατάλληλη αξιοποίησή του για την εύρεση μια ομοιόμορφης προσέγγισης. Κομβικό ρόλο στην παραπάνω διαδικασία παίζει μια συνθήκη, γνωστή ως *συνθήκη συναρμογής*.

ΑΛΓΟΡΙΘΜΟΣ ΣΥΝΑΡΜΟΓΗΣ

Έστω δύο διακεκριμένες χρονικές κλίμακες

$$0 < t_1 \ll t_2 = \frac{t_1}{\varepsilon}, \text{ όπου } 0 < \varepsilon \ll 1 \Leftrightarrow 0 < \varepsilon \approx 0,$$

εντός του S_1 ενός (πC), το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική θετικά ολική λύση, $y(\cdot, y_0)$, όπου $t_1, t_2 \in \mathrm{Dom}(y)$, καθώς επίσης και ενός $y_0 \in S_2$. Έστω, επίσης, οι αντίστοιχες προσεγγίσεις της λύσης, η εσωτερική, y_{in}, και η εξωτερική, y_{out}.
Ο αλγόριθμος συναρμογής των δύο αυτών προσεγγίσεων έχει ως εξής:

1. Επιλογή της ενδιάμεσης χρονικής κλίμακας, t_{int}, ως

$$t_{\mathrm{int}} := \frac{t_1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}},$$

καθώς η τάξη μεγέθους του $\frac{1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}}$ βρίσκεται ανάμεσα στις αντίστοιχες τάξεις των 1 και $\frac{1}{\varepsilon}$.

2. Γραφή τόσο της εσωτερικής όσο και της εξωτερικής προσέγγισης στο στρώμα επικάλυψης, δηλ.

$$\forall t \asymp t_{\mathrm{int}},$$

ως

$$y_{\mathrm{in}}(t) = y_{\mathrm{in}}\left(\frac{t_1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}} t_\alpha\right)$$
$$y_{\mathrm{out}}(t) = y_{\mathrm{out}}\left(\frac{t_1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}} t_\alpha\right),$$

όπου

$$\frac{t}{t_{\mathrm{int}}} =: t_\alpha \asymp 1.$$

3. Επιβολή της συνθήκης συναρμογής, δηλ.

$$\lim_{\substack{\varepsilon \to 0^+, \\ t_\alpha \text{ σταθ.}}} y_{\mathrm{in}}\left(\frac{t_1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}} t_\alpha\right) = \lim_{\substack{\varepsilon \to 0^+, \\ t_\alpha \text{ σταθ.}}} y_{\mathrm{out}}\left(\frac{t_1}{\varepsilon^{\frac{1}{2}}} t_\alpha\right) =: L.$$

4. Εξαγωγή της ομοιόμορφης προσέγγισης, y_{un}, ως

$$y_{\mathrm{un}}(t) := y_{\mathrm{in}}(t) + y_{\mathrm{out}}(t) - L, \text{ για κάθε } t \asymp t_1 \text{ ή } t \asymp t_2.$$

Σημειώνουμε την προφανή παραλλαγή του παραπάνω αλγόριθμου: Αν, ισοδύναμα, θεωρήσουμε ότι

$$0 < \varepsilon t_2 = t_1 \ll t_2 \text{ και άρα } t_{\mathrm{int}} := \varepsilon^{\frac{1}{2}} t_1,$$

τότε η συνθήκη συναρμογής παίρνει την μορφή

$$\lim_{\substack{\varepsilon \to 0^+, \\ t_\alpha \text{ σταθ.}}} y_{\mathrm{in}}\left(\varepsilon^{\frac{1}{2}} t_2 t_\alpha\right) = \lim_{\substack{\varepsilon \to 0^+, \\ t_\alpha \text{ σταθ.}}} y_{\mathrm{out}}\left(\varepsilon^{\frac{1}{2}} t_2 t_\alpha\right) =: L.$$

Διάλεξη 10

Περίγραμμα Διάλεξης

1. ***Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας*:**

   Μοντέλα αυτοκατάλυσης:

   (α′) Πρώτος μηχανισμός Lotka

   (β′) Μοντέλο Higgins-Sel'kov

   (γ′) Μοντέλο Sel'kov

2. ***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

   Ύπαρξη περιοδικών λύσεων με χρήση χωρίων παγίδευσης

Στοιχεία Μαθηματικής Βιολογίας:

Μοντέλα αυτοκατάλυσης. Εδώ μελετάμε μοντέλα αυτοκαταλυόμενων χημικών αντιδράσεων, δηλαδή χημικών αντιδράσεων όπου, σε κάποια συνιστώσα χημική αντίδραση του μηχανισμού τους, ένα από τα προϊόντα δρα ως καταλύτης για την ίδια ή διαφορετική συνιστώσα.

Οι αυτοκαταλυόμενες χημικές αντιδράσεις εμφανίζονται συχνά κατά την μερική/τμηματική μελέτη των μεταβολικών μονοπατιών, είναι καλώς μελετημένες ήδη από το δεύτερο μισό του 20ου αιώνα και γνωστές για την πολυποίκιλη συμπεριφορά των λύσεών τους και ιδίως για τις *ταλαντώσεις (oscillation)* που οι τελευταίες εμφανίζουν, και συγκεκριμένα για την εμφάνιση εστιών, κλειστών τροχιών και οριακών κύκλων στα αντίστοιχα διαγράμματα φάσης. Η ιδέα της διατήρησης ανανεώσιμου μεταβολισμού μέσω της εμφάνισης περιοδικού μοτίβου στις συγκεντρώσεις των υπό μελέτη χημικών ενώσεων είναι που κάνει αυτά τα μοντέλα αξιοσημείωτα. Σημειώνουμε ότι περιοδικά μοτίβα έχουν παρατηρηθεί και στο εργαστήριο, για χημικές αντιδράσεις που δεν άπτονται της Βιοχημείας, όπως για παράδειγμα η Belouzov-Zhabotinsky, η Briggs-Rauscher και η Bray-Liebhafsky.

Πρώτος μηχανισμός Lotka. Όπως ήδη αναφέραμε κατά την εισαγωγή του (*PP*), το 1910 ο Lotka πρότεινε (για την ακρίβεια, υπονόησε) έναν μηχανισμό, τον αναφερόμενο και ως πρώτο μηχανισμό Lotka, ως ένα απλό βασικό χημικό μοντέλο αυτοκατάλυσης, και συγκεκριμένα τον

$$\begin{aligned} &\overset{k_0}{\dashrightarrow} A \text{ (εισροή)} \\ A + C &\xrightarrow{k_1} 2C \text{ (αυτοκατάλυση)} \\ C &\xrightarrow{k_2} B \text{ (φθορά του «αυτοκαταλύτη»)}, \end{aligned} \tag{79}$$

για σταθερή εισροή $k_0 > 0$. Αξιοποιώντας τον μηχανισμό (79) με τον τρόπο που έχουμε ήδη παρουσιάσει, καταλήγουμε στις εξισώσεις

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} &= k_0 - k_1[A][C]\\ \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} &= k_1[A][C] - k_2[C]\\ \frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t} &= k_2[C],\end{aligned}$$

ή, ισοδύναμα και απλούστερα, στο σύστημα

$$\frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} = k_0 - k_1[A][C] \tag{80α'}$$

$$\frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} = k_1[A][C] - k_2[C]. \tag{80β'}$$

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy για το παραπάνω μοντέλο είναι το εξής:

Με δεδομένα $[A]_0, [C]_0 \geq 0$, αναζητούμε διάστημα $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ με $0 \in \mathcal{I}$ και συνάρτηση $([A],[C]) : \mathcal{I} \to [0,\infty)^2$, τέτοια ώστε η $([A],[C])$ να ικανοποιεί τόσο το (80) στο $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ όσο και την $([A],[C]) = ([A]_0,[C]_0)$ για $t = 0$. (L1)

Σημεία ισορροπίας. Εύκολα μπορούμε να συμπεράνουμε ότι το

$$\left(\frac{k_2}{k_1}, \frac{k_0}{k_2}\right)$$

είναι το μοναδικό σημείο ισορροπίας του (L1).

Το αδιάστατο πρόβλημα. Για να διευκολύνουμε την ανάλυση μας, αδιαστατοποιούμε το (L1) έτσι ώστε να μειώσουμε το πλήθος των σταθερών που εμφανίζονται. Το σημείο ισορροπίας που υπολογίσαμε παραπάνω μας κατευθύνει ως προς τις ποσότητες με τις οποίες θα αδιαστατοποιήσουμε τις εξαρτημένες μεταβλητές. Έτσι, σύμφωνα με τον αντίστοιχο αλγόριθμο αδιαστατοποίησης, επιλέγουμε τις αδιάστατες εξαρτημένες μεταβλητές ως

$$A_\alpha(t_\alpha) := \frac{k_1}{k_2}[A]\left(\frac{t}{t_*}\right) \text{ και } C_\alpha(t_\alpha) := \frac{k_2}{k_0}[C]\left(\frac{t}{t_*}\right),$$

όπου $t_* > 0$ η χρονική κλίμακα, δηλαδή

$$t_\alpha := \frac{t}{t_*},$$

η οποία και θα υπολογιστεί με φυσικό τρόπο. Συνεπώς, το (80) θα γίνει

$$\begin{aligned}\frac{1}{k_2}\frac{\mathrm{d}A_\alpha}{\mathrm{d}t} &= \frac{k_0 k_1}{{k_2}^2}(1 - A_\alpha C_\alpha)\\ \frac{1}{k_2}\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t} &= A_\alpha C_\alpha - C_\alpha,\end{aligned}$$

όποτε θέτοντας

$$t_* := \frac{1}{k_2}$$

και εισάγοντας την μοναδική πλέον αδιάστατη σταθερά

$$k := \frac{k_0 k_1}{{k_2}^2} > 0,$$

το (80) παίρνει τελικά την αδιάστατη μορφή

$$\frac{\mathrm{d}A_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = k(1 - A_\alpha C_\alpha) \tag{81α'}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = A_\alpha C_\alpha - C_\alpha, \tag{81β'}$$

όπως επίσης και το ($L1$) την ισοδύναμη αδιάστατη μορφή του ως εξής:

$$\begin{gathered}\textit{Με δεδομένα } [A]_0, [C]_0 \geq 0, \textit{ αναζητούμε διάστημα } \mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \textit{ με } 0 \in \mathcal{I} \textit{ και συνάρτηση} \\ (A_\alpha, C_\alpha) \colon \mathcal{I} \to [0,\infty)^2, \textit{ τέτοια ώστε η } (A_\alpha, C_\alpha) \textit{ να ικανοποιεί τόσο το } (81) \textit{ στο} \\ (\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ \textit{ όσο και την } (A_\alpha, C_\alpha) = \left(\tfrac{k_1}{k_2}[A]_0, \tfrac{k_2}{k_0}[C]_0\right) \textit{ για } t_\alpha = 0.\end{gathered} \tag{$L1\alpha$}$$

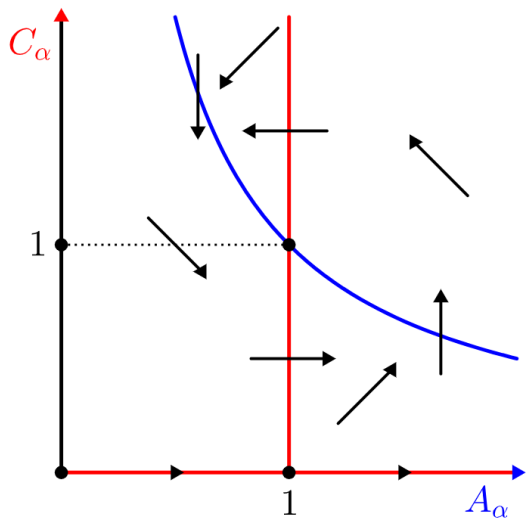
Προφανώς, το μοναδικό σημείο ισορροπίας του ($L1\alpha$) είναι το

$$(1,1)\,.$$

Ομαλή, θετικά ολική λύση και καλή τοποθέτηση του προβλήματος. Κατά τα γνωστά (βλ. Άσκηση 78), παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, θετικά ολικής, και μεγιστικής λύσης του ($L1\alpha$),

$$(A_\alpha, C_\alpha) \colon \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1, \infty)\,, \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0,\infty) \end{cases} \to [0,\infty)^2,$$

και μάλιστα η αδρή απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($L1\alpha$) δίνεται στο σχήμα Σχήμα 72.



Σχήμα 72: Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($L1\alpha$). Με μπλε οι A_α-μηδενοκλινείς καμπύλες και με κόκκινο οι C_α-μηδενοκλινείς. Παρατηρούμε άμεσα ότι δεν υπάρχει ενδεχόμενο μια θετική ημιτροχιά να τμήσει κάποτε (στο μέλλον) το σύνολο $\{0\} \times [0,\infty)$, δηλ. τον κάθετο άξονα. Οι μεγιστικές λύσεις με πεδίο ορισμού όχι το $\mathbb{R}$ έχουν τροχιές που διέρχονται από τον κάθετο άξονα όταν $t = -\varepsilon_1$.

Προφανώς, καμία μεγιστική λύση δεν εκρήγνυται, και οι τροχιές των μεγιστικών λύσεων, οι οποίες έχουν για πεδίο ορισμού κάποιο διάστημα κλειστό από τα αριστερά, $[-\varepsilon_1, \infty)$, διέρχονται από το σύνολο

$$\{0\} \times [0,\infty)$$

όταν $t = -\varepsilon_1$.

Ισοδύναμα, παίρνουμε αντίστοιχη λύση και για το ($L1$),

$$([A], [C]) \colon \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1, \infty)\,, \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0,\infty) \end{cases} \to [0,\infty)^2.$$

Άσκηση 78. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του ($L1\alpha$), αναγνωρίστε τα αναλλοίωτα σύνολά του και ελέγξτε την κατασκευή του Σχήματος 72.*

Ανάλυση ευστάθειας. Ως προς την θετική ευ/α-στάθεια του σημείου ισορροπίας $(1,1)$ του ($L1\alpha$), υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi ως

$$J(a,c) = \begin{pmatrix} -kc & -ka \\ c & a-1 \end{pmatrix},$$

συνεπώς οι ιδιοτιμές του $J(1,1)$ δίνονται από τον τύπο

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr} \pm \left(\mathrm{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

όπου

$$\mathrm{tr} = -k < 0 \text{ και } \det = k > 0,$$

δηλαδή το πρόσημο του πραγματικού μέρους των ιδιοτιμών του πίνακα στο σημείο ισορροπίας είναι αυστηρά αρνητικό, άρα το $(1,1)$ είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές. Ειδικότερα,

$$\lambda_{\pm} = \frac{k}{2}\left(-1 \pm \left(1 - \frac{4}{k}\right)^{\frac{1}{2}}\right)$$

και έτσι έχουμε ότι το $(1,1)$ συμπεριφέρεται τοπικά ως θετικά

$$\begin{cases} \text{ευσταθής εστία,} & \text{αν } k < 4 \\ \text{ευσταθής νόθος κόμβος,} & \text{αν } k = 4 \\ \text{ευσταθής κόμβος,} & \text{αν } k > 4. \end{cases}$$

Άσκηση 79. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της τοπικής εικόνας του χώρου φάσης του* ($L1\alpha$) *γύρω από το σημείο ισορροπίας* $(1,1)$.

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια; Για το αν είναι το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας του ($L1\alpha$) και ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, θα προσπαθήσουμε να αποφανθούμε μέσω του θεωρήματος Poincaré-Bendixson σε συνδυασμό το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac. Η ιδιαιτερότητα εδώ είναι ότι, λόγω του μη φραγμένου χώρου φάσης, αναμένουμε την ύπαρξη μη φραγμένων τροχιών, οι οποίες δεν εμπίπτουν στο αποτέλεσμα του θεωρήματος Poincaré-Bendixson.

Αρχικά θα αποκλείσουμε το ενδεχόμενο να υπάρχει ομοκλινής τροχιά, ή κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών τροχιών, ή κλειστή τροχιά, εντός του χώρου φάσης. Πράγματι, από την μία έχουμε ότι (βλ. Άσκηση 78) τα σύνολα

$$\Sigma_1 := [0,\infty) \times \{0\} \text{ και } [0,\infty) \times (0,\infty) =: \Sigma_2$$

είναι αναλλοίωτα, άρα αν θα υπήρχε τέτοια τροχιά θα βρισκόταν αναγκαστικά εντός του δεύτερου. Από την άλλη, επιλέγοντας την

$$\begin{aligned} \varphi\colon \mathbb{R} \times (-\infty,0) \cup (0,\infty) &\to (-\infty,0) \cup (0,\infty) \\ (a,c) &\mapsto \varphi(a,c) := \frac{1}{c}, \end{aligned}$$

συμπεραίνουμε από το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac ότι δεν υπάρχουν τέτοιες τροχιές ούτε εντός του Σ_2, καθώς, θέτοντας

$$f_k(a,c) := (k(1-ac), ac-c), \ \forall k > 0,$$

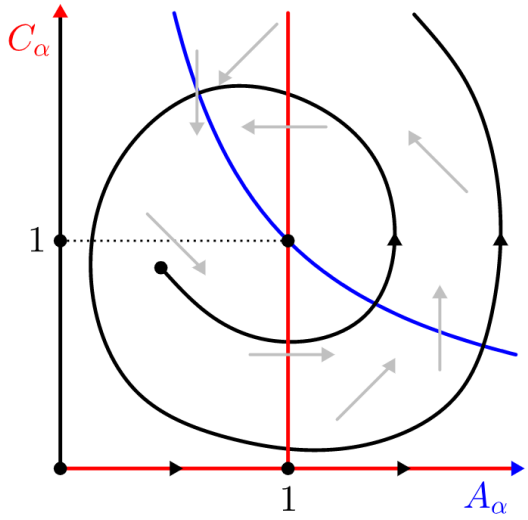
θα έχουμε ότι

$$\mathrm{div}(\varphi f_k)(a,c) = -k < 0, \ \forall (a,c) \in \Sigma_2.$$

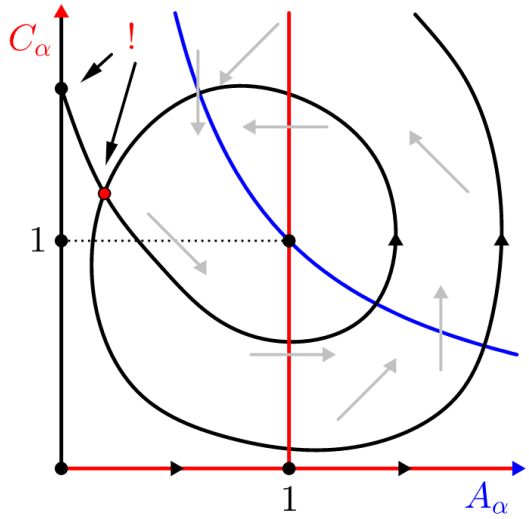
Άρα, από το θεώρημα Poincaré-Bendixson καταλήγουμε στο ότι *κάθε φραγμένη θετική ημιτροχιά* εντός του αναλλοίωτου Σ_2, δεν μπορεί παρά να τείνει (για θετικούς χρόνους) σε κάποιο σημείο ισορροπίας, το οποίο δεν είναι άλλο από το $(1,1)$. Έτσι, έπεται η ολικότητα της θετικής ασυμπτωτικής ευστάθειας του σημείου ισορροπίας αυτού, *αλλά μόνο για τις φραγμένες ημιτροχιές*.

Από την μία, το αναλλοίωτο σύνολο Σ_1 αποτελείται από μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές εντός του χώρου φάσης του ($L1\alpha$). Υπάρχουν όμως, από την άλλη, μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές εντός του Σ_2; Από το Σχήμα 72, *αποκλείεται ένα τέτοιο σενάριο*. Πράγματι, έστω ότι υπάρχει μια τέτοια θετική ημιτροχιά. Από το Σχήμα 72 έπεται ότι η θετική αυτή ημιτροχιά θα απομακρύνεται σπειροειδώς από το $(1,1)$. Τότε, η αντίστοιχη λύση θα είναι αρνητικά ολική, καθώς η τροχιά της δεν θα μπορεί να διέλθει από το

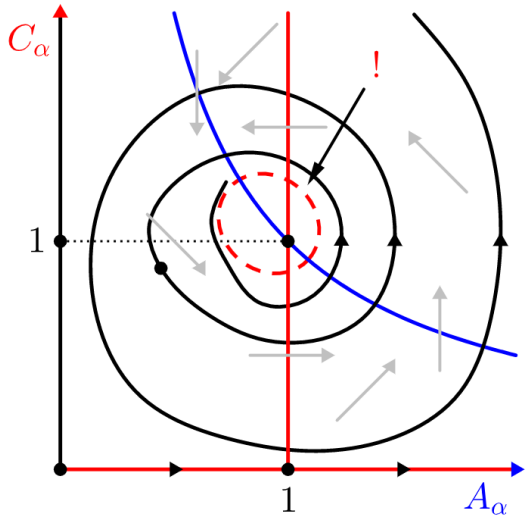
$$\{0\} \times [0,\infty).$$



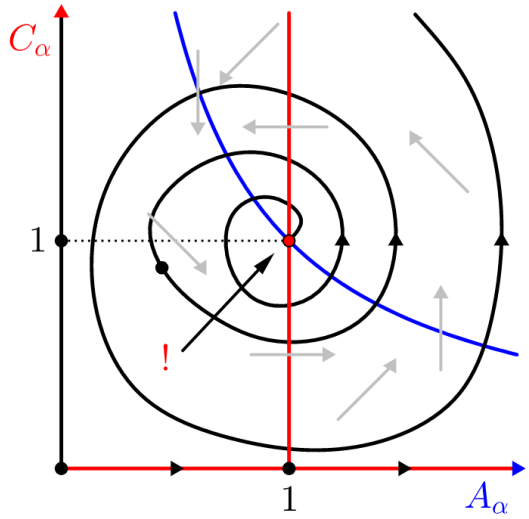
(α′) Κάθε μη φραγμένη θετική ημιτροχιά θα πρέπει να απομακρύνεται σπειροειδώς από το σημείο ισορροπίας χωρίς να τήμνει κάποτε τον κάθετο άξονα (και προφανώς και τον οριζόντιο, οποίος δεν ανήκει ούτως ή άλλως στο ίδιο αναλλοίωτο σύνολο).



(β′) Καμία τροχιά με μη φραγμένη θετική ημιτροχιά δεν μπορεί να τήμνει κάποτε ούτε στο παρόν ούτε στο μέλλον τον κάθετο άξονα (και προφανώς και τον οριζόντιο), κάτι που θα ήταν αναγκαίο για την ύπαρξη αρνητικά ολικής λύσης, καθώς τότε δεν θα μπορούσε η μη φραγμένη θετική ημιτροχιά να κινηθεί σπειροειδώς απομακρυνόμενη από το σημείο ισορροπίας. Οπότε όλες οι λύσεις με μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές είναι ολικές και, μάλιστα, με φραγμένες αρνητικές ημιτροχιές.



(γ′) Αποκλείσαμε, μέσω του αρνητικού κριτηρίου Bendixson-Dulac, την ύπαρξη οριακών κύκλων. Οπότε το α-οριακό σύνολο μιας τροχιάς με μη φραγμένη θετική ημιτροχιά είναι το σημείο ισορροπίας.



(δ′) Το σημείο ισορροπίας, ωστόσο, δεν μπορεί να είναι το α-οριακό σύνολο καμιάς τροχιάς, καθώς τότε θα είναι θετικά ασταθές, ενώ γνωρίζουμε την θετική ευστάθειά του.

Σχήμα 73: Η απεικόνιση των βημάτων της συλλογιστικής του επιχειρήματος για τον αποκλεισμό μη φραγμένης θετικής ημιτροχιάς στον χώρο φάσης του ($L1\alpha$).

Μάλιστα, η αντίστοιχη αρνητική ημιτροχιά θα είναι φραγμένη, και άρα, μιας και δεν υπάρχουν οριακοί κύκλοι, από το θεώρημα Poincaré-Bendixson θα πρέπει αυτή να τείνει (για αρνητικούς χρόνους) σπειροειδώς στο $(1,1)$. Ωστόσο σε αυτή την περίπτωση, το $(1,1)$ θα είναι θετικά ασταθές, δηλ. *άτοπο*. Η συλλογιστική του παραπάνω επιχειρήματος αποτυπώνεται γλαφυρά στο Σχήμα 73 (βλ. Άσκηση 80).

Άρα, τελικά, *το* $(1,1)$ *είναι ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές εντός του αναλλοίωτου* Σ_2.

Άσκηση 80. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες πίσω από το Σχήμα 73.*

Άσκηση 81 (δεύτερος μηχανισμός Lotka). *Δεδομένου του μηχανισμού*

$$\begin{aligned} A + C &\xrightarrow{k_1} 2C \ \textit{(αυτοκατάλυση)} \\ C &\xrightarrow{k_2} B \ \textit{(φθορά του «αυτοκαταλύτη»)} \\ A + C &\xrightarrow{k_3} E \ \textit{(μη καταλυόμενο βήμα)} \\ D + A &\xrightarrow{k_4} A + C \ \textit{(κατάλυση)} \\ &\overset{k_4[D][A]}{\dashrightarrow} D \ \textit{(εισροή που εξισορροπεί την απορροή)}, \end{aligned}$$

1. *εξάγετε το αντίστοιχο σύστημα διαφορικών εξισώσεων,*
2. *απλοποιήστε το παραπάνω σύστημα σε ένα* 2×2, *ως*

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} &= -(k_1 + k_3)[A][C] + k_4[D]_0[A] \\ \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} &= (k_1 + k_3)[A][C] - k_2[C], \end{aligned}$$

   για δεδομένο $[D]_0 \geq 0$, *και*

3. *συγκρίνετε το παραπάνω μοντέλο με το* (22).

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του προβλήματος, όπως φαίνεται στο Σχήμα 74, προς επαλήθευση των συμπερασμάτων μας.

Μοντέλο Higgins-Sel'kov. Βασιζόμενος σε δουλειά, του 1964, του Higgins, ο Sel'kov, το 1968, κατέληξε σε μια παραλλαγή του πρώτου μηχανισμού Lotka για την μελέτη ενός κομβικού τμήματος του μεταβολικού μονοπατιού της γλυκόλυσης, και συγκεκριμένα αυτό της μετατροπής της 6-φωσφορικής φρουκτόζης ($F6P$) και της τριφωσφονικής αδενοσίνης (ATP) σε 1,6-διφωσφορική φρουκτόζη ($F1{,}6BP$) και σε διφωσφονική αδενοσίνη (ADP), αντίστοιχα, μέσω του ενζύμου φωσφοφρουκτοκινάση 1 ($PFK-1$). Συγκεκριμένα, χρησιμοποιήθηκε ο

$$\begin{aligned} &\overset{k_0}{\dashrightarrow} A \ (\text{εισροή}) \\ A + 2C &\xrightarrow{k_1} 3C \ (\text{αυτοκατάλυση}) \\ C &\xrightarrow{k_2} B \ (\text{φθορά του «αυτοκαταλύτη»}), \end{aligned} \tag{82}$$

για σταθερή εισροή $k_0 > 0$. Από τον μηχανισμό (82), καταλήγουμε στις εξισώσεις

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} &= k_0 - k_1[A][C]^2 \\ \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} &= k_1[A][C]^2 - k_2[C] \\ \frac{\mathrm{d}[B]}{\mathrm{d}t} &= k_2[C], \end{aligned}$$

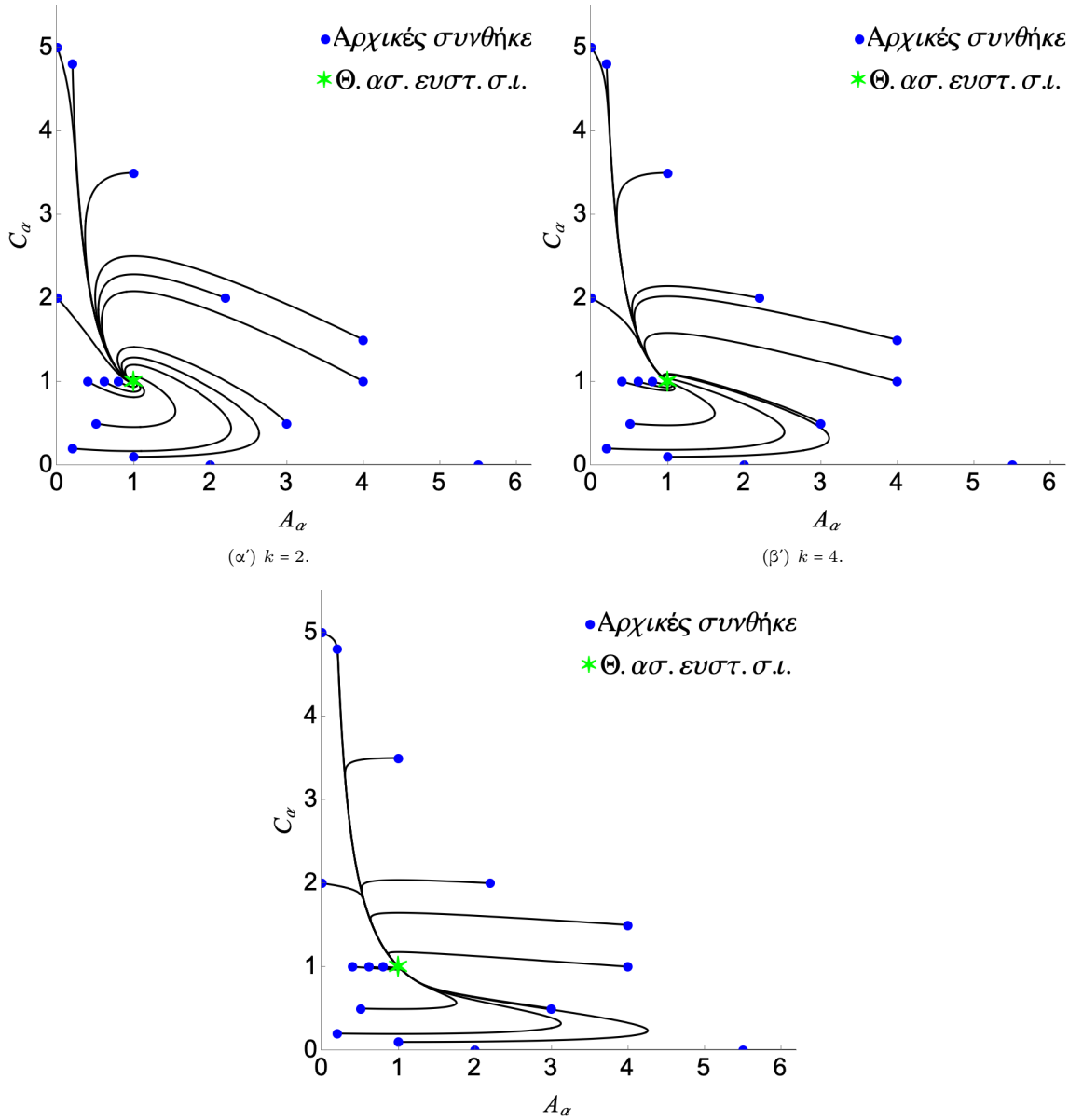
ή, ισοδύναμα και απλούστερα, στο σύστημα

$$\frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} = k_0 - k_1[A][C]^2 \tag{83α'}$$

$$\frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} = k_1[A][C]^2 - k_2[C]. \tag{83β'}$$

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy για το παραπάνω μοντέλο είναι το εξής:

Με δεδομένα $[A]_0, [C]_0 \geq 0$, *αναζητούμε διάστημα* $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ *με* $0 \in \mathcal{I}$ *και συνάρτηση* $([A],[C]) : \mathcal{I} \to [0,\infty)^2$, *τέτοια ώστε η* $([A],[C])$ *να ικανοποιεί τόσο το* (83) *στο* $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ *όσο και την* $([A],[C]) = ([A]_0, [C]_0)$ *για* $t = 0$. (*HS*)



(α′) $k = 2$.

(β′) $k = 4$.

(γ′) $k = 15$.

Σχήμα 74: Αριθμητική επίλυση του ($L1\alpha$) για θετικούς χρόνους. Συγκεκριμένα, το αντίστοιχο διάγραμμα φάσης για διάφορες αρχικές συνθήκες και τιμές του k.

Σημεία ισορροπίας. Εύκολα μπορούμε να συμπεράνουμε ότι το

$$\left(\frac{{k_2}^2}{k_0 k_1}, \frac{k_0}{k_2}\right)$$

είναι το μοναδικό σημείο ισορροπίας του (HS).

Το αδιάστατο πρόβλημα. Σύμφωνα με τον αντίστοιχο αλγόριθμο αδιαστατοποίησης, επιλέγουμε τις αδιάστατες εξαρτημένες μεταβλητές του (HS) ως

$$A_\alpha(t_\alpha) := \frac{k_0 k_1}{{k_2}^2}[A](t_\alpha),\ C_\alpha(t_\alpha) := \frac{k_2}{k_0}[C](t_\alpha) \text{ και } t_\alpha := \frac{{k_0}^2 k_1}{{k_2}^2} t,$$

για να μετατρέψουμε το (83) στην αδιάστατη μορφή του

$$\frac{\mathrm{d}A_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = 1 - A_\alpha {C_\alpha}^2 \tag{84α'}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = k\left(A_\alpha {C_\alpha}^2 - C_\alpha\right), \tag{84β'}$$

όπου

$$k := \frac{{k_2}^3}{{k_0}^2 k_1} > 0$$

η μοναδική αδιάστατη σταθερά, καθώς επίσης το (HS) στην αντίστοιχη αδιάστατη μορφή του ως εξής:

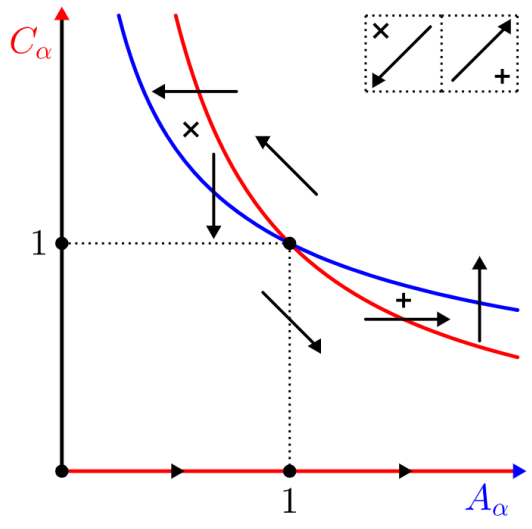
Με δεδομένα $[A]_0, [C]_0 \geq 0$, *αναζητούμε διάστημα* $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ *με* $0 \in \mathcal{I}$ *και συνάρτηση* $(A_\alpha, C_\alpha) : \mathcal{I} \to [0,\infty)^2$, *τέτοια ώστε η* (A_α, C_α) *να ικανοποιεί τόσο το* (84) *στο* $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ *όσο και την* $(A_\alpha, C_\alpha) = \left(\frac{k_0 k_1}{{k_2}^2}[A]_0, \frac{k_2}{k_0}[C]_0\right)$ *για* $t_\alpha = 0$. ($HS\alpha$)

Το σημείο ισορροπίας του ($HS\alpha$) είναι το $(1,1)$.

Ομαλή, θετικά ολική λύση και καλή τοποθέτηση του προβλήματος. Κατά τα γνωστά (βλ. Άσκηση 82), παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, θετικά ολικής, και μεγιστικής λύσης του ($HS\alpha$),

$$(A_\alpha, C_\alpha) : \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1, \infty), \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0,\infty) \end{cases} \to [0,\infty)^2,$$

και μάλιστα η αδρή απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($HS\alpha$) δίνεται στο σχήμα Σχήμα 75.



Σχήμα 75: Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($HS\alpha$). Με μπλε η A_α-μηδενοκλινής καμπύλη και με κόκκινο οι C_α-μηδενοκλινείς.

Άσκηση 82. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του* ($HS\alpha$), *αναγνωρίστε τα αναλλοίωτα σύνολά του και ελέγξτε την κατασκευή του Σχήματος 75.*

Ανάλυση ευστάθειας. Ως προς την θετική ευ/α-στάθεια του σημείου ισορροπίας του ($HS\alpha$), υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi ως

$$J(a,c) = \begin{pmatrix} -c^2 & -2ac \\ kc^2 & k(2ac-1) \end{pmatrix}$$

και για τις ιδιοτιμές του $J(1,1)$ ισχύει ότι

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr} \pm \left(\mathrm{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

όπου

$$\mathrm{tr} = k - 1 \text{ και } \det = k > 0.$$

Αφού η ορίζουσα είναι θετική, συμπεραίνουμε ότι το πρόσημο του πραγματικού μέρους των ιδιοτιμών του πίνακα Jacobi στο σημείο ισορροπίας καθορίζεται από το αντίστοιχο πρόσημο του ίχνους. Έτσι, έχουμε ότι το $(1,1)$ είναι θετικά

$$\begin{cases} \text{ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{αν } k < 1 \\ \text{ασταθές}, & \text{αν } k > 1. \end{cases}$$

Ειδικότερα,

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(k - 1 \pm \left(k^2 - 6k + 1\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

και έτσι έχουμε ότι το $(1,1)$ συμπεριφέρεται τοπικά ως θετικά

$$\begin{cases} \text{ευσταθής κόμβος}, & \text{αν } k \leq 3 - 2(2)^{\frac{1}{2}} \\ \text{ευσταθής εστία}, & \text{αν } 3 - 2(2)^{\frac{1}{2}} < k < 1 \\ \text{ασταθής εστία}, & \text{αν } 1 < k < 3 + 2(2)^{\frac{1}{2}} \\ \text{ασταθής κόμβος}, & \text{αν } k \geq 3 + 2(2)^{\frac{1}{2}}. \end{cases}$$

Ωστόσο, δεν μπορούμε να αποφανθούμε σχετικά με την θετική ευ/α-στάθεια του $(1,1)$ μέσω γραμμικής ανάλυσης ευστάθειας όταν $k = 1$. Για την μελέτη του σε αυτή την περίπτωση καταφεύγουμε στην θεωρία διακλαδώσεων.

Ανάλυση διακλάδωσης. Έχουμε ότι

$$\lambda_\pm = \pm \mathrm{i} \det^{\frac{1}{2}}, \text{ όταν } k = 1,$$

καθώς επίσης ότι

$$\mathrm{Re}\lambda_\pm = \frac{1}{2}\mathrm{tr}, \text{ όταν } k \text{ εντός μιας περιοχής του } 1,$$

οπότε, κοιτώντας τα $\mathrm{Re}\lambda_\pm$ ως συναρτήσεις του k, έπεται ότι

$$\frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}k}(k) = \frac{1}{2} \neq 0, \text{ και ειδικότερα } \frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}k}(1) \neq 0.$$

Άρα, για το $(HS\alpha)$, υπάρχει διακλάδωση Hopf από το $(1,1)$ για $k = 1$.

Μπορούμε να χαρακτηρίσουμε την διακλάδωση αυτή ως υποκρίσιμη, ή υπερκρίσιμη, αποφεύγοντας μακροσκελείς υπολογισμούς; Μπορούμε πράγματι, όπως θα δούμε παρακάτω.

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια; Στην περίπτωση όπου $k < 1$, για το αν είναι το θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας του $(HS\alpha)$ και ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, αρχικά παρατηρούμε ότι (βλ. Άσκηση 82) τα σύνολα

$$\Sigma_1 := [0,\infty) \times \{0\} \text{ και } [0,\infty) \times (0,\infty) =: \Sigma_2$$

είναι αναλλοίωτα, άρα αν θα υπήρχε ομοκλινής τροχιά, ή κλειστό και προσανατολισμένο σύμπλεγμα ετεροκλινών τροχιών, ή κλειστή τροχιά, θα βρισκόταν αναγκαστικά εντός του δεύτερου. Από την άλλη, επιλέγοντας, για κάθε $k > 0$, την

$$\begin{aligned} \varphi_k \colon \mathbb{R} \times (-\infty, 0) \cup (0,\infty) &\to (0,\infty) \\ (a,c) &\mapsto \varphi_k(a,c) := \frac{1}{c^2}\mathrm{e}^{-2(ka+c)}, \end{aligned}$$

συμπεραίνουμε από το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac ότι δεν υπάρχουν τέτοιες τροχιές ούτε εντός του Σ_2 όταν $k \leq 1$, καθώς, σε αυτή την περίπτωση, θέτοντας

$$f_k(a,c) := \left(1 - ac^2, k\left(ac^2 - c\right)\right) \ , \forall k > 0,$$

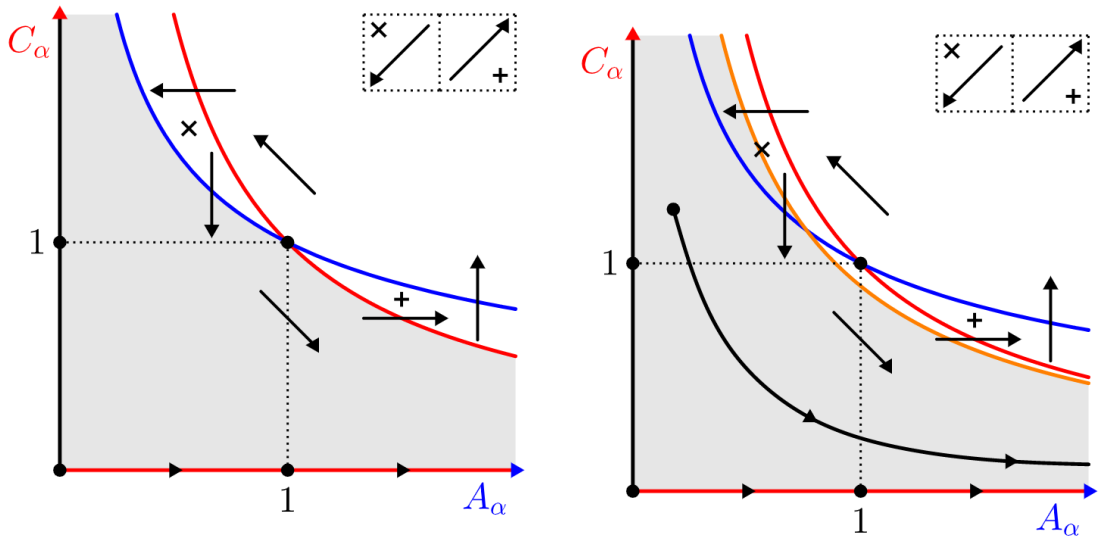
θα έχουμε ότι

$$\operatorname{div}(\varphi_k f_k)(a,c) = -\frac{1}{c^2}\mathrm{e}^{-2(ka+c)}\left(c^2 - 2kc + k\right) \leq 0, \ \ \forall\,(a,c) \in \Sigma_2,$$

όπου η τιμή 0 λαμβάνεται για $k = 1$ μόνο στο σύνολο $[0,\infty) \times \{1\}$.

Άρα, από το θεώρημα Poincaré-Bendixson καταλήγουμε στο ότι κάθε φραγμένη θετική ημιτροχιά εντός του αναλλοίωτου Σ_2 όταν $k \leq 1$, δεν μπορεί παρά να καταλήγει στο $(1,1)$. Έτσι, έπεται η ολικότητα της θετικής ασυμπτωτικής ευστάθειας του σημείου ισορροπίας αυτού όταν $k < 1$, αλλά μόνο για τις φραγμένες τροχιές.

Από την μία, το αναλλοίωτο σύνολο Σ_1 αποτελείται από μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές εντός του χώρου φάσης του ($HS\alpha$). Υπάρχουν όμως, από την άλλη, μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές εντός του Σ_2; Όπως παρατηρούμε από το Σχήμα 76α′, *δεν μπορεί να αποκλειστεί ένα τέτοιο σενάριο.*



(α′) Παρατηρούμε ότι στην σκιαγραφημένη περιοχή του χώρου
φάσης η κατεύθυνση του πεδίου διευθύνσεων «βλέπει» προς το (β′) Με πορτοκαλί η καμπύλη $\frac{1}{c} - a - \frac{1}{k} = 0$. Η σκιαγραφη-
αναλλοίωτο σύνολο Σ_1, το οποίο αποτελείται από μη φραγμένες μένη περιοχή από κάτω της αποτελεί θετικά αναλλοίωτο σύνο-
θετικές ημιτροχιές του χώρου φάσης. Ενδεχομένως, δηλαδή, λο. Κάθε θετική ημιτροχιά εντός αυτού του θετικά αναλλοίω-
να υπάρχουν τροχιές που «ακολουθούν» για κάθε $t_\alpha > 0$ αυτές του συνόλου είναι μη φραγμένη.
τις θετικές ημιτροχιές (προφανώς δεν τις τέμνουν).

Σχήμα 76: Περί μη φραγμένων θετικών ημιτροχιών στον χώρο φάσης του ($HS\alpha$).

Μάλιστα, μπορούμε να βρούμε μια *ικανή* (όχι αναγκαία, όπως θα διαπιστώσουμε και κατά την αριθμητική επίλυση αργότερα) συνθήκη για την ύπαρξη μη φραγμένων θετικών ημιτροχιών. Πράγματι, παρατηρώντας την (84α′), έχουμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}A_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} \leq 1,$$

άρα από σύγκριση έχουμε ότι

$$A_\alpha(t_\alpha) \leq t_\alpha + A_{\alpha 0}, \ \ \forall t_\alpha \geq 0,$$

όπου $A_{\alpha 0} := \frac{k_0 k_1}{{k_2}^2}[A]_0$. Επιπλέον, από την (84β′) έχουμε ότι

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} \leq k\left(\left(t_\alpha + A_{\alpha 0}\right){C_\alpha}^2 - C_\alpha\right), \ \ \forall t_\alpha \geq 0$$

και πάλι από σύγκριση (με μια διαφορική εξίσωση Riccati) συμπεραίνουμε ότι

$$\frac{1}{C_\alpha(t_\alpha)} \geq \left(\frac{1}{C_{\alpha 0}} - A_{\alpha 0} - \frac{1}{k}\right)\mathrm{e}^{kt_\alpha} + t_\alpha + A_{\alpha 0} + \frac{1}{k}, \ \ \forall t_\alpha \geq 0,$$

όπου $C_{\alpha 0} \coloneqq \frac{k_2}{k_0}[C]_0$. Άρα, αν ισχύει ότι

$$K \coloneqq \frac{1}{C_{\alpha 0}} - A_{\alpha 0} - \frac{1}{k} \geq 0, \tag{85}$$

τότε

$$C_\alpha(t_\alpha) \leq \frac{1}{K e^{k t_\alpha} + t_\alpha + A_{\alpha 0} + \frac{1}{k}}, \ \forall t_\alpha \geq 0 \Rightarrow \lim_{t_\alpha \to \infty} C_\alpha(t_\alpha) = 0,$$

δηλ. η θετική ημιτροχιά της λύσης εγκλωβίζεται εντός της σκιαγραφημένης περιοχής στο Σχήμα 76β′ και ακολουθεί για κάθε $t_\alpha > 0$ τις μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές του Σ_1.

Άρα, *το* $(1,1)$ *δεν είναι ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές εντός του αναλλοίωτου* Σ_2 *όταν* $k < 1$, λόγω ύπαρξης μη φραγμένων θετικών ημιτροχιών.

Άσκηση 83. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες πίσω από το Σχήμα 76.*

Ανάλυση διακλάδωσης (συνέχεια). Μια επιπλέον συνέπεια του αποκλεισμού περιοδικών λύσεων του ($HS\alpha$) για $k \leq 1$, είναι ότι η διακλάδωση Hopf από το $(1,1)$ για $k = 1$ είναι υπερκρίσιμη. Συνεπώς, ο χώρος φάσης έχει τοπικά και γύρω από το σημείο ισορροπίας την εικόνα θετικά ευσταθούς εστίας όταν $k = 1$.

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια (συνέχεια); Μιας και για $k = 1$ το $(1,1)$ είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, τότε μπορούμε να δείξουμε όπως και πριν ότι όλες οι φραγμένες θετικές ημιτροχιές καταλήγουν σε αυτό, αλλά δεν είναι ολικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές ούτε στο Σ_2 λόγω ύπαρξης μη φραγμένων θετικών ημιτροχιών εντός αυτού.

Ανάλυση διακλάδωσης (συνέχεια). Στην συνέχεια διερωτόμαστε: «Ζει» ο ευσταθής οριακός κύκλος της διακλάδωσης για κάθε $k > 1$; Παρουσιάζουμε ένα αρνητικό αποτέλεσμα. Καταρχάς, υπολογίζουμε

$$\Omega_k \coloneqq \left\{(a,c) \in \Sigma_2 \,\middle|\, \operatorname{div} f_k(a,c) = 0\right\} = \left\{(a,c) \in \Sigma_2 \,\middle|\, g_k(a,c) = 0\right\},$$

όπου

$$g_k(a,c) \coloneqq a - \frac{c^2 + k}{2kc}.$$

Η καμπύλη Ω_k χωρίζει το $\Sigma_2 \setminus \Omega_k$ σε δύο ξένα 0-συνεκτικά σύνολα $\Omega_k^\pm$, όπου

$$\Omega_k^\pm \coloneqq \left\{(a,c) \in \Sigma_2 \,\middle|\, \operatorname{div} f_k(a,c) \gtrless 0\right\}.$$

Συγκεκριμένα ισχύει ότι

$$(1,1) \in \begin{cases} \Omega_k^-, & \text{για } k < 1 \\ \Omega_k, & \text{για } k = 1 \\ \Omega_k^+, & \text{για } k > 1, \end{cases}$$

όπως φαίνεται στο Σχήμα 77. Επιπλέον, υπολογίζουμε το κάθετο διάνυσμα της Ω_k (με κατεύθυνση προς το Ω_k^+) ως

$$\nabla g_k(a,c) = \left(1, \frac{k - c^2}{2kc^2}\right).$$

Στην συνέχεια, υπολογίζουμε το εσωτερικό γινόμενο

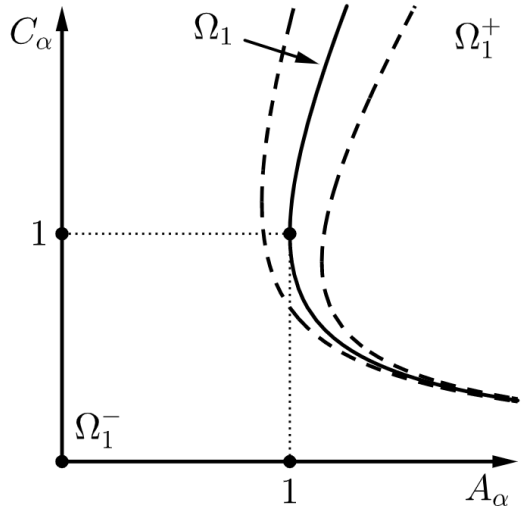
$$f_k(a,c) \cdot \nabla g_k(a,c) = -\frac{1}{4kc}\left(3c^4 - 4kc + k^2\right), \ \text{για} \ (a,c) \in \Omega_k,$$

το οποίο θα έχει το ίδιο πρόσημο με το συνημίτονο της γωνίας μεταξύ αυτών των δύο διανυσματικών συναρτήσεων επί της Ω_k. Εύκολα μπορούμε να επαληθεύσουμε ότι

$$f_3(a,c) \cdot \nabla g_3(a,c) \begin{cases} = 0, & \text{αν} \ (a,c) = \left(1, \frac{2}{3}\right) \\ < 0, & \text{αν} \ (a,c) \in \Omega_3 \setminus \left(1, \frac{2}{3}\right) \end{cases}$$

και

$$f_k(a,c) \cdot \nabla g_k(a,c) > 0, \ \forall \, (a,c) \in \Omega_k, \ \text{όταν} \ k > 3,$$



Σχήμα 77: Η γεωμετρία των $\Omega_k^\pm$, και συγκεκριμένα, αυτή της Ω_1, η οποία και διέρχεται από το $(1,1)$ για $k=1$.

καθώς θέτοντας

$$h_k(c) := 3c^4 - 4kc + k^2,$$

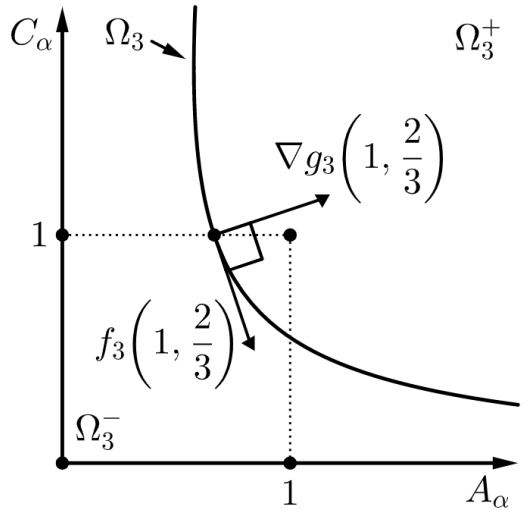
έχουμε ότι

$$\min\{h_k(\cdot)\} = h_k\left(\left(\frac{k}{3}\right)^{\frac{1}{3}}\right) = k^2 - 3^{\frac{2}{3}}k^{\frac{4}{3}},$$

άρα

$$\min\{h_k(\cdot)\}\begin{cases} <0, & \text{αν } k\in(0,3) \\ =0, & \text{αν } k=3 \\ >0, & \text{αν } k\in(3,\infty)\,. \end{cases}$$

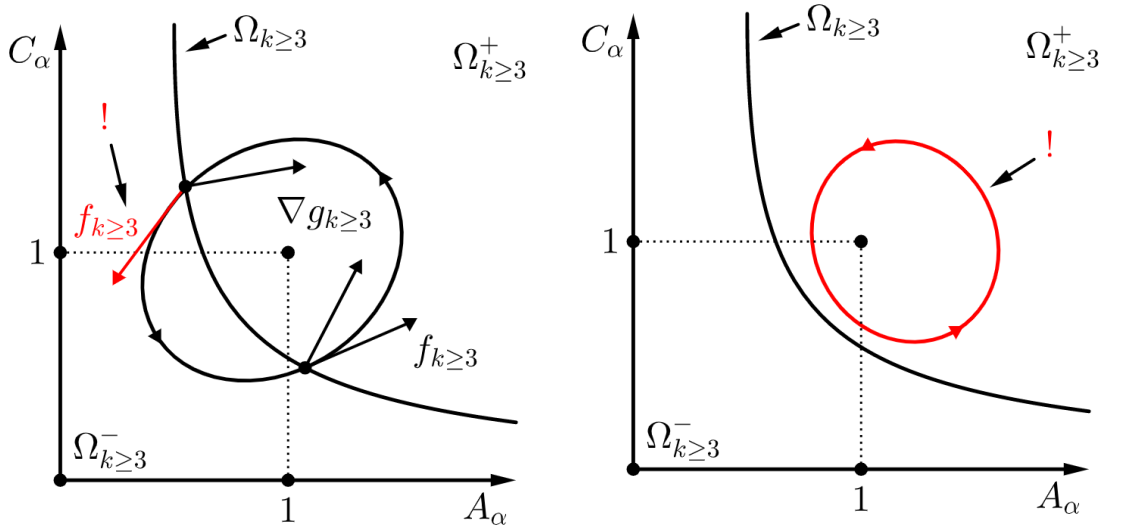
Δηλαδή, στην οριακή περίπτωση $k=3$ έχουμε ότι η κατεύθυνση της f_k επί του Ω_k είναι σχεδόν παντού προς το Ω_k^+, όπως απεικονίζεται και στο Σχήμα 78, ενώ για $k>3$ είναι παντού προς τα εκεί.



Σχήμα 78: Στην οριακή περίπτωση $k=3$ υπάρχει μοναδικό σημείο, το $\left(1,\frac{2}{3}\right)$, όπου η μικρότερη γωνία που σχηματίζουν οι ∇g_k και η f_k (επί του Ω_k) δεν είναι οξεία, αλλά ορθή. Για $k<3$ υπάρχουν και αμβλείες τέτοιες γωνίες, ενώ για $k>3$ όλες αυτές οι γωνίες είναι οξείες.

Ισχυριζόμαστε, αρχικά, ότι (τουλάχιστον) για $k\geq 3$ είναι αδύνατο να υπάρχει κλειστή τροχιά εκατέρωθεν της Ω_k. Πράγματι, εύκολα συμπεραίνουμε ότι σε αντίθετη περίπτωση θα έπρεπε να

υπήρχαν δύο διακεκριμένα σημεία τομής μιας ενδεχόμενης κλειστής τροχιάς με την καμπύλη Ω_k, στα οποία οι τιμές του παραπάνω εσωτερικού γινομένου θα ήταν μη μηδενικές και ετερόσημες,[13] όπως φαίνεται στο Σχήμα 79α′. Από το αποτέλεσμα αυτό έπεται ότι, για $k \geq 3$, μια ενδεχόμενη περιοδική



(α′) Αν υπήρχε κλειστή τροχιά εκατέρωθεν της Ω_k, τότε θα υπήρχε και σημείο της Ω_k στο οποίο η μικρότερη γωνία που σχηματίζουν οι ∇g_k και η f_k θα ήταν αμβλεία.

(β′) Αν υπήρχε κλειστή τροχιά στο Ω_k^+ (που περιβάλλει αναγκαστικά το σημείο ισορροπίας), τότε θα είχαμε κλειστή τροχιά σε 0-συνεκτικό σύνολο όπου η $\operatorname{div} f_k$ διατηρεί σχεδόν παντού σταθερό πρόσημο.

Σχήμα 79: Είναι αδύνατη η ύπαρξη κλειστής τροχιάς στον χώρο φάσης του ($HS\alpha$) όταν $k \geq 3$.

τροχιά θα υπάρχει σχεδόν εξ ολοκλήρου σε ένα από τα δύο $\Omega_k^\pm$, και συγκεκριμένα, σύμφωνα με το θεώρημα Poincaré, σε εκείνο που περιέχει το σημείο ισορροπίας $(1,1)$, καθώς θα το περιβάλλει, δηλαδή στο Ω_k^+, όπως φαίνεται στο Σχήμα 79β′. Ωστόσο, κάτι τέτοιο θα σημαίνει ότι υπάρχει περιοδική λύση σε 0-συνεκτικό σύνολο όπου η $\operatorname{div} f_k$ σχεδόν διατηρεί σταθερό πρόσημο, και μάλιστα θετικό, το οποίο είναι άτοπο από το αρνητικό κριτήριο Bendixson-Dulac.

Άρα ο ευσταθής οριακός κύκλος της διακλάδωσης του ($HS\alpha$) έχει πάψει να υπάρχει όταν $k \geq 3$.

Άσκηση 84 (μοντέλο Schnakenberg)**.** *Το 1979, ο Schnakenberg, πρότεινε (για την ακρίβεια υπονόησε), μεταξύ άλλων, μια παραλλαγή του μηχανισμού (82), ως*

$$\begin{aligned} &\overset{k_0}{\dashrightarrow} A \ \textit{(εισροή)} \\ A + 2C &\xrightarrow{k_1} 3C \ \textit{(αυτοκατάλυση)} \\ C &\xrightarrow{k_2} B \ \textit{(φθορά του «αυτοκαταλύτη»)} \\ &\overset{k_3}{\dashrightarrow} C \ \textit{(εισροή «αυτοκαταλύτη»)}, \end{aligned}$$

για σταθερή ροή $k_3 > 0$, τέτοια ώστε $k_3 < k_0$. Για τον παραπάνω μηχανισμό

1. *εξάγετε το αντίστοιχο σύστημα διαφορικών εξισώσεων,*
2. *απλοποιήστε το παραπάνω σύστημα σε ένα 2×2, ως*

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}\,[A]}{\mathrm{d}t} &= k_0 - k_1\,[A]\,[C]^2 \\ \frac{\mathrm{d}\,[C]}{\mathrm{d}t} &= k_1\,[A]\,[C]^2 - k_2\,[C] + k_3, \end{aligned}$$

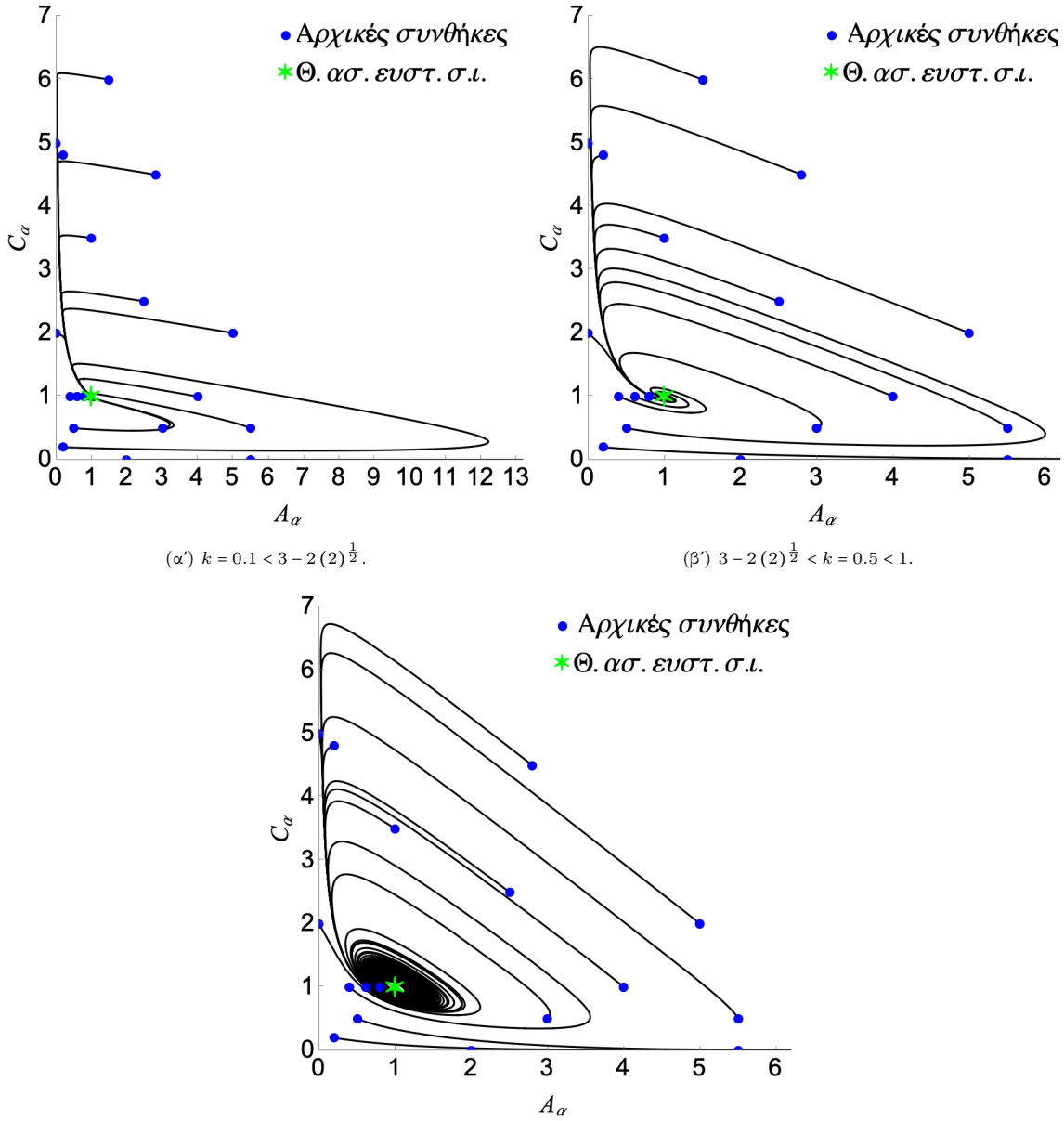
   το οποίο μελετήστε, και

3. *συγκρίνετε τα αποτελέσματα με τα αντίστοιχα για το (HS).*

[13] Εδώ, χρησιμοποιούμε χωρίς να το αναφέρουμε (αλλά και χωρίς να επεκταθούμε περισσότερο), ότι κάθε καμπύλη (για την ακρίβεια κάθε μονοδιάστατη πολλαπλότητα στον $\mathbb{R}^n$) είναι προσανατολίσιμη, δηλαδή μπορούμε να βρούμε συνεχή διανυσματική συνάρτηση που θα εκφράζει το εφαπτόμενο διάνυσμα σε κάθε σημείο της καμπύλης.

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του ($HS\alpha$), όπως φαίνεται στο Σχήμα 80, στο Σχήμα 81 και στο Σχήμα 82, προς επαλήθευση των συμπερασμάτων.

Συγκεκριμένα, στο Σχήμα 80 επιβεβαιώνεται η ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $(1,1)$, καθώς και η τοπική εικόνα των τροχιών γύρω από αυτό.



(α′) $k = 0.1 < 3 - 2\,(2)^{\frac{1}{2}}$.

(β′) $3 - 2\,(2)^{\frac{1}{2}} < k = 0.5 < 1$.

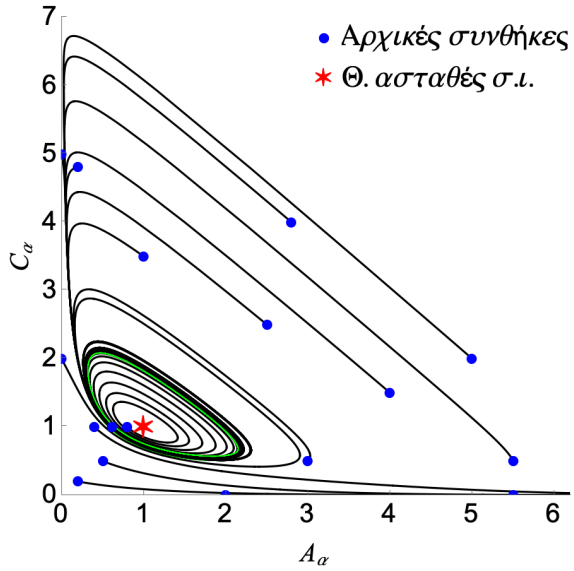
(γ′) $k = 1$.

Σχήμα 80: Αριθμητική κατασκευή, για θετικούς χρόνους, του διαγράμματος φάσης του ($HS\alpha$) για διάφορες αρχικές συνθήκες και τιμές $k \leq 1$.

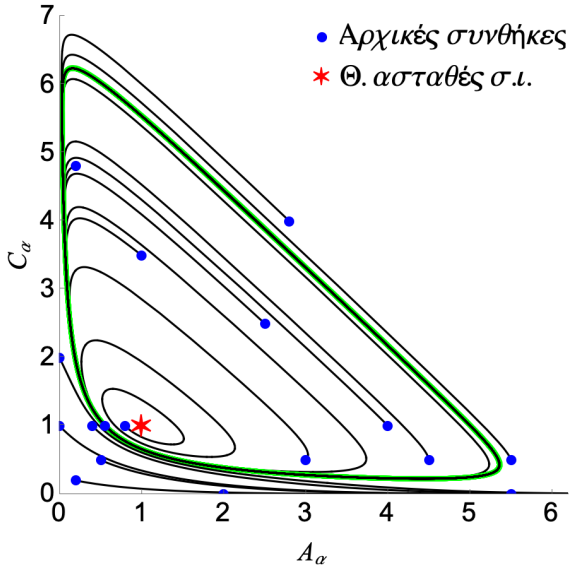
Το Σχήμα 81 επαληθεύει την ύπαρξη υπερκρίσιμης διακλάδωσης Hopf από το σημείο ισορροπίας για $k = 1$. Ωστόσο, όπως είχαμε προβλέψει, ο ευσταθής οριακός κύκλος της διακλάδωσης εξαφανίζεται, και μάλιστα νωρίτερα, για κάποιο $k \in (1.23, 1.24)$. Τελικά, για $k > 1.24$, όλες οι τροχιές θα είναι μη φραγμένες και θα ακολουθούν τον οριζόντιο άξονα.

Στο Σχήμα 82 επαληθεύεται η ύπαρξη, για αυθαίρετο $k > 0$, μη φραγμένων λύσεων που ικανοποιούν την συνθήκη (85). Το αποτέλεσμα αυτό, είναι ουσιαστικό για $k < 1.23$, όπου υπάρχει ελκυστής στον χώρο φάσης, οποίος θα μπορούσε να έλκυε όλες τις τροχιές. Το σενάριο αυτό όμως απορρίπτεται, όπως άλλωστε είχαμε προβλέψει, και έτσι δεν μπορούμε να κάνουμε λόγο για ολική ευστάθεια.

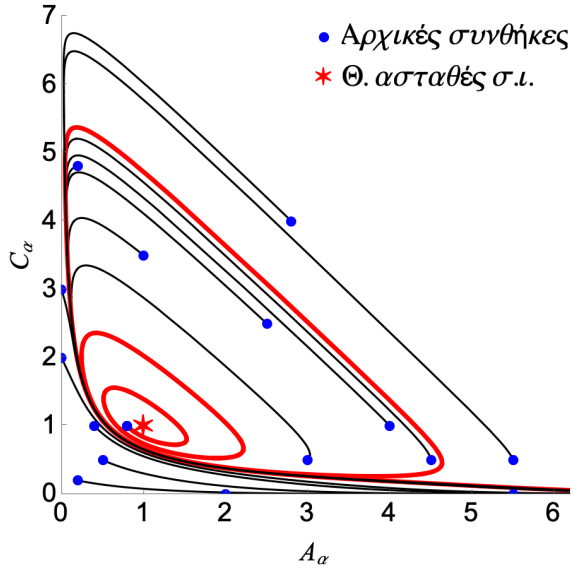
Μοντέλο Sel'kov. Εδώ θα παρουσιάσουμε μια παραλλαγή του μηχανισμού (82), κατά την οποία προστίθεται ένα επιπλέον μη καταλυόμενο στάδιο. Το μοντέλο αυτό έχει καθιερωθεί πλέον στην



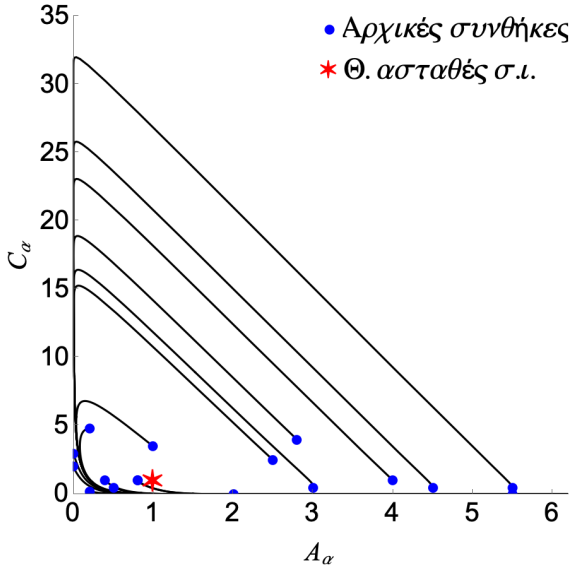
(α′) $1 < k = 1.1 < 3+2\,(2)^{\frac{1}{2}}$. Ύπαρξη θετικά ευσταθούς οριακού κύκλου γύρω από το θετικά ασταθές σημείο ισορροπίας.



(β′) $1 < k = 1.23 < 3 + 2\,(2)^{\frac{1}{2}}$.



(γ′) $1 < k = 1.24 < 3 + 2\,(2)^{\frac{1}{2}}$. Ο οριακός κύκλος έχει ήδη «σπάσει».

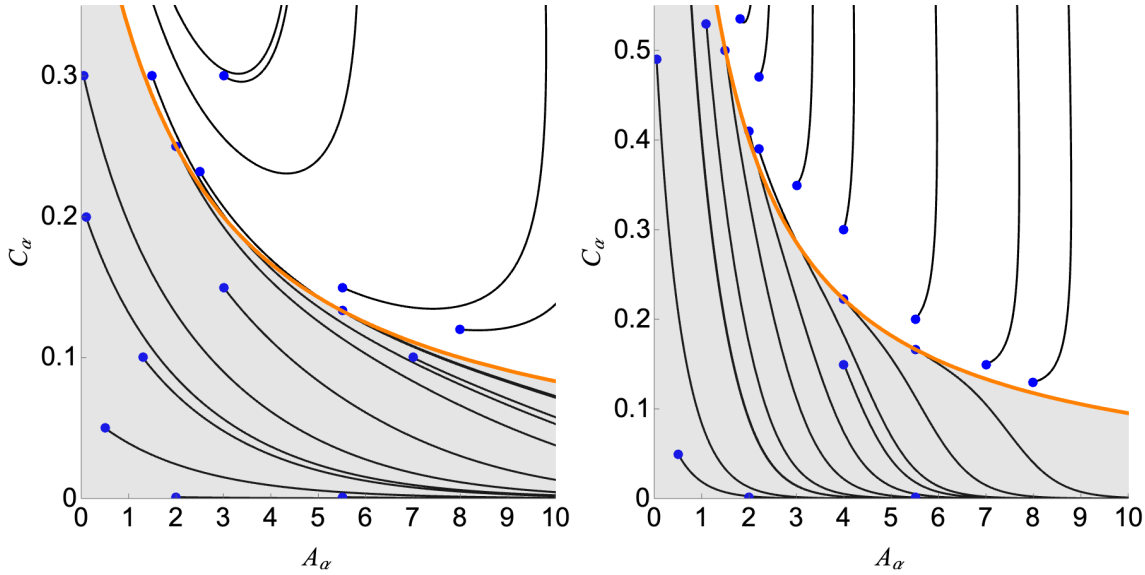


(δ′) $k = 6 > 3 + 2\,(2)^{\frac{1}{2}}$. Όλες οι θετικές ημιτροχιές είναι πλέον μη φραγμένες και ακολουθούν τον οριζόντιο άξονα.

Σχήμα 81: Αριθμητική κατασκευή, για θετικούς χρόνους, του διαγράμματος φάσης του ($HS\alpha$) για διάφορες αρχικές συνθήκες και τιμές $k \leq 1$.

βιβλιογραφία να αποδίδεται στον Sel'kov, χωρίς ωστόσο αυτό να επιβεβαιώνεται. Συγκεκριμένα, ο μηχανισμός εδώ έχει ως εξής

$$
\begin{aligned}
&\xrightarrow{k_0} A \ (\text{εισροή}) \\
A + 2C &\xrightarrow{k_1} 3C \ (\text{αυτοκατάλυση}) \\
C &\xrightarrow{k_2} B \ (\text{φθορά του «αυτοκαταλύτη»}) \\
A &\xrightarrow{k_3} C \ (\text{μη καταλυόμενο βήμα}),
\end{aligned}
\tag{86}
$$



(α′) $k = 0.5$. (β′) $k = 2$.

Σχήμα 82: Αριθμητική κατασκευή, για θετικούς χρόνους, του διαγράμματος φάσης του ($HS\alpha$) για διάφορες αρχικές συνθήκες και τιμές $k \leq 1$, υπό την ισχύ της συνθήκης (85). Με πορτοκαλί η καμπύλη $\frac{1}{c} - a - \frac{1}{k} = 0$. Παρατηρούμε ότι όντως η συνθήκη είναι ικανή για να παρέχει μη φραγμένες θετικές ημιτροχιές, καθώς η σκιαγραφημένη περιοχή από κάτω της αποτελεί όντως θετικά αναλλοίωτο σύνολο. Παρατηρούμε επίσης ότι η (85) είναι μόνο ικανή και όχι αναγκαία.

για σταθερή εισροή $k_0 > 0$. Αξιοποιώντας τον μηχανισμό (86) κατά τα γνωστά, καταλήγουμε στις εξισώσεις

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}\,[A]}{\mathrm{d}t} &= k_0 - k_3\,[A] - k_1\,[A]\,[C]^2\\ \frac{\mathrm{d}\,[C]}{\mathrm{d}t} &= k_3\,[A] + k_1\,[A]\,[C]^2 - k_2\,[C]\\ \frac{\mathrm{d}\,[B]}{\mathrm{d}t} &= k_2\,[C]\,,\end{aligned}$$

ή, ισοδύναμα και απλούστερα, στο σύστημα

$$\frac{\mathrm{d}\,[A]}{\mathrm{d}t} = k_0 - k_3\,[A] - k_1\,[A]\,[C]^2 \tag{87α′}$$

$$\frac{\mathrm{d}\,[C]}{\mathrm{d}t} = k_3\,[A] + k_1\,[A]\,[C]^2 - k_2\,[C]\,. \tag{87β′}$$

Το αντίστοιχο πρόβλημα Cauchy. Το πρόβλημα Cauchy για το παραπάνω μοντέλο έχει ως εξής:

Με δεδομένα $[A]_0, [C]_0 \geq 0$, *αναζητούμε διάστημα* $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ *με* $0 \in \mathcal{I}$ *και συνάρτηση* $([A],[C]) : \mathcal{I} \to [0,\infty)^2$, *τέτοια ώστε η* $([A],[C])$ *να ικανοποιεί τόσο το* (87) *στο* $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ *όσο και την* $([A],[C]) = ([A]_0, [C]_0)$ *για* $t = 0$. (S)

Σημεία ισορροπίας. Εύκολα μπορούμε να συμπεράνουμε ότι το

$$\left(\frac{k_0 {k_2}^2}{{k_0}^2 k_1 + {k_2}^2 k_3}, \frac{k_0}{k_2}\right)$$

είναι το μοναδικό σημείο ισορροπίας του (S).

Το αδιάστατο πρόβλημα. Προς απλοποίηση της ανάλυσής μας, κατά τα γνωστά, επιλέγουμε τις αδιάστατες μεταβλητές ως

$$A_\alpha(t_\alpha) := \left(\frac{k_0 k_1}{{k_2}^2} + \frac{k_3}{k_0}\right)[A](t_\alpha),\ C_\alpha(t_\alpha) := \frac{k_2}{k_0}[C](t_\alpha) \text{ και } t_\alpha := \frac{{k_0}^2 k_1}{{k_2}^2} t,$$

για να μετατρέψουμε το (87) στην αδιάστατη μορφή του

$$\frac{\mathrm{d}A_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = 1 + k_* - k_* A_\alpha - A_\alpha {C_\alpha}^2 \tag{88α'}$$

$$\frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} = \frac{k}{1+k_*}\left(A_\alpha {C_\alpha}^2 + k_* A_\alpha - (1+k_*)\, C_\alpha\right), \tag{88β'}$$

όπου

$$k := \frac{{k_2}^3}{{k_0}^2 k_1} > 0 \text{ και } k_* := \frac{{k_2}^2 k_3}{{k_0}^2 k_1} > 0$$

οι μοναδικές αδιάστατες σταθερές, καθώς επίσης το (S) στην αντίστοιχη αδιάστατη μορφή του ως εξής:

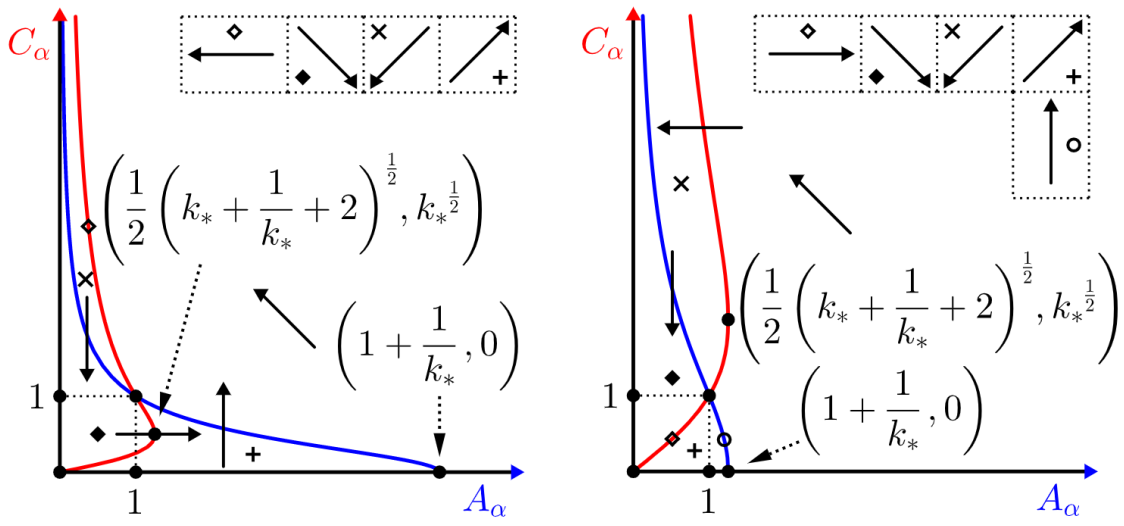
Με δεδομένα $[A]_0, [C]_0 \geq 0$, *αναζητούμε διάστημα* $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}$ *με* $0 \in \mathcal{I}$ *και συνάρτηση* $(A_\alpha, C_\alpha) : \mathcal{I} \to [0,\infty)^2$, *τέτοια ώστε η* (A_α, C_α) *να ικανοποιεί τόσο το* (88) *στο* $(\mathcal{I} \setminus \{0\})^\circ$ *όσο και την* $(A_\alpha, C_\alpha) = \left(\left(\frac{k_0 k_1}{{k_2}^2} + \frac{k_3}{k_0}\right)[A]_0, \frac{k_2}{k_0}[C]_0\right)$ *για* $t_\alpha = 0$. ($S\alpha$)

Το σημείο ισορροπίας του ($S\alpha$) είναι προφανώς το $(1,1)$.

Ομαλή, θετικά ολική λύση και καλή τοποθέτηση του προβλήματος. Κατά τα γνωστά (βλ. Άσκηση 85), παίρνουμε την ύπαρξη μοναδικής, ομαλής, συνεχώς εξαρτώμενης από τα αρχικά δεδομένα, θετικά ολικής, και μεγιστικής λύσης του ($S\alpha$),

$$(A_\alpha, C_\alpha) : \begin{cases} \text{είτε } \mathbb{R} \\ \text{είτε } [-\varepsilon_1, \infty), \quad \text{όπου } \varepsilon_1 \in [0,\infty) \end{cases} \to [0,\infty)^2,$$

και μάλιστα η αδρή απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($S\alpha$) δίνεται στο σχήμα Σχήμα 83.



(α') $k_* \leq 1$. (β') $k_* \geq 1$.

Σχήμα 83: Ποιοτική απεικόνιση του πεδίου διευθύνσεων του ($S\alpha$), για διάφορες τιμές του k_*. Με μπλε η A_α-μηδενοκλινής καμπύλη και με κόκκινο η C_α-μηδενοκλινής.

Άσκηση 85. *Συμπληρώστε τις λεπτομέρειες της μελέτης Φάσης I του* ($S\alpha$), *αναγνωρίστε τα αναλλοίωτα σύνολά του και ελέγξτε την κατασκευή του Σχήματος 83.*

Ανάλυση ευστάθειας. Ως προς την ευ/α-στάθεια του σημείου ισορροπίας του ($S\alpha$), υπολογίζουμε τον πίνακα Jacobi ως

$$J(a,c) = \begin{pmatrix} -\left(c^2 + k_*\right) & -2ac \\ \frac{k}{1+k_*}\left(c^2 + k_*\right) & \frac{k}{1+k_*}\left(2ac - (1+k_*)\right) \end{pmatrix}$$

και για τις ιδιοτιμές του $J(1,1)$ ισχύει ότι

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr} \pm \left(\mathrm{tr}^2 - 4\det\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

όπου

$$\mathrm{tr} = \frac{k\,(1-k_*)}{1+k_*} - (1+k_*) \text{ και } \det = k\,(1+k_*) > 0.$$

Αφού η ορίζουσα είναι θετική, συμπεραίνουμε ότι το πρόσημο του πραγματικού μέρους των ιδιοτιμών του πίνακα Jacobi στο σημείο ισορροπίας καθορίζεται από το αντίστοιχο πρόσημο του ίχνους. Διακρίνουμε έτσι τις εξής περιπτώσεις:

1. $\boxed{k_* < 1}$. Θέτοντας

$$\kappa(k_*) := \frac{(1+k_*)^2}{1-k_*},$$

τότε έχουμε ότι το $(1,1)$ είναι θετικά

$$\begin{cases} \text{ασυμπτωτικά ευσταθές}, & \text{αν } k < \kappa(k_*) \\ \text{ασταθές}, & \text{αν } k > \kappa(k_*). \end{cases}$$

Ειδικότερα,

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left(\frac{k\,(1-k_*)}{1+k_*} - (1+k_*) \pm \left(\frac{k^2(1-k_*)^2}{(1+k_*)^2} - 2k\,(3+k_*) + (1+k_*)^2\right)^{\frac{1}{2}}\right),$$

και έτσι, θέτοντας επιπλέον

$$\kappa_\pm(k_*) := \frac{\left(3+k_* \pm 2(2\,(1+k_*))^{\frac{1}{2}}\right)(1+k_*)^2}{(1-k_*)^2},$$

έχουμε ότι το $(1,1)$ συμπεριφέρεται τοπικά ως θετικά

$$\begin{cases} \text{ευσταθής κόμβος}, & \text{αν } k \le \kappa_-(k_*) \\ \text{ευσταθής εστία}, & \text{αν } \kappa_-(k_*) < k < \kappa(k_*) \\ \text{ασταθής εστία}, & \text{αν } \kappa(k_*) < k < \kappa_+(k_*) \\ \text{ασταθής κόμβος}, & \text{αν } k \ge \kappa_+(k_*). \end{cases}$$

Ωστόσο, δεν μπορούμε να αποφανθούμε σχετικά με την θετική ευ/α-στάθεια του $(1,1)$ μέσω γραμμικής ανάλυσης ευστάθειας όταν $k = \kappa(k_*)$. Για την μελέτη του σε αυτή την περίπτωση θα καταφύγουμε στην θεωρία διακλαδώσεων.

2. $\boxed{k_* \ge 1}$. Τότε έχουμε ότι το $(1,1)$ είναι τοπικά θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές για κάθε k. Ειδικότερα, έχουμε ότι το $(1,1)$ συμπεριφέρεται τοπικά ως θετικά

$$\begin{cases} \text{ευσταθής κόμβος}, & \text{αν } k \le \kappa_-(k_*) \\ \text{ευσταθής εστία}, & \text{αν } \kappa_-(k_*) < k < \kappa_+(k_*) \\ \text{ευσταθής κόμβος}, & \text{αν } k \ge \kappa_+(k_*). \end{cases}$$

Ανάλυση διακλάδωσης. Για $k_* < 1$ έχουμε ότι

$$\lambda_\pm = \pm \mathrm{i}\det^{\frac{1}{2}}, \text{ όταν } k = \kappa(k_*),$$

καθώς επίσης ότι

$$\mathrm{Re}\lambda_\pm = \frac{1}{2}\mathrm{tr}, \text{ όταν } k \text{ εντός μιας περιοχής του } \kappa(k_*),$$

οπότε, κοιτώντας τα $\mathrm{Re}\lambda_\pm$ ως συναρτήσεις του k, έπεται ότι

$$\frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}k}(k) = \frac{1-k_*}{2\,(1+k_*)} \neq 0, \text{ και ειδικότερα } \frac{\mathrm{dRe}\lambda_\pm}{\mathrm{d}k}(\kappa(k_*)) \neq 0.$$

Άρα, για το $(S\alpha)$, υπάρχει διακλάδωση Hopf από το $(1,1)$ για $k = \kappa(k_*)$.

Θα χαρακτηρίσουμε την διακλάδωση αυτή ως υποκρίσιμη, ή υπερκρίσιμη, με τον τρόπο που κάναμε και για το $(HS\alpha)$.

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια. Στις περιπτώσεις όπου

1. $k_* < 1$ και $k < \kappa(k_*)$, καθώς επίσης
2. $k_* \geq 1$,

για να δείξουμε ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του θετικά ασυμπτωτικά ευσταθούς σημείου ισορροπίας, $(1,1)$, του $(S\alpha)$, αρκεί να αποκλείσουμε την ύπαρξη ομοκλινούς τροχιάς, κλειστού και προσανατολισμένου συμπλέγματος ετεροκλινών τροχιών και κλειστής τροχιάς στον χώρο φάσης, καθώς ο αποκλεισμός ύπαρξης μη φραγμένων θετικών ημιτροχιών γίνεται τελείως ανάλογα με τον αντίστοιχο για το $(L1\alpha)$.

Ποια θα είναι τώρα η κατάλληλη συνάρτηση φ του θεωρήματος Bendixson-Dulac; Ως προς αυτό, θα προσπαθήσουμε να τροποποιήσουμε κατάλληλα την αντίστοιχη φ που χρησιμοποιήθηκε για το $(HS\alpha)$. Πρώτα ξαναγράφουμε το (88) ως

$$\begin{aligned}\frac{1}{1+k_*}\frac{\mathrm{d}A_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} &= 1 - \frac{1}{1+k_*}A_\alpha\left(k_* + {C_\alpha}^2\right)\\ \frac{\mathrm{d}C_\alpha}{\mathrm{d}t_\alpha} &= k\left(\frac{1}{1+k_*}A_\alpha\left(k_* + {C_\alpha}^2\right) - C_\alpha\right),\end{aligned}$$

οπότε συγκρίνοντάς το με το (84) παρατηρούμε ότι το μοντέλο τροποποιείται όπως φαίνεται στον παρακάτω πίνακα.

Higgins-Sel'kov	Sel'kov
A_α	$\frac{1}{1+k_*}A_\alpha$
${C_\alpha}^2$	$k_* + {C_\alpha}^2$

Έτσι, οδηγούμαστε διαισθητικά στο να θεωρήσουμε τώρα, για κάθε $k, k_* > 0$, την

$$\begin{aligned}\varphi_{k,k_*}\colon \mathbb{R}^2 &\to (0,\infty)\\ (a,c) &\mapsto \varphi_{k,k_*}(a,c) := \frac{1}{k_* + c^2}\mathrm{e}^{-2\left(\frac{k}{1+k_*}a + c\right)}.\end{aligned}$$

Θέτοντας, λοιπόν,

$$f_{k,k_*}(a,c) := \left(1 + k_* - a\left(k_* + c^2\right), \frac{k}{1+k_*}\left(a\left(k_* + c^2\right) - (1+k_*)\,c\right)\right),\ \forall\, k, k_* > 0,$$

θα ισχύει ότι

$$\operatorname{div}(\varphi_{k,k_*} f_{k,k_*})(a,c) = -\frac{1}{\left(k_* + c^2\right)^2}\left(\underbrace{c^4 - 2c^3 + (k + 2k_*)\,c^2 - 2k_* c + k_*\,(k_* + 3k)}_{=:\, g_{k,k_*}(c)}\right). \tag{89}$$

Πράγματι η επιλογή μας είναι ορθή, καθώς μπορούμε να επαληθεύσουμε (βλ. Άσκηση 86) ότι αν

1. $k_* < 1$ και $k \leq \kappa(k_*)$, και
2. $k_* \geq 1$,

τότε

$$\operatorname{sgn} \circ g_{k,k_*}(c) = \operatorname{sgn} \circ \operatorname{div}(\varphi_{k,k_*} f_{k,k_*})(a,c) \leq 0,\ \ \forall\,(a,c) \in [0,\infty)^2,$$

όπου η τιμή 0 λαμβάνεται στην περίπτωση όπου $k_* < 1$ και $k = \kappa(k_*)$, και μόνο στο σύνολο $[0,\infty)\times\{1\}$.

Έπεται, συνεπώς, η ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του σημείου ισορροπίας του $(S\alpha)$ στις προαναφερθείσες περιπτώσεις.

Άσκηση 86. *Σχετικά με την συνάρτηση g_{k,k_*} στην (89), δείξτε ότι*

1. *αν $k_* < 1$ και $k = \kappa(k_*)$, τότε*

$$\inf\left\{g_{\kappa(k_*),k_*}(c)\,\middle|\,c > 0\right\} = 0 = \lim_{k_*\to 0} g_{\kappa(k_*),k_*}(0) = \lim_{k_*\to 0} g_{\kappa(k_*),k_*}(1),$$

και

2. *αν $k_* \geq 1$, τότε*

$$\inf\left\{g_{k,k_*}(c)\,\middle|\,c > 0\right\} = 0 = \lim_{k\to 0} g_{k,1}(1).$$

Ανάλυση διακλάδωσης (συνέχεια). Λόγω της μη ύπαρξης περιοδικών λύσεων του ($S\alpha$) για $k_* < 1$ και $k \leq \kappa(k_*)$, η διακλάδωση Hopf από το $(1,1)$ για $k_* < 1$ και $k = \kappa(k_*)$ είναι υπερκρίσιμη, και έτσι ο χώρος φάσης έχει τοπικά και γύρω από το σημείο ισορροπίας την εικόνα θετικά ευσταθούς εστίας όταν $k_* < 1$ και $k = \kappa(k_*)$.

Ολική ασυμπτωτική ευστάθεια (συνέχεια). Μιας και για $k_* < 1$ και $k = \kappa(k_*)$ το $(1,1)$ είναι θετικά ασυμπτωτικά ευσταθές, τότε με ακριβώς τα ίδια επιχειρήματα όπως πριν μπορούμε να δείξουμε την ολικότητα της θετικής ασυμπτωτικής ευστάθειάς του.

Ανάλυση διακλάδωσης (συνέχεια). Όπως και για το ($HS\alpha$), έτσι και εδώ διερωτόμαστε σχετικά με την ύπαρξη για κάθε $k > \kappa(k_*)$ (και $k_* < 1$) του οριακού κύκλου της διακλάδωσης. Σε αντίθεση με το προηγούμενο πρόβλημα, εδώ θα παρουσιάσουμε ένα θετικό αποτέλεσμα, και παράλληλα θα έχουμε βρει έναν εναλλακτικό τρόπο για τον χαρακτηρισμό της διακλάδωσης ως υπερκρίσιμης. Συγκεκριμένα, θα συμπεράνουμε την ύπαρξη εσωτερικά ευσταθούς οριακού κύκλου μέσω της εύρεσης κατάλληλου *χωρίου θετικής παγίδευσης*.

Πράγματι, κοιτώντας το Σχήμα 83, ένα υποψήφιο χωρίο παγίδευσης θα μπορούσε να ήταν ένα τραπέζιο με τρεις από τις κορυφές του τα σημεία

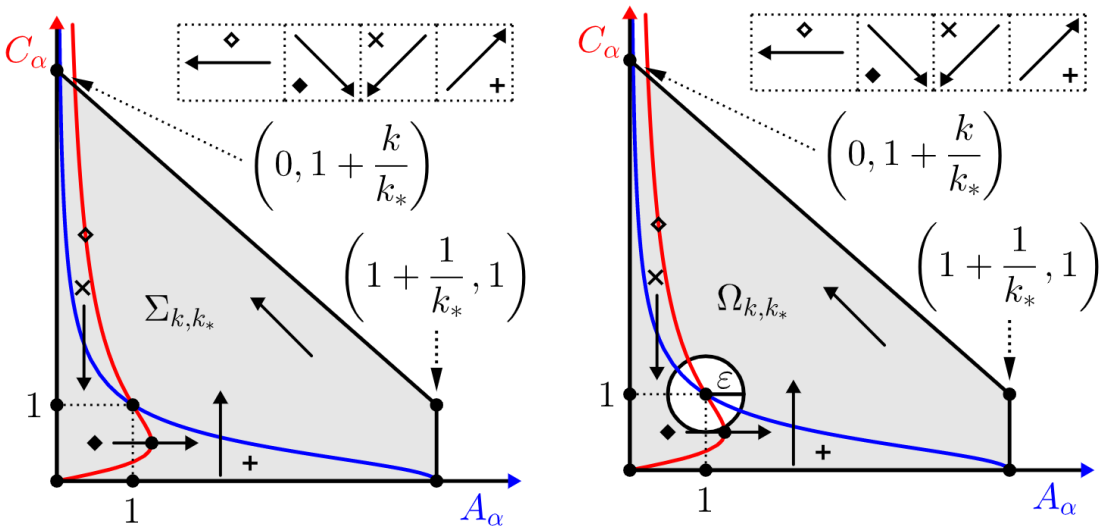
$$(0,0)\,,\ \left(1+\frac{1}{k_*},0\right) \text{ και } \left(1+\frac{1}{k_*},1\right)$$

και την τέταρτη ένα κατάλληλο σημείο επί του οριζόντιου άξονα. Έτσι, επιλέγοντας, για κάθε $k, k_* > 0$, το τραπέζιο Σ_{k,k_*} με κορυφές τα σημεία

$$(0,0)\,,\ \left(1+\frac{1}{k_*},0\right),\ \left(1+\frac{1}{k_*},1\right) \text{ και } \left(0,1+\frac{k}{k_*}\right),$$

όπως φαίνεται και στο Σχήμα 84α′, υπολογίζουμε άμεσα (βλ. Άσκηση 87) το εσωτερικό κάθετο, ν_{k,k_*}, του Σ_{k,k_*} (που ορίζεται σχεδόν παντού) ως

$$\nu_{k,k_*} = \begin{cases} (0,1)\,, & \text{στο τμήμα που συνδέει τα } (0,0) \text{ και } \left(1+\frac{1}{k_*},0\right) \\ (-1,0)\,, & \text{στο τμήμα που συνδέει τα } \left(1+\frac{1}{k_*},0\right) \text{ και } \left(1+\frac{1}{k_*},1\right) \\ \left(-1,-\frac{1+k_*}{k}\right), & \text{στο τμήμα που συνδέει τα } \left(1+\frac{1}{k_*},1\right) \text{ και } \left(0,1+\frac{k}{k_*}\right) \\ (1,0)\,, & \text{στο τμήμα που συνδέει τα } \left(0,1+\frac{k}{k_*}\right) \text{ και } (0,0)\,. \end{cases}$$



(α′) Το Σ_{k,k_*} είναι χωρίο θετικής παγίδευσης για κάθε $k, k_* > 0$.

(β′) Το Ω_{k,k_*} είναι χωρίο θετικής παγίδευσης όταν το $(1,1)$ είναι θετικά ασταθές. Η ουσιώδης διαφορά με το Σ_{k,k_*} είναι ότι δεν περιέχει σημείο ισορροπίας στο εσωτερικό του.

Σχήμα 84: Η γεωμετρία των χωρίων θετικής παγίδευσης για το ($S\alpha$).

Υπολογίζουμε εύκολα (βλ. Άσκηση 87) ότι

$$f_{k,k_*}(a,c)\cdot\nu(a,c)>0,\ \text{σχεδόν για κάθε}\ (a,c)\in\partial\Sigma_{k,k_*},\ \forall\, k,k_*>0,$$

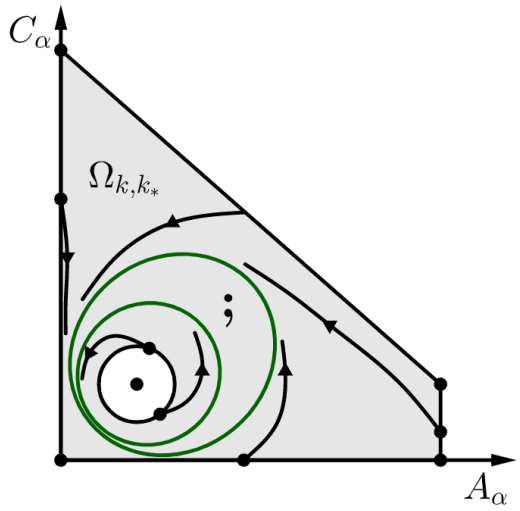
δηλαδή το Σ_{k,k_*} είναι όντως θετικά αναλλοίωτο, άρα και χωρίο θετικής παγίδευσης ως συμπαγές και (απλά) συνεκτικό με μη κενό εσωτερικό. Επιπλέον, το Σ_{k,k_*} περιέχει το σημείο ισορροπίας $(1,1)$, οπότε αφαιρώντας από το τραπέζιο αυτό έναν οσοδήποτε μικρό κυκλικό δίσκο,

$$B_\varepsilon \coloneqq B((1,1),\varepsilon),\ \text{με}\ 0<\varepsilon\ll 1,$$

θα έχουμε ότι το

$$\Omega_{k,k_*}\coloneqq\Sigma_{k,k_*}\smallsetminus B_\varepsilon$$

είναι επίσης χωρίο θετικής παγίδευσης όταν $k_*<1$ και $k>\kappa(k_*)$, λόγω της θετικής αστάθειας του $(1,1)$ στην περίπτωση αυτή. Η γεωμετρία του 1-συνεκτικού Ω_{k,k_*} αποτυπώνεται στο Σχήμα 84β′. Ακριβώς επειδή το νέο χωρίο θετικής παγίδευσης δεν περιέχει κάποιο σημείο ισορροπίας, έπεται η ύπαρξη τουλάχιστον ενός εσωτερικά και ενός εξωτερικά θετικά ευσταθών οριακών κύκλων, όπου δεν θα παρεμβάλλεται άλλη κλειστή τροχιά μεταξύ του πρώτου και της «εσωτερικής» συνιστώσας του $\partial\Omega_{k,k_*}$ καθώς και του δεύτερου και «εξωτερικής», όπως φαίνεται στο Σχήμα 85.



Σχήμα 85: Υπάρχουν τουλάχιστον ένας εσωτερικά και ένας εξωτερικά θετικά ευσταθείς οριακοί κύκλοι στον χώρο φάσης του ($S\alpha$), στην περίπτωση όπου το σημείο ισορροπίας είναι θετικά ασταθές.

Άρα, ο πρώτος δεν είναι άλλος από τον οριακό κύκλο που «γεννά» η διακλάδωση (και από την θεωρία διακλαδώσεων αποτελεί όντως έναν θετικά ευσταθή (δηλ. και εσωτερικά και εξωτερικά) οριακό κύκλο, για τιμές του k μεγαλύτερες μεν, κοντά στο $\kappa(k_*)$ δε). Τί υπάρχει όμως μεταξύ των δύο αυτών οριακών κύκλων εντός του Ω_{k,k_*}; Ενδεχομένως,

1. είτε και άλλες κλειστές τροχιές,

2. είτε καμία άλλη κλειστή τροχιά,

3. είτε οι δύο οριακοί κύκλοι να ταυτίζονται σε έναν θετικά ευσταθή.

Θα επιβεβαιώσουμε το τρίτο σενάριο κατά την αριθμητική επίλυση του ($S\alpha$) που ακολουθεί.

Άσκηση 87. *Δώστε τις λεπτομέρειες του υπολογισμού (εκεί που ορίζεται) του εσωτερικού κάθετου διανύσματος, ν_{k,k_*}, του τραπεζίου Σ_{k,k_*} που ορίστηκε κατά την αναζήτηση χωρίου παγίδευσης για το ($S\alpha$), και επαληθεύστε ότι είναι όντως θετικά αναλλοίωτο για κάθε $k,k_*>0$.*

Άσκηση 88 (μοντέλο Meyer)**.** *Το 1973, ο Meyer εισήγαγε μια παραλλαγή του μηχανισμού (86), ως*

$$\begin{aligned} &\overset{k_0}{\dashrightarrow} A \text{ (εισροή)} \\ A &\xrightarrow{k_3} D \text{ (μη καταλυόμενο βήμα)} \\ A + 2C &\xrightarrow{k_1} 3C \text{ (αυτοκατάλυση)} \\ C &\xrightarrow{k_2} B \text{ (φθορά του «αυτοκαταλύτη»)}, \end{aligned}$$

για σταθερή εισροή $k_0 > 0$. Για τον παραπάνω μηχανισμό

1. *εξάγετε το αντίστοιχο σύστημα διαφορικών εξισώσεων,*
2. *απλοποιήστε το παραπάνω σύστημα σε ένα 2×2, ως*

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} &= k_0 - k_3[A] - k_1[A][C]^2 \\ \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} &= k_1[A][C]^2 - k_2[C]. \end{aligned}$$

   το οποίο μελετήστε, και

3. *συγκρίνετε τα αποτελέσματα με τα αντίστοιχα για το ($S\alpha$).*

Άσκηση 89 (μοντέλο Brusselator)**.** *Το 1968, οι Prigogine και Lefever εισήγαγαν και μελέτησαν τον μηχανισμό*

$$\begin{aligned} &\overset{k_0}{\dashrightarrow} C \text{ (εισροή)} \\ &\overset{k_3[D][C]}{\dashrightarrow} D \text{ (εισροή που εξισορροπεί την απορροή)} \\ D + C &\xrightarrow{k_3} A + E \text{ (μη καταλυόμενο βήμα)} \\ A + 2C &\xrightarrow{k_1} 3C \text{ (αυτοκατάλυση)} \\ C &\xrightarrow{k_2} B \text{ (φθορά του «αυτοκαταλύτη»)}, \end{aligned}$$

για σταθερή εισροή $k_0 > 0$. Για τον παραπάνω μηχανισμό

1. *εξάγετε το αντίστοιχο σύστημα διαφορικών εξισώσεων,*
2. *απλοποιήστε το παραπάνω σύστημα σε ένα 2×2, ως*

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}[A]}{\mathrm{d}t} &= k_3[D]_0[C] - k_1[A][C]^2 \\ \frac{\mathrm{d}[C]}{\mathrm{d}t} &= k_0 - (k_2 + k_3[D]_0)[C] - k_1[A][C]^2, \end{aligned}$$

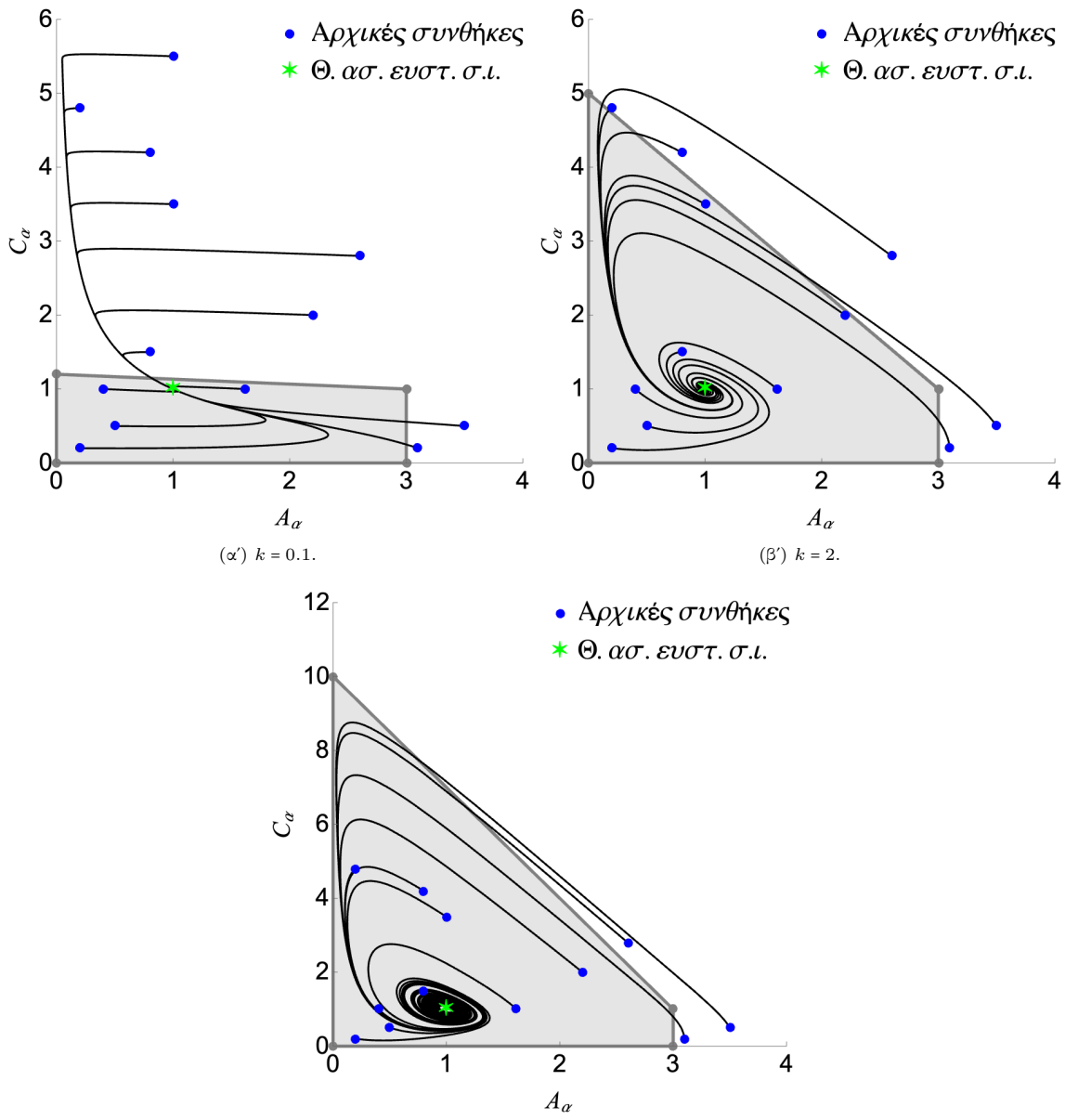
   για δεδομένο $[D]_0 \geq 0$, το οποίο μελετήστε, και

3. *συγκρίνετε τα αποτελέσματα με τα αντίστοιχα για το ($S\alpha$).*

Το μοντέλο αυτό αναφέρεται στη βιβλιογραφία ως Brusselator, νεολογισμός που προέρχεται από τη σύνθεση των λέξεων Brussels (εκεί βρίσκεται το Université Libre de Bruxelles (Ελεύθερο Πανεπιστήμιο των Βρυξελλών), όπου ήταν Καθηγητής ο Prigogine) και oscillator (ταλαντωτής).

Αριθμητική επίλυση. Προχωράμε στην αριθμητική επίλυση του ($S\alpha$), όπως φαίνεται στο Σχήμα 86, στο Σχήμα 87 και στο Σχήμα 88, προς επαλήθευση των συμπερασμάτων μας, αλλά και προς απάντηση των ερωτημάτων μας.

Με το Σχήμα 86 επαληθεύουμε την ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $(1,1)$, την τοπική εικόνα του επιπέδου φάσης γύρω από το σημείο ισορροπίας, καθώς και ότι το Σ_{k,k_*} είναι πράγματι χωρίο θετικής παγίδευσης, όταν $k_* < 1$ και $k \leq \kappa(k_*)$.



(α′) $k = 0.1$. (β′) $k = 2$.

(γ′) $k = 4.5$.

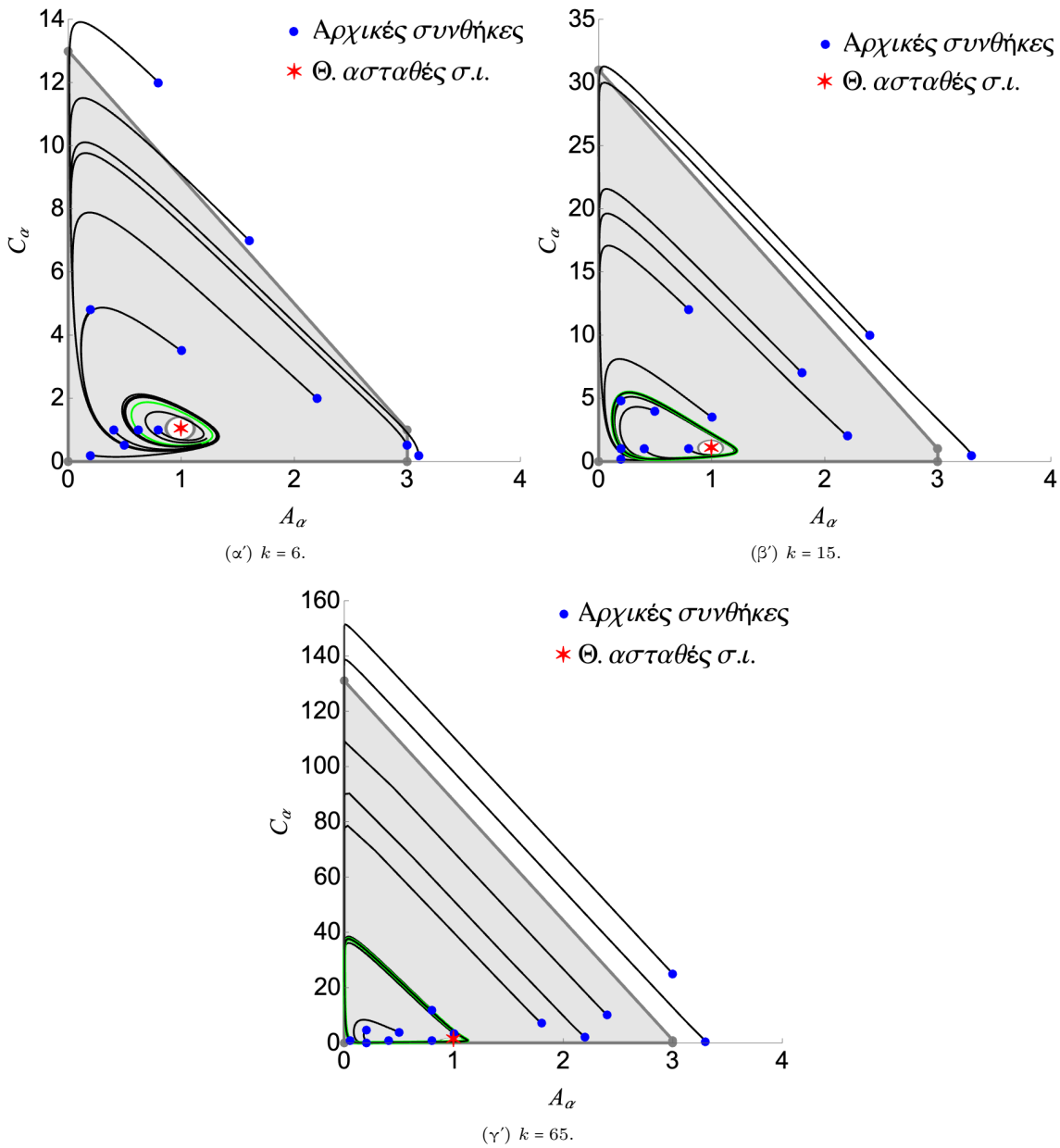
Σχήμα 86: Αριθμητική επίλυση του ($S\alpha$) για θετικούς χρόνους και για διάφορες τιμές του $k \leq \kappa(k_*)$, όταν $k^\star = 0.5$, και άρα $\kappa(k_*) = 4.5$, $\kappa_-(k_*) \approx 0.32$, $\kappa_+(k_*) \approx 62.68$. Η σκιαγραφημένη περιοχή αντιστοιχεί στο χωρίο θετικής παγίδευσης Σ_{k,k_*}.

Με το Σχήμα 87 επαληθεύουμε την θετική αστάθεια του $(1,1)$, ότι το Ω_{k,k_*} είναι πράγματι χωρίο θετικής παγίδευσης, καθώς και την ύπαρξη οριακού κύκλου εντός του χωρίου αυτού, όταν $k_* < 1$ και $k > \kappa(k_*)$. Παρατηρούμε ότι ο οριακός κύκλος αυτός είναι μοναδικός και ευσταθής, κάτι που απαντάει και στην ερώτηση μας σχετικά με τον αριθμό και το είδος των οριακών κύκλων του ($S\alpha$).

Τέλος, με το Σχήμα 88 επαληθεύουμε την ολική θετική ασυμπτωτική ευστάθεια του $(1,1)$, την τοπική εικόνα του επιπέδου φάσης γύρω από το σημείο ισορροπίας, καθώς και ότι το Σ_{k,k_*} είναι πράγματι χωρίο θετικής παγίδευσης, όταν $k_* \geq 1$.

***Μαθηματικό Υπόβαθρο*:**

Χωρία παγίδευσης. Όπως έχουμε αναφέρει, το Θεώρημα 66 μπορεί να αποτελέσει την βάση για την εξαγωγή ύπαρξης περιοδικής λύσης ενός αυτόνομου (πC) με τροχιά εντός καθορισμένου υποσυνόλου του χώρου φάσης.



(α′) $k = 6$. (β′) $k = 15$. (γ′) $k = 65$.

Σχήμα 87: Αριθμητική επίλυση του ($S\alpha$) για θετικούς χρόνους και για διάφορες τιμές του $k > \kappa(k_*)$, όταν $k^\star = 0.5$, και άρα $\kappa(k_*) = 4.5$, $\kappa_-(k_*) \approx 0.32$, $\kappa_+(k_*) \approx 62.68$. Η σκιαγραφημένη περιοχή αντιστοιχεί στο χωρίο θετικής παγίδευσης Ω_{k,k_*}.

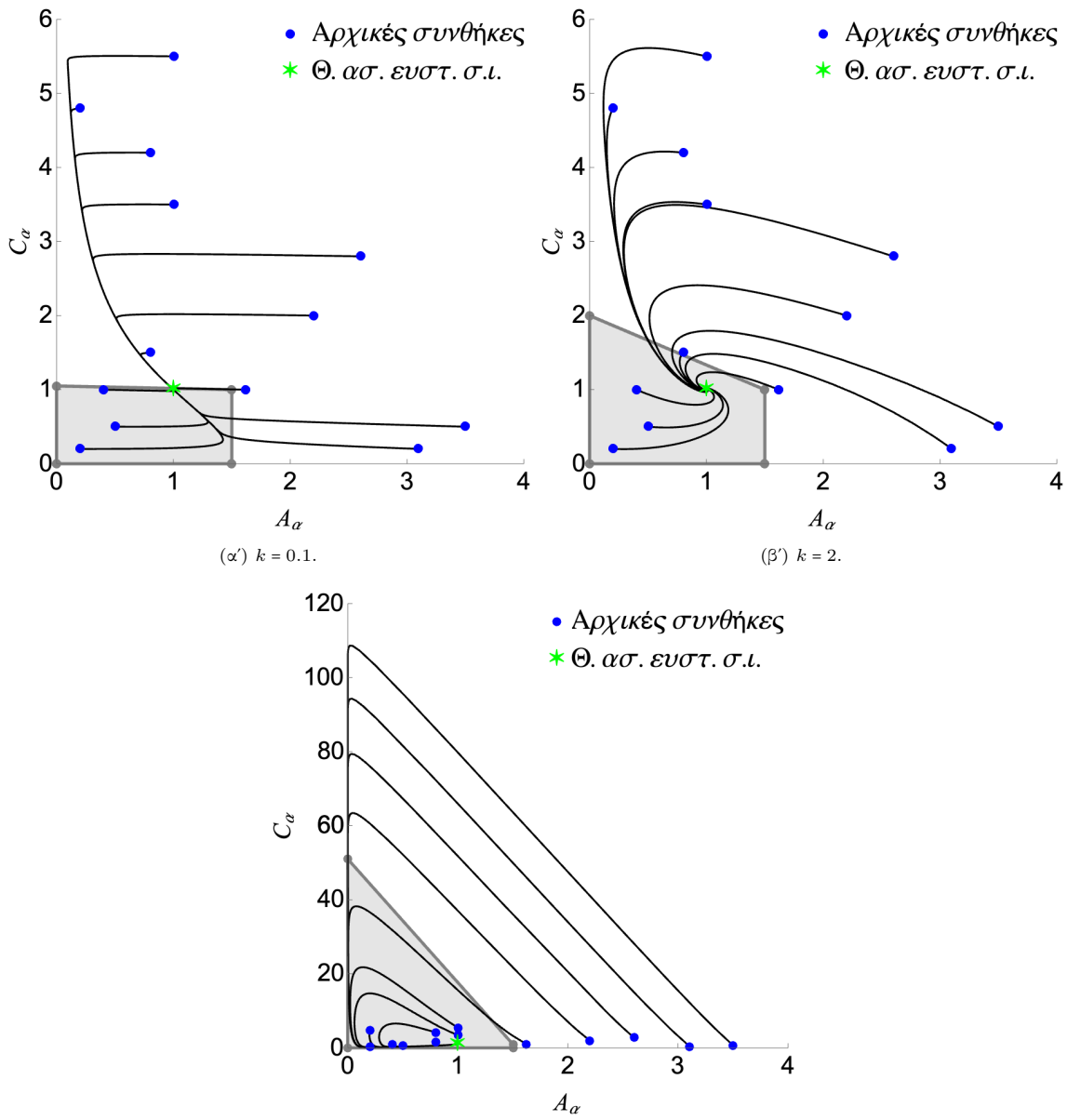
Συγκεκριμένα, έστω $n = 2$ και αυτόνομο (πC) το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική θετικά (αρνητικά) ολική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$.

1. Κάθε συμπαγές, συνεκτικό και θετικά (αρνητικά) αναλλοίωτο $\Sigma \subseteq S_2$ με $\Sigma^\circ \neq \varnothing$, λέγεται *χωρίο θετικής (αρνητικής) παγίδευσης*. Η γεωμετρία και η χαρακτηριστική ιδιότητα ενός τέτοιου συνόλου απεικονίζονται στο Σχήμα 89.

2. Ένας αναλυτικός τρόπος επαλήθευσης του ότι ένα συμπαγές και συνεκτικό $\Sigma \subseteq S_2$ με $\Sigma^\circ \neq \varnothing$ και κατά τμήματα ομαλό σύνορο, $\partial\Sigma$, είναι όντως χωρίο θετικής (αρνητικής) παγίδευσης, αποτελεί το αντίστοιχο κριτήριο για να την επαλήθευση των θετικά (αρνητικά) αναλλοίωτων συνόλων, δηλ. η ανισότητα

$$\nu(x) \cdot f(x) > 0 \;\; (\nu(x) \cdot f(x) < 0)\,, \text{ για κάθε «ομαλό» σημείο } x \in \partial\Sigma,$$

όπου ν το *εσωτερικό κάθετο διάνυσμα* του $\partial\Sigma$.



(α′) $k = 0.1$.

(β′) $k = 2$.

(γ′) $k = 100$.

Σχήμα 88: Αριθμητική επίλυση του ($S\alpha$) για θετικούς χρόνους και για διάφορες τιμές του $k > 0$, όταν $k^\star = 2$, και άρα $\kappa_-(k_*) \approx 0.9$, $\kappa_+(k_*) \approx 89$. Η σκιαγραφημένη περιοχή αντιστοιχεί στο χωρίο θετικής παγίδευσης Σ_{k,k_*}.

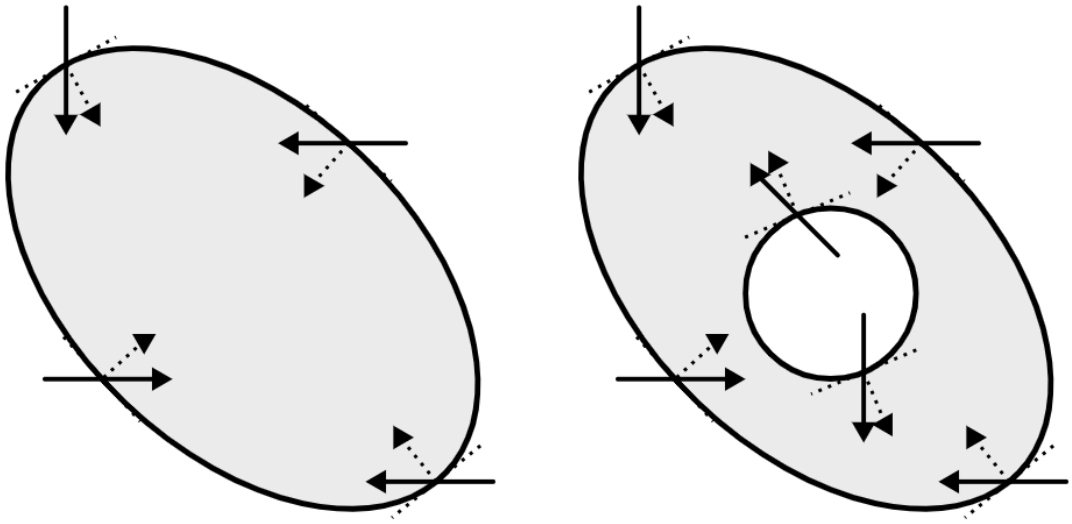
Ισχύει, τώρα, το ακόλουθο αποτέλεσμα.

Θεώρημα 90 (χωρίο παγίδευσης)**.** *Έστω $n = 2$, αυτόνομο (πC) το οποίο για κάθε $y_0 \in S_2$ έχει μοναδική μεγιστική θετικά (αρνητικά) ολική λύση, $y(\,\cdot\,, y_0)$ και χωρίο θετικής (αρνητικής) παγίδευσης $\Sigma \subseteq S_2$. Αν το Σ δεν περιέχει σημεία ισορροπίας του (πC), τότε*

1. *το Σ δεν είναι 0-συνεκτικό (δηλ. είναι m-συνεκτικό με $m \in \mathbb{N}$), και*
2. *υπάρχουν*
   i. *τουλάχιστον ένας εσωτερικά θετικά (αρνητικά) ευσταθής οριακός κύκλος, και*
   ii. *τουλάχιστον ένας εξωτερικά θετικά (αρνητικά) ευσταθής οριακός κύκλος*

   (είναι πιθανό οι δύο παραπάνω οριακοί κύκλοι να ταυτίζονται σε έναν θετικά (αρνητικά) ευσταθή οριακό κύκλο), και αν, συγκεκριμένα, το Σ είναι 1-συνεκτικό, τότε

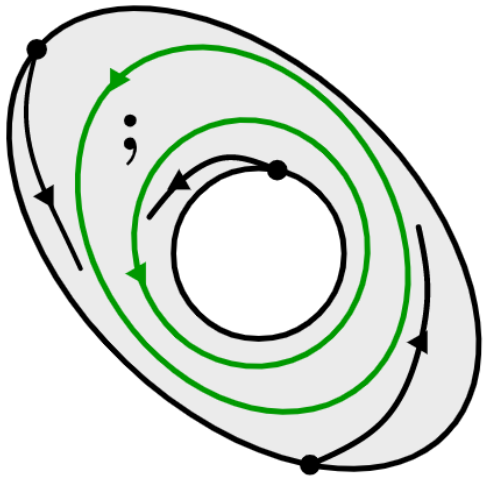
   i. *τόσο μεταξύ του πρώτου και της «εξωτερικής» συνιστώσας του $\partial\Sigma$,*



(α′) 0-συνεκτικό. (β′) 1-συνεκτικό.

Σχήμα 89: Παραδείγματα χωρίων θετικής παγίδευσης στο επίπεδο.

ii. όσο και μεταξύ του δεύτερου και της «εσωτερικής» συνιστώσας του $\partial\Sigma$*, δεν υπάρχει κλειστή τροχιά.*



Σχήμα 90: Σύμφωνα με το Θεώρημα 90, εντός κάθε 1-συνεκτικού χωρίου θετικής παγίδευσης, που δεν περιέχει σημείο ισορροπίας, υπάρχουν τουλάχιστον δύο οριακοί κύκλοι (οι οποίοι μπορεί και να ταυτίζονται), ένας εξωτερικά θετικά ευσταθής, μεταξύ του οποίου και της «εξωτερικής» συνιστώσας του συνόρου δεν παρεμβάλλεται άλλη κλειστή τροχιά, και ένας εσωτερικά θετικά ευσταθής, μεταξύ του οποίου και της «εσωτερικής» συνιστώσας του συνόρου δεν παρεμβάλλεται άλλη κλειστή τροχιά. Ωστόσο, δεν γνωρίζουμε για το τι γίνεται μεταξύ των δύο αυτών οριακών κύκλων.

Βιβλιογραφία

[1] Αλικάκος Ν. Δ., Καλογερόπουλος Γ. Η. (2007) *Συνήθεις Διαφορικές Εξισώσεις*, 2η Έκδοση, Σύγχρονη Εκδοτική.

[2] Γιαλελής Ν., Μπιτσούνη Β., Στρατής Ι. Γ. (2022) *Μια Εισαγωγή στην Μαθηματική Βιολογία*, Αποθετήριο Ελληνικών Ακαδημαϊκών Ηλεκτρονικών Συγγραμμάτων και Βοηθημάτων Κάλλιπος, *υπό συγγραφή*.

[3] Καλογερόπουλος Γ. Η. (2013) *Διακριτά Δυναμικά Συστήματα και Εφαρμογές*, Σύγχρονη Εκδοτική.

[4] Κομηνέας Σ., Χαρμανδάρης Ε. (2015) *Μαθηματική Μοντελοποίηση*, Αποθετήριο Ελληνικών Ακαδημαϊκών Ηλεκτρονικών Συγγραμμάτων και Βοηθημάτων Κάλλιπος. http://hdl.handle.net/11419/6325

[5] Στρατής Ι. Γ. (1992) *Μια Εισαγωγή στην Ποιοτική Θεωρία των Συνήθων Διαφορικών Εξισώσεων*, Σημειώσεις Παραδόσεων, Τμήμα Μαθηματικών, ΕΚΠΑ.

[6] Arnold V. I. (1992) *Ordinary Differential Equations*, Springer.

[7] Boyce W. E., DiPrima R. C., Meade D. B. (2017) *Elementary Differential Equations and Boundary Value Problems*, 11th ed., John Wiley and Sons.
(Η δέκατη έκδοση έχει εκδοθεί, σε μετάφραση στα Ελληνικά, από τις Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Ε.Μ.Π., 2015.)

[8] Braun, M. (1993) *Differential Equations and their Applications*, 4th edition, Springer-Verlag.

[9] Cohen, J. E. (2004) *Mathematics is Biology's next microscope, only better; Biology is Mathematics' next Physics, only better*, PLoS Biology, 2(12), e439.

[10] Corless, R. M., Gonnet, G. H., Hare, D. E., Jeffrey, D. J., Knuth, D. E. (1996). *On the Lambert W function*, Advances in Computational Mathematics, 5(1), 329-359.

[11] Dumortier, F., Llibre, J., Artés, J. C. (2006) *Qualitative Theory of Planar Differential Systems*, Springer-Verlag.

[12] Edelstein-Keshet L. (2005) *Mathematical Models in Biology*, SIAM.

[13] Iannelli M., Pugliese A. (2014) *An Introduction to Mathematical Population Dynamics: Along the Trail of Volterra and Lotka*, Springer.

[14] Keener J. P., Sneyd J. (2009) *Mathematical Physiology I: Cellular Physiology*, Springer.

[15] Keener J. P., Sneyd J. (2009) *Mathematical Physiology II: Systems Physiology*, Springer.

[16] Logan J. D. (2013) *Applied Mathematics*, 4th edition, Wiley.
(Η δεύτερη έκδοση έχει εκδοθεί, σε μετάφραση στα Ελληνικά, από τις Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, 1999.)

[17] Logan J. D., Wolesensky W. (2009) *Mathematical Methods in Biology*, Wiley.

[18] Murray J. D. (2011) *Mathematical Biology. I: An Introduction*, 3rd ed., Springer.

[19] Murray J. D. (2011) *Mathematical Biology. II: Spatial Models and Biomedical Applications*, 3rd ed., Springer.

[20] Okubo, A. and Levin, S. A. (2001). *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*, volume 14., Springer Science & Business Media.

[21] Perko, L. (2001). *Differential Equations and Dynamical Systems*, 3rd ed., Springer.

[22] Philip P. (2021). *Ordinary Differential Equations*. Lecture Notes. https://www.math.lmu.de/~philip/publications/lectureNotes/philipPeter_ODE.pdf

[23] Schaffer D. G., Cain J. W. (2018) *Ordinary Differential Equations: Basics and Beyond*, Springer.

[24] Segel L. A. (1984) *Modeling Dynamic Phenomena in Molecular and Cellular Biology*, Cambridge University Press.

[25] Segel L. A., Edelstein-Keshet L. (2013) *A Primer on Mathematical Models in Biology*, SIAM.

[26] Wolfram Research, Inc., (2020) Mathematica, Version 12.1, Champaign, IL.