

مدل دینامیکی انتقال ویروس در گیاهان با دو تأخیر زمانی

طیبه واعظی‌زاده^{*}، طیبه پارسایی

دانشگاه شهیدباهنر کرمان، دانشکده ریاضی و کامپیوتر، بخش ریاضی محض

فرشته فروزش

مجتمع آموزش عالی بم، دانشکده ریاضیات و محاسبات نرم، گروه ریاضی

پذیرش ۹۷/۱۱/۱۴

دریافت ۹۷/۰۵/۰۳

چکیده

در بررسی بیماری‌های ویروسی در گیاهان، واکنش سیستم ایمنی گیاه نقش اساسی ایفا می‌کند. در این مقاله، یک مدل ریاضی، بر اساس دستگاه معادلات دیفرانسیل با تأخیر زمانی برای واکنش سیستم ایمنی گیاه ارائه می‌شود. در ادامه، رفتار دینامیکی مدل حول نقاط تعادل بررسی شده و در پایان، یک گیاه در دو حالت متفاوت اورگانیک و غیراورگانیک در نظر گرفته می‌شود و رفتار منحنی‌های جواب با استفاده از نرم افزار متلب بررسی می‌شود.

واژه‌های کلیدی: مدل ریاضی، نقطه تعادل، پایداری، انشعاب‌هاف.

رده بندی ریاضی (۲۰۱۰): 37C75, 37H20, 00A71

مقدمه

یکی از چالش‌های عمده در حمایت از جمعیت انسانی در حال رشد تأمین منابع غذایی است. از آن جاکه گیاهان نقش اساسی در تأمین غذای انسان دارند از این‌رو، بررسی بیماری‌های گیاهان و ارائه مدل‌های مناسب برای توصیف رابطه بین آلودگی در گیاه و رشد و تکثیر آن اهمیت بسیار دارد. یکی از مدل‌های بسیار کارآمد که قادر به توضیح تعاملات میان گیاهان است، مدل ریاضی است. مدل‌های ریاضی دینامیک رشد گیاه و همچنین انتشار آلودگی در گیاه را توصیف می‌کنند که در نتیجه آن با تکنیک‌های مناسب بیولوژیکی و شیمیایی می‌توان به کاهش خسارت و افزایش بازده محصول پرداخت [۱]، [۲]. از دیدگاه ریاضی، تلاش‌های چشم‌گیری به‌منظور بررسی کمی و کیفی دینامیک بیماری‌های گیاهی از جمله تأثیرات محیطی روی گیاهان انجام شده است [۳]. بسیاری از مدل‌های ریاضی روی گسترش آلودگی در گیاه به‌وسیله یک واسطه متمرکز شده‌اند چون انتشار آلودگی بین گیاهان معمولاً به‌وسیله عوامل متعدد مانند حشرات انجام می‌شود [۴]. در این مدل‌ها، هم میزان انتقال آلودگی در گیاه میزبان و هم میزان تأثیر واسطه در نظر گرفته می‌شود. مدل‌های دیگر تأثیر استراتژی‌های کنترلی مختلف مانند حذف گیاه آلوده و جای‌گزینی گیاه سالم را بررسی می‌کنند [۵]، [۶]، [۷]. به‌واسطه نقش قابل توجه میزان انتقال آلودگی در گیاه، بسیاری از مدل‌ها روی تجزیه و تحلیل رفتارهای مختلف گیاهان متمرکز شده‌اند [۸]، [۹].

علاوه بر این، جنبه مهم دیگری که براساس آن می‌توان مدل ارائه داد، دینامیک سیستم ایمنی گیاه است. مدل‌های ریاضی قادر به توضیح تعاملات بین سیستم ایمنی گیاه و سلول‌های گیاه هستند. با یک مدل مناسب می‌توان روشی کارآمد برای کنترل آلودگی در گیاه ارائه کرد.

بر خلاف پستانداران، گیاهان تنها باید بر سیستم ایمنی ذاتی خود برای مقابله با آلودگی تکیه کنند [۱۰]. وقتی آلودگی ویروسی وارد گیاه می‌شود در ابتدا ویروس‌ها به سلول‌های گیاهی وارد می‌شوند و به همراه سلول‌های گیاه رشد می‌کنند و به تکثیر می‌پردازند. ایمنی ذاتی گیاه به بهبود فنوتیپ^۱ گیاهی پرداخته و به رشد سلول‌های جدید مقاوم در اطراف بافت آلوده می‌پردازد تا به تدریج در برابر ویروس‌ها مقاوم شود تا زمانی که گیاه عاری از ویروس شده و به مصونیت کامل برسد [۱۶].

در این مقاله، مدلی برای انتشار آلودگی در یک گیاه میزبان بر اساس دستگاه معادلات دیفرانسیل با دو تأخیر زمانی ارائه می‌شود. در این مدل جمعیت سلولی گیاه به چهار دسته عمده تقسیم می‌شوند؛ $S(t)$ ، جمعیت سلول‌های سالم است که مستعد آلوده شدن به وسیله ویروس هستند. در این مقاله فرض بر این است که در غیاب ویروس، $S(t)$ کراندار است. هم‌چنین تابع میزان تکثیر این سلول‌ها به صورت لجستیک در نظر گرفته می‌شود. گروه دوم، دسته سلول‌های گیاهی جدید حاصل از تکثیر هستند، $P(t)$ ، که هنوز به بلوغ نرسیده‌اند. فرض شده است که این سلول‌ها تا قبل از بلوغ آلوده به ویروس نمی‌شوند. بنابراین طول دوره بلوغ، τ_1 ، یک تأخیر زمانی [۱۸] است که در مدل در نظر گرفته می‌شود. گروه سوم، دسته سلول‌های آلوده شده به وسیله ویروس هستند که قابلیت تکثیر را از دست می‌دهند از این‌رو، در رشد گیاه نقشی ندارند. تأخیر زمانی دوم، τ_2 ، مدت زمان تأثیر آنتی ویروس بر سلول‌های گیاه است که باعث مقاوم‌سازی این سلول‌ها می‌شود. این سلول‌ها و سلول‌های بهبود یافته و هم‌چنین سلول‌های حذف شده در اثر آلودگی به ویروس در گروه $R(t)$ قرار می‌گیرند.

مدل‌هایی که تا کنون ارائه شده‌اند اغلب به صورت دستگاه معادلات دیفرانسیل با یک تأخیر زمانی هستند [۵]. و یا میزان تکثیر سلول‌ها به صورت نمایی یا خطی در نظر گرفته شده است [۸]. نیوفیتو^۲ و همکاران [۱۹]، یک مدل دینامیکی برای انتقال ویروس با دو تأخیر زمانی ارائه دادند و شرایط پایداری نقطه تعادل را با تغییر پارامترها و تأخیرهای زمانی بررسی کردند. در مدل میزان تکثیر سلولی به صورت نمایی در نظر گرفته شده است.

مدل ارائه شده در این مقاله از این جهت اهمیت دارد که میزان تکثیر سلول‌ها بر اساس معادله لجستیک در نظر گرفته شده است و هر دو تأخیر زمانی که در روند انتقال آلودگی مؤثر هستند در مدل لحاظ شده‌اند. هم‌چنین رفتار جواب‌ها در تمام حالت‌های متفاوت بررسی و تجزیه و تحلیل شده است. در بخش آخر مقاله، یک گیاه خاص به دو صورت اورگانیک و غیر اورگانیک در نظر گرفته شده است. با توجه به نمودارهای به دست آمده، رفتار دینامیکی گیاه بررسی شده است. مدل ارائه شده و نمودارهای به دست آمده می‌توانند در ارائه راهکارهای مناسب برای کنترل بیماری‌های ویروسی در گیاهان مفید باشند.

در ادامه در بخش دوم، مدل ریاضی با معرفی پارامترهای مختلف ارائه شده است. در بخش سوم، نقاط تعادل سیستم به دست می‌آید و در شرایط نبود ویروس، شرایط پایداری نقاط تعادل [۱۷] بررسی می‌شود. در بخش چهارم، شرایط پایداری نقطه تعادل بومی [۱۴] در دو حالت، زمانی که بلوغ آنی در گیاه رخ دهد و حالتی که طول دوره تأثیر آنتی ویروس صفر باشد بررسی می‌شود. در بخش آخر، یک گیاه خاص با پارامترهای مشخص در نظر گرفته و منحنی‌های جواب با تأخیرهای زمانی متفاوت برای دو استراتژی مختلف رسم می‌شوند.

1. Phenotype
2. Neofytou

مدل ریاضی

در نخستین گام برای دستیابی به یک مدل ریاضی برای تعاملات بین سلول‌های یک گیاه و ویروسی که به گیاه حمله کرده است از مدل جمعیتی لجستیک^۱ استفاده می‌کنیم. بر این اساس، سلول‌های گیاه را به چهار دسته عمده تقسیم می‌کنیم. $S(t)$ ، جمعیت سلول‌های مستعد در زمان t است که شامل سلول‌های بالغی است که در تولید RNA مشارکت دارند و در حال تکثیر هستند، $I(t)$ ، سلول‌های آلوده به ویروس هستند. $R(t)$ ، رده سلول‌های بهبود یافته که قابلیت تکثیر را از دست داده‌اند. در نهایت $P(t)$ ، رده سلول‌های گیاهی جدید است که بر اثر تکثیر حاصل شده‌اند ولی هنوز به بلوغ نرسیده‌اند. این رده از سلول‌ها از آلودگی مصون هستند. این سلول‌ها از تکثیر سلول‌های مستعد و همچنین سلول‌هایی که با تأثیر آنتی ویروس مقاوم شده‌اند، حاصل شده‌اند.

در این مدل از معادله لجستیک [۱۱] برای توصیف رشد گیاه استفاده می‌کنیم. دو تأخیر زمانی τ_1 ، زمان لازم تا رسیدن به بلوغ و τ_2 ، طول دوره تأثیر آنتی ویروس را در نظر می‌گیریم. سلولی که در زمان t در رده سلول‌های مستعد است. در واقع در زمان $t - \tau_1$ به وجود آمده است. همچنین سلول‌هایی که در زمان $t - \tau_2$ آلوده شده‌اند، در صورتی که تحت تأثیر آنتی ویروس قرار بگیرند، بعد از سپری شدن بازه زمانی τ_2 در برابر آلودگی مقاوم شده و در رده سلول‌های بهبود یافته قرار می‌گیرند. فرض کنیم λ میزان تکثیر سلول‌های گیاه و λ درصدی از λ است که به میزان $\lambda S(t - \tau_1)(1 - \frac{S(t - \tau_1)}{K})$ از سلول‌های رده P بعد از سپری شدن دوره بلوغ در رده سلول‌های مستعد قرار می‌گیرند از این رو، $\lambda > \lambda'$ است. همچنین K بیشینه جمعیت سلولی گیاه موردنظر است. β ، میزان مقاوم سازی سلول‌های گیاه تحت تأثیر آنتی ویروس و β' میزان انتقال ویروس از سلول آلوده به مستعد است. δ ، سرعت بهبود یافتن سلول‌های مقاوم شده و η میزان بهبود سلول‌های آلوده است. میزان مرگ و میر سلول‌های گیاه به هر دلیل غیر از آلودگی به وسیله ویروس را با m نشان می‌دهیم. در این مدل همه پارامترها مثبت هستند و مدل به صورت دستگاه معادلات دیفرانسیل با تأخیر زمانی زیر است:

$$\begin{aligned}\frac{dP}{dt} &= -\lambda S(t - \tau_1) \left(1 - \frac{S(t - \tau_1)}{K}\right) + \lambda' \beta S(t) I(t - \tau_2) + \lambda' S(t) \left(1 - \frac{S(t)}{K}\right) - mP(t); \\ \frac{dS}{dt} &= \lambda S(t - \tau_1) \left(1 - \frac{S(t - \tau_1)}{K}\right) - \beta S(t) I(t - \tau_2) - \beta' S(t) I(t) - mS(t); \\ \frac{dI}{dt} &= \beta S(t) I(t) - \delta I(t) I(t - \tau_2) - (\eta + m) I(t); \\ \frac{dR}{dt} &= \delta I(t) I(t - \tau_2) + \beta S(t) I(t - \tau_2) + \eta I(t) - mR(t);\end{aligned}$$

از آن جاکه با یک سیستم بیولوژی کار می‌کنیم از این رو، شرایط اولیه نامنفی در نظر گرفته می‌شوند.

$$S(s) = S_0(s) \geq 0 \quad \forall s \in [-\tau_1, 0], P(0) \geq 0$$

$$I(s) = I_0(s) \geq 0 \quad \forall s \in [-\tau_2, 0], I(0) > 0, R(0) \geq 0$$

از آن جاکه $R(t)$ در تکثیر و رشد سلول‌های گیاه تأثیر ندارد بنابراین می‌توان در تجزیه و تحلیل دینامیک مدل از این رده از سلول‌ها و معادله دیفرانسیل مربوط به آن صرف نظر کرد. در ادامه رفتار دینامیکی مدل بررسی قرار می‌شود.

تحلیل پایداری در شرایط وجود نداشتن ویروس

مدل کاهش یافته بدین صورت است.

$$\frac{dP}{dt} = -\lambda S(t - \tau_1) \left(1 - \frac{S(t - \tau_1)}{K}\right) + \lambda' \beta S(t) I(t - \tau_2) + \lambda' S(t) \left(1 - \frac{S(t)}{K}\right) - mP(t);$$

$$\frac{dS}{dt} = \lambda S(t - \tau_1) \left(1 - \frac{S(t - \tau_1)}{K}\right) - \beta S(t) I(t - \tau_2) - \beta' S(t) I(t) - mS(t);$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta S(t) I(t) - \delta I(t) I(t - \tau_2) - (\eta + m) I(t);$$

سیستم ارائه شده سه نقطه تعادل [۱۱] دارد. $E_0 = (0, 0, 0)$ نقطه تعادل بدیهی است. نقطه دیگر

$E_1 = (S_1, I_1, P_1)$ است که در شرایط وجود نداشتن ویروس رخ می‌دهد که در آن

$$S_1 = \frac{K(\lambda - m)}{\lambda}, \quad I_1 = 0, \quad P_1 = \frac{K(\lambda' - \lambda)(\lambda - m)}{\lambda^2}.$$

$\lambda > m$ شرط وجود نقطه تعادل E_1 است. به عبارتی میزان رشد گیاه باید از میزان مرگ و میر سلول‌های گیاه بیش‌تر

باشد. نقطه تعادل سوم، $E_2 = (S_2, I_2, P_2)$ است که نقطه تعادل بومی نامیده می‌شود

$$S_2 = \frac{\delta K(\lambda - m) + K(m + \eta)(\beta + \beta')}{\delta \lambda + \beta' K(\beta + \beta')},$$

$$I_2 = \frac{\beta S_2 - m - \eta}{\delta},$$

$$P_2 = \frac{S_2((\lambda' - \lambda)(1 - \frac{S_2}{K}) + \lambda \beta I_2)}{m}.$$

اگر $\lambda > m$ و $\beta S_2 > m + \eta$ ، این نقطه تعادل وجود دارد.

برای تجزیه و تحلیل دینامیک مدل حول نقطه تعادل E_0 ، سیستم را حول این نقطه خطی‌سازی می‌کنیم [۲]،

[۵]، که این معادله مشخصه به دست می‌آید:

$$(m + \mu)(\mu + m + \eta)(\mu + m - \lambda e^{-\mu \tau_1}) = 0.$$

این معادله دو ریشه منفی $\mu = -m$ ، $\mu = -m - \eta$ دارد. ریشه‌های دیگر از حل معادله

$$\mu + m - \lambda e^{-\mu \tau_1} = 0$$

به دست می‌آیند. با توجه به قضیه ۱ می‌توان وضعیت ریشه‌های معادله را بررسی کرد.

قضیه ۱. [۱۳] فرض کنیم $\lambda + A + B e^{-\lambda \tau} = 0$ معادله با تأخیر زمانی τ باشد، آن‌گاه

الف) اگر $B \leq 0$ ، سیستم به‌ازای هر $\tau > 0$ به‌طور مجانبی پایدار^۱ است هرگاه $A + B > 0$ و ناپایدار است اگر $A + B < 0$.

ب) اگر $B > 0$ ، سیستم برای هر $\tau \geq 0$ به‌طور مجانبی پایدار است هرگاه $B < A$ و ناپایدار است اگر $A + B < 0$.

ج) اگر $|A| > B$ ، آن‌گاه سیستم برای $\tau \in [0, \tau^*]$ پایدار و به‌ازای $\tau \geq \tau^*$ ناپایدار است که

$$\tau^* = \frac{\cos^{-1}\left(\frac{-A}{B}\right)}{\sqrt{B^2 - A^2}}.$$

بنابراین در $\tau = \tau^*$ انشعاب هاف^۲ [۱۵] رخ می‌دهد.

با توجه به قضیه ۱ نتیجه ۲ به دست می‌آید:

نتیجه ۲. اگر $m > \lambda$ ، آن‌گاه سیستم به‌ازای هر $\tau > 0$ حول نقطه تعادل E_0 به‌طور مجانبی پایدار و در غیر این

صورت ناپایدار است. بنابراین حتی در شرایط وجود نداشتن ویروس اگر میزان مرگ و میر سلولی بیش‌تر از رشد آن

باشد گیاه از بین می‌رود.

حال سیستم را حول نقطه تعادل E_1 خطی‌سازی می‌کنیم این معادله مشخصه به دست می‌آید:

1. Asymptotically stable

2. Hopf Bifurcation

$$(m + \mu) \left(\lambda e^{-\mu \tau_1} \left(1 - \frac{2S_1}{K} \right) - m - \mu \right) (\beta S_1 - m - \eta - \mu) = 0$$

قضیه ۳. اگر $\beta K < m + \eta$ ، این شرایط برقرارند:

الف) اگر $\lambda \leq 3m$ ، آن گاه به ازای هر $\tau \geq 0$ ، نقطه تعادل E_1 به طور مجانبی پایدار است.

ب) اگر $\lambda > 3m$ ، آن گاه $\tau_1 = \tau_1^*$ وجود دارد که در آن انشعاب هاف رخ می دهد.

اثبات: با توجه به معادله مشخصه و فرض قضیه، دو ریشه $\mu = -m$ و $\mu = \beta S_1 - m - \eta$ منفی هستند و ریشه های دیگر از حل معادله زیر به دست می آیند.

$$\mu + (\lambda - 2m)e^{-\mu \tau_1} + m = 0$$

طبق قضیه ۱ و شرط قسمت الف و با توجه به این که $\lambda - m > 0$ است به ازای هر $\tau_1 \geq 0$ نقطه تعادل E_1

پایدار است. اگر شرط قسمت ب برقرار باشد. طبق قضیه ۳ به ازای $\tau_1 < \tau_1^*$ نقطه E_1 به طور مجانبی پایدار و به ازای $\tau_1 \geq \tau_1^*$ ناپایدار است که در آن

$$\tau_1^* = \frac{\cos^{-1}\left(\frac{-m}{(\lambda - 2m)}\right)}{\sqrt{(\lambda - 2m)^2 - m^2}}$$

بنابراین در $\tau_1 = \tau_1^*$ انشعاب هاف رخ می دهد.

چنان که مشاهده می شود در شرایط نبود ویروس، τ_2 نقشی در معادلات ندارد و تنها افزایش یا کاهش τ_1 روی رشد و تکثیر گیاه مؤثر است.

بررسی پایداری نقطه تعادل بومی

معادله مشخصه حاصل از خطی سازی حول نقطه تعادل بومی بدین صورت است:

$$\mu^2 - (a_1 e^{-\mu \tau_1} + b_1 e^{-\mu \tau_2} - a_2)\mu + (a_1 e^{-\mu \tau_1} - a_2)b_1 e^{-\mu \tau_2} + \beta I_2(\beta S_2 + \beta S_2 e^{-\mu \tau_1}) = 0$$

که در آن

$$a_1 = \lambda \left(1 - \frac{2S_2}{K} \right), \quad a_2 = (\beta + \beta)I_2 + m, \quad b_1 = -\delta I_2.$$

اگر $\tau_1 = 0$ ، بلوغ آنی در گیاه رخ می دهد و معادله مشخصه بدین صورت کاهش می یابد:

$$\mu^2 - (b_1 e^{-\mu \tau_2} - a_2 + a_1)\mu + (a_1 - a_2)b_1 e^{-\mu \tau_2} + \beta I_2(\beta + \beta e^{-\mu \tau_2})S_2 = 0$$

معادله بدین صورت به منظور ساده تر شدن محاسبات بازنویسی می شود:

$$f(\mu) = \mu^2 + x_1 \mu + x_2 e^{-\mu \tau_2} \mu + x_3 e^{-\mu \tau_2} + x_4 = 0$$

که در آن

$$x_1 = a_2 - a_1, \quad x_2 = -\delta I_2,$$

$$x_3 = (a_1 - a_2)b_1 + \beta \beta S_2 I_2, \quad x_4 = \beta^2 S_2 I_2.$$

قضیه ۴. اگر $a_1 - a_2 < 0$ و $\tau_2 > \frac{1}{\delta I_2}$ ، آن گاه معادله مشخصه ریشه حقیقی نامنفی ندارد.

اثبات: $f(0) = x_3 + x_4 > 0$ و $f'(0) = x_1 + x_2 - x_3 \tau_2 < 0$ به سادگی می توان مشاهده کرد که

$$\lim_{\mu \rightarrow \infty} f(\mu) = \infty \text{ کافی است ثابت شود که کمینه تابع } f \text{ مثبت است. قرار می دهیم } \mu_1 = \frac{1}{\tau_1} - \frac{x_3}{x_2}$$

$$f(\mu_1) = x_1 + \frac{2}{\tau_2} - \frac{2x_3}{x_2} > 0,$$

در نتیجه طبق قضیه مقدار میانی، μ_2 بزرگ‌تر از صفر و کوچک‌تر از μ_1 وجود دارد که $\dot{f}(\mu_2) = 0$ هم‌چنین

$$f''(\mu) = 2 - \tau_2 e^{-\mu\tau_2} (x_2 - x_2\tau_2\mu - x_3\tau_2) - x_2\tau_2 e^{-\mu\tau_2} > 0$$

از این‌رو، μ_2 نقطه کمینه است و چون $f''(\mu) > 0$ بنابراین بیشینه وجود ندارد و اثبات کامل است.

حال اگر $\mu = \pm i\omega$ ($\omega > 0$) ریشه‌های معادله مشخصه باشند با جای‌گذاری در معادله $f(\mu)$ و جداسازی قسمت حقیقی و موهومی معادله، این روابط به‌دست می‌آید:

$$x_2\omega \sin\omega\tau_2 + x_3\cos\omega\tau_2 = \omega^2 - x_4,$$

$$x_2\omega \cos\omega\tau_2 - x_3 \sin\omega\tau_2 = -x_1\omega.$$

معادلات را به توان دو رسانده با هم جمع می‌کنیم و قرار می‌دهیم $y = \omega^2$. این معادله را به‌دست می‌آوریم:

$$y^2 + (-2x_4 + x_1^2 - x_2^2)y + x_4^2 - x_3^2 = 0.$$

مشاهده می‌شود اگر $\beta > \hat{\beta}$ ، آنگاه $x_3 > x_4$ و معادله یک ریشه مثبت دارد. بنابراین معادله مشخصه دارای یک ریشه موهومی محض است. برای بررسی پایداری کافی است علامت $Re\mu(\tau_2)$ را تعیین کنیم.

$$\left(\frac{d\mu}{d\tau_2}\right)^{-1} = \frac{e^{-\mu\tau_2}(2\mu + x_1) + x_2}{\mu(x_2\mu + x_3)} - \frac{\tau_2}{\mu}.$$

با استفاده از معادله مشخصه داریم:

$$e^{-\mu\tau_2} = -\frac{x_2\mu + x_3}{\mu^2 + x_1\mu + x_4}.$$

بنابراین

$$\text{sign}\left\{\frac{d(Re\mu)}{d\tau_2}\right\}_{\mu=i\omega} = \text{Sign}\left\{Re\left(\frac{d\mu}{d\tau_2}\right)^{-1}\right\}_{\mu=i\omega} = \text{Sign}\{x_1^2 - 2x_4 + x_2^2 + 2\omega^2\},$$

با شرایط توصیف شده مذکور $\text{sign}\left\{\frac{d(Re\mu)}{d\tau_2}\right\}_{\mu=i\omega} > 0$ از این‌رو، $\mu(\tau_2)$ با افزایش τ_2 از سمت چپ محور موهومی به سمت راست می‌رود و پایداری را از دست می‌دهد. در این حالت τ_2 ‌های متناظر با $\mu = i\omega$ بدین‌صورت به‌دست می‌آیند

$$\tau_{n,2} = \frac{\theta}{\omega} + \frac{2n\pi}{\omega} \quad 0 \leq \theta \leq 2\pi$$

که در آن

$$\theta = \cos^{-1}\left(\frac{x_3(\omega^2 - x_4) - x_1x_2\omega^2}{x_2^2\omega^2 + 1}\right).$$

به این ترتیب، به‌ازای $\tau_{0,2} < \tau$ سیستم پایدار و بعد از آن ناپایدار است. این نتایج منجر به قضیه ۵ می‌شوند.

قضیه ۵. ۴-۲. اگر $\beta > \hat{\beta}$ ، آنگاه $\tau_{0,2}$ وجود دارد که سیستم به‌ازای $\tau < \tau_{0,2}$ حول نقطه تعادل بومی پایدار و به‌ازای بقیه مقادیر τ ناپایدار است.

در حالت دوم فرض کنیم $\tau_2 = 0$. این اتفاق زمانی رخ می‌دهد که مدت زمان تأثیر آنتی‌ویروس روی گیاه برای

مقاوم‌سازی به صفر برسد. معادله مشخصه بدین‌صورت نوشته می‌شود:

$$\mu^2 + x_1\mu e^{-\mu\tau_1} + x_2\mu + x_3e^{-\mu\tau_1} + x_4 = 0. \quad (۱)$$

که در آن

$$x_1 = -a_1,$$

$$x_2 = a_2 - b_1,$$

$$x_3 = a_1 b_1 + \beta \hat{\beta} S_2 I_2,$$

$$x_4 = \hat{\beta}^2 S_2 I_2 - a_2 b_1.$$

فرض می‌کنیم $\frac{m+\eta}{\hat{\beta}} < S_2 < \frac{K}{2}$. بنابراین $x_3 > 0$ ، $x_2 > 0$ ، $x_1 < 0$ و $x_4 > 0$ در این راستا قضایای زیر برقرارند.

لم ۴-۳.۶. فرض کنید $\tau_1 = 0$ ، آن‌گاه نقطه تعادل بومی به‌طور مجانبی پایدار است.

اثبات. اگر $\tau_1 = 0$ ، معادله مشخصه بدین‌صورت کاهش می‌یابد:

$$\mu^2 - a_1 \mu + (a_2 - b_1) \mu + a_1 b_1 + \beta \hat{\beta} I_2 S_2 + \hat{\beta}^2 I_2 S_2 - a_2 b_1 = 0,$$

با توجه به مقادیر ضرایب چندجمله‌ای و با استفاده از قضیه روت-هارویتز [۱۴]، تمام ضرایب چند جمله‌ای مثبت هستند. از این‌رو، نقطه تعادل بومی به‌طور مجانبی پایدار است.

قضیه ۴-۴.۷. اگر $x_1 + x_2 > 0$ ، آن‌گاه معادله مشخصه (۱) ریشه حقیقی نامنفی ندارد.

اثبات. فرض کنیم

$$f(\mu) = \mu^2 + x_1 \mu e^{-\mu \tau_1} + x_2 \mu + x_3 e^{-\mu \tau_1} + x_4 = 0.$$

از این‌رو، $f(0) = x_3 + x_4 > 0$ و از طرفی

$$f'(\mu) = 2\mu + x_1 \mu e^{-\mu \tau_1} - x_1 \mu \tau_1 e^{-\mu \tau_1} + x_2 - x_3 \tau_1 e^{-\mu \tau_1}$$

و

$$f'(0) = x_1 + x_2 - x_3 \tau_1.$$

اکنون برای $f'(0)$ دو حالت را در نظر می‌گیریم.

حالت اول: $f'(0) > 0$ ، با این فرض دو حالت رخ می‌دهد. اگر $x_1 - x_1 \mu \tau_1 - x_3 \tau_1 > 0$ باشد در این صورت

$f(\mu) > 0$ است، از این‌رو، تابع f صعودی است و معادله مشخصه ریشه حقیقی نامنفی ندارد. اگر $x_1 - x_1 \mu \tau_1 -$

$$x_3 \tau_1 < 0$$

$$f''(\mu) = 2 - \tau_1 e^{-\mu \tau_1} (x_1 - x_1 \mu \tau_1 - x_3 \tau_1) - x_1 \tau_1 e^{-\mu \tau_1} > 0.$$

در نتیجه $f(\mu) > 0$ و $f'(0) > 0$. بنابراین معادله ریشه حقیقی نامنفی ندارد.

حالت دوم: اگر $f'(0) < 0$ ، از آنجایی که $\lim_{\mu \rightarrow \infty} f(\mu) = \infty$ بنابراین تابع f حداقل یک نقطه کمینه دارد. کافی

است ثابت کنیم مقدار تابع در نقطه کمینه مثبت است فرض کنیم μ_1 نقطه کمینه باشد آن‌گاه از رابطه $f(\mu) = 0$

این تساوی به‌دست می‌آید.

$$e^{-\mu \tau_1} = \frac{2\mu + x_2}{x_3 \tau_1 + x_1 \mu \tau_1 - x_1} < 1$$

و

$$f(\mu_1) = \mu_1^2 + x_2 \mu_1 + x_4 + (x_1 \mu_1 + x_3) e^{-\mu_1 \tau_1}$$

با توجه به فرض قضیه، ملاحظه می‌کنید $f(\mu_1) > 0$. به این ترتیب اثبات کامل است.

فرض کنید معادله ریشه موهومی محض به‌صورت $\mu = \pm i\omega$ داشته باشد. مقدار را در معادله (۱) جای‌گزین کرده

و پس از جداسازی قسمت حقیقی و موهومی، این معادلات حاصل می‌شوند:

$$x_4 - \omega^2 + x_1 \omega \sin \omega \tau_1 + x_3 \cos \omega \tau_1 = 0,$$

$$x_2 \omega + x_1 \omega \cos \omega \tau_1 - x_3 \sin \omega \tau_1 = 0.$$

دو طرف معادلات بالا را به توان دو رسانده با هم جمع کنید در این صورت معادله (۲) به‌دست می‌آید:

$$\omega^4 + (x_2^2 - x_1^2 - 2x_4)\omega^2 + x_4^2 - x_3^2 = 0. \quad (۲)$$

جواب‌های معادله در یکی از این حالت‌های صدق می‌کنند:

الف) اگر $x_3 > x_4$ ، آنگاه یک مقدار برای ω^2 به دست می‌آید.

ب) اگر $x_3 \leq x_4$ و $(x_2^2 - x_1^2 - 2x_4)^2 + 4(x_3^2 - x_4^2) > 0$ ، آنگاه دو حالت رخ می‌دهند در حالت اول

$x_2^2 - x_1^2 - 2x_4 < 0$ که در این صورت دو مقدار برای ω^2 به دست می‌آید. در حالت دوم اگر $x_2^2 - x_1^2 - 2x_4 > 0$

$2x_4 > 0$ آن‌گاه معادله ریشه ندارد.

در ادامه برای هر کدام از حالت‌های مذکور رفتار دینامیکی سیستم را حول نقطه تعادل بومی بررسی می‌کنیم.

قضیه ۸-۴-۵. اگر $x_3 > x_4$ ، آنگاه مقدار $\bar{\tau}_1$ وجود دارد به طوری که به ازای $\tau_1 \in [0, \bar{\tau}_1]$ سیستم حول نقطه تعادل

بومی به طور مجانبی پایدار و در بقیه نقاط ناپایدار است. بنابراین در $\tau_1 = \bar{\tau}_1$ انشعاب $[14]$ رخ می‌دهد.

اثبات: به منظور بررسی پایداری علامت تابع $Re\mu(\tau_1)$ را مشخص می‌کنیم. ابتدا از معادله (۱) مشتق ضمنی

می‌گیریم.

$$(2\mu + x_2 + (x_1 - \tau_1(x_1\mu + x_3)))e^{-\mu\tau_1} \frac{d\mu}{d\tau_1} = \mu(x_1\mu + x_3)e^{-\mu\tau_1}.$$

در نتیجه

$$\left(\frac{d\mu}{d\tau_1}\right)^{-1} = \frac{(2\mu + x_2)e^{-\mu\tau_1} + x_1}{\mu(x_1\mu + x_3)} - \frac{\tau_1}{\mu}.$$

از رابطه (۱) این مقدار به دست می‌آید:

$$\begin{aligned} e^{\mu\tau_1} &= -\frac{x_1\mu + x_3}{x_1\mu + x_4} \\ \text{Sign}\left\{\frac{d(Re\mu)}{d\tau_1}\right\}_{\mu=i\omega} &= \text{Sign}\left\{Re\left(\frac{d\mu}{d\tau_1}\right)^{-1}\right\}_{\mu=i\omega} \\ &= \text{Sign}\left\{Re\left[\frac{-(2\mu + x_2)}{\mu(\mu^2 + x_2\mu + x_4)}\right]_{\mu=i\omega} + Re\left[\frac{x_1}{\mu(x_1\mu + x_3)}\right]_{\mu=i\omega}\right\} \\ &= \text{Sign}\{x_2^2 - 2x_4 - x_1^2 + 2\omega^2\} \end{aligned}$$

باتوجه به شرط قضیه، تنها مقدار ω^2 که از معادله (۲) به دست می‌آید بدین صورت است:

$$\omega^2 = \frac{2x_4 + x_1^2 - x_2^2 + \sqrt{(x_2^2 - x_1^2 - 2x_4)^2 + 4(x_3^2 - x_4^2)}}{2}$$

با جای گذاری در عبارت مذکور علامت مثبت می‌شود یعنی $\left.\frac{d(Re\mu)}{d\tau_1}\right|_{\mu=i\omega} > 0$ و به این ترتیب تمام ریشه‌ها که از

محور موهومی در $i\omega$ عبور می‌کنند با افزایش τ_1 از سمت چپ محور موهومی به سمت راست محور حرکت می‌کنند.

بنابراین با افزایش τ_1 سیستم پایداری در این نقطه را از دست می‌دهد. دسته مقادیر τ_1 متناظر با $i\omega$ بدین صورت

هستند.

$$\tau_{n,1} = \frac{\theta_1}{\omega} + \frac{2n\pi}{\omega} \quad 0 \leq \theta_1 \leq 2\pi,$$

که

$$\cos\theta_1 = -\frac{x_1x_2\omega^2 + (x_4 - \omega^2)x_3}{x_1^2\omega^2 + x_3^2}.$$

هم‌چنین

$$\tau_{0,1} < \tau_{1,1} < \dots < \tau_{k,1} < \dots$$

اکنون قرار دهید $\bar{\tau}_1 = \tau_{0,1}$ بنابراین طبق لم ۶ و توضیحات بالا، سیستم حول نقطه تعادل به ازای $\tau_1 \in [0, \bar{\tau}_1)$ به طوری مجانبی پایدار است و برای $\tau_1 \geq \bar{\tau}_1$ ناپایدار است.

قضیه ۹-۴-۶: فرض کنیم شرایط حالت (ب) برقرار باشند آنگاه تعداد متناهی کلید پایداری به صورت $\tau_{n,1}, \tau_{n,2}$ برای $n = 0, 1, \dots, k$ وجود دارد به طوری که در $\tau = \tau_{n,1}$ و $\tau = \tau_{n,2}$ انشعاب هاف رخ می دهد. اثبات: با توجه به اثبات قضیه قبل داریم:

$$Sign\left\{\frac{d(Re\mu)}{d\tau_1}\right\}_{\mu=i\omega} = Sign\{x_1^2 - 2x_4 - x_1^2 + 2\omega^2\} \quad (3)$$

با توجه به شرایط قضیه برای ω^2 دو مقدار به دست می آید:

$$\omega_+^2 = \frac{-(x_2^2 - 2x_4 - x_1^2) + \sqrt{(x_2^2 - 2x_4 - x_1^2)^2 + 4(x_3^2 - x_4^2)}}{2},$$

$$\omega_-^2 = \frac{-(x_2^2 - 2x_4 - x_1^2) - \sqrt{(x_2^2 - 2x_4 - x_1^2)^2 + 4(x_3^2 - x_4^2)}}{2},$$

و رابطه (۳) به ازای ω_+^2 مثبت و به ازای ω_-^2 منفی است. بنابراین تمام ریشه ها که از محور موهومی در $i\omega_+$ عبور می کنند با افزایش τ_1 از سمت چپ محور موهومی به سمت راست محور حرکت می کنند. در نتیجه با افزایش τ_1 سیستم پایداری در این نقطه را از دست می دهد و ریشه هایی که از محور موهومی در $i\omega_-$ عبور می کنند با افزایش τ_1 از سمت راست محور موهومی به سمت چپ حرکت می کنند. همچنین افزایش τ_1 پایداری سیستم در نقطه تعادل بومی را ایجاب می کند. از این رو، دو دسته از مقادیر τ_1 متناظر با ω_+ ، ω_- برای $n=0, 1, \dots, k$ به ترتیب بدین صورت به دست می آیند.

$$\tau_{n,1} = \frac{\theta_1}{\omega_+} + \frac{2n\pi}{\omega_+}, \quad 0 \leq \theta_1 \leq 2\pi,$$

که

$$\cos\theta_1 = -\frac{x_1x_2\omega_+^2 + (x_4 - \omega_+^2)x_3}{x_1^2\omega_+^2 + x_3^2},$$

و

$$\tau_{n,2} = \frac{\theta_2}{\omega_-} + \frac{2n\pi}{\omega_-}, \quad 0 \leq \theta_2 \leq 2\pi,$$

که

$$\cos\theta_2 = -\frac{x_1x_2\omega_-^2 + (x_4 - \omega_-^2)x_3}{x_1^2\omega_-^2 + x_3^2}.$$

از طرفی می دانیم که

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

و $\tau_{0,1} < \tau_{0,2}$. از این رو، k کلید برای گذر از پایداری به ناپایداری و بر عکس وجود دارد که بدین صورت مرتب می شوند:

$$\tau_{0,1} < \tau_{0,2} < \tau_{1,1} < \dots < \tau_{k-1,1} < \tau_{k-1,2} < \tau_{k,1} < \tau_{k+1,1} < \tau_{k,2}.$$

بنابراین با توجه به مطالب بالا و لم ۶، به ازای $\tau \in [0, \tau_{0,1})$ سیستم حول نقطه تعادل بومی پایدار و بر بازه $[\tau_{0,1}, \tau_{0,2}]$ ناپایدار است به همین ترتیب پایداری و ناپایداری روی بازه‌های بعدی جابه‌جا می‌شود. در واقع در $\tau = \tau_{n,i}$ برای $n = 0, 1, \dots, k, i = 1, 2$ انشعاب هاف رخ می‌دهد.

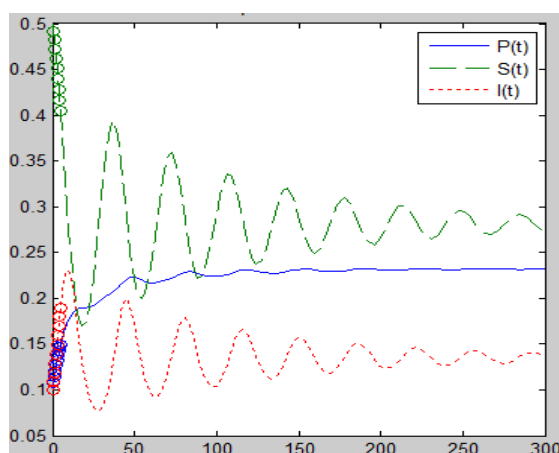
بررسی پایداری نقطه تعادل بومی با در نظر گرفتن دو تأخیر زمانی

در این بخش فرض می‌کنیم $\tau_1 \neq 0$ و $\tau_2 \neq 0$ از آن‌جاکه معادله مشخصه را نمی‌توان به صورت تحلیلی حل کرد. از این‌رو، یک گیاه با پارامترهای مشخص شده در جدول ۱ را در نظر می‌گیریم [۲۰] و با استفاده از بسته DDE23 نرم افزار متلب^۱ و با رسم منحنی‌های جواب برای تأخیرهای زمانی متفاوت پرداخته و رفتار دینامیکی سیستم را بررسی می‌کنیم. برای سهولت در محاسبات، بیشینه جمعیت سلول‌های گیاه را یک در نظر می‌گیریم به این ترتیب تعداد سلول‌های گیاه در هر رده درصدی از کل هستند. شرایط اولیه گیاه را به صورت $I_0 = 0.1, S_0 = 0.5, P_0 = 0.1$ در نظر می‌گیریم. برای گیاه دو استراتژی در نظر گرفته می‌شود. ابتدا گیاه، اورگانیک فرض می‌شود و در حالت دوم فرض می‌شود با استفاده از روش‌های مختلف، میزان بهبود سلول‌های آلوده و میزان تأثیر آنتی ویروس افزایش یابد از این‌رو، گیاه غیراورگانیک است. پارامترهای ظاهر شده در معادلات در حالت اول بدین صورت هستند:

جدول ۱. جدول پارامترها

پارامتر	تعریف	مقدار
	میزان رشد و تکثیر جمعیت سلولی (درصد از جمعیت در روز)	۰/۴
	میزان سلول‌های حاصل از تکثیر بعد از سپری شدن دوره بلوغ در رده سلول‌های مستعد قرار می‌گیرند. (درصد از جمعیت در روز)	۰/۳۸
	جمعیت ماکزیمم	۱
	میزان انتقال موثر بین سلول‌های آلوده و مستعد (درصد از جمعیت در روز)	۰/۸
	نرخ بهبود سلول‌های آلوده (درصد از جمعیت در روز)	۰/۱
	میزان مقاوم سازی سلول (درصد از جمعیت در روز)	۰/۸
	میزان مرگ و میر طبیعی سلول‌ها (درصد از جمعیت در روز)	۰/۰۷
	میزان تأثیر آنتی ویروس (درصد از جمعیت در روز)	۰/۲

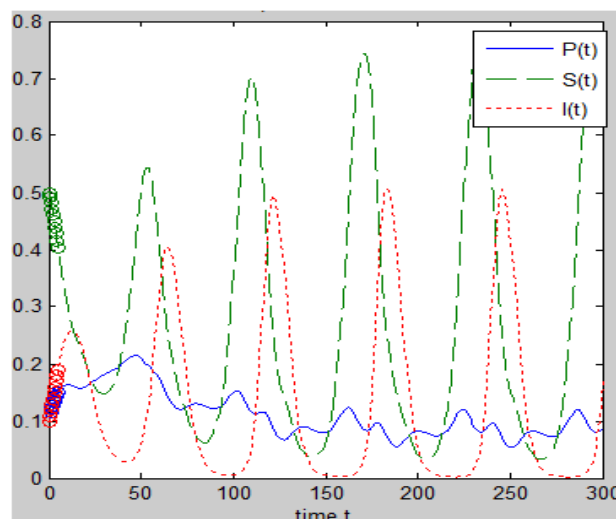
اگر $\tau_2 = 5, \tau_1 = 1$ آن‌گاه منحنی‌های جواب به صورت شکل ۱ هستند.



شکل ۱. منحنی جواب در حالتی که $\tau_1 = 1, \tau_2 = 5$ و $\delta = 0.2, \eta = 0.1$

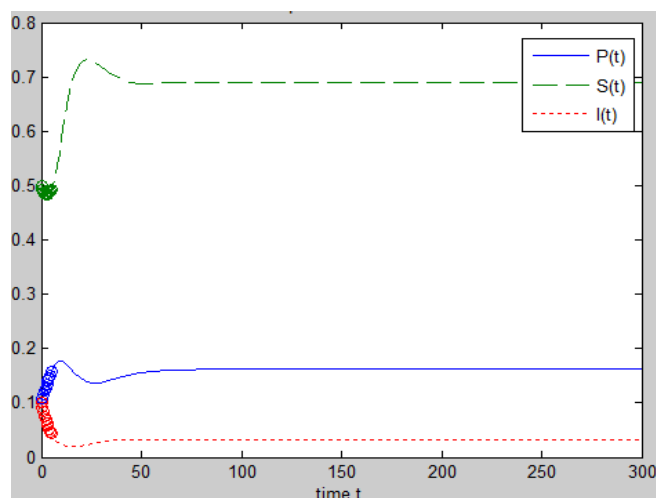
چنان که مشاهده می‌شود با گذشت زمان جمعیت سلول‌های حاصل از تکثیر تقریباً ثابت باقی می‌ماند اما جمعیت سلول‌های بالغ و آلوده در حال نوسان هستند. دامنه نوسانات در ابتدا زیاد است و هنگامی که جمعیت سلول‌های بالغ زیاد می‌شود، بلافاصله جمعیت سلول‌های آلوده نیز افزایش می‌یابد. با گذشت زمان جمعیت سلول‌های تمام رده‌ها ثابت باقی می‌ماند و گیاه در وضعیت نسبتاً سالمی به رشد خود ادامه می‌دهد. علت این امر این است که سلول‌های گیاه به سرعت به بلوغ می‌رسند و در رشد و تکثیر گیاه شرکت می‌کنند.

اگر $\tau_1 = 1$ و $\tau_2 = 15$ در این حالت طول دوره بلوغ مانند حالت قبل است اما مدت زمان تأثیر آنتی ویروس افزایش یافته است. چنان که در شکل ۲ مشاهده می‌شود جواب‌ها نوسانی هستند و با گذشت زمان شدت نوسانات افزایش می‌یابد. یعنی در گذر زمان سلول‌های بیش‌تری از گیاه درگیر ویروس می‌شوند. بنابراین بیماری در گیاه بومی می‌شود و هیچ‌گاه گیاه از ویروس عاری نمی‌شود.

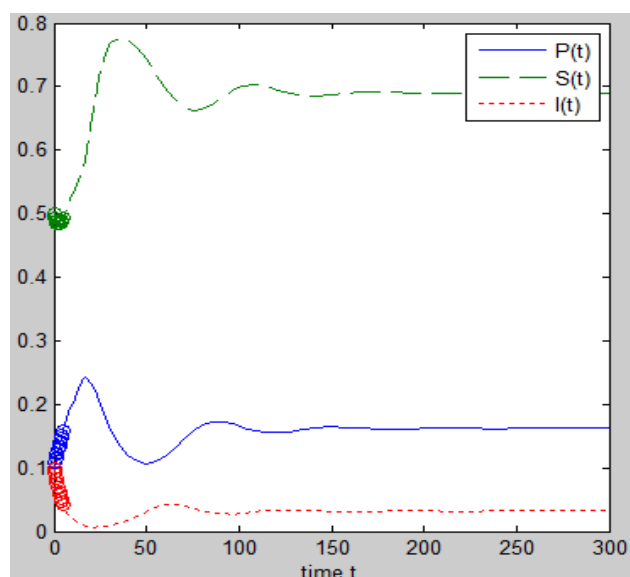


شکل ۲. منحنی جواب در حالتی که $\tau_1 = 1$ ، $\tau_2 = 15$ و $\delta = 0.2$ و $\eta = 0.1$

در حالت دوم، $\eta = 0.4$ و $\delta = 0.4$ فرض می‌شوند. اگر $\tau_1 = 1$ و $\tau_2 = 5$ آن‌گاه چنان که در شکل ۳ مشاهده می‌شود، همواره جمعیت سلول‌های آلوده درصد بسیار کوچکی از سلول‌های گیاه را تشکیل می‌دهند. بنابراین گیاه در وضعیت سلامت باقی می‌ماند. در این حالت اگر فرض شود $\tau_1 = 1$ و $\tau_2 = 15$ ، آن‌گاه منحنی‌های جواب متناوب بوده اما درصد سلول‌های آلوده هیچ‌گاه بیش‌تر از ۰/۱ نمی‌شود. در نتیجه اگر چه درصدی از آلودگی در گیاه وجود دارد، ولی باعث بروز همه‌گیری در گیاه نشده و از رشد و نمو طبیعی گیاه جلوگیری نمی‌کند که در شکل ۴ قابل مشاهده است.



شکل ۳. منحنی جواب در حالتی که $\tau_1 = 1$, $\tau_2 = 5$ و $\delta = 0.4$ و $\eta = 0.4$



شکل ۴. منحنی جواب در حالتی که $\tau_1 = 1$ و $\tau_2 = 15$ و $\delta = 0.4$ و $\eta = 0.4$

بحث و نتیجه‌گیری

در این مقاله با توجه به دینامیک سیستم ایمنی گیاه، مدل ریاضی برای انتقال ویروس ارائه شده است. مدل ارائه شده براساس دستگاه معادلات دیفرانسیل با دو تأخیر زمانی است. تأخیرهای زمانی به ترتیب طول دوره بلوغ سلول، τ_1 ، و طول دوره تأثیر آنتی ویروس، τ_2 ، است.

مدلهایی که پیش از این ارائه شده‌اند دستگاه معادلات دیفرانسیل با یک تأخیر زمانی هستند. یا میزان تکثیر سلولی به شکل نمایی یا خطی در نظر گرفته شده است. اهمیت این مدل در این است که مدل با دو تأخیر زمانی فرض شده است. همچنین، میزان تکثیر سلول‌ها براساس معادله لجستیک که واقع بینانه است بیان می‌شود. همچنین، مزیت این مدل نسبت به مدل‌هایی که پیش از این ارائه شده‌اند در این است که علاوه بر فرضیات واقع بینانه و بررسی

رفتار دینامیکی مدل در نقاط تعادل، با رسم منحنی‌های جواب برای دو گیاه اورگانیک و غیراورگانیک می‌توان میزان رشد و تکثیر گیاه را در آینده پیش‌بینی کرد.

سه نقطه تعادل در مدل به‌دست می‌آیند. دو نقطه اول در شرایط نبود ویروس حاصل می‌شوند. شرایط پایداری این دو نقطه تعادل بررسی شده‌اند. نقطه سوم، نقطه تعادل بومی است که در زمانی که گیاه درگیر آلودگی است رخ دهد. دو حالت برای گیاه با این شرایط در نظر گرفته می‌شود. در حالت اول بلوغ آنی در گیاه رخ می‌دهد. در حالت دوم، طول دوره تأثیر آنتی ویروس صفر باشد. در هر دو حالت شرایط پایداری نقطه تعادل بومی بررسی شده است.

در حالتی که هر دو تأخیر زمانی ناصفر هستند. با استفاده از بسته DDE23 نرم افزار متلب به حل عددی مدل پرداخته و با رسم منحنی‌های جواب به ازای تأخیرهای زمانی مختلف رفتار دینامیکی سیستم بررسی شده است.

دو استراتژی متفاوت را برای گیاه در نظر می‌گیریم. در حالت اول گیاه را اورگانیک و در حالت دوم گیاه غیراورگانیک است. در حالت اورگانیک، ابتدا $\tau_1 = 1$ و $\tau_2 = 5$ فرض می‌شوند. به این ترتیب، طول دوره رسیدن به بلوغ و طول دوره تأثیر آنتی ویروس کوتاه است. با توجه به شکل ۱ مشاهده می‌شود با گذشت زمان جمعیت سلول‌های حاصل از تکثیر ثابت می‌ماند ولی جمعیت سلول‌های بالغ و آلوده در حال نوسان است. در ابتدا نوسانات شدید است. ولی با گذشت زمان شدت نوسانات کاهش می‌یابد و گیاه به حالت تعادل می‌رسد.

در حالت دوم، اگر طول دوره تأثیر آنتی ویروس به $\tau_2 = 15$ افزایش یابد. با گذشت زمان تعداد زیادی از سلول‌های گیاه آلوده می‌شوند و بیماری در گیاه بومی می‌شود. منحنی‌های جواب در شکل ۲ قابل مشاهده هستند.

حال اگر استراتژی را برای گیاه تغییر دهیم و با استفاده از سموم و آفت کش‌ها، نرخ بهبودی سلول‌های گیاه را از $\eta = 0.1$ به $\eta = 0.4$ و میزان تأثیر آنتی ویروس را از $\delta = 0.2$ به $\delta = 0.4$ افزایش دهیم. چنان‌که در شکل ۳ مشاهده می‌شود اگر $\tau_1 = 1$ و $\tau_2 = 5$. جمعیت سلول‌های آلوده با گذشت زمان به نزدیک صفر می‌رسد. از این‌رو، گیاه سالم است. اما اگر طول دوره تأثیر آنتی ویروس، $\tau_2 = 15$ در نظر گرفته شود. نوساناتی در جمعیت سلول‌های آلوده رخ می‌دهد. ولی باعث بروز همه‌گیری در گیاه نمی‌شود و گیاه به رشد و نمو طبیعی خود ادامه می‌دهد.

منابع

1. Strange R. N., Scott P. R., "Plant disease: a threat to global food security", Annu Rev Phytopathol, 43 (2005) 83-116.
2. Tilman D., Balzer C., Hill G., Befort B.L., "Global food demand and the sustainable intensification of agriculture". Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 108 (2011) 20260-20264.
3. Jeger M. J., Holt J., Van Den Bosch F., Madden L. V., "Epidemiology of insect-Transmitted plant viruses: modelling disease dynamics and control interventions", Physiological Entomology, 29 (2004) 291-304.
4. Purcell A. H., Almeida R. P. P., "Insects as vectors of disease agents, in Dekker, M. (Ed.), Encyclopedia of plant and crop science", Taylor and Francis, London (2005).
5. Zhang T., Meng X., Li Y., Song Z., "Dynamical analysis of delayed plant disease models with continuous or impulsive cultural control strategies", Abstr. Appl. Anal., 2012 (2012) 1-25.

6. Van den Bosch, F., de Roos A. M., "The dynamics of infectious diseases in orchards with rogueing and replanting as control strategy", *J. Math. Biol.*, 35 (1996) 129-157.
7. Chan M.S., Jeger M.J., "An analytical model of plant virus disease dynamics with rogueing and replanting", *J Appl Ecol.*, 31 (1994) 413-427.
8. Zhang X.S., Holt J., Colvin J., "Mathematical models of host plant infection by helper-dependent virus complexes: why are helper viruses always avirulent? *Phytopath.* 90 (2000) 85-93.
9. Zhang X.S., Holt J., Colvin, J., "A general model of plant-virus disease infection incorporating vector aggregation" *Plant Path.* 49 (2000) 435-444.
10. Jones J. D.G., Dangl J. L., "The plant immune system", *Nature*, 444 (2006) 323-329.
11. Ma Z., Li J., "Dynamical Modeling and Analysis of Epidemics", World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd (2009).
12. Waezizadeh, T., "Seir epidemic model with two time delays", *Journal of Dynamical Systems and Geometric Theories*, 14 (2016) 189-200.
13. Kuang Y., "Delay Differential Equation with Application in Population Dynamics", Academic Press INC (1993).
14. Farkas M. "Dynamical Models in Biology", Academic Press (2001).
15. Kuznetsov Y. A., "Elements of Applied Bifurcation theory", Second Edition, Springer. Verlag New York (2000).
16. Costa A. T., Bravo J. P., Makiyama R. K., Vasconcellos Nunes A., Maia I. G., "Viral Counter Defines X Antiviral Immunity in Plants: Mechanisms for Survival, in Romanowski, V., Current Issues in Molecular Virology- viral Genetics and Biothechnological Applications", In Tech. (2013).
17. Blyuss K. B., Kyrychko Y. N., "Stability and Bifurcations in an Epidemic Model with Varying Immunity Period", *Bull. Math. Biol. Bulltein of Mathematical Biology.* 72 (2010) 490-505.
18. Blyuss K. B., Yuan Y., Belair J., "Threshold Dynamics in an SEIRS Model with Latency and Temporary Immunity", *J. Math. Biol.*, 69 (2014) 875-904.
19. Neofytou G., Kyrychko Y. N., Blyuss K. B., "Time- Delayed Model of Immune Response in Plants", *J. Theor. Biol.* 398 (2016) 28-39.
20. Maxwell D. J., Partridge J. C., Roberts N. W., Boonham N., Foster G. D., "The Effects of Plant Virus Infection on Polarization Reflection from Leaves", *Plos One*, 11(2016) 1-18.