دینامیک تک گونه‌ای

Single-species dynamics

چه چیزی تعیین‌کننده تراکم گونه‌های مختلف گیاهان، حیوانات و میکروارگانیسمها است؟ چرا تعداد آنها نوسان میکند و یا منقرض میشوند و چگونه گونه‌های مختلف با هم تعامل میکنند تا فراوانی خود را تعیین نمایند؟ اینها برخی سوالاتی است که در دینامیک اکولوژیکی جمعیت وجود دارد و در این مبحث به آنها پرداخته میشود. در این مبحث به دینامیک سیستمهای تک گونه‌ای اشاره شده و اصول اساسی آن مورد بحث قرار گرفته است. به همین دلیل گونه‌هایی مورد مطالعه قرار می‌گیرند که دینامیک آنها تحت تاثیر گونه‌های دیگر نیست. بنابراین میتوانیم بسیاری از فرایندهای مهم را به سادگی و دقت مورد بررسی قرار دهیم. همچنین بررسی دینامیک تک‌گونه‌ای در فهم جمعیتهای واقعی کمک شایانی میکند به ویژه اگر آنها در محیط‌های نسبتا ساده‌ای همچون سیستمهای کشاورزی باشند.

یک حقیقت ساده در مرکز تمامی مطالعات مربوط به دینامیک جمعیت وجود دارد: تراکم و یا تعداد افراد در یک جمعیت بسته، با افزایش تولد زیاد میشود و با مرگ آنها کاهش می‌یابد. اگر جمعیت بسته نباشد لازم است که بحث مهاجرت نیز در نظر گرفته شود. مهاجرت شامل مهاجرت به داخل (immigration) و مهاجرت به خارج (emigration) است. جامعه‌ای که در آن میزان تولد بر میزان مرگ و میر فزونی گیرد افزایش می‌یابد و در حالت عکس آن کاهش می‌یابد. مهم مد تغییر جمعیت است. اگر میزان تولد و مرگ ثابت بماند در این صورت افزایش یا کاهش جمعیت به صورت نمایی خواهد بود و دینامیک جمعیت در مقیاس هندسی و نه حسابی تغییر خواهد کرد. در ابتدای این مبحث محاسبات میزان رشد نمایی جمعیت برای انواع مختلف جمعیتها ارائه میشود و خواهیم دید که چگونه چنین محاسباتی که بر اساس فرض‌های ساده شده نرخ‌های دموگرافیک (نرخ تولد، مرگ و مهاجرت) بنا شده‌اند میتوانند در بیولوژی جمعیت‌ها به صورت کاربردی مورد استفاده قرار گیرند. این واقعیت که تعداد افراد یک جمعیت در یک دوره زمانی نسبتا طولانی ثابت باقی میماند خود به این معنی است که نرخهای دموگرافیک ثابت باقی نمی‌مانند. در حقیقت به موازات افزایش تعداد افراد جمعیت، نرخ مرگ و میر در مقایسه با نرخ تولد افزایش می‌یابد تا زمانی که بر آن فزونی میگیرد. در جمعیتهای واقعی این گونه تغییرات دموگرافیک توسط اکولوژیستها به تغییرات وابسته به تراکم و توسط ریاضیدانان تغییرات غیر خطی و توسط مهندسین به عنوان بازخور منفی نامگذاری میشود. وجود همین حالت غیر خطی است که منجر به ایجاد تعادل پایدار میشود و در آن نرخ تولد درست به اندازه نرخ مرگ و میر میگردد. یک چیز مهم دیگر هم ممکن است در رفتارهای دینامیکی جمعیت اتفاق بیافتد: جمعیت در حالت پایدار نباشد ولی سیکل‌های خاصی از خود نشان دهد. عجیب‌تر اینکه این سیکل‌ها ممکن است منظم نباشند و حالت پیچیده و غیر قابل پیش‌بینی به خود بگیرند و به بیان ریاضی ممکن است حالت کائوس پیدا کنند. احتمال دینامیک کائوس در جمعتیهای ساده برای اولین بار در سالهای ۱۹۷۰ مطرح شد و در این حوزه جدید از علم ریاضی مشکلات اکولوژی و پی بردن به مکانیسم آنها از اهمیت خاصی برخوردار بود. در قسمتها بعدی این مبحث عواقب نرخهای دموگرافیک تابع تراکم و تعینی مورد بحث قرار گرفته و در اکولوژی بحث کائوس مورد بررسی قرار میگیرد. در آخرین مطالب این مبحث تعریف خواهیم کرد که به بیان تعینی کلیه نرخهای دموگرافیک آیا ثابت هستند و یا تحت تاثیر تراکم جمعیت تغییر میکنند و عامل شانس چه اثری بر روی آنها دارد. بدیهی است که تمامی جمعیتهای واقعی در معرض اثرات تصادفی (random effects) هستند. وقتی متوسط تعداد تولد بچه‌ها در هر سال برابر ۲ نفر باشد، برخی بیشتر و برخی کمتر از دو بچه خواهند داشت و در برخی سالها و در برخی جاها در یک گونه، متوسط مربوطه ممکن است اندکی کمتر یا اندکی بیشتر باشد. از این بالاتر ممکن است نرخ تولد برای سالها برابر ۲ باشد ولی در یک سال شهاب‌سنگی برخورد کرده و هیچ کس نتواند به تکثیر مثل بپردازند. در ۱۰ سال اخیر پیشرفت‌های قابل ملاحظه‌ای در مطالعه جمعیتها به عمل آمده است که یکی از آنها اثرات استوکاستیک است. این مفهوم نیز در ادامه بحث مورد بررسی بیشتر قرار میگیرد.

نرخ رشد جمعیت

هر موضوعی اسطوره‌ها و قهرمانان خاص خود را دارد. در حالی که علم فیزیک غول‌هایی چون نیوتون و انشتین را دارد و علم تکامل نیز خود را مدیون داروین میداند، دینامیک جمعیت نیز خود را مرهون توماس مالتوس میداند. مالتوس اولین فردی نبود که طبیعت هندسی رشد جمعیت را مطرح کرد ولی اولین کسی بود که از طریق کارهای خود به این نتیجه علمی رسید. مالتوس در سال ۱۷۹۸ رساله مشهوری در زمینه اصول جمعیت منتشر کرد و امروز میدانیم که هر گونه جمعیتی از قبیل فیل، شته و امثال آن اگر برای مدت چند سال بدون هیچ محدودیتی رشد کند، رشد هندسی او باعث خواهد شد که در مدت کوتاهی وزن توده آن‌ها از وزن کره زمین نیز بیشتر شود و این درست مطلبی است که برای اولین بار مالتوس به آن اشاره کرده است. این عبارت به قدری قدرتمند بود که داروین را هم تحت تاثیر قرار داد. بدیهی بود که چنین باروری (fecundity) بالایی باید توسط یک نیروی مرگ و میر بالا متوازن شود و هر صفت قابل توارث که به نفع یک نفر باشد به افزایش فراوانی آن منجر میشود. البته پیام مالتوس به عنوان فردی از طبقه کشیشان قدرتمند جامعه که ملهم از دریافت او از

جامعه بود مستلزم انجام کاری در مورد طبقات پایین جامعه بود که به نحو مسئولیت ناشناسی باروری و تولید مثل بالایی داشتند. اگر نام مالتوس را در گوگل جستجو کنیم خواهیم دید که او قهرمان کنسرسیوم نامطبوع مهندسین جامعه مدرن امروزی است.

به هر حال نرخ رشد نمایی جمعیت علیرغم منشا سایه‌دار و مبهم آن، وقتی بر پایه نرخهای دموگرافیک بررسی میشود کمیت بسیار مفیدی در اختیار ما قرار میدهد. یک جمعیت ساده و غیر ساختمند را در نظر بگیرید. غیر ساختمند به این معنی که نرخ تولد و مرگ در افراد یکسان است و افراد تازه متولد شده بلافاصله بعد از تولد قادر به تولید مثل نیستند. اگر نرخ تولید ماده‌ها برابر b باشد (تاکنون فرض بر این است که نرها اثری روی نرخ رشد جمعیت ندارند، چیزی که در مورد اغلب گونه‌ها ولی نه همه آنها صادق است) و نرخ مرگ آنها برابر d باشد، آنگاه $r = b - d$ است و اگر $r>0$ باشد جمعیت افزایش می‌یابد و اگر $r<0$ باشد جمعیت کاهش خواهد یافت. بعلاوه اگر اندازه فعلی جمعیت برابر N_0 باشد در این صورت اندازه جمعیت در زمان t در آینده برابر است با:

$$N_t = N_0 \exp[rt]$$

جمعیت با توان r به رشد و یا کاهش خود ادامه میدهد. توجه باید داشت که در این مدل ساده نیازی به دانستن نرخ تولد و نرخ مرگ به صورت انفرادی نیست و ما فقط تفاوت آنها را مورد استفاده قرار داده‌ایم. همه گونه‌ها به صورت مداوم تولید مثل ندارند. یک گونه گیاهی یا جانوری را در نظر بگیرید که دارای نسلهای منقطع هستند و قبل از مردن خود تولید λ فرزند ماده میکنند. اگر تعداد افراد در حال حاضر برابر N_0 باشد، t نسل بعد به $N_t = N_0 \lambda^t$ خواهد رسید که میتوان آنرا به صورت زیر نوشت:

$$N_t = N_0 \exp[\ln(\lambda)\, t]$$

ملاحظه میشود که این عبارت آخری شباهت زیادی با حالت جمعیت با افزایش مداوم دارد و فقط به جای r از عبارت $\ln(\lambda)$ استفاده شده است. این پارامترها در واقع نرخ رشد ذاتی جمعیت هستند و به ما اجازه میدهند که تعداد افراد جمعیت در آینده را محاسبه کنیم. البته میدانیم که r در طول زمان ثابت باقی نمی‌ماند ولی به ما میگوید که با توجه به نرخ تولید و نر مرگ جامعه در کوتاه‌مدت چه اتفاق می‌افتد. این یک ابزار مدیریتی قدرتمندی است. فرض کنید فردی بخواهد آسیب‌پذیری بالقوه یک سری جمعیت‌های گونه‌های در معرض خطر را ارزیابی کند. محاسبه نرخ رشد جمعیتی متفاوت آنها یک پاسخ کامل به این پرسش نخواهد داد ولی البته راهنمای مفیدی است که آسیب‌پذیری متفاوت آنها را در اختیار ما قرار میدهد. برآورد نرخ رشد جمعیت در جمیعتها با ساختار پیچیده در حقیقت قسمت مرکزی تجزیه و تحلیل‌های قابلیت حیات جمعیتها محسوب میشود که یک ابزار کاربردی در بیولوژی حفاظتی محسوب میشود. اپیدمولوژی نیز مثال دیگری از اهمیت نرخ رشد جمعیت است. فرض کنید جمعیت کوچکی از افراد میزبان مستعد در معرض تعداد اندکی از افراد گونه آلوده‌کننده قرار میگیرند. از نقطه نظر بیماری، تولد به معنی ایجاد عفونتهای جدید است و مرگ به معنی این است که میزبان یا مجددا به زندگی عادی برگشته و یا واقعا بمیرد. بیماری فقط زمانی گسترش می‌یابد که $r = b - d > 0$ باشد که در آن b و d نرخ تولد و مرگ بیماری هستند. در ادبیات اپیدمولوژی این وضعیت به صورت زیر بیان میشود $\exp(r)=R_0>0$ و تفسیر ساده آن به این شرح است که برای توسعه یک بیماری لازم است که هر عفونت و آلودگی اولیه بتواند حداقل یک عفونت ثانویه به دنبال داشته باشد. محاسبه R_0 که توسط اکولوژیستها به عنوان نسبت پایه تولید مثلی (basic reproductive ratio) و صحیح‌تر از آن توسط اپیدمولوژیستنها به عنوان تعداد تولید مثلی پایه (basic reproductive number) یک معیار بدون بعد) نامیده میشود در مرکز مطالعات مربوط به تجزیه و تحلیل بهداشت و سلامت انسان و دام قرار دارد.

جمعیت‌های ساختمند (Structured populations)

فرض اینکه تمامی جمعیتها از افراد مشابهی ساخته شده باشند و نرخه‌ای دموگرافیک یکسانی داشته باشند البته نوعی ساده‌سازی خام و اولیه است. در جمیعتهای پیچیده و ساختمند چگونه میتوان نرخ رشد جمعیت را محاسبه کرد؟ برای پاسخ به این سوال جمعیتی را در نظر میگیریم که دارای تولید مثل فصلی و منقطع هستند به طوری که بتوان در یک مقطع از سال جمعیت را بررسی کرد. همچنین فرض کنیم که جمیعت دارای ساختار سنی است: نرخ‌های دموگرافیک با سن تغییر میکند ولی در هر کلاس سنی ثابت است. برای توصیف تعداد جمعیت در

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_x \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \cdots & f_x \\ p_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & p_{x-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_x \end{pmatrix}(t)$$

زمان t لازم است که یک بردار را بنویسیم: $n(t) = \{n1, n2, \ldots, nx\}(t)$ که در آن ni تعداد یا تراکم افراد در سال I و زمان t و x مسن‌ترین دسته سنی است. برای بررسی اینکه چگونه تعداد جمعیت در طول زمان تغییر میکند لازم است احتمال اینکه فردی با سن I در سال بعد زنده بماند (pi) و تعداد فرزندانی که هر سال تولید میکند (fi) را بدانیم. در این صورت تصویر روبرو را خواهیم داشت که میتوانیم به صورت مختصر آن را به صورت $n(t+1)=A\ n(t)$ نوشت. توجه شود که تعداد افراد جوان‌ترین دسته سنی به صورت تعداد افراد هر دسته سنی در فصل قبلی ضرب در میزان باروری آنها محاسبه میشود و این در حالی است که احتمال بقای افراد تا فصل جدید خط قطری کوتاه‌تر در ماتریس بالا را به خود اختصاص میدهد. ماتریس A در شکل روبرو (معادله ۱) نمونه مثالی از ماتریس اندازه‌گیری جمعیت[1]

[1] population-projection matrix

است و در این شکل بخصوص، چون جمعیت بر اساس ساختار سنی تنظیم شده است لذا آن را ماتریس لسلی (Lreslie, 1945) مینامند. ساده‌ترین راه کشف نرخ رشد جمعیت توسط معادله ۱ این است که از این معادله در کامپیوتر استفاده شود. کامپیوتر در سالهای ۱۹۴۰در اختیار اولین واضعین این فرمول نبود. این مدل نتایج ریاضی مهمی در اختیار ما میگذارد که دید ما را در زمینه فرایند رشد جمعیت توسعه میدهد. این ماتریس تمامی اطلاعات لازم در مورد پارامترهای دموگرافیک جمعیت را در اختیار ما میگذارد. میتوان از این ماتریس یک معادله چند جمله‌ای با یک متغیر اختیاری (مثل n) مشتق نمود. درجه چند جمله‌ای تابع تعداد دسته‌های سنی است. اگر ۵ دسته سنی وجود داشته باشد چند جمله‌ای از درجه ۵ (η^5) و اگر ۲۰ دسته سنی وجود داشته بشد چند جمله‌ای از درجه ۲۰ (η^{20}) خواهیم داشت. همانگونه که معادله درجه دوم (کوادراتیک) دارای دو ریشه است که بر اساس آنها معادله، جواب صفر دارد، در مورد چندجمله‌ای‌های از مرتبه x نیز تعداد x ریشه خواهیم داشت که بر خلاف معادلات درجه دوم باید به صورت عددی محاسبه شود. مجموعه‌ای از نتایج ریاضی تحت عنوان تئوری Perron–Frobenius مبتنی بر این است که ماتریس لسلی همواره دارای یک ریشه است که از همه ریشه‌های دیگر بزرگ‌تر است. بعلاوه این ریشه که تابع پیچیده‌ای از عناصر مختلف ماتریس A است، نرخ رشد دراز مدت جمعیت را نیز در اختیار ما میگذارد. در تئوری ماتریس‌ها، ریشه‌ها را تحت عنوان eigenvalues مینامند و محاسبه بزرگترین ریشه یا به عبارتی ایجن غالب[2] همان اندازه جمعیت ماس ازلی است که ما به آن احتیاج داریم. این نتیجه قدرتمند به ما میگوید که توزیع اولیه افراد در جمعیتی با کلاسهای سنی مختلف هر چه باشد، جمعیت به میزان مشخصی که تحت کنترل ایجن غالب است به رشد و یا کاهش خود ادامه میدهد. این پدیده که عدم تابعیت رشد جمعیت از وضعیت اولیه جمعیت است را اصطلاحا ergodicity می‌نامند. ویژگی ارگودیک دیگر این مدلهای جمعیتی این است که نسبت افراد در دسته‌های سنی مختلف رقم ثابتی است[3] و این رقم تابع توزیع اولیه جمعیت نیست. این ارقام را میتوان از ماتریس بدست آورد: عدد ایجن غالب دارای یک جفت بردار با طول x است که هر کدام از این عناصر دوگانه با یک دسته کلاس سنی خاصی رابطه دارد. اینها بردار ایجن (eigenvectors) غالب هستند و بزرگی نسبی عناصر آن توزیع سنی پایدار را بدست میدهد.

در حالی که نرخ رشد جمعیت یک ابزار قدرتمد مدیریتی است، اکولوژیستهای کاربردی اغلب مایل هستند که چگونه تولدها و مرگ‌ها در دسته‌های سنی مختلف بر روی تغییر کل جمعیت اثر میگذارند. یک بیولوژیست حفظ محیط زیست به این احتیاج دارد که چگونه تلاشهای خود را بر روی افراد جوان یا پیر جمعیت متمرکز و اولویت‌دهی کند در حالی که متخصصین بازی اغلب به عواقب حضور حیوانات با سنین مختلف در بازی علاقه دارند. میتوان اثر حاشیه‌ای تغییر نرخ تولد و مرگ را بر روی نرخ رشد جمعیت محاسبه کرد. محاسبه آن به روش‌های مختلف انجام میگیرد و به تبعیت از متخصصین علم اقتصاد عباراتی از قبیل حساسیت (sensitivities) و یا کشش‌پذیری (elasticities) به آنها اطلاق میگردد. از ماتریس‌های فوق میتوان به منظور بدست آوردن اطلاعاتی در مورد سرعت رسیدن به نرخ رشد ماس ازلی و توزیع سنی پایدار نیز استفاده کرد. کمیت اساسی و کلیدی در این رابطه نسبت تعدیل (damping ratio) است که به صورت نسبت بین بزرگترین عدد ایجن در ماتریس به دومین عدد ایجن بیان میشود. این رقم پیچیده است و اطلاعاتی در مورد نرم بودن و یا نوسانی بودن نرخ رشد دراز مدت جمعت در اختیار ما قرار میدهد. تا کنون در مورد دسته‌بندی افراد بر حسب گروه‌های سنی صحبت شد ولی میتوان دسته‌بندی را بر اساس اندازه، مرحله زندگی، جنسیت، موقعیت جغرافیایی و یا هر متغیر دیگر انجام داد. برای مثال گیاهی را در نظر بگیرید که افراد آن را بر اساس سه مرحله زندگی آنها میتوان تقسیم کرد: مرحله بذری، مرحله گیاه کوچک و مرحله گیاه بزرگ که میتوان به ترتیب آنها را مراحل ۱، ۲ و ۳ نامگذاری نمود. ماتریس جمعیتی برای این گونه گیاهی به صورت زیر است (رابطه ۲). ردیف بالا نشان دهنده باروری مرحله‌ای است. بین یک دوره زمانی و دوره بعدی بذرها قادر به تولید مثل نبوده ولی گیاهان کوچک تولید b2 و گیاهان بزرگ تولید b3 فرزند میکنند که تا مرحله بذری به حیات خود ادامه میدهند. عناصر زیر قطری a12 و a23 احتمال آن را نشان میدهند که بذرها تبدیل به گیاه کوچک و گیاه کوچک تبدیل به گیاه بزرگ شود. این مطلب در ماتریس لسلی هم وجود دارد. عناصر a22 و a3 3 احتمال آن است که گیاهان کوچک و بزرگ به یک اندازه بمانند (میدانیم که این گزینه در مورد بذر وجود ندارد) در حالی که a13 گیاهانی هستند که در محیط مناسبی قرار گرفته و در یک مرحله از حالت بذری به گیاه بزرگ تبدیل میشوند و a32 نیز افراد بدشانسی هستند که با یک خرگوش مواجه شده و اندازه آنها به سرعت کاهش می‌یابد.

$$\begin{pmatrix} 0 & b_2 & b_3 \\ a_{12} & a_{22} & a_{32} \\ a_{13} & a_{23} & a_{33} \end{pmatrix}$$

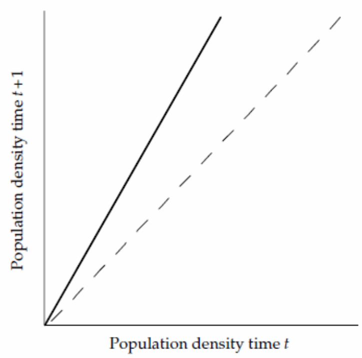
همه نتایج ماتریس لسلی در مورد جمعیت‌های با ساختار پیچیده‌تر نیز کاربرد دارند: میتوان نرخ رشد جمعیت و توزیع پایدار مرحله‌ای[4] را محاسبه کرد. تحلیل مدلهای ماتریسی جمعیتهای با ساختارهای مرحله رشدی نشان داد که در بسیاری از حوزه‌های اکولوژی سودمند هستند ولی البته قرار دادن افراد با توجه به مرحله رشد واقعی آنها که یک ممتغیر پیوسته است در یکی از دسته‌های مرحله رشد که متغیری ناپیوسته است تا حدودی مشکل است. همچنین مرحله زمانی مناسب برای گروه بندی نیز مشکل است. تصمیم گیری در مورد آ<ها اختیاری نیست و برخی مطالعات نشان میدهد که انتخابهای مناسبی وجود دارد و انتخاب خارج از آن اب اشتباه همراه است.

---

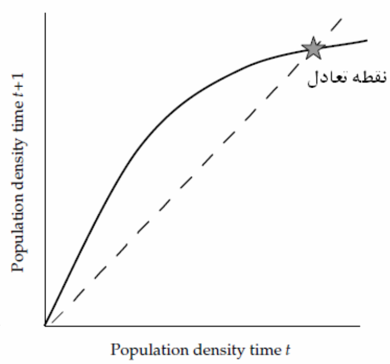
[2] dominant eigenvalues
[3] stable age distribution
[4] stable stage distribution

قبلا متذکر شدیم که بر نتایج ارگودیک تئوری ماتریسها استثنائاتی وجود دارد. از جمله میتوان به جمعیتهای یاشاره کرد که در آن کلاسهای سنی مسن و بدون فعالیت تولید مثلی اشاره کرد. برای مثال جمعیت زنجیره در آمریکای شمالی (Magicicada sp.) را در نظر بگیریم که ۱۷ سال طول میکشد تا بالغ شوند. تازمانی که به طور مطلق مخلوط شدن گروههای سنی وجود ندارد، هر کلاس سنی سالانه زنجرهها از نظر تراکم کاهش و یا افزایش خواهاد یافت ولی نسبت فراوانی اولیه در سالهای ۱، ۲، ...۱۷ یکسانمیماند و هیچگاه به سمت یک نوع توزیع سنی پایدار همگرا نمیگردند. در آمریکا، زنجرههای بالغ فقط در سن ۱۷ سالگی فراوان هستند...

تصویر ۳-۱- رشد جمعیت مستقل از تراکم



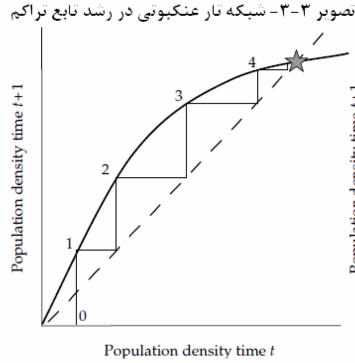
تصویر ۳-۲- رشد جمعیت تابع تراکم



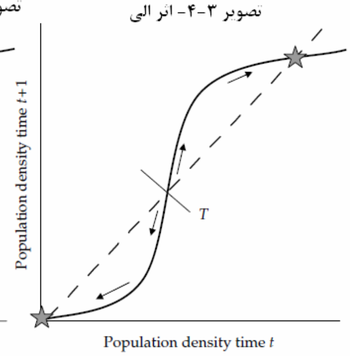
تابعیت از تراکم جمعیت (Density dependence)

ارزش طرحهای ماتریسی این است که اطلاعاتی در مورد جمعیت حال به ما میدهد. اگر از این ماتریسها بخواهیم پیش‌بینی داشته باشیم لازم است که نه تنها ارزش‌های جاری در مورد پارامترهای دموگرافیک را بدانیم بلکه باید بدانیم که این پارامترها در طول زمان چگونه تغییر میکنند. در این بخش توجه خود را بر روی نرخ تولد و مرگ متمرکز کرده و اثر آنها بر روی تغییر تراکم جمعیت مورد بحث قرار میدهیم. ابتدا از یک جمعیت غیر ساختمند و ساده شروع میکنیم که بتوان از هر نسل جداگانه نمونه‌گیری نمود. آن گاه تراکم جمعیت را در نسل‌های بعدی به عنوان تابعی از تراکم نسل جاری پلات میکنیم. تصویر ۳-۱ نشان دهنده جمعیتی است که نرخ رشد آن مستقل از تراکم است. خط مقطع ۴۵ درجه نشان‌دهنده وضعیتی است که در آن تراکم جمعیت از نسلی به نسل دیگر ثابت میماند. خط پر نشان دهنده رشد مستقل از تراکم است که شیب آن (λ) در حقیقت نرخ رشد جمعیت در مقاطع زمانی است. بدیهی است که به موازات رشد جمعیت تعداد آنها بر منابع موجود پیشی میگیرد و در نتیجه نرخ تولد کاهش و یا نرخ مرگ افزایش می‌یابد. در تصویر ۳-۲ این حالت نشان داده شده است. وقتی تراکم جمعیت پایین است، جمعیت از نسلی به نسل دیگر افزایش می‌یابد ولی وقتی تراکم افزایش مییابد میزان افزایش کاهش یافته و پس از آن معکوس میشود. در یک تراکم خاص هر فرد ماده دقیقا خودش را جایگزین میکند و جمعیت به تعادل میرسد. در این دیاگرام ساده، تعادل توسط ستاره نشان داده شده است. تعادل زمانی بوجود می‌آید که منحنی رشد جمعیت با خط ۴۵ درجه برخورد کند. خط سیر دینامیک جمعیت را میتوان از یک روش هندسی به نام شبکه تار عنکبوتی (cobwebbing) دنبال کرد. فرض کنیم که تراکم جمعیت جاری در نقطه ۰ تصویر ۳-۳ باشد. تراکم در نسل بعدی در نقطه ۱ خواهد بود. برای پیداکردن تراکم در نسل بعدی لازم است که یک خط راست با زاویه قائمه نسبت به خط ۴۵ درجه رسم کنیم تا منحنی رشد جمعیت را قطع کند (خط ۱ به ۲ در تصویر ۳-۳) این فرایند را میتوان ادامه داد و خط سیر جمعیت را پیدا کرد. در مورد جمعیتی که بیولوژی آن در تصاویر ۳-۲ و ۳-۳ خلاصه شده است، دینامیک جمعیت به سمت نقطه تعادل پایدار هدایت میشود. در تصویر ۳-۳ یک نقطه منفرد تعادل پایدار وجود دارد که به آن **globally stable equilibrium** میگویند زیرا تراکم اولیه جمعیت هر چه باشد، خط سیر جمعیت به طور اجتناب‌ناپذیری به سمت نقطه تعادل میرود (میتوان این مسئله را با نقطه شروع‌های متفاوت امتحان کرد). البته با توجه به تاریخچه طبیعی هر جمعیت گاه بیش از یک نقطه تعادل وجود خواهد داشت. جمعیتی را در نظر بگیرید که منحنی رشد آن در تصویر شماره ۳-۴ ارائه شده است. در زیر حد آستانه T جمعیت نسل بعدی کوچکتر از نسل جاری است. این حالت زمانی اتفاق می‌افتد که افراد در جمعیت‌های با تراکم اندک به زحمت بتوانند فرصت جفتگیری پیدا کنند و یا اینکه ممکن است در جانورانی دیده شود که شکار گروهی دارند و یا به صورت کلنی زندگی میکنند و اگر همکاری بین آنها از بین برود تنها تعداد معدودی از افراد میتوانند به بقا ادامه دهند. هر جمعیتی که زیر T سقوط کند، تراکمش کاهش می‌یابد تا زمانی که منقرض گردد. بعلاوه در صورتی که تراکم پایین باشد، جمعیت قادر به افزایش نیست به

تصویر ۳-۳- شبکه تار عنکبوتی در رشد تابع تراکم



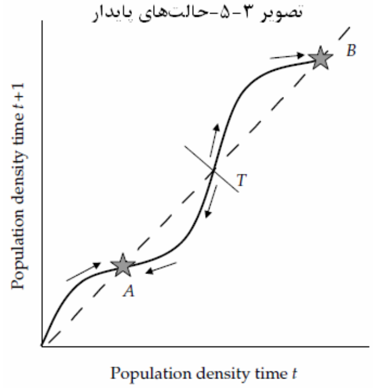
تصویر ۳-۴- اثر الی



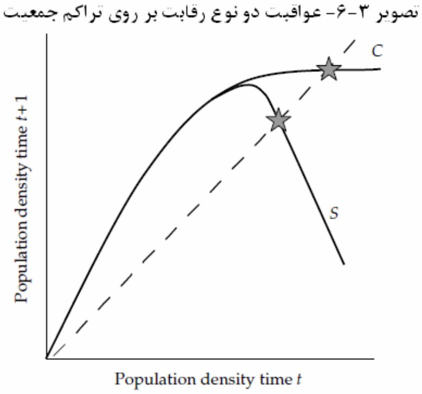
همین دلیل دو نقطه تعادل پایدار موضعی[۵] وجود دارد که یکی از آنها بستگی به این دارد که تراکم جمعیت اولیه بالاتر یا پایین‌تر از حد آستانه T باشد. حداقل تراکم جمعیتی که در پایین آن جمعیت به سمت انقراض پیش میرود اصطلاحا اثر الی[۶] نام دارد و بیولوژیستهای حفاظتی به آن خیلی علاقه دارند. ممکن است دینامیک جمعیت یک گونه خاص بیش از یک نقطه تعادل پایدار غیر صفر باشد. در تصویر ۳-۵ مجددا یک حد آستانه T داریم که وضعیت نهایی سیستم را نشان میدهد. اگر جمعیت از بالای نقطه T آغاز کند به سمت نقطه تعادل پایدار B خواهد رفت و در غیر این صورت به سمت نقطه پایدار A حرکت خواهد کرد. باید توجه کرد که در این حالت نقطه تعادل پایین‌تر در نقطه صفر نیست. توجه شود که جمعیت در تصویر ۳-۵ دارای چهار نقطه تعادل است: ۰، A، T و B. در حالی که A و B پایدار هستند، دو نقطه تعادل 0 و T ناپایدار می‌باشند. جمعیتی که تراکم آن دقیقا در مقدار 0 یا T بماند از آن به بعد هم در همان تراکم باقی خواهد ماند ولی کمترین انحراف باعث میشود که جمعیت به سمت یکی از دو نقطه A یا B هدایت شود.

آیا مثالی از تعادل‌های چندگانه غیر صفر وجود دارد؟ وجود دارد ولی منحصرا زمانی دیده میشود که تعاملات بین چند گونه مطرح باشد و این خود در مقایسه با مدلهای ساده، تک گونه و بدون ساختار که در بالا بدان اشاره شد، احتیاج به روش بسیار پیچیده‌تری دارد. یک نمونه در بید[۷] دیده میشود که توسط یک شکارچی بی‌مهره تخصصی، تراکم جمعیت آن در سطح نسبتا پایینی نگه داشته میشود. اگر چنانچه کنترل شکارچی بر روی بید شکسته شود، تراکم جمعیت بید رو به افزایش گذاشته و به تعادل دومی میرسد که توسط گونه‌ای پرنده این تعادل برقرار میشود. پرنده فوق دنبال بید نمیرود مگر اینکه تراکم آن از سطح خاصی افزایش یابد. برای بازگرداندن تراکم جمعیت بید به سطح تعادلی نسبتا پایین قبلی لازم است ک یک به هم ریختگی جدید اتفاق بیافتد. بنابراین تراکم T یک نقطه حد آستانه یا نقطه انحراف[۸] است که دو نقطه تعادل پایدار موضعی را از هم جدا میکند.

تصویر ۳-۵-حالت‌های پایدار

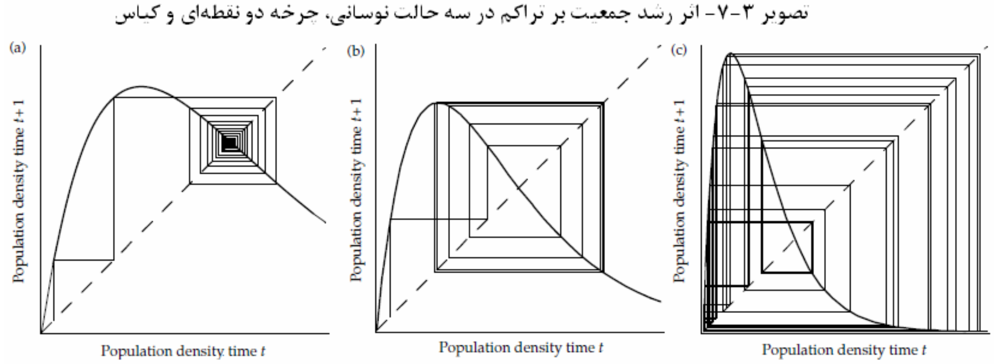


تصویر ۳-۶- عواقبت دو نوع رقابت بر روی تراکم جمعیت



رقابت برای غذا و دیگر منابع بدون شک مهمترین فرایندی است که دینامیک گیاهان و جانوران را تعیین میکند که میتوان آنها را تک‌گونه نامید.

تصویر ۳-۷- اثر رشد جمعیت بر تراکم در سه حالت نوسانی، چرخه دو نقطه‌ای و کیاس



منحنی‌های موجود در تصویر ۳-۲ تا ۳-۵ پدیده‌های برخاسته از سطح جمعیت است که بر پایه تعاملات پیچیده‌ای رخ میدهد که در سطح افراد در جریان است. برای مثال اکولوژیستها دو نوع رقابت را تعریف کرده‌اند: رقابت کوششی[۹] که در آن منابع به یکسان بین تمامی افراد تقسیم میشود و رقابت مشاجره‌ای[۱۰] که در آن برخی افراد منابع مورد نیاز خود را تامین کرده و دیگران چیزی بدست نمی‌آورند. بدیهی است که بسیاری از جمعیتها از مدل حد واسط این دو نوع رقابت استفاده میکنند. در سطح جمعیت، وجود رقابت مشاجره‌ای خالص منجر به

[5] locally stable equilibria
[6] Allee effect
[7] Choristoneura fumiferana
[8] tipping point
[9] scramble competition
[10] contest competition

منحنی رشد C در تصویر ۳-۶ میشود در حالیکه منحنی رشد رقابت کوششی شبیه منحنی S خواهد بود. در حالت منحنی C به موازات اینکه تراکم بالا میرود، تعداد ثابتی از افراد زنده می‌مانند و تولید مثل می‌کنند تا نسل بعدی را بسازند در حالی که در حالت S، زمانی که تراکم جمعیت بالا است، هر یک از افراد به یک نسبت در معرض کمبود قرار میگیرد و کل جمعیت رو به نزول میگذارد. میتوان عواقب دینامیک حرکت از رقابت مشاجره‌ای به رقابت کوششی را با استفاده از شبکه تار عنکبوتی نشان داد. در تصویر ۳-۳ یک نوع رقابت مشاجره‌ای ملایم را داشتیم و این منجر به آن میشد که جمعیت به طور ملایمی به سمت تعادل پایدار حرکت کند. در سه قسمت تصویر ۳-۷ به طور پیش رونده اجزاء رقابت کوششی را افزایش داده‌ایم. با افزایش غیر خطی بودن پاسخ رشد جمعیت بر روی تراکم جمعیت، تراکم از حالت تعادل یکنواخت و مونوتون به حالت نوسانی (oscillatory) هدایت شده و بعد از آن حالت چرخه دو نقطه‌ای (two-point cycle) را پیدا میکند و در نهایت به حالت کائوس (chaos) میرسد. این مثالی از شبکه تار عنکبوتی است و مدل جمعیتی مربوطه از معادله ریکر (ricker) تبعیت میکند که به صورت $x_{t+1} = x_t \exp(r(1-x_t))$ میباشد که در آن x تراکم جمعیت و r میزان باروری است. در پانل اول همچنان یک تعادل پایدار داریم ولی دیگر مسیر تعادل ملایم و صاف نیست و به صورت نوسانی خود را نشان میدهد. در پانل دوم که رقابت کوششی افزایش داشته است، دیگر یک تعادل پایدار نداریم و در عوض نوعی چرخه پایدار دو نقطه‌ای را شاهد هستیم. در پانل سوم با نوساناتی مواجه هستیم که به صورت دقیق خود را تکرار نمیکنند. این حالت را اصطلاحا کائوس دینامیک (dynamical chaos) مینامند. این رفتارهای دینامیکی جمعیت را با استفاده از طیفی از انواع رقابتها (از مشاجره‌ای تا کوششی) بدست آورده‌ایم ولی آنچه مهم است نه مکانیسمهای مربوطه بلکه شکل منحنی رشد جمعیت است. زاویه منحنی رشد در نقطه تعادل که در آن با خط ۴۵ درجه برخورد میکند دارای اطلاعات مهمی است. اگر زاویه بیشتر از ۴۵ درجه باشد (یعنی منحنی رشد پایین‌تر از خط ۴۵ درجه و در قسمت چپ تعادل باشد) یک تعادل ناپایدار خواهیم داشت که مشابه نقطه T در شکل ۳-۵ می‌باشد. اگر زاویه بین ۴۵ و ۰ درجه باشد (مثل تصویر ۳-۳) در این صورت به طریقه صاف و ملایمی به سمت تعادل پایدار حرکت خواهیم کرد و اگر بین ۰ و ۴۵- درجه باشد شبیه تصویر ۳-۷ قسمت a یک مسیر نوسانی برای رسیدن به تعادل پایدار را خواهیم دید و اگر زاویه کمتر از ۴۵- درجه باشد در این صورت تعادل ناپایدار است ولی ممکن است چرخه‌های دائمی و یا حالت کائوس بوجود آید. در تجزیه و تحلیل مدلهای جمعیتی یک عمل رایج این است که مقدار حالت تعادلی را حل کنیم و پس از آن تجزیه و تحلیل حالت پایدار را انجام دهیم تا ویژگی‌های حالت تعادل مشخص شود. در برخی موارد میتوان نشان داد که یک تعادل از قبیل آنچه در تصویر ۳-۳ مشاهده میشود، به صورت کلی پایدار است ولی چنین تحلیلی به لحاظ ریاضی جای بحث دارد و اغلب اوقات تعادل کلی وجود نخواهد داشت. در عوض تحلیل پایداری موضعی به مورد اجرا در می‌آید. برای جمعیتهایی که توسط انواع منحنی‌های رشد در تصاویر ۳-۲ تا ۳-۷ نشان داده شده است، میتوان معیار پایداری موضعی را با استفاده از شبکه تار عنکبوتی و مقداری فراست بدست آورد. در صورتی که با جوامع با ساختار پیچیده‌تر و یا جوامع متشکل از چند گونه سر و کار داشته باشیم، این دریافتهای ساده ژئومتریک دیگر کارایی ندارند ولی میتوان شرایط جبری که معادله‌های چند بعدی آنها هستند بدست آورد. در این بخش بر روی یک جمعیت بدون ساخت و ساده متمرکز میشویم که در مقاطع زمانی منقطع به سر می‌برد. میتوان جمعیتی را مورد مطالعه قرار داد که زمان متصل و پیوسته باشد و دینامیک آن را توسط معادل زیر نشان داد: $dN/dt = [b(n) - d(N)]N = r(N)N$ (رابطه ۳-۶) که در آن نرخ تولد (b)،نرخ مرگ (d) و رشد خالص جمعیت (r) همه تابعی از اندازه جمعیت (N) هستند. پلات کردن r(N) در برابر N نیز اطلاعاتی در مورد دینامیک سیستم در اختیار ما قرار میدهد. البته بین جمعیت مربوط به معادله ۳-۶ و جمعیت‌های مورد مطالعه در تصاویر ۳-۱ تا ۳-۷ تفاوتهایی وجود دارد. در معادله ۳-۶ اثر تراکم جمعیت به طور همزمان بر روی نرخ رشد جمعیت وجود دارد. در مثالهای مربوط به زمانهای منقطع نوعی تاخیر زمانی واضح دیده میشود: سطح رقابت تجربه شده توسط افراد در نسل جاری توسط تعاملات موجود در آخرین نسل شکل میگیرد. این تاخیرهای زمانی موجب به هم زدن پایداری شده و در نتیجه شروع کاهش نرخ رشد جمعیت به موازات افزایش تراکم به تاخیر میافتد و به نظر میرسد که هرگز تعادلی بوجود نیاید. در واقع از نظر ریاضی امکان ندارد که یک جمعیت که توسط معادله ۳-۶ اداره میشود حالت کائوس از خود نشان دهد. بنابراین تاکید داریم که تفاوت بین شکل زمانی منقطع و متصل دلیل این نوع پایداریها نیست بلکه وجود تاخیر زمانی منجر به آن میشود. در واقع وقتی مقاطع زمانی به صورت متصل و پیوسته باشد، میتوان دینامیک مشابهی را بدست آورد که در آن نرخ رشد خالص جمعیت تابعی از تراکم جمعیتی پیشین است:

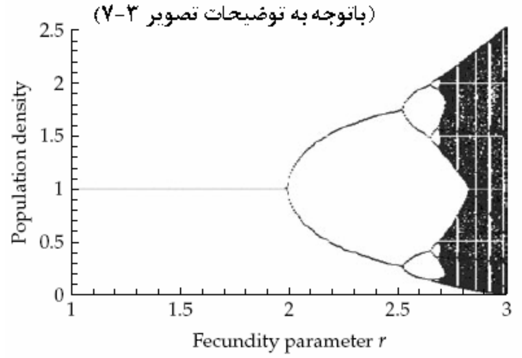
$$dN_t/dt = r(N_{t-\mathrm{t}})N_t$$

که در آن ${}_{\mathrm{t}}$ تاخیر زمانی تقریبی یک نسل میباشد. مدلهای جمعیتی ساختمند را میتوان با استفاده از ماتریسهای مشابه و معادلات انتگرال و یا معادلات دیفرانسیل جزئی مشابه ایجاد کرد که قبلا در بخش عدم تابعیت تراکم به آن اشاره کردیم. بهطور طبیعی اسن جمعیتها پیچیده تر هستند و اغلب پتانسیل بالاتری دارند تا تاخیرهای زمانی خود را با حالتی ناپایدار نشان دهند. اگر فرض کنیم که همه افراد یکسان نباشند نیز باعث میشود که در مقایسه با جمعیتهای بدذون ساختار، انواع پیچیدهتری از جمعیتها را داشته باشیم . همکاری ممکن است غیر متقارن باشد و نوعا افراد کوچکتر در ید اختیار افراد بزرگتر قرارد اشته باشند. علاوه براین کانیبالیسم در عالم جانوران رایج است و وقتی صورت بگیرد همواره مرتبطه به اندازه جمعیت است و افراد مسنتر به مصرف و خوردنافراد کوچکتر همگونهایهای خود مبادرت میکننند. یک چنین تعاملات سنی به طور مفصل مرود مطالعه قرا رگرفته است به ویژه در سیستمهای حشرات که میتوان نسلهای متعدد آنها را در آزمایشگاه

ایجادکرد. بسیاری از این گونه سیستمها چرخههای جمعیتی را نشان دمیدهندن کـه دورههـای آکوتـاهتر از مـدلهای جمیعـت هـای بـدون ساخار است که قبلا توضیح داده شد (برای مثال تصویر ۳-۷). جزئیات این جمعیتها بسته به تاریخ طبیعی سیـستمهای متفـاوت فـرق میکنـد ولی برای یک گروه افراد مسنتر که از طریق رقابت با گروه افراد کوچکتر برای غذا پرداخته و یا آنها را نفله میکنند و تعـداد آنـه راکـاهش میدهند الگوی مشابهی را میتوان در نظر گرفت. وقتی گروه افراد جوانتر که از جمعیت حذف شدهاند به اندازه کافی رشـد کـرده و بـه عنـوا رقیبان غالب بر جمعیت مسلط میشوند و یا دیگران را نفله یکنند، در این صورت تعاداد آنها به اندازهی انیست ک بتوانند به طور معنیـداری تعداد گروههای غالب پیشین را کاهش دهند. به این معنی که گروه بعـدی افـراد ک بـالغ میشوند و گـروه گهنـسالی را تـشکیل یمدهنـد، تعدادشان زیاد است و آنها به نوبه خود افراد جوان جمعیت رانفله خواهند کرد و چرخه مجددا آغاز میگردد.

کائوس (chaos)

پیشگامان دینامیک ریاضی مدرن به ویژه پوانکاره در انتهای قرن نوزدهم رفتار سیستمهای با خاصیت غیر خطی را بررسی کردنـد و متوجـه شدند که رفتارهای عجیبی دارند ولی در غیاب کامپیوتر قادر به فهمیدن کنه این رفتارها نبودند. در دهه ۱۹۶۰ کامپیوتر ظاهر شد و محققین در زمینه شهاب‌شناسی و اکولوژی توانـستند، دینامیـک‌هـای پیچیـده را بـا معادلات مناسبی تولید کننـد و ایـن منجـر بـه ایجـاد علاقـه بـه ریاضـی کابردی و ریاضی محض گردید که سرمنشا دینامیک کـائوس امـروزین است. در مباحـث گذشـته در مـورد کـائوس صـحبت شـد و دیـدیم کـه کائوس دنیامیکی است که در یک جمعیت ساده و دارای انقطاع زمانی و در حالی ایجاد میشود که منحنی (یا نقشه) رشد جمعیت به اندازه کـافی غیر خطی میشود (بـرای مثـال قوزهـا یـا برآمـدگی‌هـای منحنـی ۳-۷). اکنون لازم است که خانواده‌ای از منحنی‌ها را ارائه دهیم دهیم که بتوان از روی آنها نقشه‌های موجود در تصاویر ۳-۳ و ۳-۷ را بررسی کرد. مهم نیست که کدام خانواده را انتخاب کنیم. در اینجا معادلـه ریکـر را مورد استفاده قرار میدهیم که معمولا در بیولوژی جمعیت به خصوص در جمعیتهای ماهی بکار میـرود : $n_{t+1} = n_t \exp[r(1-n_t)]$ (رابطـه ۳-۸)



تصویر ۳-۸- دیاگرام دو شاخه مدل معادله ریکر (باتوجه به توضیحات تصویر ۳-۷)

در اینجا n_t تراکم جمعیت است به طوری که در حالت تعادل معادل ۱ باشد. در این حالت جمعیت در هـر نـسل بـه انـدازه فـاکتور exp{r} افزایش می‌یابد ولی به موازات اینکه تراکم به سمت ۱ میرود، این افزایش رو به کاهش گذاشـته و در بـالای ۱ معکـوس میـشود. اگـر r بـالا باشد ممکن است جمعیت از حالت تعادل بیرون رود. میخواهیم دینامیک سیستم را برای مقادیر مختلف r نشان دهیم. به این منظـور تکـرار معادله را از طریق شبکه تار عنکبـوتی تـصاویر ۳-۳ و ۳-۷ در نظـر گرفتـه و سـپس تمـامی دینامیکهـای مـوقتی را بـرای ۵۰ نـسل بیـرون می‌آوریم. در مورد تصویر ۳-۳ که r آن برابر ۱ است، دینامیک غیر موقتی چندان جالب نیست: به این معنـی کـه جمعیـت بـه یـک تعـادل پایدار میرسد که در اینجا زمانی است که n برابر ۱ باشـد. در تـصویر ۳-۸ مقـادیر r در محـور x و دینامیـک غیرمـوقتی بـر محـور y پـلات شده‌اند به طوری که در مورد r=1 فقط یک نقطه در n=1 وجـود خواهـد داشـت. دینامیـک نـشان داده شـده در اولـین پانـل تـصویر ۳-۷ (r=1.9) فقط از نظر رفتار موقتی آن متفاوت بوده و آن هم همچنین به صورت نقطه منفرد n=1 نـشان داده میـشود. در حقیقـت در مـورد معادله ریکر یک تعادل پایدار در جمعیتهای مانا (persistent) زمانی صورت میگیرد که r<2 باشد که همان خط راسـت n=1 در قـسمت سمت چپ تصویر ۳-۸ است. دینامیک مانای جمعیت توسط پانل وسطی تصویر ۳-۷ ارائه شده است که در آن r=2.3 بوده و در واقع یـک چرخه دو نقطه‌ای است: جمعیت بین دو تراکم نوسان میکند که یکی بزرگتر و دیگر کوچکتر از تعادل ناپایدار n=1 میباشد. در تـصویر ۳-۸ این پدیده در دو نقطه ظاهر میشود. اکنون دیگر ارزش رقمی این نمایش نیز ممکن است زیرا به جای مقایسه تعداد زیادی از دیاگرام‌های تار عنکبوتی میتوان در یک نگاه متوجه شد که چگونه چرخه‌ها در نقطه r=2 ظاهر میشوند و از آن به بعد به موازات بزرگ شدن r افزایش می‌یابند. تغییر رفتار در نقطه r=2 دلیل اصلی دو شاخه شدن (bifurcation) است و به همین دلیل دیاگرام هم به صـورت دو شـاخه نـشان داده میشود. در نقطه r=2.5 نیز یک دو شاخه شدن دیگر را شاهد هستیم و در نتیجه یک چرخه چهارنقطه‌ای بوجـود مـی‌آیـد و بـه همـین ترتیب فرایند دوشاخه شدن در r های متوالی کوتاه‌تر دائما تکرار میشود تا زمانی به حد برسد. آنچه در زمان حد اتفاق میافتد در اوایل دهه ۱۹۷۰، در دپارتمان ریاضی دانشگاه سیدنی دنبال شد. آنچه اتفاق می‌افتد یک کائوس است و همانگونه که در پانل سوم تـصویر ۳-۷ نـشان داده شده است، خط سیر هرگز بر روی یک چرخه ساده همگرا نمیشود ولی در اطـراف n نوسـان میکنـد. ایـن مـسئله در تـصویر ۳-۸ بـه صورت یک خط عمودی نشان داده شده است که دارای تعداد نامحدودی از تقاط است. از روش شبکه تار عنکبوتی نیز میتـوان بـرای نـشان دادن ویژگی اصلی حالت کائوس استفاده کرد: مفهوم آن در واقع حساسیت نسبت به وضعیت اولیه است. دو خط سیر در نقطه نزدیـک بـه هم

شروع شده و دیر یا زود به همگرایی میرسند. این به معنی عدم وجود توان محاسبه نیست: بدون توجه به اینکه ارقام اولیه چه باشند، به زودی از هم واگرا میشوند. برآورد صحیح‌تر ارقام اولیه به گونه‌ای که ارقام اندازه‌گیری شده نزدیک به مقادیر واقعی باشند نشان داد که واگرایی ممکن است به تاخیر بیافتد ولی نمیشود از آن جلوگیری کرد به این معنی که توان ما برای پیش‌بینی آینده رفتارهای کائوس محدود است.

ترجمه از فصل سوم کتاب: ***Theoretical Ecology: Principles and Applications***
نویسنده: ***Tim Coulson*** *و* ***H. Charles*** *و* ***J. Godfray***

– سعید بیکی