Complex dynamics in ecological populations and communities
(the case of Hyper-Exponential Growth)

John M. Halley
Professor of Ecology,
Department of Biological Applications and Technology,
University of Ioannina, 45110 Ioannina, Greece.

http://www.jmax.gr

jhalley@cc.uoi.gr

Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων

Τμήμα Βιολογικών Εφαρμογών &Τεχνολογιών

Τι σημαίνει Πολυπλοκότητα στην Οικολογία;

- **Οικοσυστήματα**. χιλιάδες διαφορετικά είδη με διαφορετικούς τύπους αλληλεπιδράσεων.
- **Εξέλιξη**. Η εξέλιξη είναι μια διαδικασία αυτο-οργάνωσης. Πώς προήλθε η πολυπλοκότητα της ζωής από λίγους «απλούς» οργανισμούς;
- **Διακριτή λογιστική εξίσωση**. Απλά πληθυσμιακά μοντέλα δημιουργούν πολύ πολύπλοκη δυναμική.
- **Πολύπλοκες στοχαστικές διαδικασίες**. Η δυναμική των οικολογικών πληθυσμών έχει χαρακτηριστικά σε όλες τις κλίμακες (ροζ θόρυβος)
- **Υπερ-εκθετική αύξηση**. Αυτή η πολύπλοκη δυναμική προκύπτει από τις αλληλεπιδράσεις αμοιβαιότητας/συμβίωσης.

Σχέδιο

1. Η δυναμική του πληθυσμού - εκθετική και περιορισμένη ανάπτυξη (20 διαφάνειες)
2. Ο παγκόσμιος πληθυσμός του Ανθρώπου: οι προφήτες και οι σκεπτικιστές (10)
3. Υπερ-εκθετική αύξηση (ΗΕΑ): ημερομηνία μιας χωροχρονικής παραδοξότητας (6)
4. ΗΕΑ στον καρκίνο (6)
5. Πληθυσμιακή δυναμική των αλληλεπιδράσεων και οι εξισώσεις Lotka-Volterra (12)
6. ΗΕΑ σε αλληλεπιδράσεις συνεργασίας (6)
7. Γιατί είναι σημαντική η ΗΕΑ; (4)

Αναπαραγωγή

Τώρα αλλάζουμε από διακριτό χρόνο σε συνεχή χρόνο. Η αναπαραγωγή γίνεται συνέχεια, άρα πρέπει να παρατηρούμε το σύστημα συνέχεια. Κοιτάζουμε την αλλαγή πληθυσμού, ΔN, από το t εως $t+\Delta t$ (σε μικρό Δt).

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (b - \mu) N_t$$

Στο όριο ($\underline{\Delta t}$=0) η προηγούμενη εξίσωση γίνεται διαφορική εξίσωση:

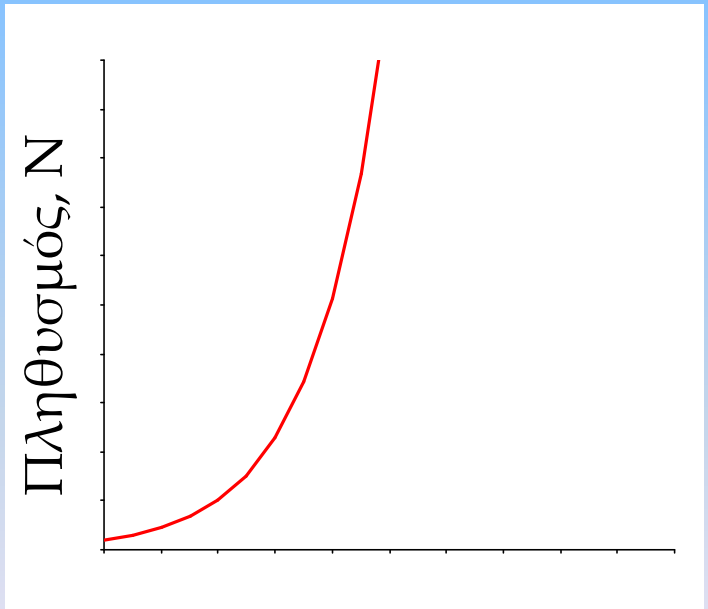
$$\boxed{\frac{dN}{dt} = rN}$$

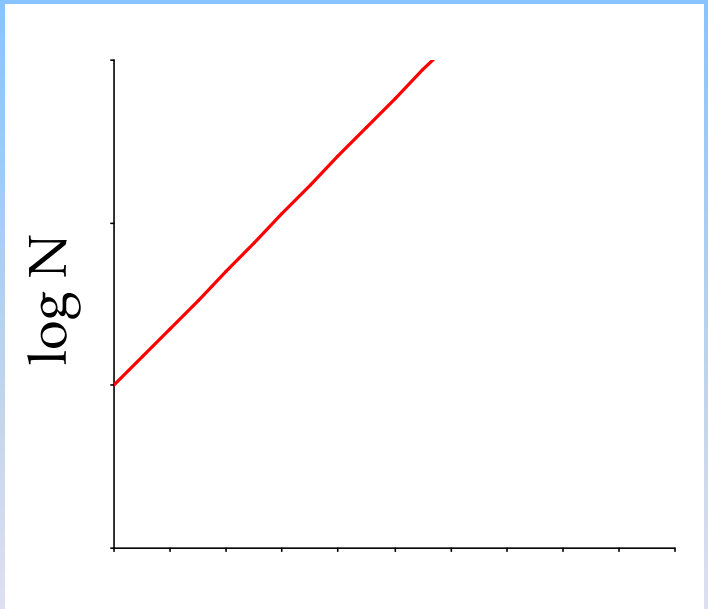
Εδώ b και μ είναι οι <u>στιγμιαίοι</u> αριθμοί των γεννήσεων και θανάτων (όχι οι ετήσιοι αριθμοί)

Εκθετική Αύξηση : Η εξίσωση του Malthus

Η λύση αυτής της εξίσωσης είναι: $N = N_0 e^{rt}$

Αναπαραγωγή γίνεται συνέχεια, Το *r=b-d* λέγεται *γραμμικός ρυθμός αύξησης* (linear rate of increase)

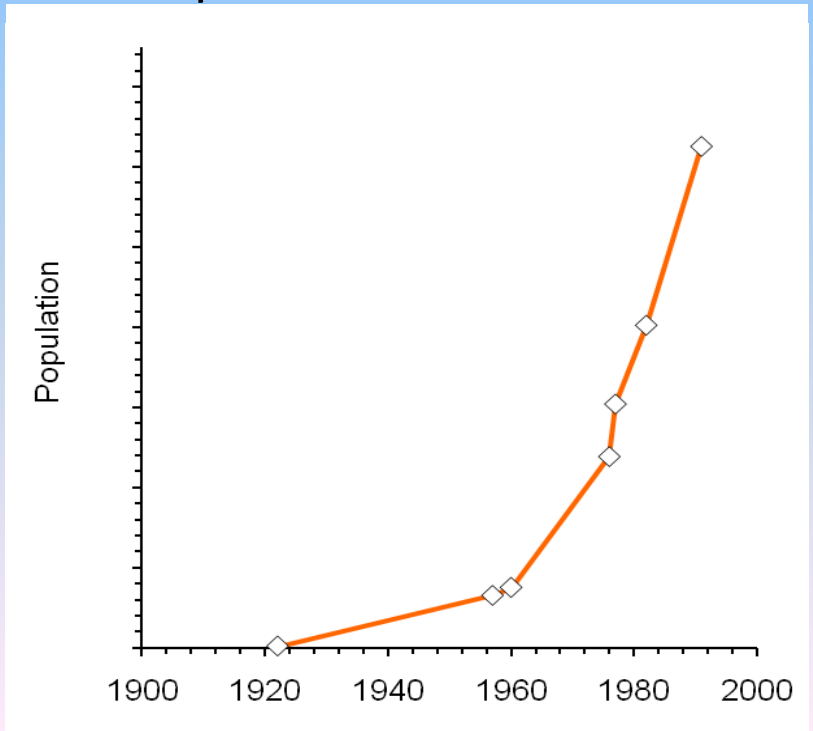




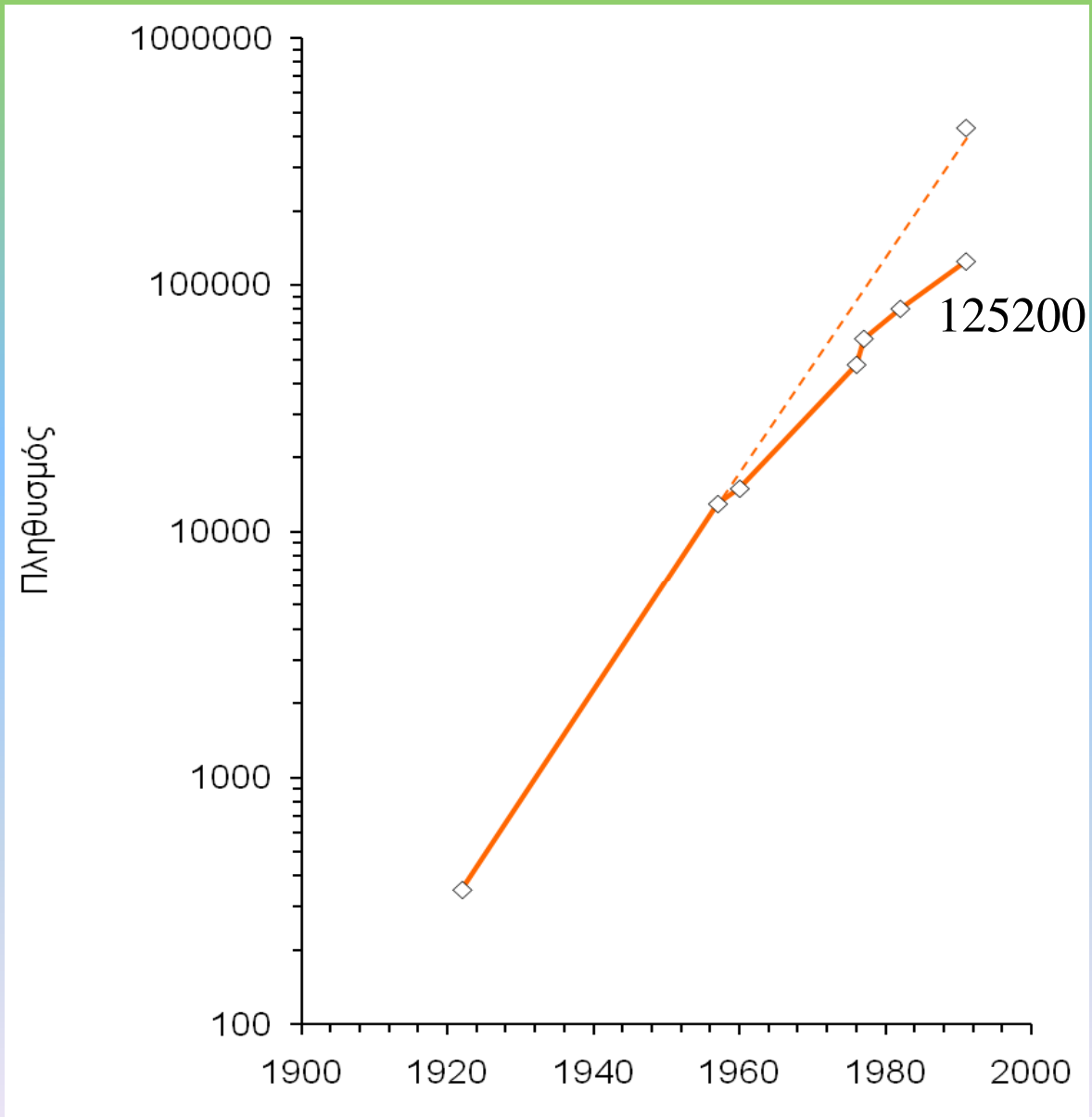
Το πρότυπο της εκθετικής αύξησης βρίσκεται συχνά στις πραγματικές οικολογικές χρονοσειρές.

Παράδειγμα: ο βόρειος θαλάσσιος ελέφαντας

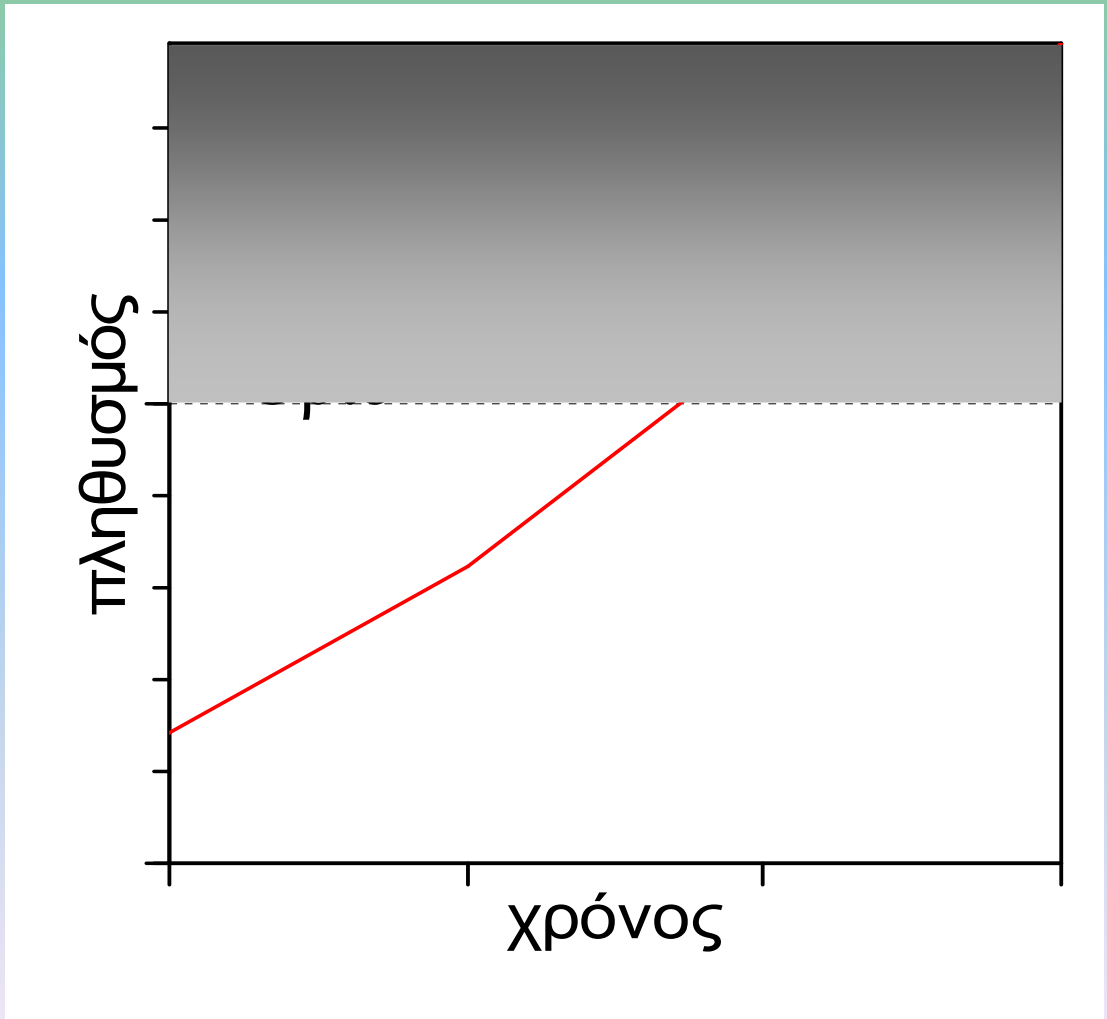
Ο βόρειος θαλάσσιος ελέφαντας (*Mirounga angustirostris*) παραλίγο να εξαφανιστεί (1884 – 1892) από το κυνήγι. Το 1922 όμως μια αποικία με 350 άτομα βρέθηκε στο Μεξικό. Το 1957 υπήρχαν 13000 άτομα.

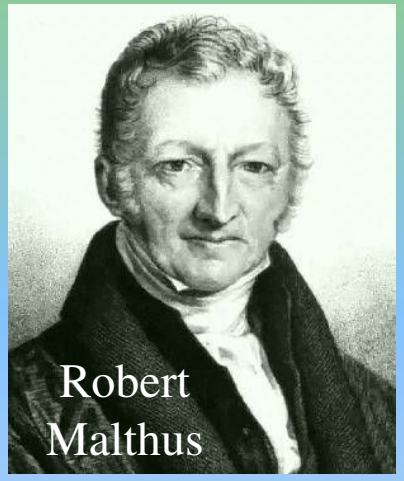


Ετος	Πληθυσμός
1922	350
1957	13000
1960	15000
1976	47684
1977	60827
1982	80500
1991	125200
1991	435000



Πληθυσμιακή καταστροφή





Ο Malthus έγραψε ότι οποιοσδήποτε πληθυσμός θα περιοριστεί από το περιβάλλον του (1798)

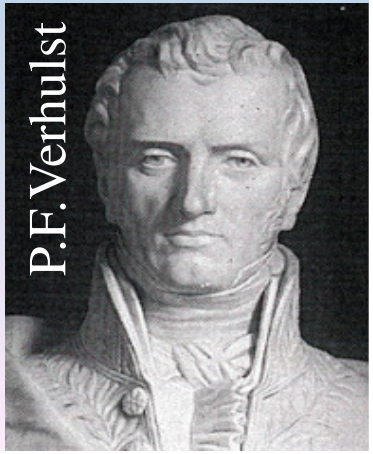
Πύκνοεξάρτηση

Στην πυκνοεξάρτηση το *r* εξαρτάται από το N με αποτέλεσμα ότι περιορίζεται η αύξηση του πληθυσμού.

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot (1 - N / K) \cdot N$$

βασική αύξηση

Επίδραση του ενδοπληθυσμιακού ανταγωνισμού



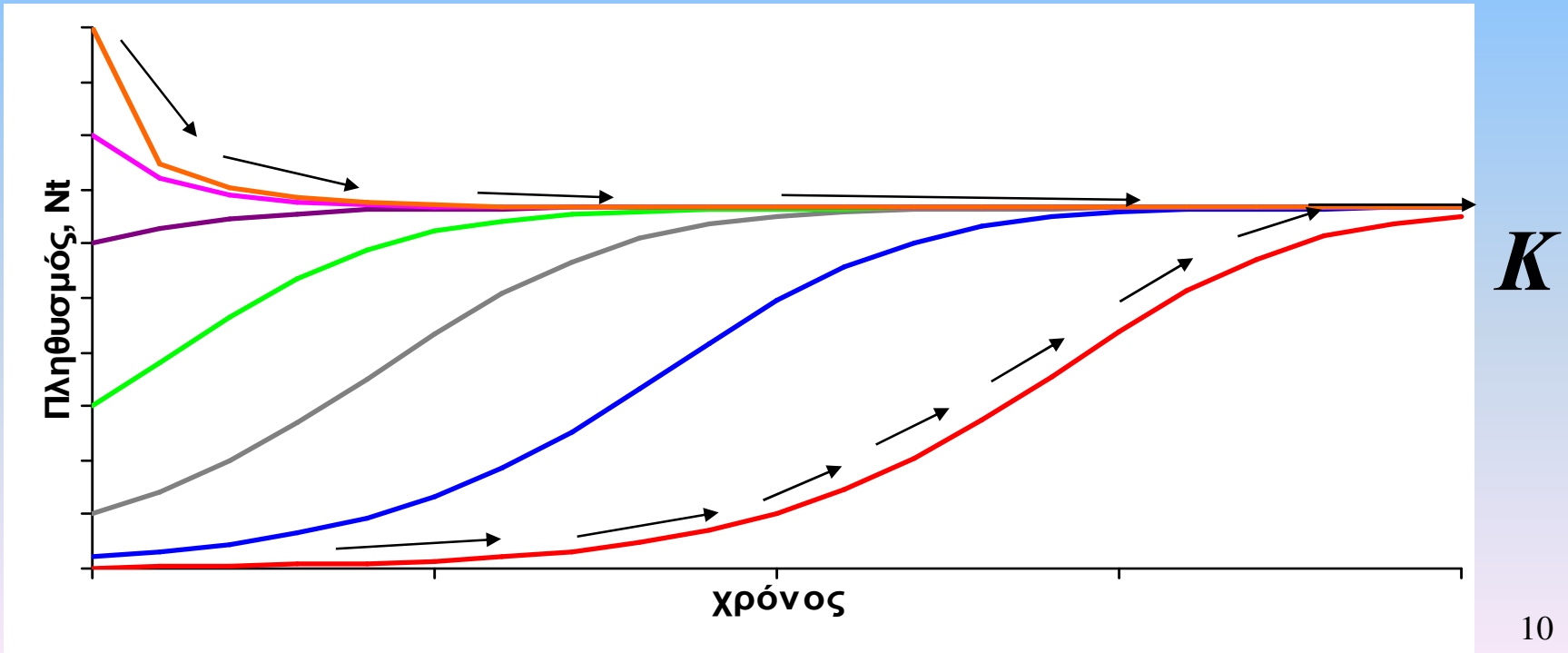
<u>Λογιστικό</u> μοντέλο σε συνεχή χρόνο του Verhulst, 1838

Φέρουσα Ικανότητα, *K*

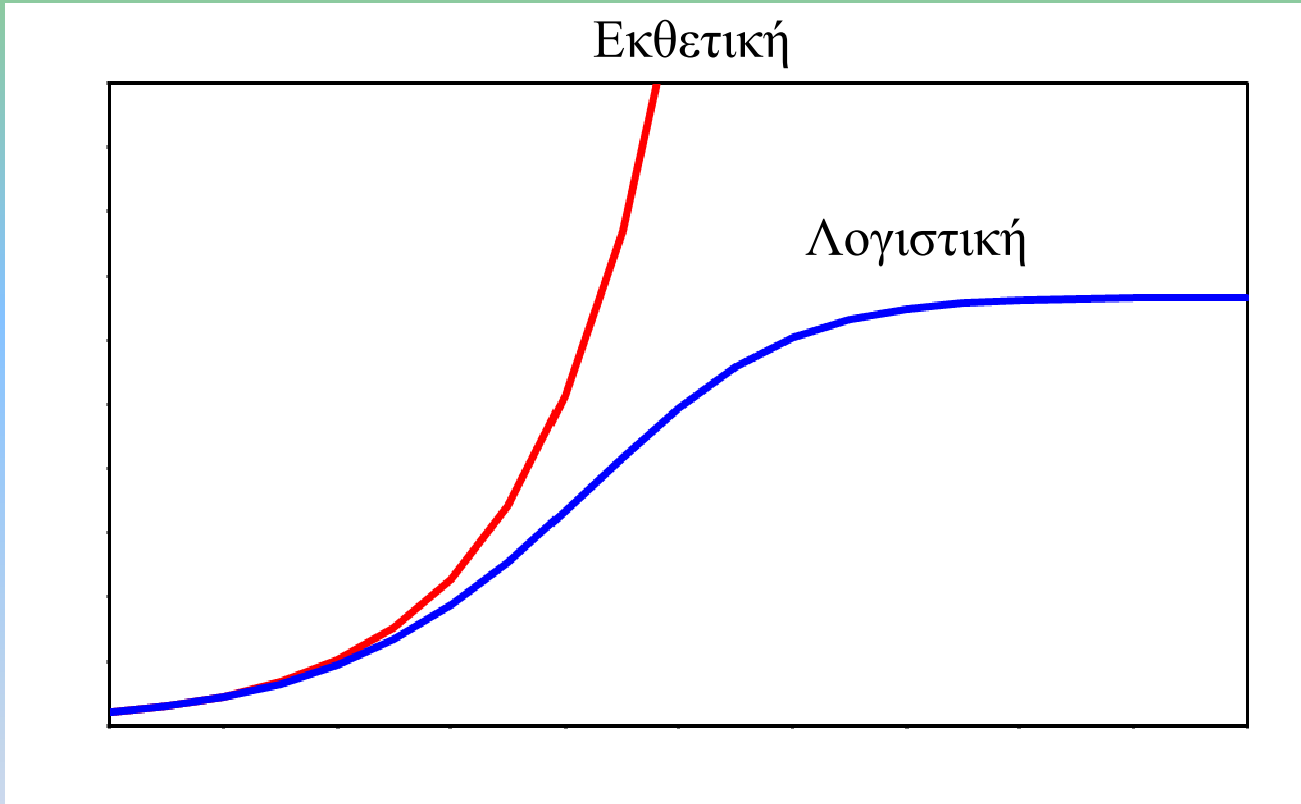
$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Ισορροπία: ο πληθυσμός δεν αλλάζει όταν $N=K$

Αυτό το σημείο ισορροπίας λέγεται **<u>φέρουσα ικανότητα</u>**.



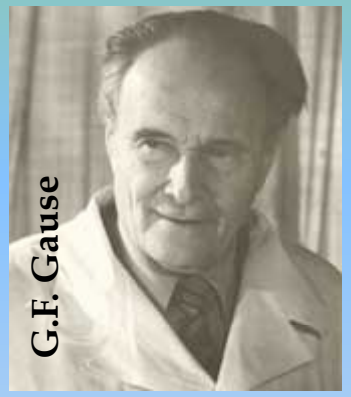
Οικολογική αύξηση

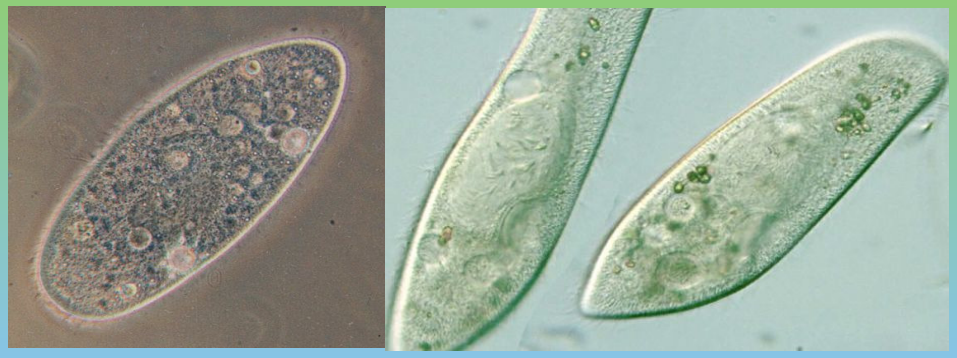


Το σιγμοειδές πρότυπο της λογιστικής αύξησης δεν βρίσκεται τόσο συχνά όπως η εκθετική αύξηση.

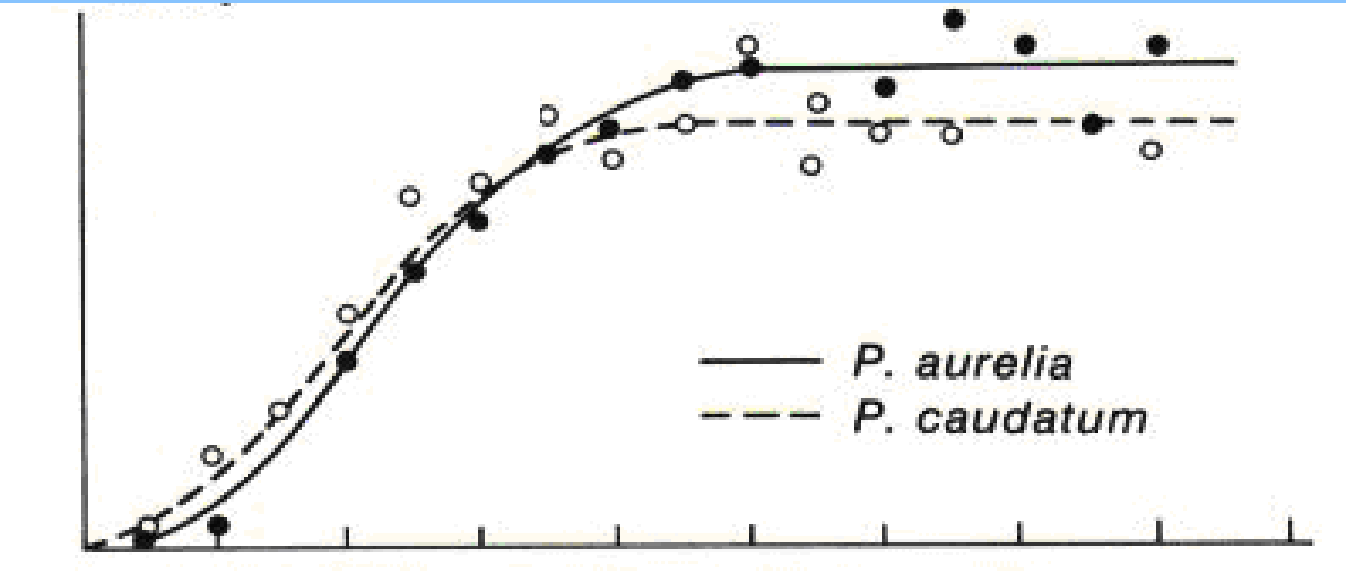
Λογιστική αύξηση στο εργαστήριο

Πειράματα του G.F. Gause (Μόσχα 1932): Δυο είδη βλεφαριδοφόρων πρωτόζωων





P. aurelia *P. caudatum*



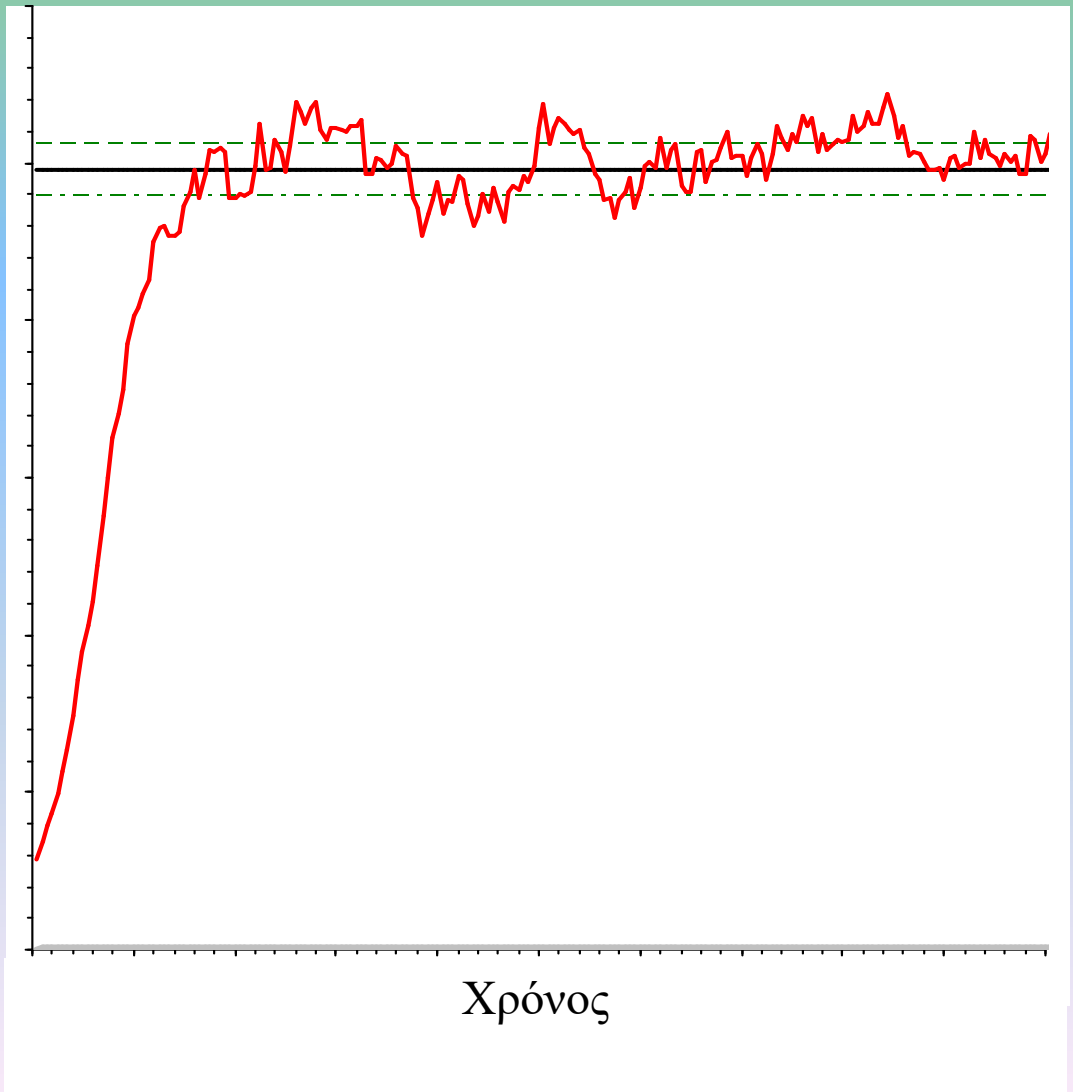
Αμιγείς καλλιέργειες αυξάνονται σύμφωνα με το σιγμοειδές πρότυπο της λογιστικής αύξησης

Η ισορροπία της Φύσης

Περιγράφεται από τη λογιστική εξίσωση:

$$\frac{dN}{dt} = rN_t\left[1 - \frac{N_t}{K}\right]$$

Η ιδέα της «ισορροπίας της φύσης" ήταν πολύ δημοφιλής μέχρι τη δεκαετία του '80, αλλά από τότε η οικολογική έρευνα έχει δείξει ότι το περιβάλλον δεν είναι σε «ισορροπία».



Διακριτό λογιστικό μοντέλο

Κατάλληλο για οργανισμούς με διακριτά γεγονότα αναπαραγωγής (π.χ. έντομα)

$$\frac{dN}{dt} \cong \frac{N_{t+1} - N_t}{\Delta t} = rN - \frac{rN^2}{K}$$

$$N_{t+1} = N_t + rN\Delta t - \frac{rN_t^2}{K}\Delta t$$

$$= (1 + r\Delta t)N_t - \left(\frac{r\Delta t}{K}\right)N_t^2$$

$$= R_0 N_t \left(1 - \frac{N_t}{Q}\right)$$

$$N_{t+1} = R_0 N_t \left(1 - \frac{N_t}{Q}\right)$$

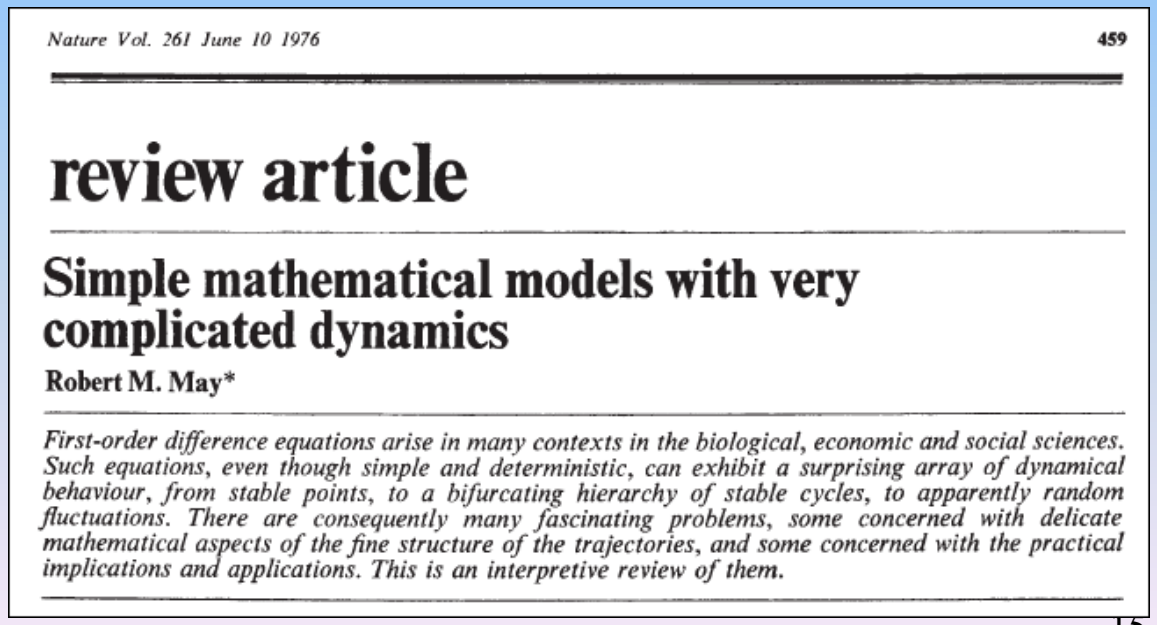
$$\boxed{x_{t+1} = ax_t\left(1 - x_t\right)}$$

Για *R*o <1 : Μείωση πληθυσμού → 0 . Για 1< R_o <2 : Ο πληθυσμός συγκλίνει μια σταθερή ισορροπία, *N*=*K*. που λέγεται «η φέρουσα ικανότητα» όπου $K = Q(1\text{-}1/R_o)$ *R*o >2 : Η ισορροπία είναι ασταθής. Παρατηρούμε κύκλους, πολύκυκλους ή χάος

Περίπλοκες δυναμικές: κύκλοι, χάος

Ο Robert May έδειξε το 1976 ότι αυτή η λογιστική εξίσωση μπορεί να συμπεριφέρεται με πολύ περίπλοκη τρόπο, όταν το R_0 γίνεται μεγάλο

$$N_{t+1} = R_0 N_t \left(1 - \frac{N_t}{Q}\right)$$



Nature Vol. 261 June 10 1976 459

review article

Simple mathematical models with very complicated dynamics

Robert M. May*

First-order difference equations arise in many contexts in the biological, economic and social sciences. Such equations, even though simple and deterministic, can exhibit a surprising array of dynamical behaviour, from stable points, to a bifurcating hierarchy of stable cycles, to apparently random fluctuations. There are consequently many fascinating problems, some concerned with delicate mathematical aspects of the fine structure of the trajectories, and some concerned with the practical implications and applications. This is an interpretive review of them.

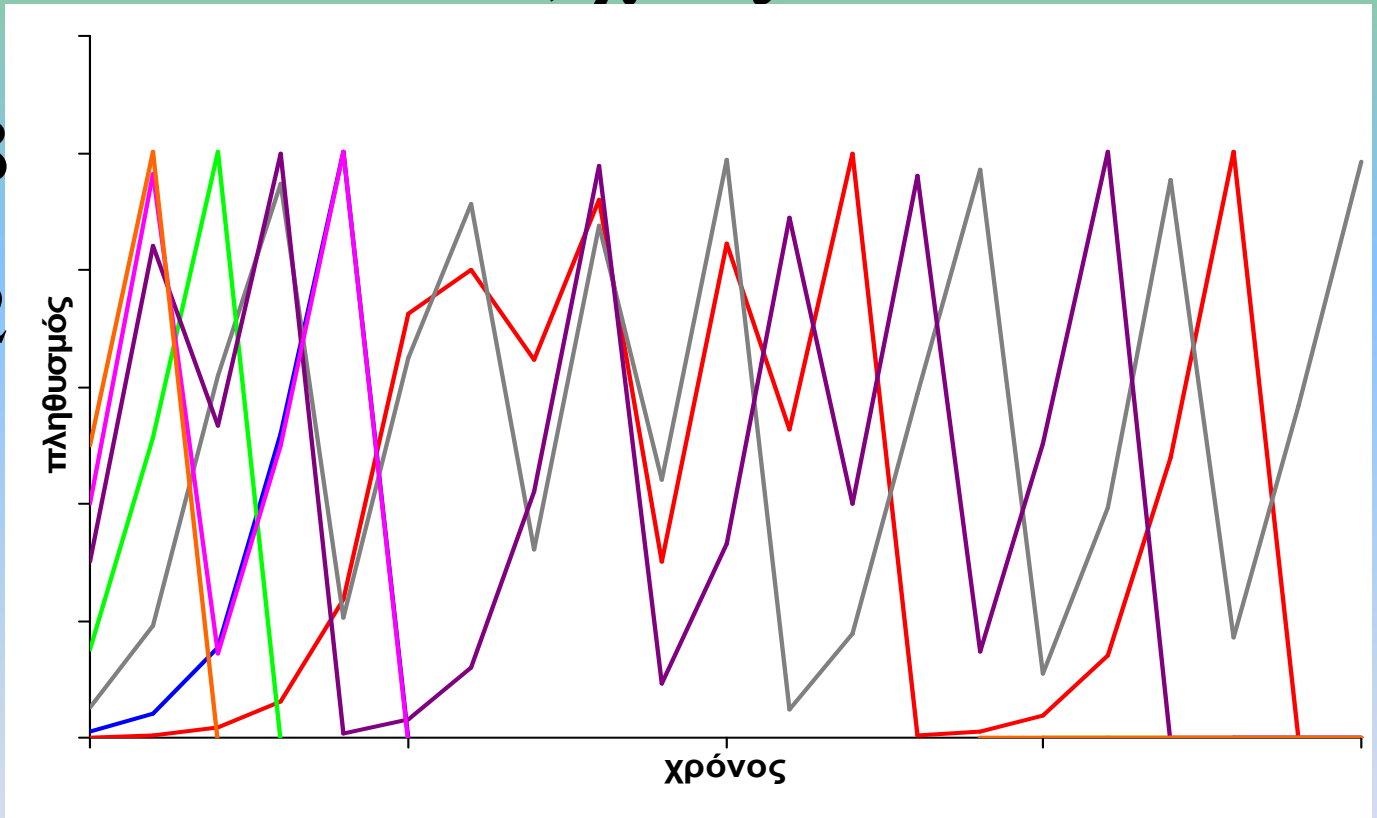
Μπορεί να παράγει κύκλους, πολύκυκλους και χάος

Περίπλοκη δυναμική
κύκλοι, χάος

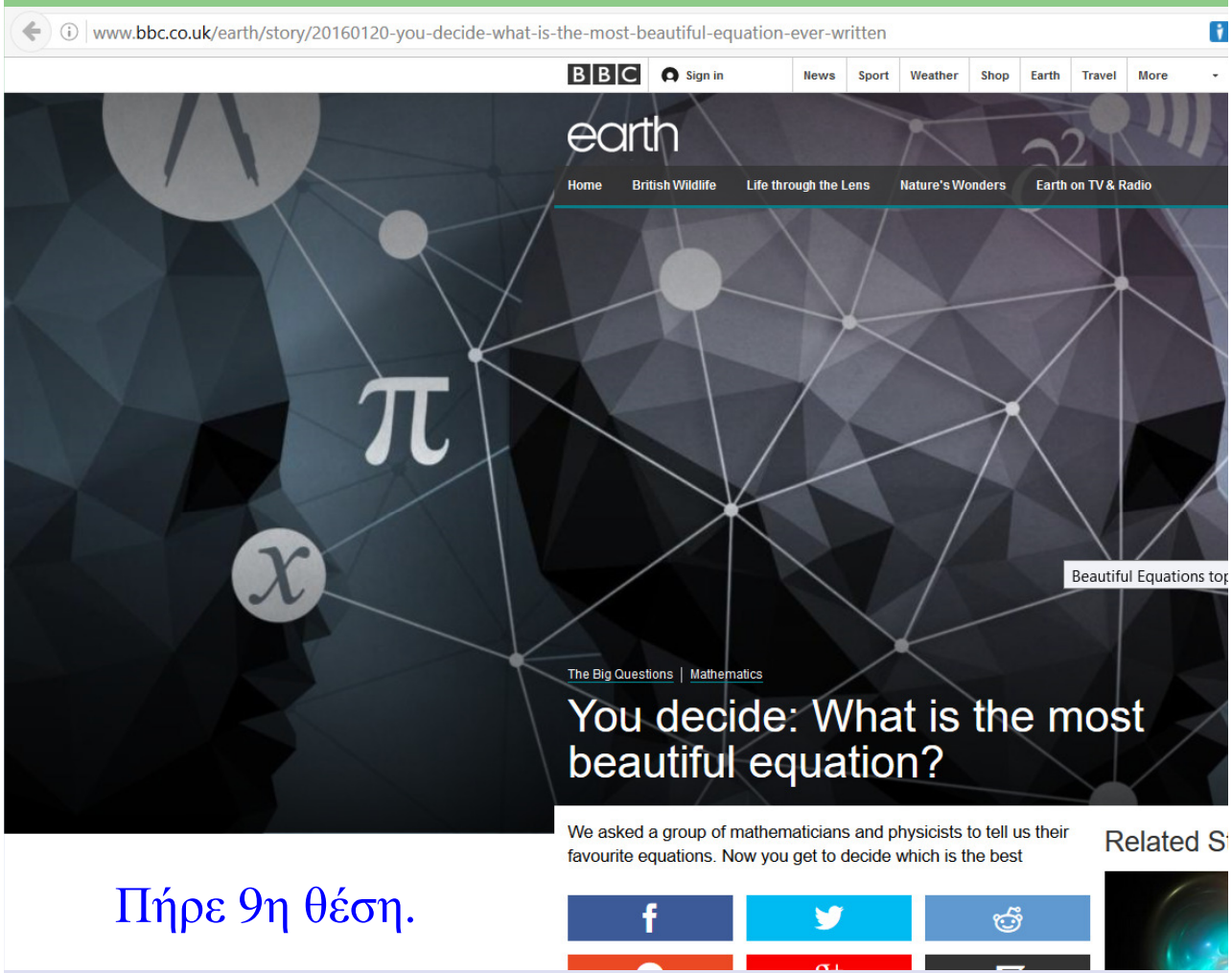
$R_0 = 2.8$

$R_0 = 3.2$

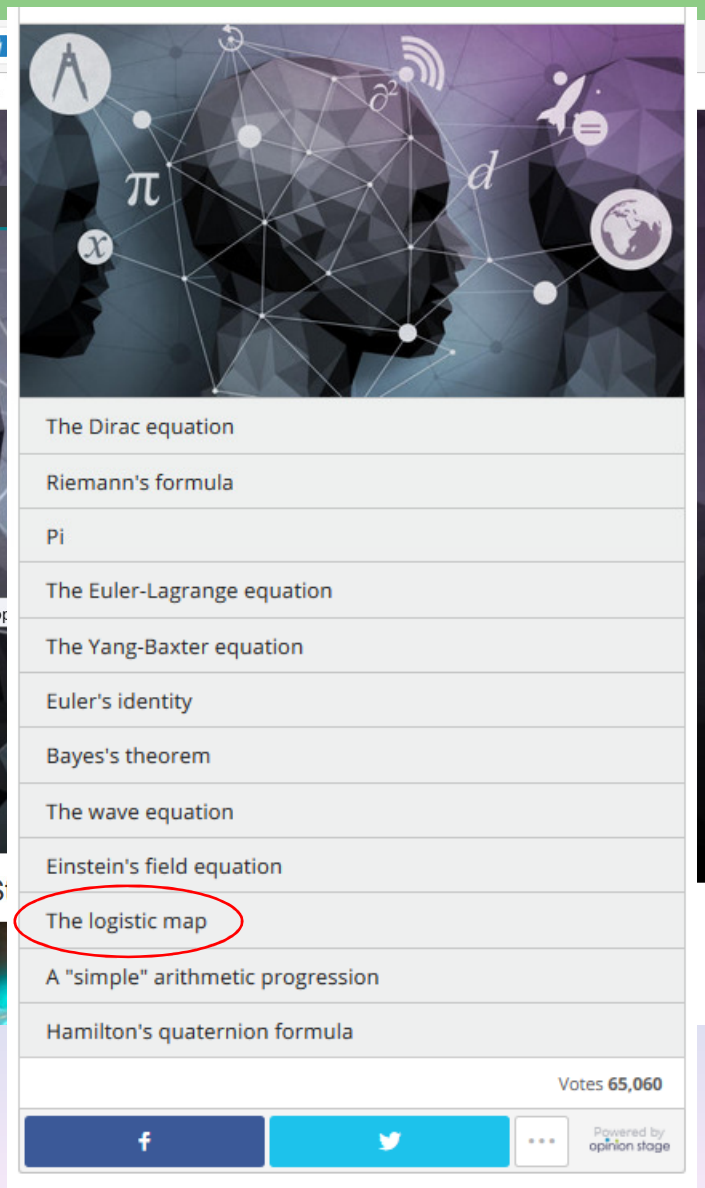
$R_0 = 4$



Σε ένα πρόσφατο ερωτηματολόγιο του BBC, η Λογιστική Εξίσωση χαρακτηρίστηκε ως μια από τις 12 πιο «όμορφες εξισώσεις».



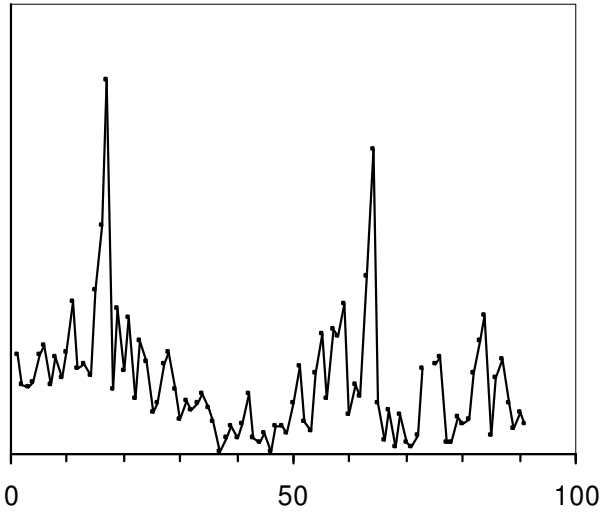
Πήρε 9η θέση.



http://www.bbc.co.uk/earth/story/20160120-you-decide-what-is-the-most-beautiful-equation-ever-written

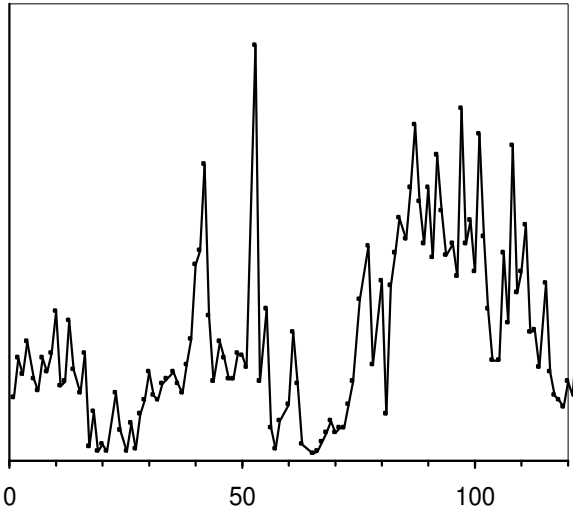
Πραγματικοί πληθυσμοί

Η θεωρία της ισορροπίας και η λογιστική εξίσωση συνήθως δεν εκφράζουν την πραγματική δυναμική των φυσικών πληθυσμών;



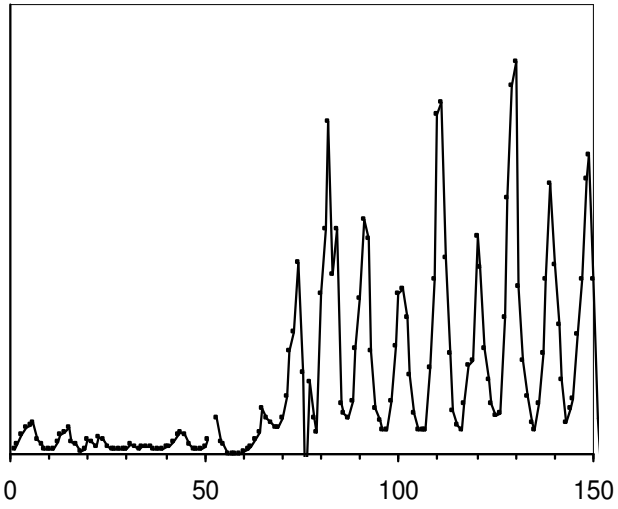
Γκρίζα πέρδικα

Perdix perdix



Γκρίζος λύκος

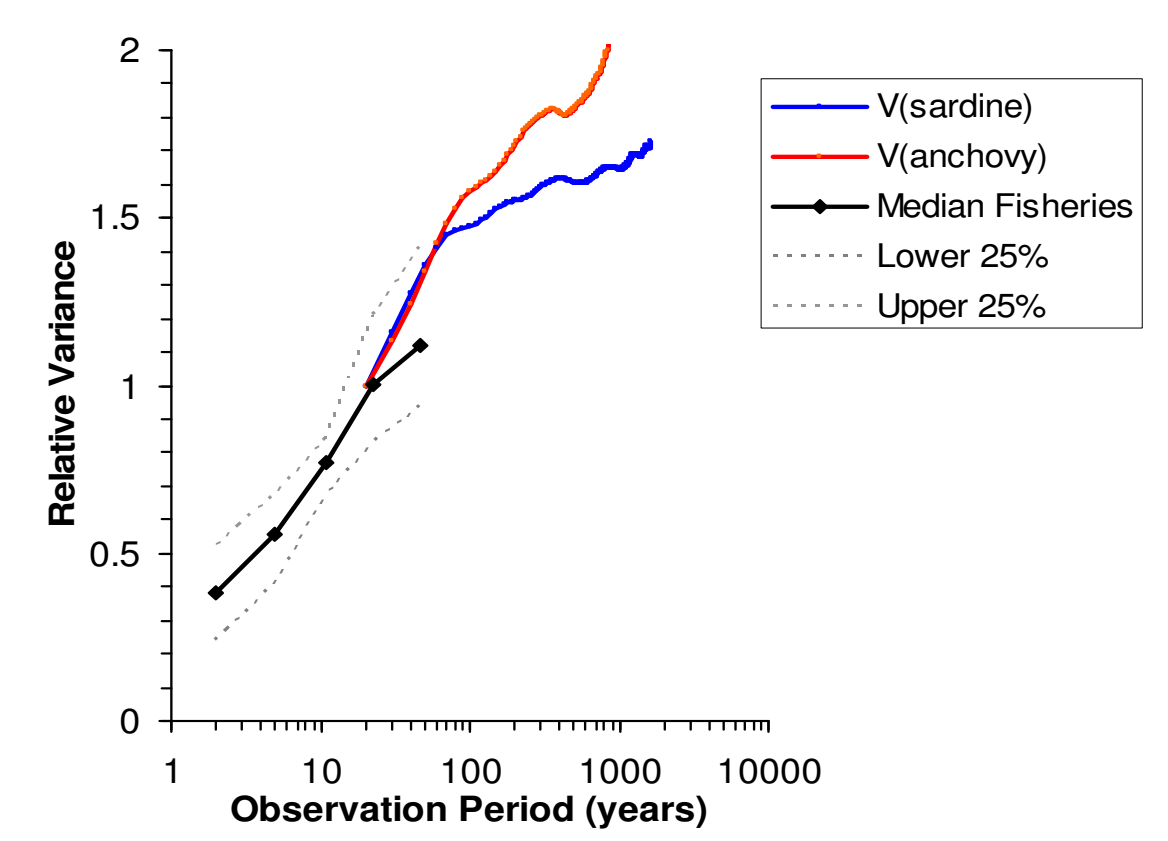
Canis lupus lupus



Καναδικός λύγγας

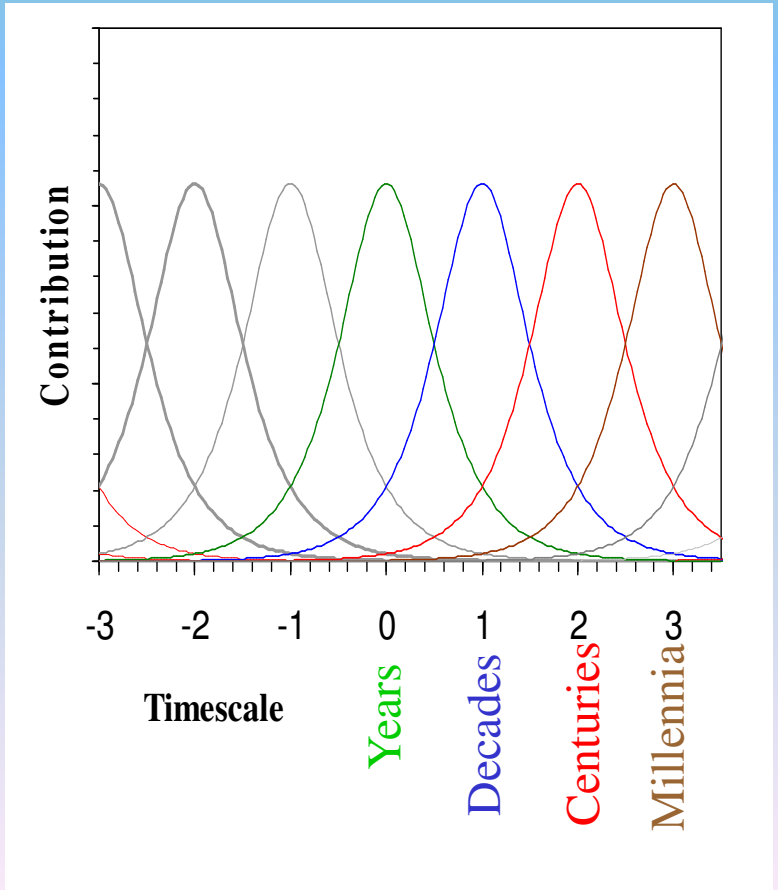
Lynx canadensis

The Stochastic process that best fits ecological variability is 1/f-noise



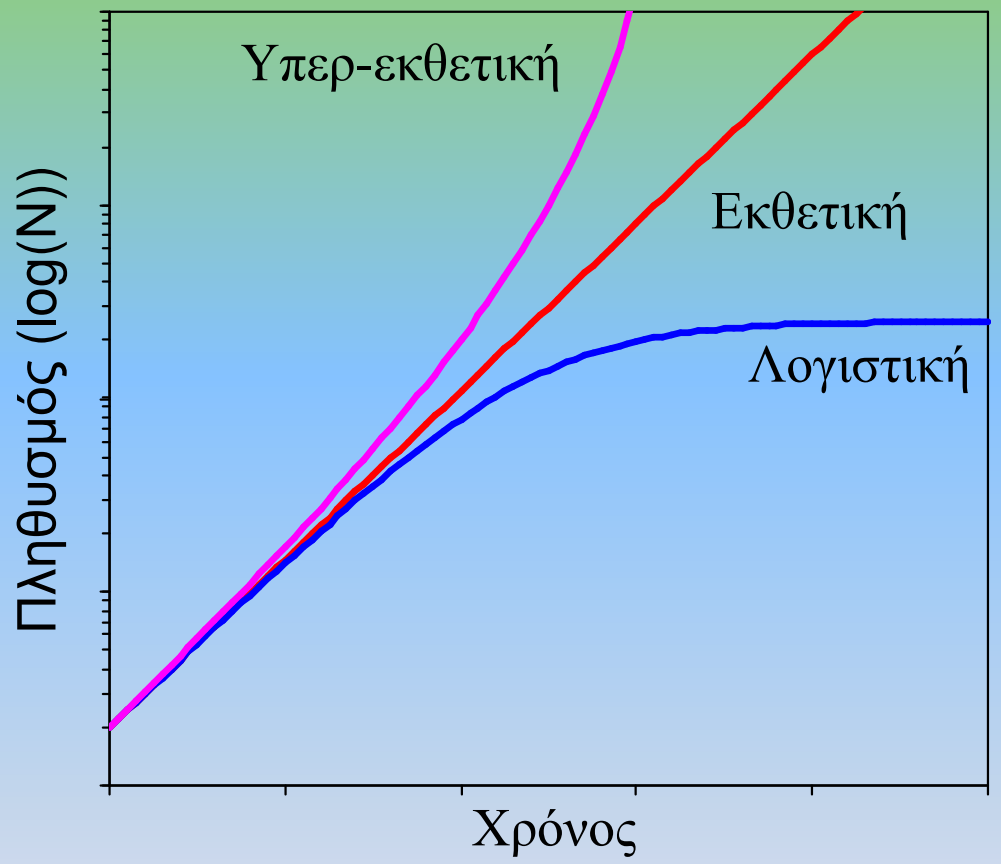
Halley & Stergiou , Fish and Fisheries, 6, 266-276 2005)

Increasing variance as long-timescale processes "kick in"



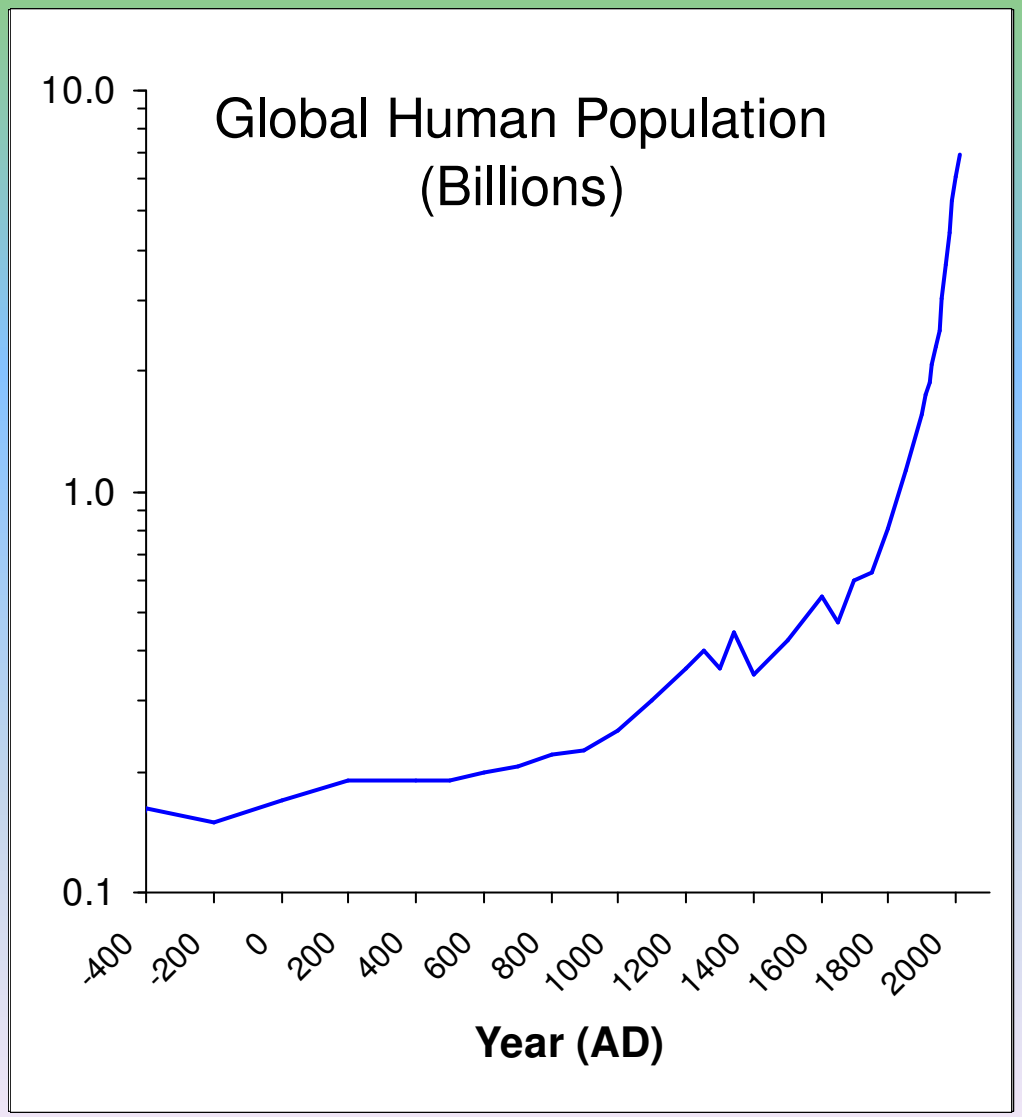
Solution: weaning from ideas of fixed mean And variability. Instead work with mean and Variance for a given timescale

Οικολογική αύξηση

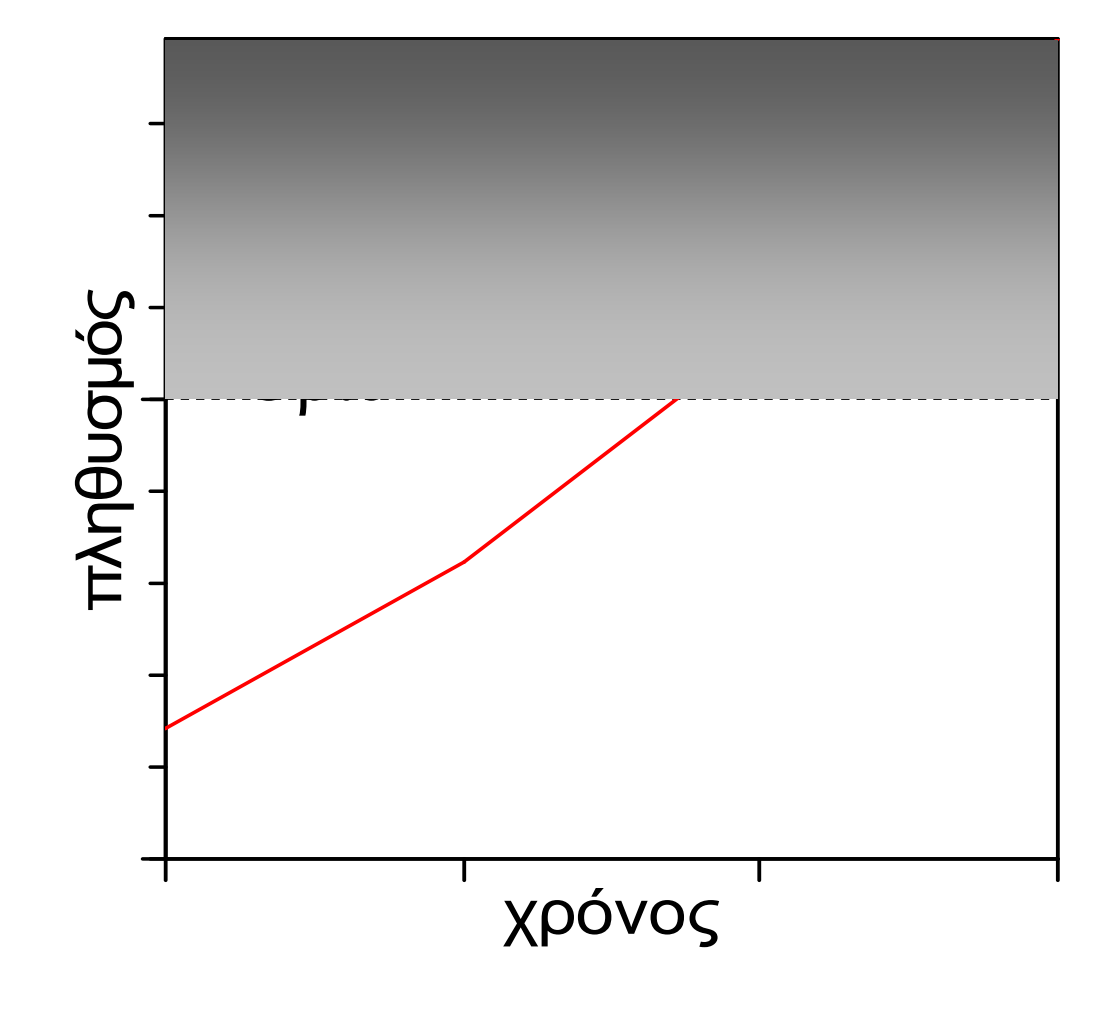


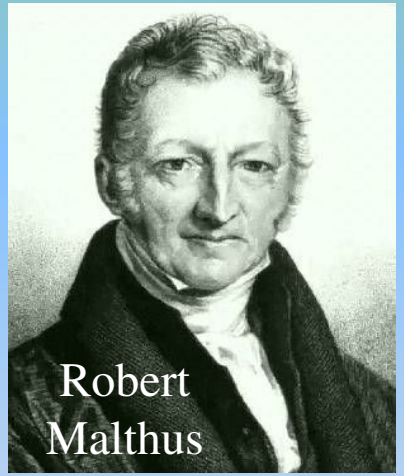
- Εκθετική αύξηση ή μείωση - κοινή
- Λογιστική αύξηση - συχνή
- Υπερ-εκθετική αύξηση – πολύ σπάνια

Ο Ανθρώπινος Πληθυσμός



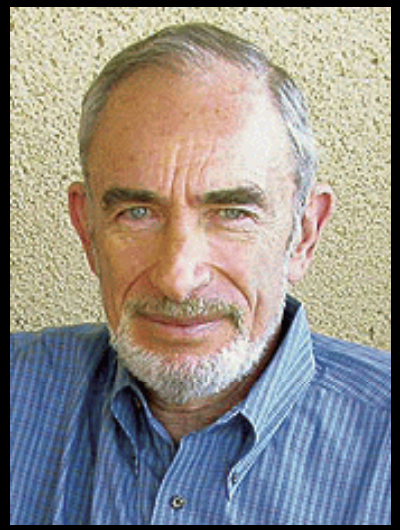
Επιστέφουμε στον Malthus που έγραψε ότι οποιοσδήποτε πληθυσμός θα περιοριστεί από το περιβάλλον.



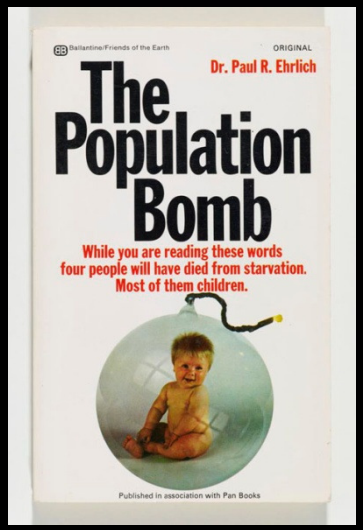


1970 Malthus Reloaded

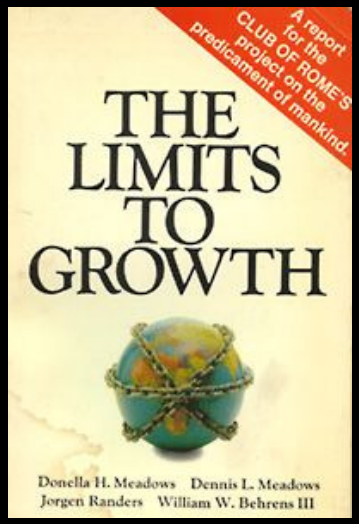
Στις αρχές του '70 δημοσιεύθηκαν μερικά σημαντικά βιβλία για την ανανέωση των προειδοποιήσεων του Malthus.

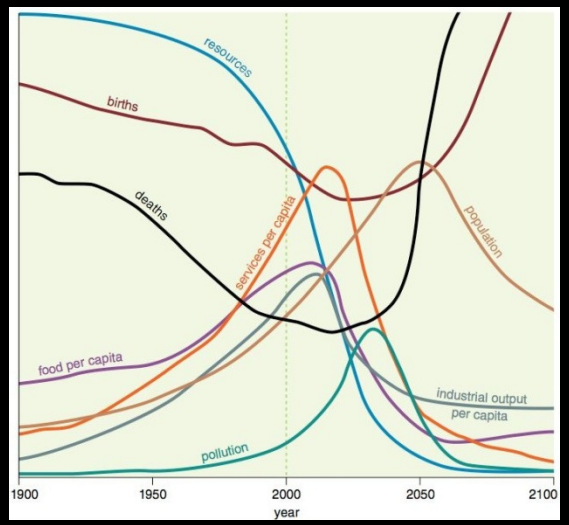


Paul Ehrlich



Ο άνθρωπος πλησιάζει τα όρια που προβλέπονται από τον Malthus. Πρέπει να αντιμετωπίσει επειγόντως το πρόβλημα του υπερπληθυσμού και της υπερκατανάλωσης για να σταματήσει την υποβάθμιση του περιβάλλοντος



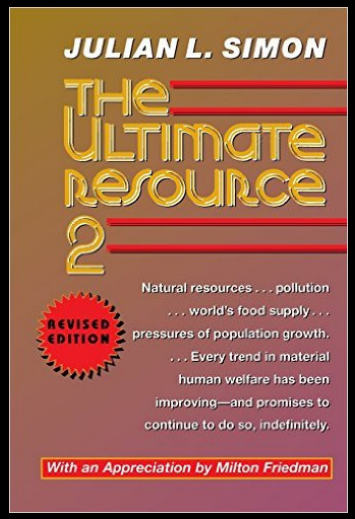


1975 Economists Reply

Economists railed against Ehrlich and the Club of Rome.

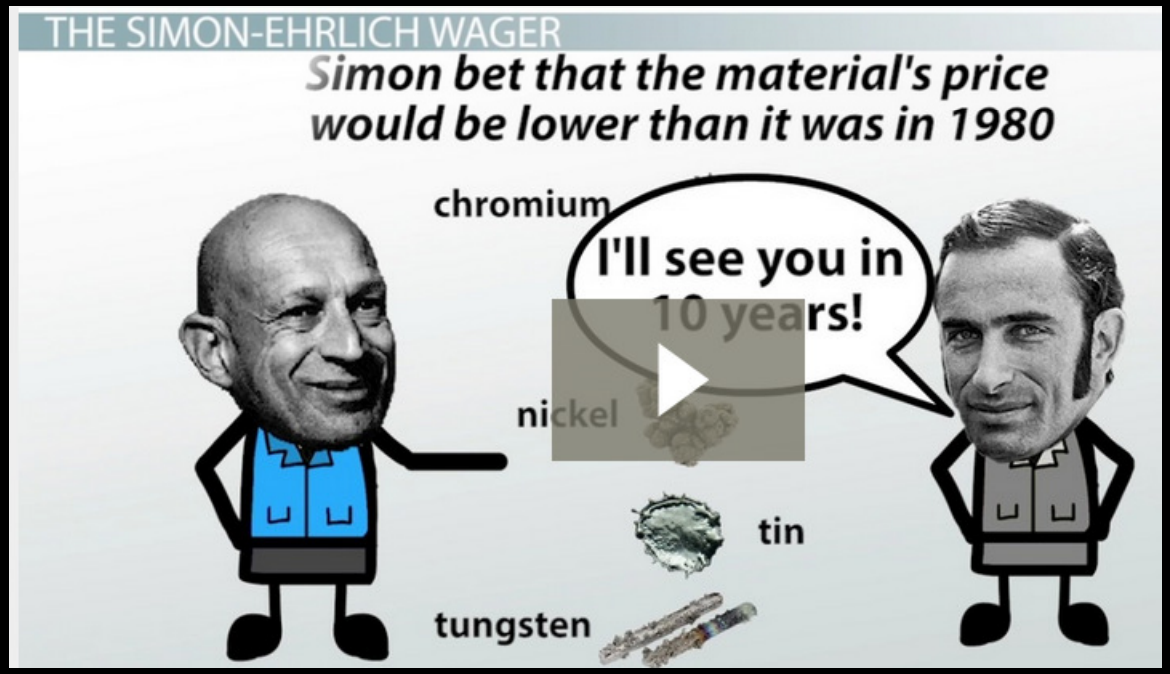
- "Measurement without data" William Nordhaus
- "Worthless as science… makes no room for everyday market forces" Robert Solow
- "A limit may exist but it can be neither defined nor specified in economic terms" H. Barnett and C. Morse

Julian Simon



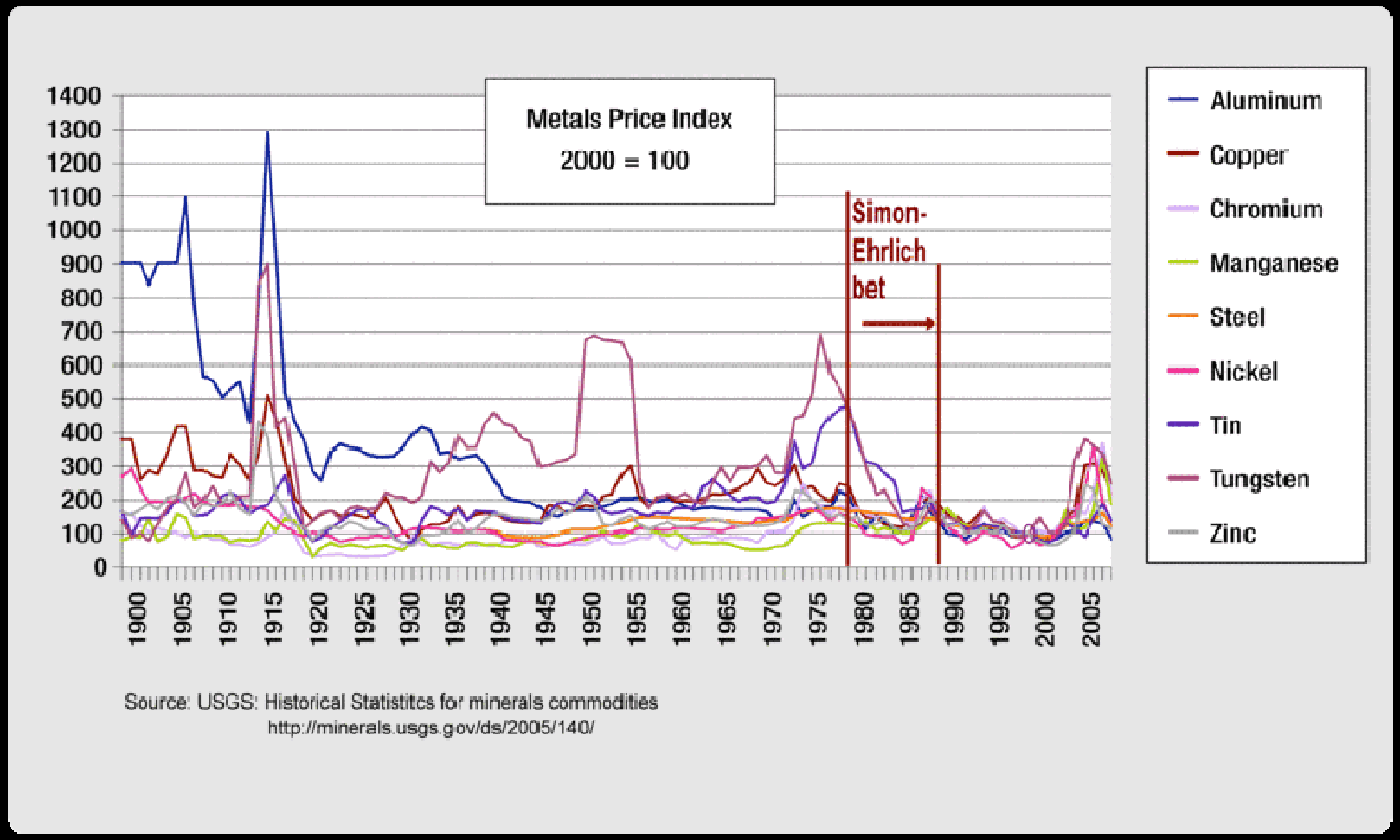
1980 Ehrlich-Simon bet

"If you will pay me the current market price of $1000 or $100 each, of any standard mineral or other extractive product you name, and specify any date more than a year away, I will contract to pay you the then-current market price of the material.
How about it, doomsayers and catastrophists?" Julian Simon



- Sabin, P., "The bet: Paul Ehrlich, Julian Simon, and our gamble over Earth's future", 2013. Yale U.P., ISBN:978-0-300-17648-3
- Halley, J. M. (2016), Preaching for the Planet or Just Spinning Our Wheels. **Conservation Biology**. doi:10.1111/cobi.12761).

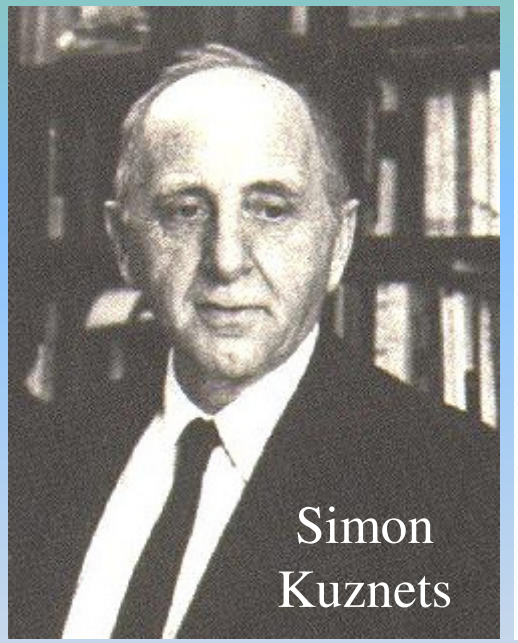
1990 Νίκησε ο Simon

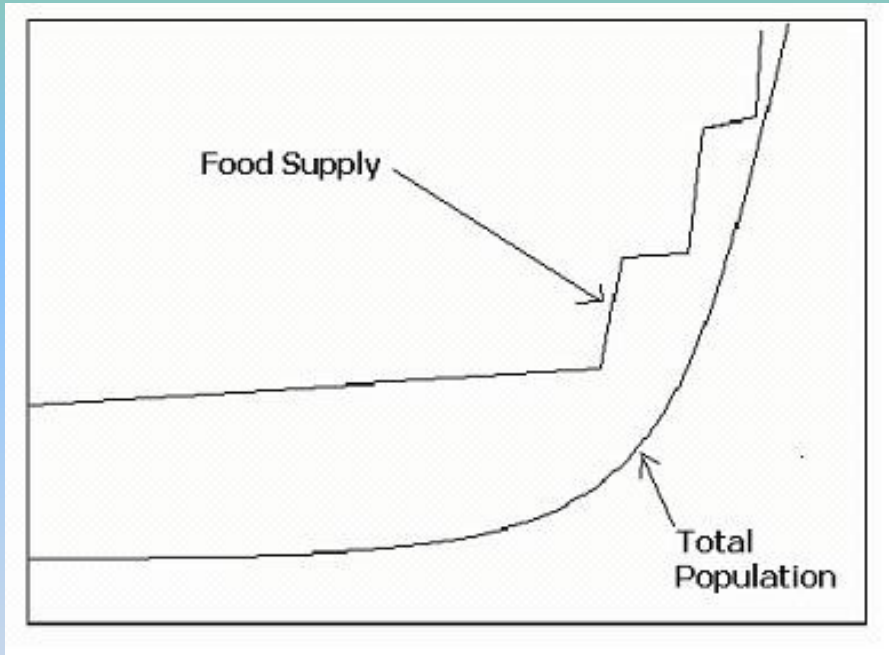


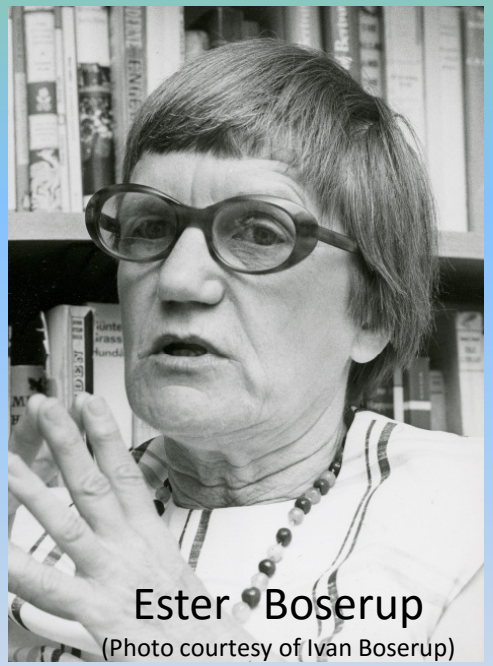
- Έπεσαν όλες οι τιμές.
- Νίκη για τους «Οικονομολόγους» – ήττα για του «Οικολόγους»
- Μεγάλη μεταβλητότητα σε τιμές – μήπως ήταν τυχερός ο Simon ?

Όσο αυξάνεται ο Πληθυσμός – τόσο αυξάνεται η καινοτομία

Το επιχείρημα του Julian Simon βασίζεται σε σημαντική έρευνα από οικονομολόγους. Π.χ. Ester Boserup, Simon Kuznets …



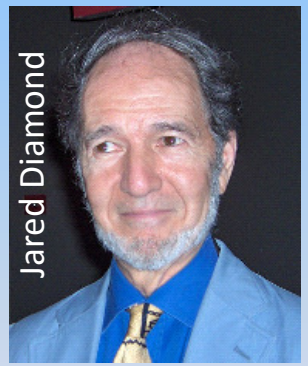


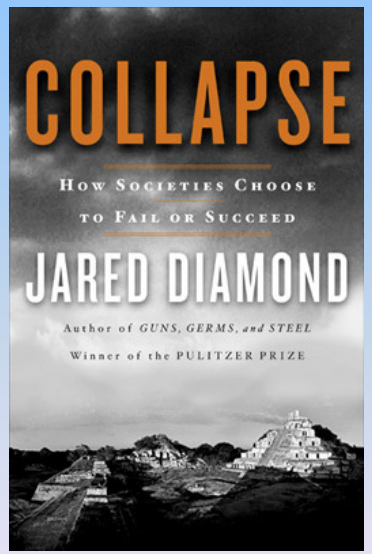


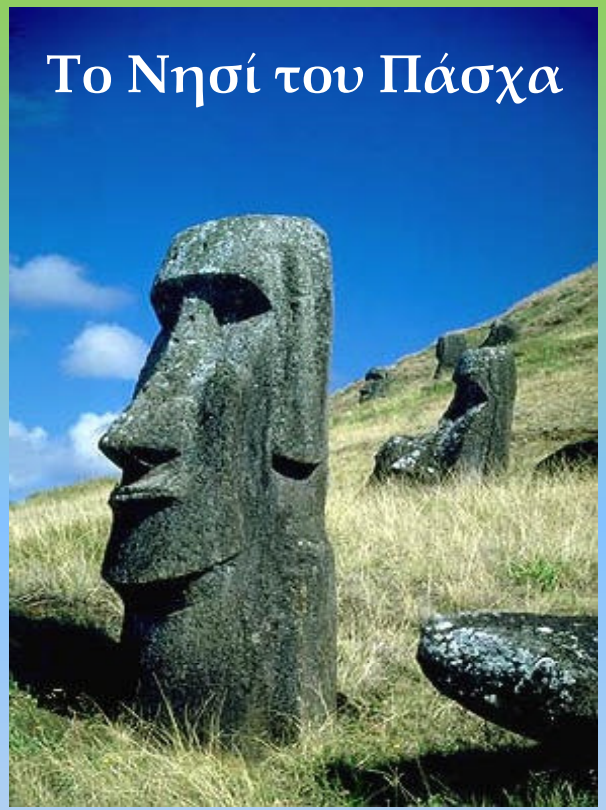
Διαπίστωσαν ότι σε διάφορες περιπτώσεις η αύξηση του Ανθρώπινου πληθυσμού δεν οδήγησε σε αύξηση της φτώχειας. Η Boserup συγκεκριμένα υποστήριξε ότι ο πληθυσμός καθορίζει την αγροτική παραγωγή (βελτιωμένες μέθοδοι) παρά η αγροτική παραγωγή τον πληθυσμό

Όμως …

Ο Diamond διαπιστώνει ότι πολλοί διαφορετικοί πολιτισμοί κατέρρευσαν στην ακμή της εξέλιξής τους.

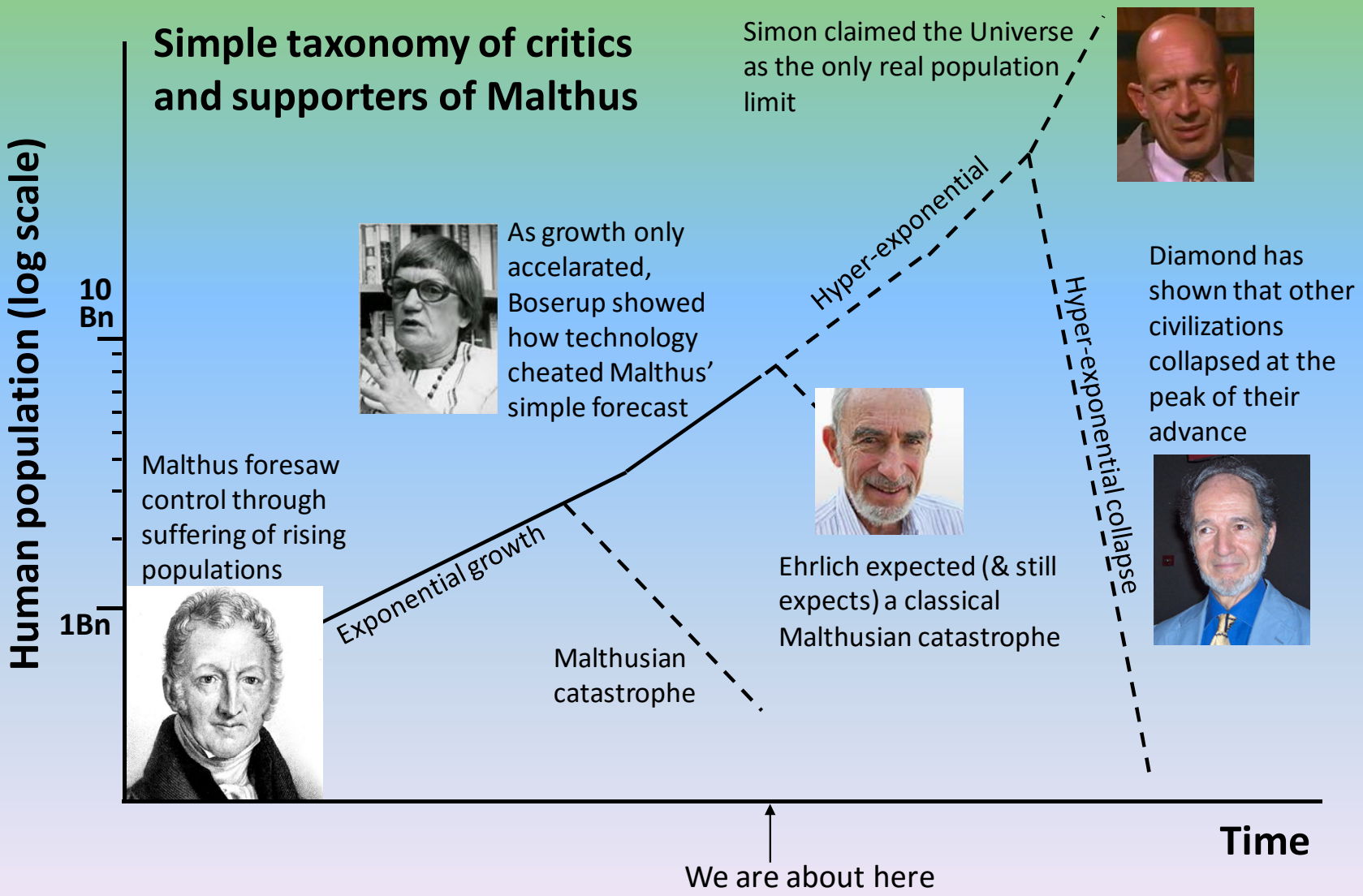






900	εποικισμός του νησιού
1400-1600	κορύφωση του πολιτισμού
~1500	απώλεια των δασών
1620	τελευταίο άγαλμα
1680	κατάρρευση πολιτισμού
1722	άφιξη Ευρωπαίων

Hyper-exponential Growth



Human Population Growth

Doomsday: Friday, 13 November, A.D. 2026

At this date human population will approach infinity if it grows as it has grown in the last two millenia.

Heinz von Foerster, Patricia M. Mora, Lawrence W. Amiot

Among the many different aspects which may be of interest in the study of biological populations (*1*) is the one

tion and has to be excluded from the population count ("death").

Under conditions which come close

rate of change of N, the number of elements in the population, is given by

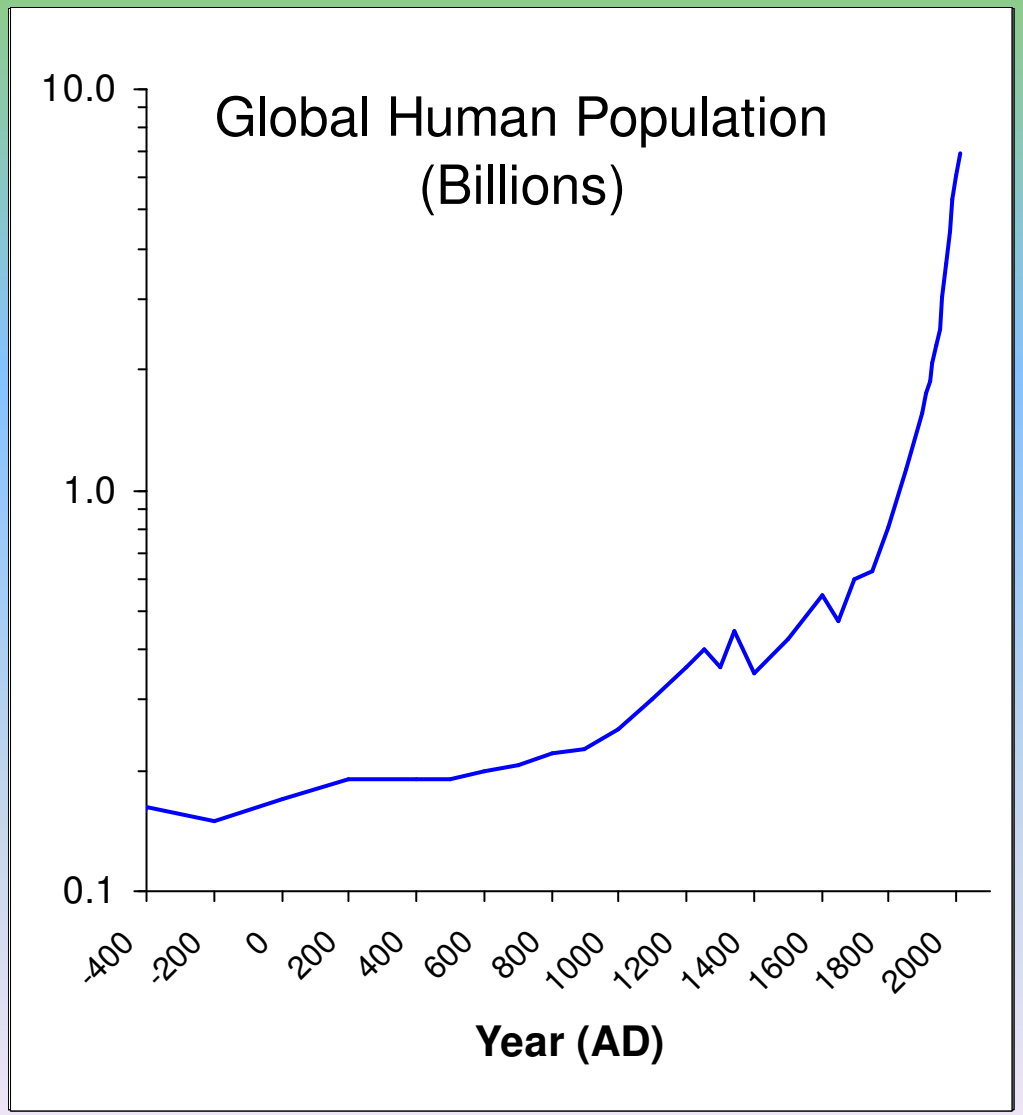
$$\frac{dN}{dt} = \gamma_0 N - \theta_0 N = a_0 N \qquad (1)$$

where $a_0 = \gamma_0 - \theta_0$ may be called the productivity of the individual element. Depending upon whether $a_0 \gtrless 0$, integration of Eq. 1 gives the well-known exponential growth or decay of such a population with a time constant of $1/a_0$.

In reality, alas, the situation is not that simple, inasmuch as the two parameters describing fertility and mortality may vary from element to element and, moreover, fertility may have different values, depending on the age of a particular element.

To derive these distribution functions from observations of the behavior of a population as a whole involves the use of statistical machinery of consider-

Human Population Growth



$$\frac{dN}{dt} = rN^{1+\alpha},$$

$$\alpha, r > 0$$

Φέρουσα Ικανότητα

$$\frac{dN}{dt} = r'N\left(K - N\right)$$

Ισορροπία: ο πληθυσμός δεν αλλάζει όταν $N=K$.

But Suppose K is dependent upon technology etc .

$$K \sim N^{\delta}$$

Here assume $\delta>0$. *Now the equation is*

$$\frac{dN}{dt} = r'\left(aN^{1+\delta} - N^{2}\right) \approx bN^{1+\delta}$$

At large values of N. The solution is

$$N = \frac{N_0}{\sqrt[\delta]{1 - atN_0^{\delta}}}$$

Finite-time singularity

At large values of N. The solution is

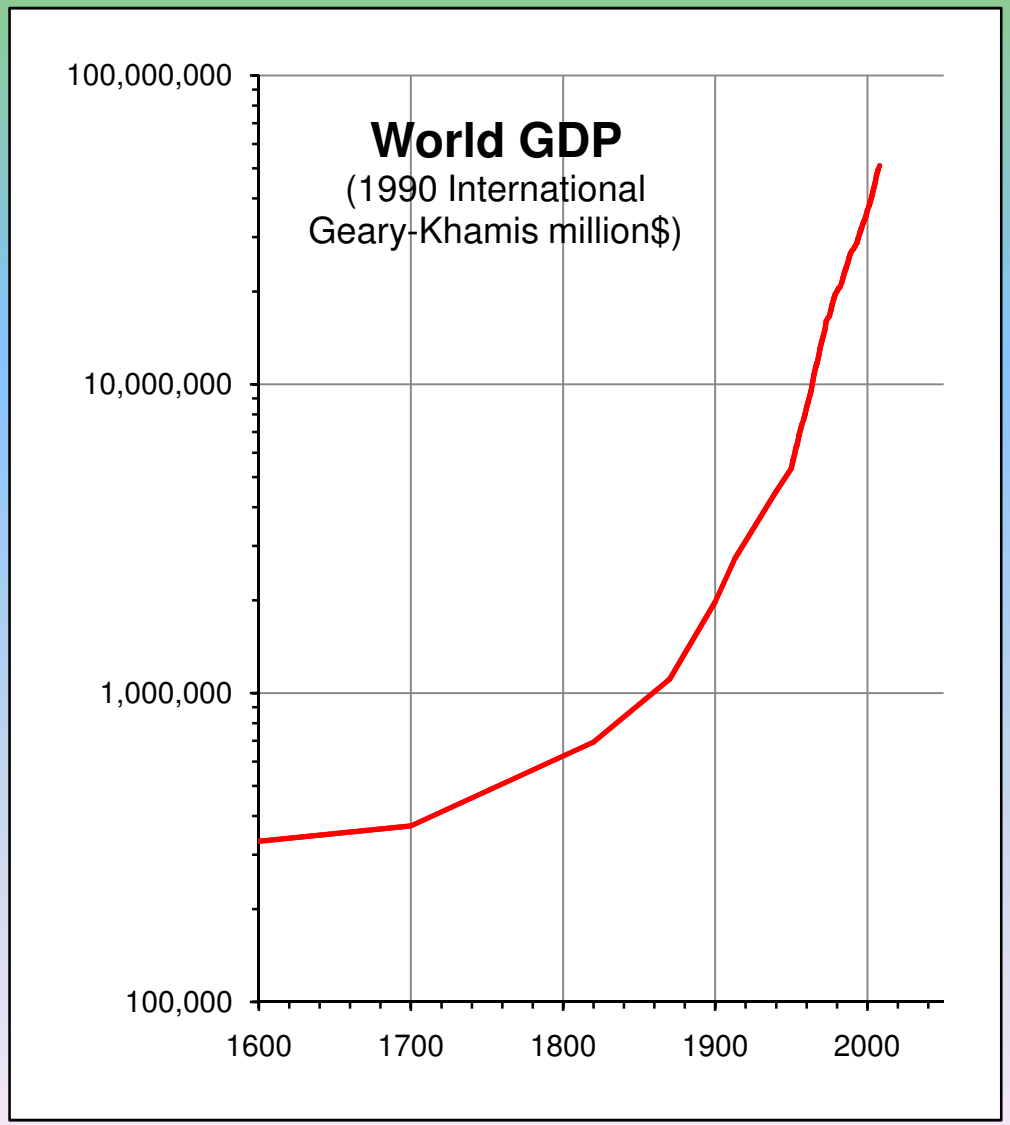
$$N = \frac{N_0}{\sqrt[\delta]{1 - at\delta N_0^{\delta}}}$$

The population → ∞ at:

$$t_c = \frac{1}{a\delta N_0^{\delta}}$$

This means that the population becomes infinite at a finite time, hence this is a *finite-time singularity*. There should be a regime change at t_c. When is this? In our lifetime?

Υπερ-εκθετική αύξηση
(Hyper-exponential Growth)



Για τον πληθυσμό

$$t_\infty = 2026$$

Για την οικονομία

$$t_\infty = 2052 \pm 10$$

A. Johansen & D. Sornette, "Finite-time singularity in the dynamics of the world population, economic and Financial indices", Physica A 294 (2001) 465–502

Τα ευρήματα του von Foerster, των Johansen και Sornette και άλλων θα μπορούσαν να είναι ελκυστικά, αλλά δεν υιοθετήθηκαν από τους οικολόγους.

- Δημογραφική μετάβαση του πληθυσμού το 1965
- Ευαισθησία σε κατηγορίες για καταστροφολογία
- Μεγάλο μέρος του έργου στα περιοδικά Φυσικής
- Δεν βασίζονται σε θεμελιώδεις πληθυσμιακές διαδικασίες

Το πρόβλημα παραμένει

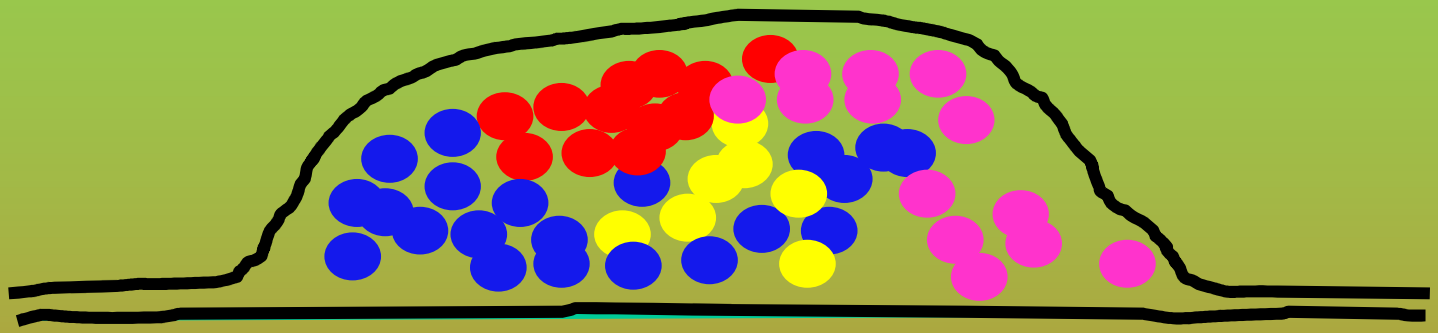
- Υπερ-εκθετική αύξηση (ΥΕΑ) δεν μπορεί να συνεχίσει σε έναν πεπερασμένο πλανήτη
- Όμως η ΥΕΑ συνεχίστηκε (για την οικονομία και τον πληθυσμό) στον 20ό αιώνα
- Παραδοσιακά οικολογικά μοντέλα πληθυσμιακού ελέγχου (π.χ. Logistic) δεν προβλέπουν/ συμπεριλαμβάνουνυν ΥΕΑ
- Αναζητώ πληθυσμιακά μοντέλα με ΥΕΑ
- Τέτοια μοντέλα πρέπει να περιλαμβάνουν διαδικασίες (π.χ. καινοτομία) που συζητήθηκαν από τους οικονομολόγους

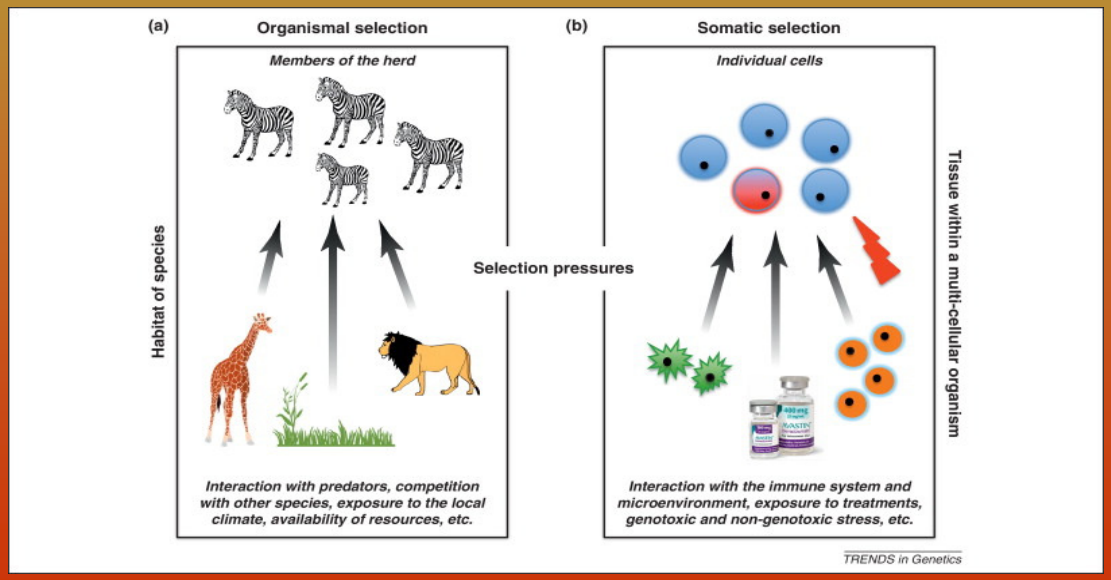
Δυο μηχανισμοί ΥΕΑ πληθυσμών

- Η εξέλιξη των ρυθμών στο μοντέλο
- αλληλεπιδράσεις αμοιβαιότητας/συμβίωσης.

Πληθυσμιακό μοντέλο του Καρκίνου

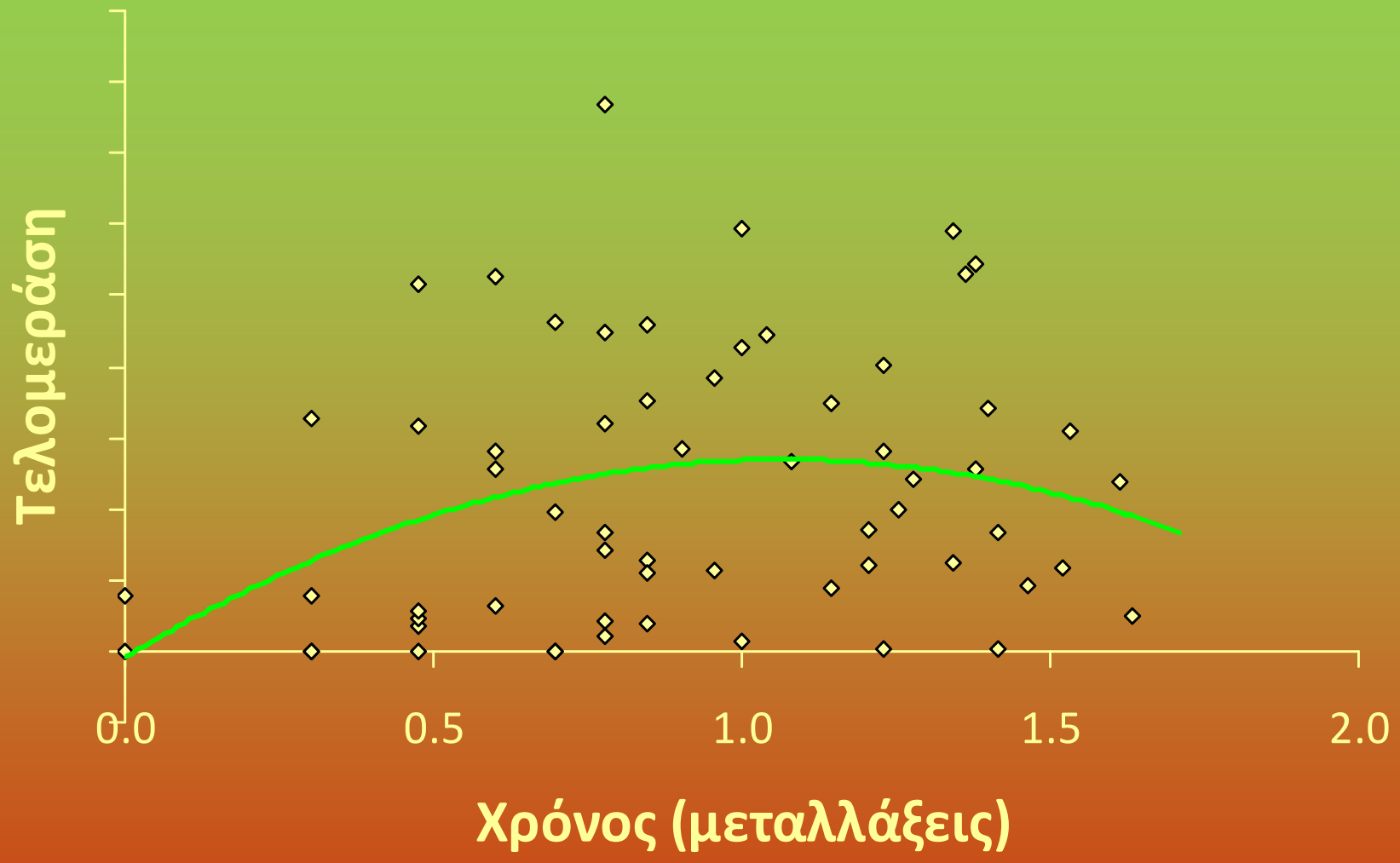
Υπάρχουν διαφορετικοί κλώνοι στον καρκινικό όγκο





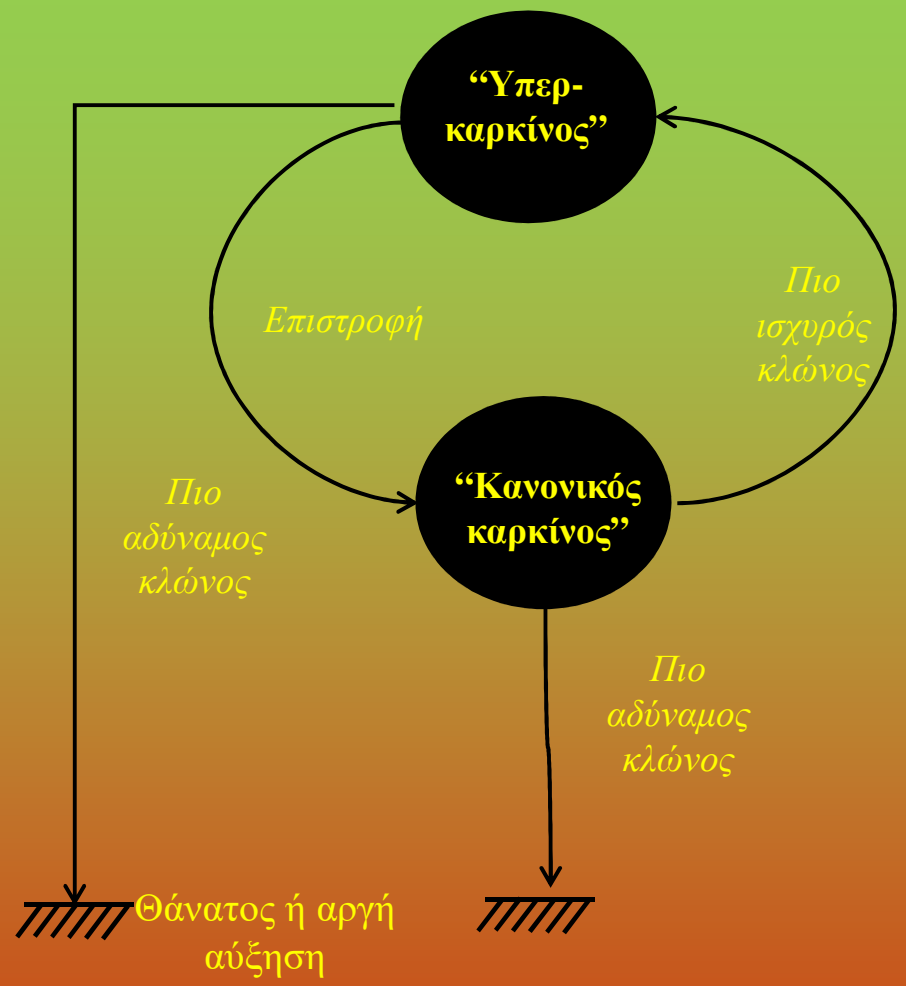
Οι κλώνοι ανταγωνίζονται για πόρους, όπως ανταγωνίζονται οι οργανισμοί σε μια οικολογική κοινότητα

The problem of telomerase …



Papadopoulou, A., Trangas, T., *et al*. Telomerase activity and genetic alterations in primary breast carcinomas. *Neoplasia*, 5, 170-178, 2003

Η Μοντελοποίηση του Καρκίνου



$$\frac{dA}{dt} = r_0(1-\mu_0)A$$

$$\frac{dT}{dt} = ar_0\mu_0 A \quad + \quad r_T(1-\mu_T)T$$

$$\frac{dS}{dt} = \quad br_T\mu_T T \quad + \quad r_S c(1-\mu_T)S$$

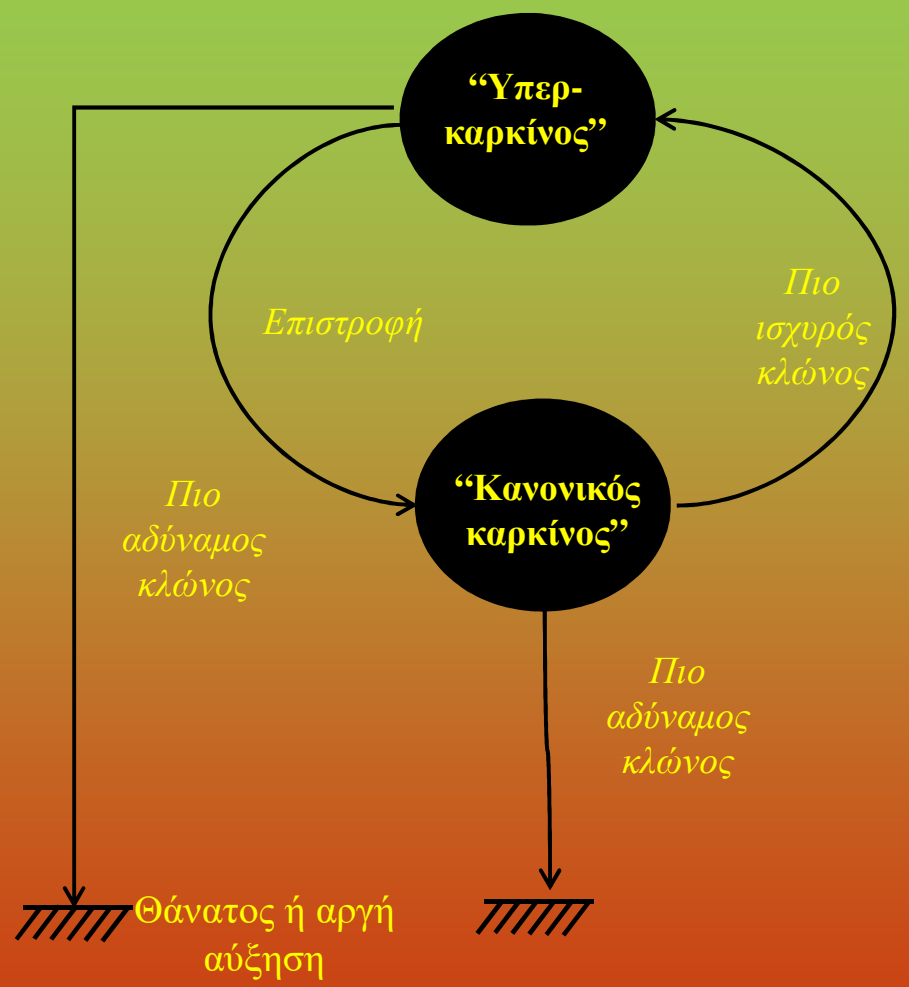
Halley, J.M. and Trangas, T., et al. (2015). "A evolutionary-ecological model for telomerase activity in primary breast carcinomas", *In prep.*

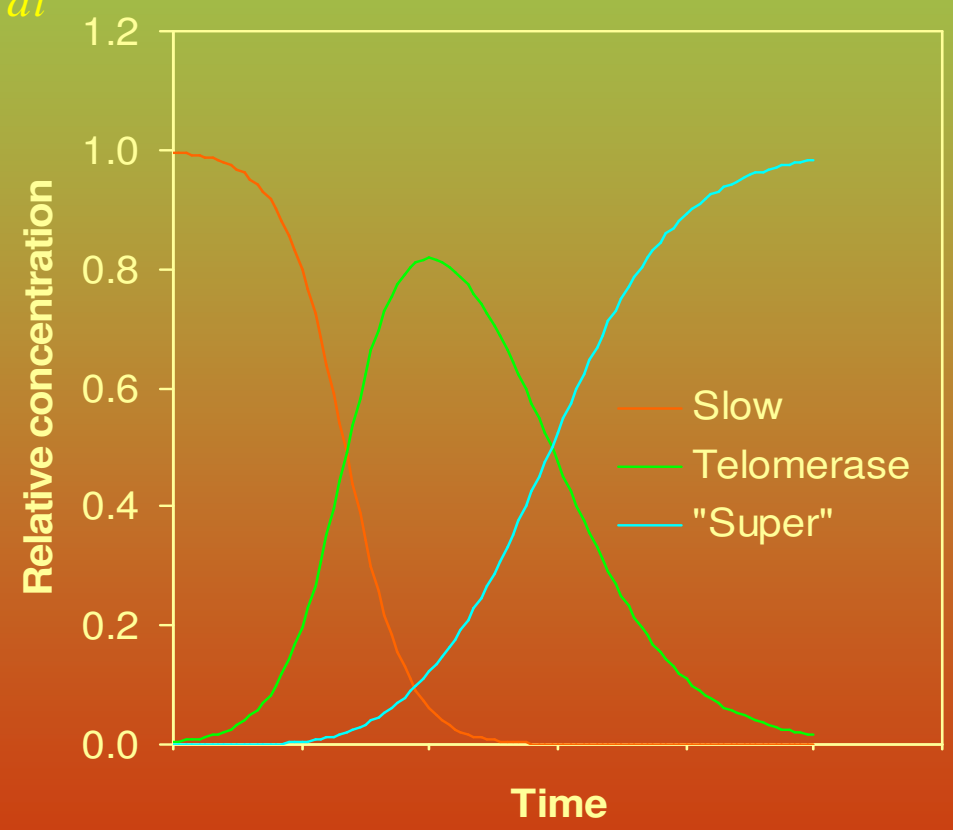
Η Μοντελοποίηση του Καρκίνου

$$\frac{dA}{dt} = r_0(1-\mu_0)A$$

$$\frac{dT}{dt} = ar_0\mu_0 A \quad + \quad r_T(1-\mu_T)T$$

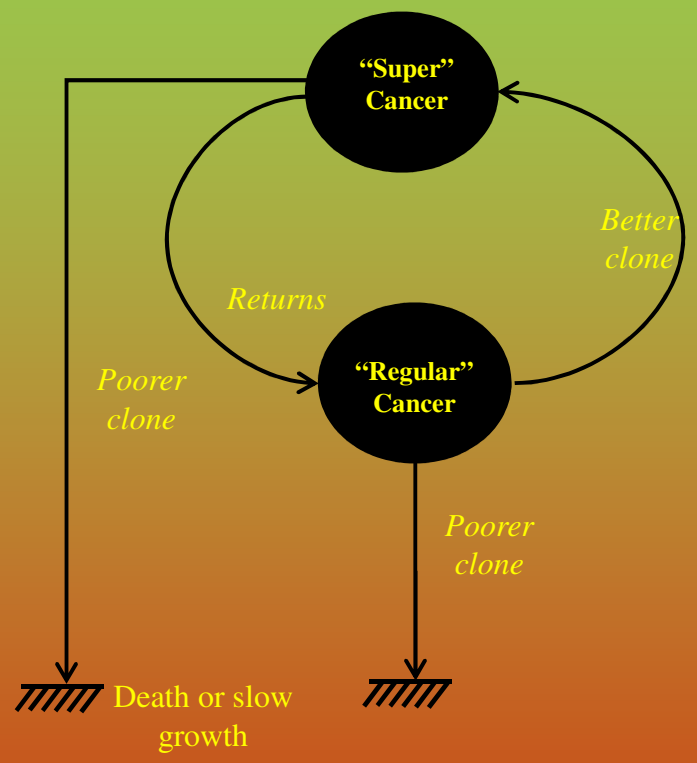
$$\frac{dS}{dt} = \quad br_T\mu_T T \quad + \quad r_S c(1-\mu_T)S$$

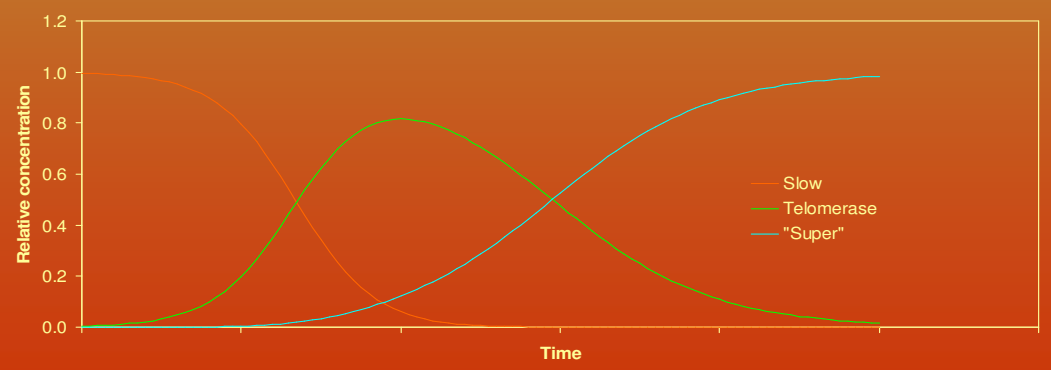




Halley, J.M. and Trangas, T., et al. (2015). "A evolutionary-ecological model for telomerase activity in primary breast carcinomas", *In prep.*

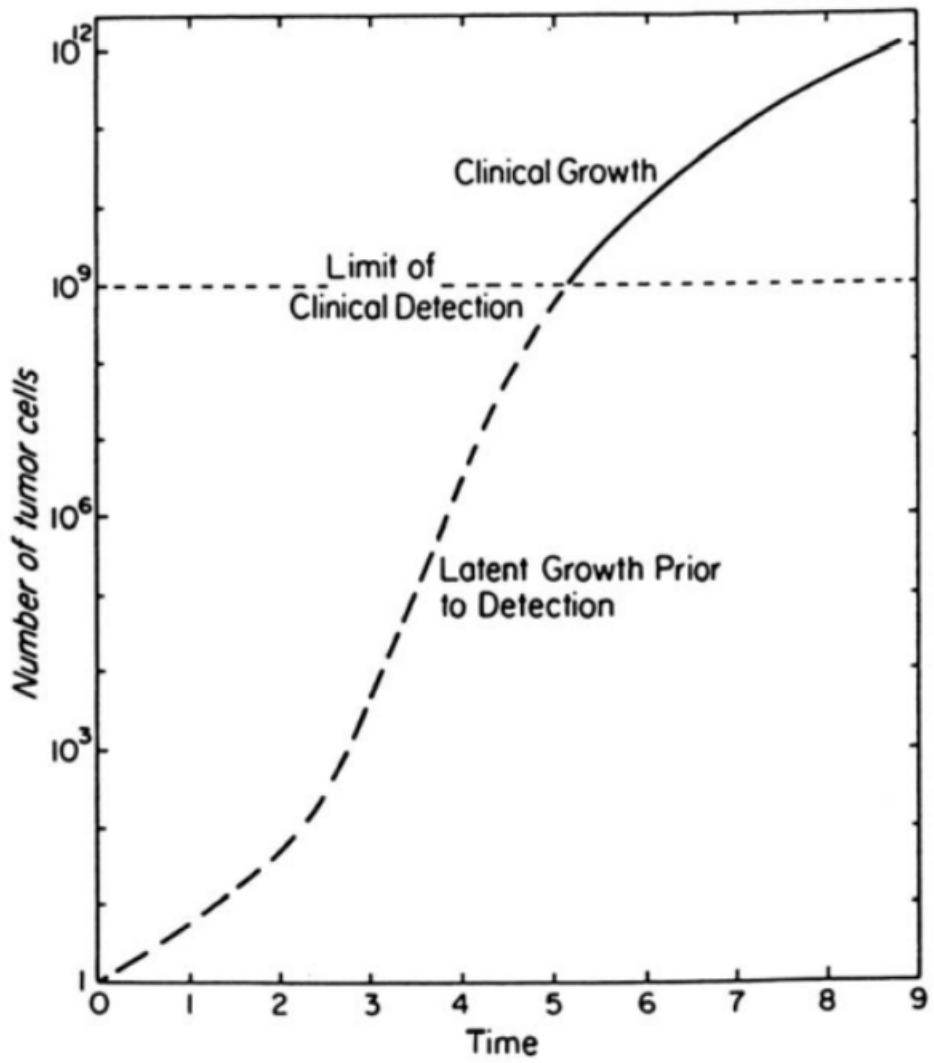
Δημιουργία ΥΕΑ





Αύξηση του Καρκίνου

Μέχρι να ανιχνευθεί ο καρκίνος, η υπερ-εκθετική φάση έχει συνήθως τελειώσει

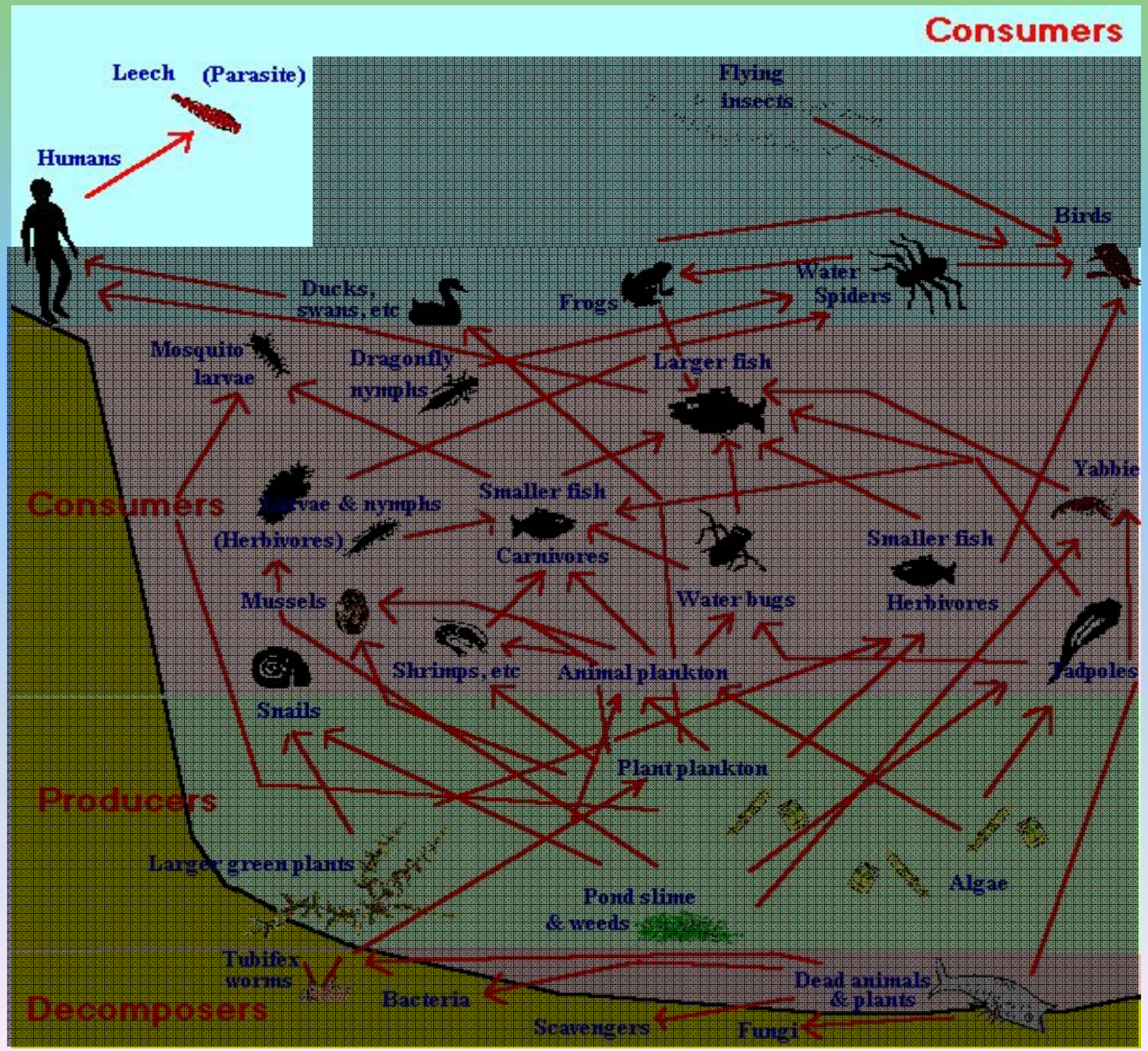


Διαειδικές αλληλεπιδράσεις

Οι πληθυσμοί δεν υπάρχουν μόνοι τους.

Βρίσκονται σε μεγάλα τροφικά δίκτυα.

Το επόμενο βήμα, όμως είναι να κοιτάξουμε τις σχέσεις ανάμεσα δυο είδη.



Διαειδικός αλληλεπιδράσεις

Αν υπάρχει άλλο είδος στην ίδια περιοχή μπορεί να υπάρχει αλληλεπίδραση

Πληθυσμός
Α
N άτομα

Πληθυσμός
Β
M άτομα

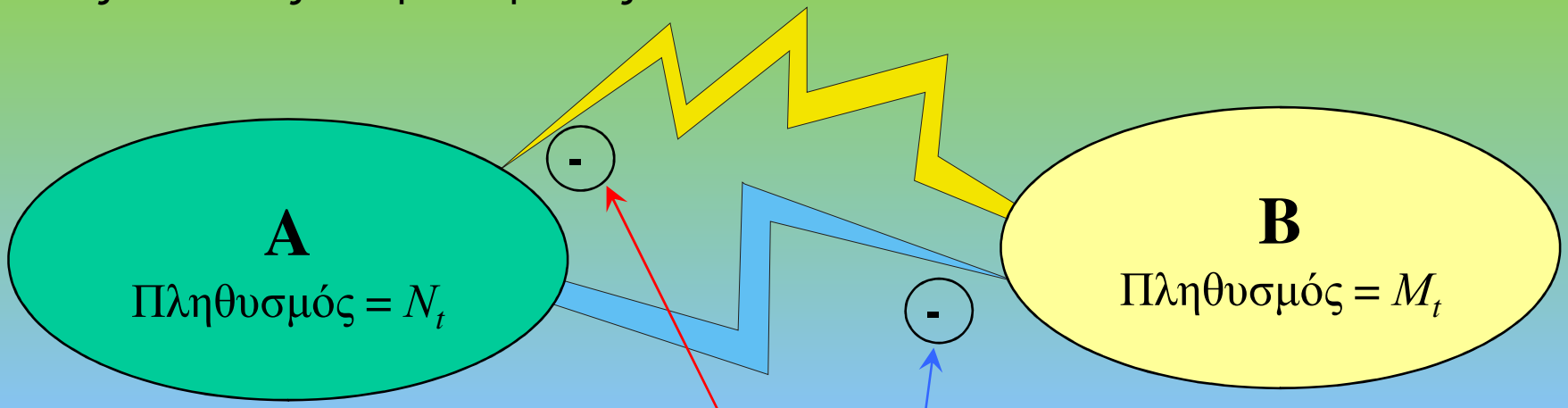
$$\frac{dN}{dt} = rN\left[\ 1 \ - \ \frac{N}{K} \ - \ \frac{\alpha M}{K}\ \right]$$

βασική αύξηση

ενδοειδικός ανταγωνισμός

διαειδική επιρροή

Γενικές διαειδικές αλληλεπιδράσεις



$$\frac{dN}{dt} = rN\left[1 - \frac{N}{K} - \frac{\alpha M}{K}\right]$$

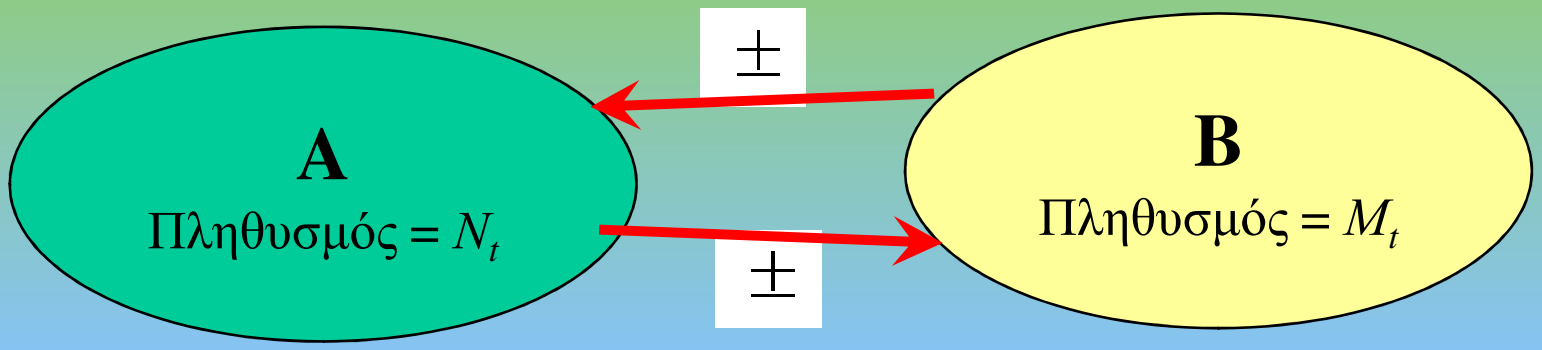
$$\frac{dM}{dt} = r_B M\left[1 - \frac{M}{K_B} - \frac{\beta N}{K_B}\right]$$

Β επηρεάζει Α *αρνητικά* (α>0)

Α επηρεάζει Β *αρνητικά* (β>0)

Εδώ, η σχέση ανάμεσα σε Α και Β είναι ανταγωνιστική - η επίδραση του ενός στον άλλο πάντα είναι αρνητική

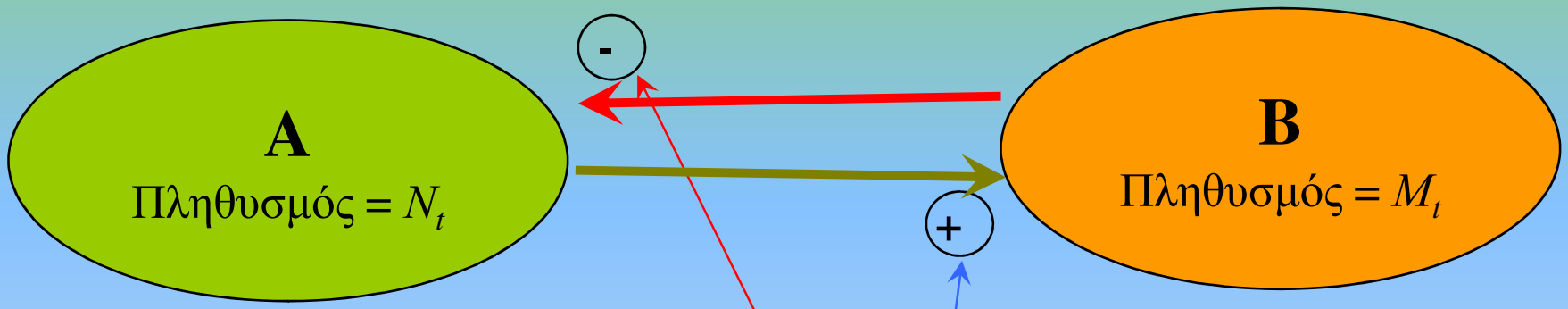
Γενικές διαειδικές αλληλεπιδράσεις



Τύπος αλληλεπίδρασης	Αλληλεπίδραση	Παράδειγμα
–, –	Αρνητική για τα δυο είδη	Ανταγωνισμός
+, –	Θετική για ένα είδος και αρνητική για το άλλο	Θήρευση Φυτοφαγία Παρασιτισμός
+, +	Θετική και για τα δυο είδη	Συνεργασία-Συμβίωση

Υπάρχουν και πιο περίπλοκές αλληλεπιδράσεις (π.χ. έμμεσος ανταγωνισμός, «ο εχθρός του εχθρού μου είναι φίλος μου», κλπ.) όπου δυο είδη αλληλεπιδρούν μέσω ενός τρίτου είδους

Συστήματα τύπου (+,-) συμπεριλαμβάνουν θήρευση, φυτοφαγία, παρασιτισμός, συστήματα με παρασιτοειδή



$$\frac{dN}{dt} = rN\left[1 - \frac{N}{K} - \alpha M\right]$$

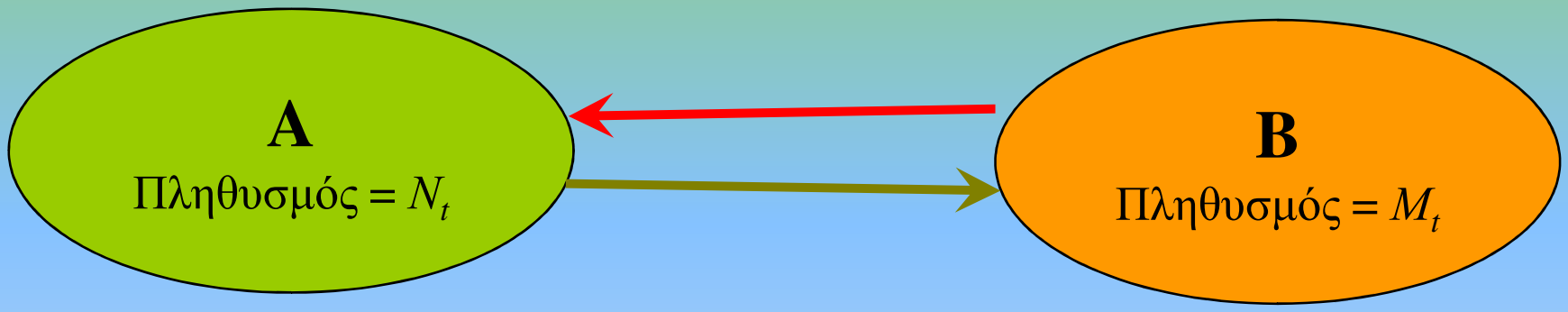
$$\frac{dM}{dt} = r_B M\left[1 - \frac{M}{K_B} + \beta N\right]$$

Ο πληθυσμός του θηρευτή επηρεάζει *αρνητικά* τον πληθυσμό του θηράματος

Ο πληθυσμός του θηράματος επηρεάζει *θετικά* τον πληθυσμό του θηρευτή

Οι εξισώσεις Lotka-Volterra

Συνήθως τα όρια K και K_B δεν παίζουν σημαντικό ρόλο:



$$\frac{dN}{dt} = rN\left[1 - \frac{N}{K} - \alpha M\right] \cong rN\left[1 - \alpha M\right]$$

$$\frac{dM}{dt} = r_B M\left[1 - \frac{M}{K_B} + \beta N\right] \cong r_B M\left[1 + \beta N\right]$$

Οι εξισώσεις Lotka-Volterra

Θήραμα: $$\frac{dN}{dt} = (r - \zeta P)N \quad \ldots(1)$$

Θηρευτής: $$\frac{dP}{dt} = (-\gamma + \delta N)P \quad \ldots(2)$$

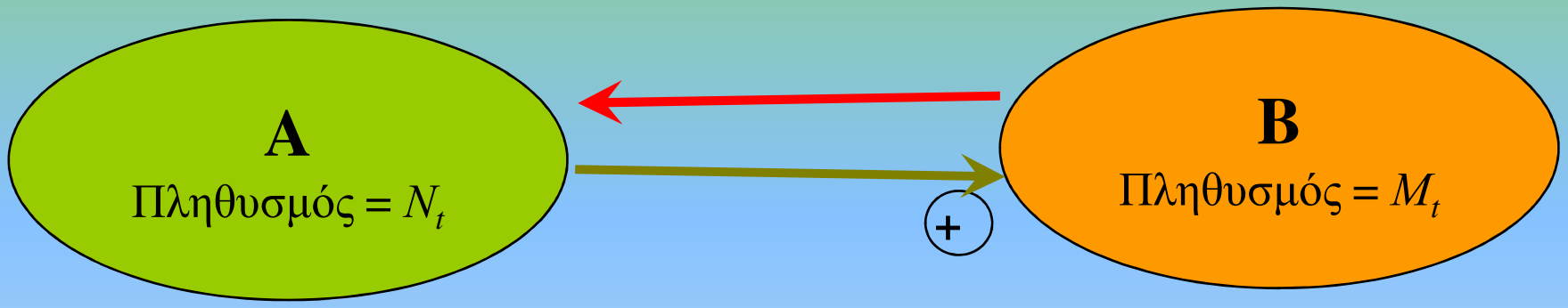
Όπου ζ, r, γ και δ είναι ***θετικές*** σταθερές

- Απλοποιημένο μοντέλο για θήρευση
- Περιγράφει βασική συμπεριφορά του πληθυσμού (δυναμικά)
- Ισχύει και για φυτοφαγία (και παρασιτισμό)

Προϋποθέσεις:

- Πρέπει ο θηρευτής (*P*) να είναι «ειδικός» (να μην τρέφεται από άλλες πηγές). Ο καταναλωτής έχει ειδική σχέση με το θήραμα
- Δεν παίζει σημαντικό ρόλο ο ενδοπληθυσμιακός ανταγωνισμός
- Δεν είναι πολύ μεγάλη η περιβαλλοντική μεταβλητότητα
- $N, P >> 1$ (μεγάλοι οι πληθυσμοί)

Οι εξισώσεις Συμβίωσης

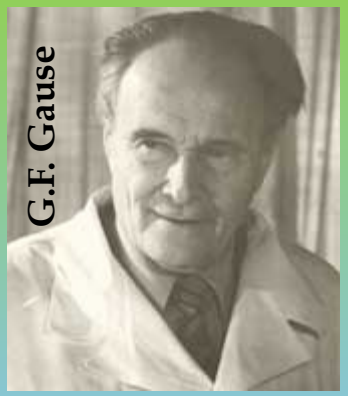


$$\frac{dN}{dt} = +\alpha NM \quad \ldots(1)$$

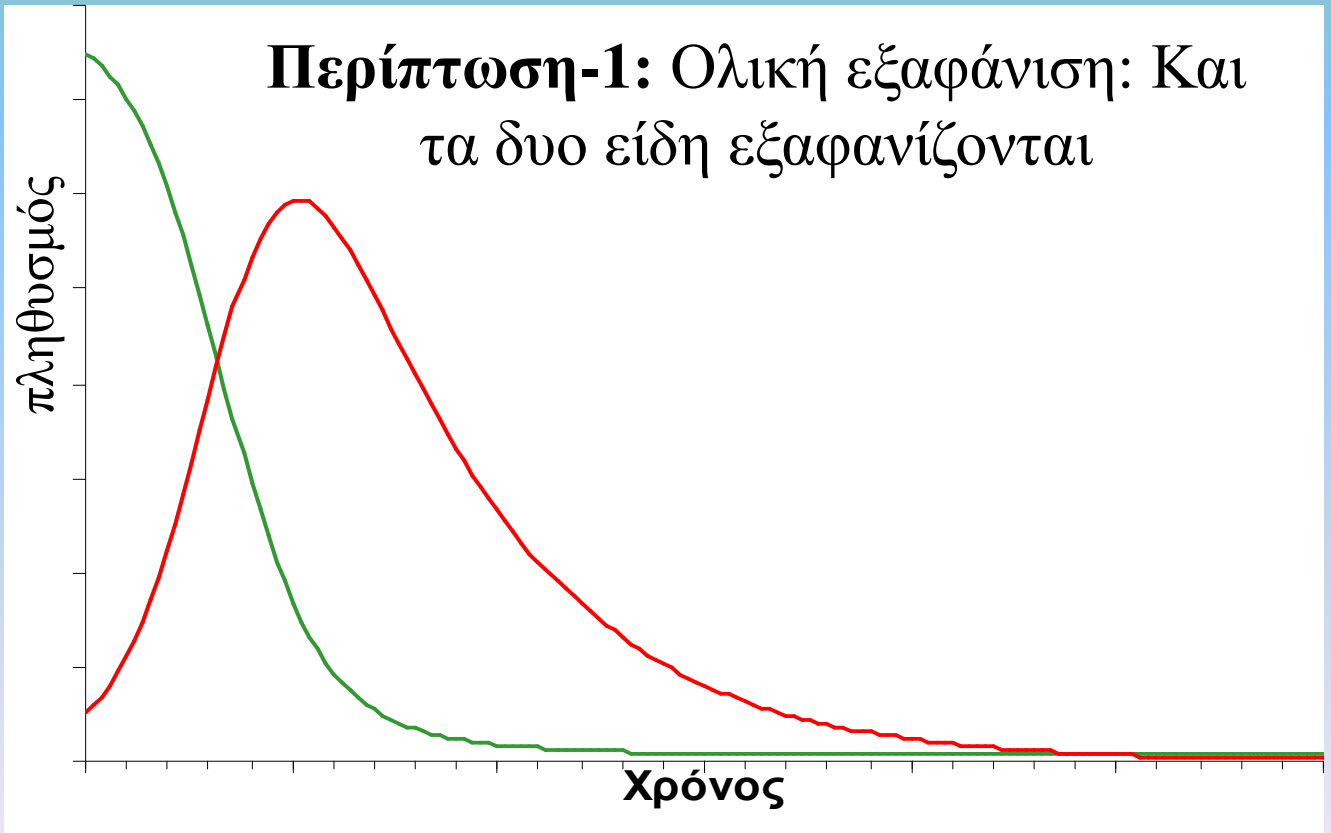
$$\frac{dM}{dt} = +\beta NM \quad \ldots(2)$$

Όπου α και β είναι ***θετικές*** σταθερές

Λύσεις των εξισώσεων Lotka-Volterra



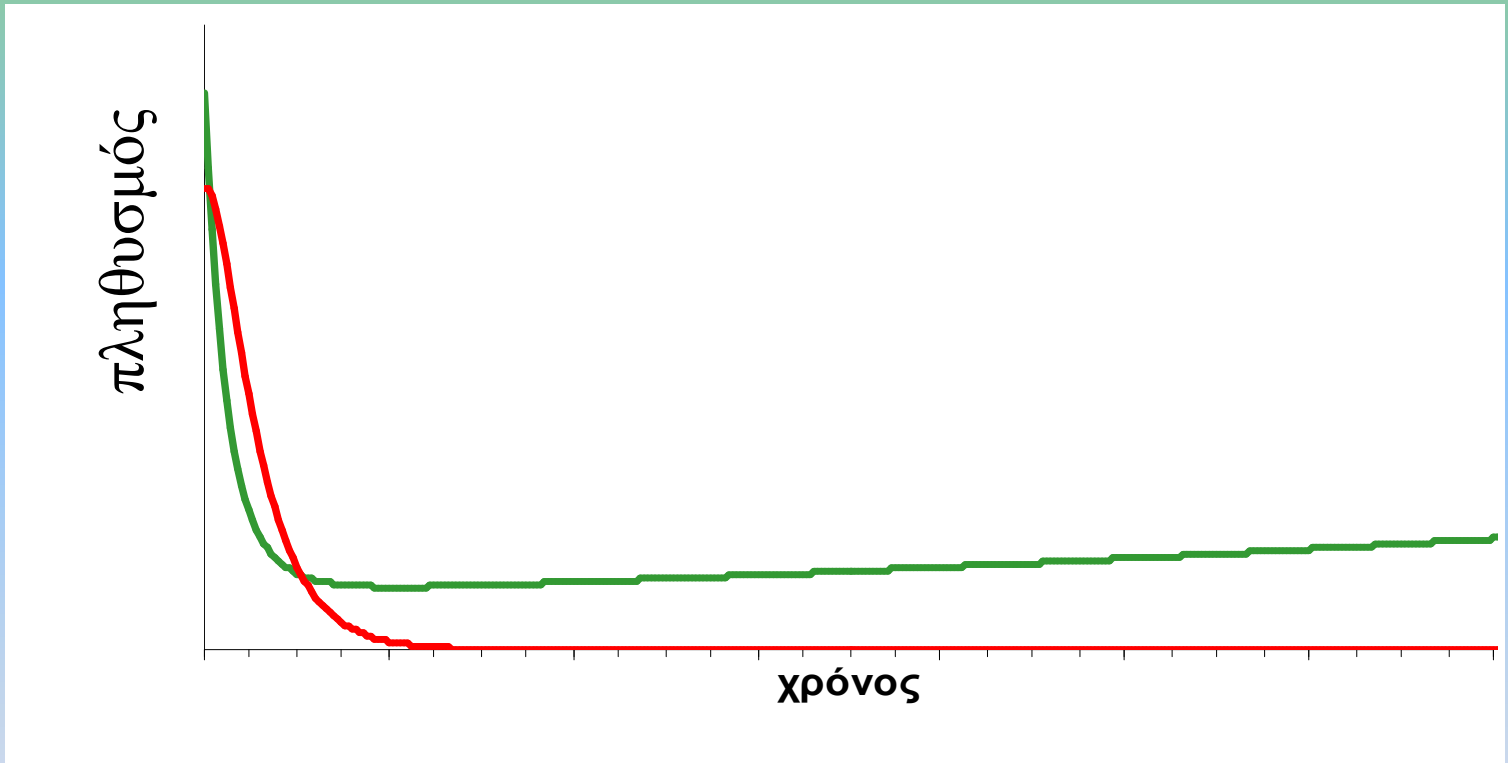
Σε από σύστημα στο εργαστήριό του στη Μόσχα, ο Gause κατάφερε να επιδείξει τρεις διαφορετικές περιπτώσεις



Ο θηρευτής εξολοθρεύει το θήραμα, και μετά πεθαίνει ο ίδιος από πείνα

Περίπτωση-2:

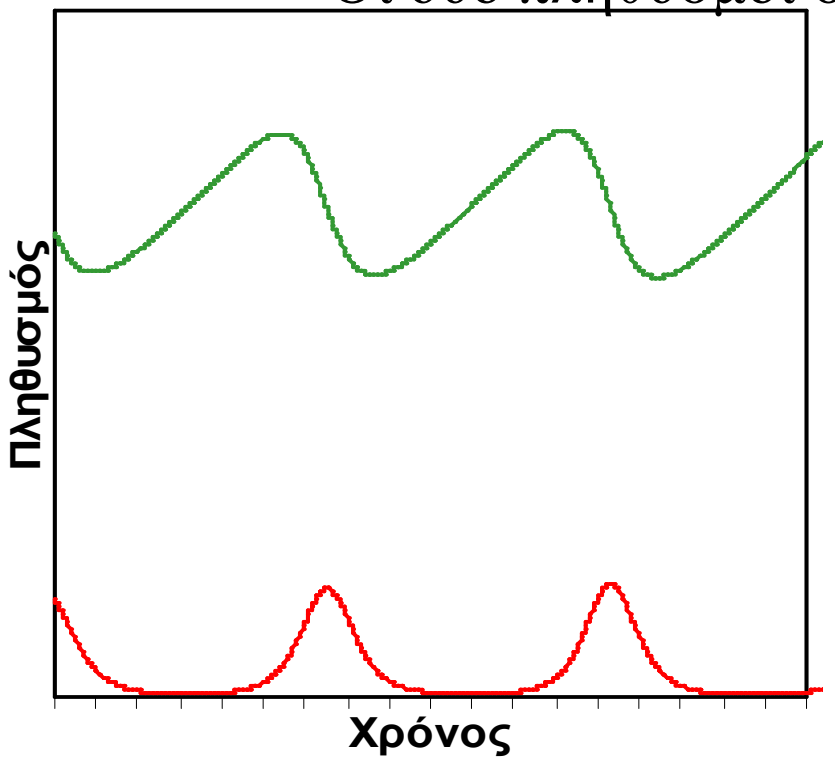
Το θήραμα ανακάμπτει αλλά ο θηρευτής εξαφανίζεται

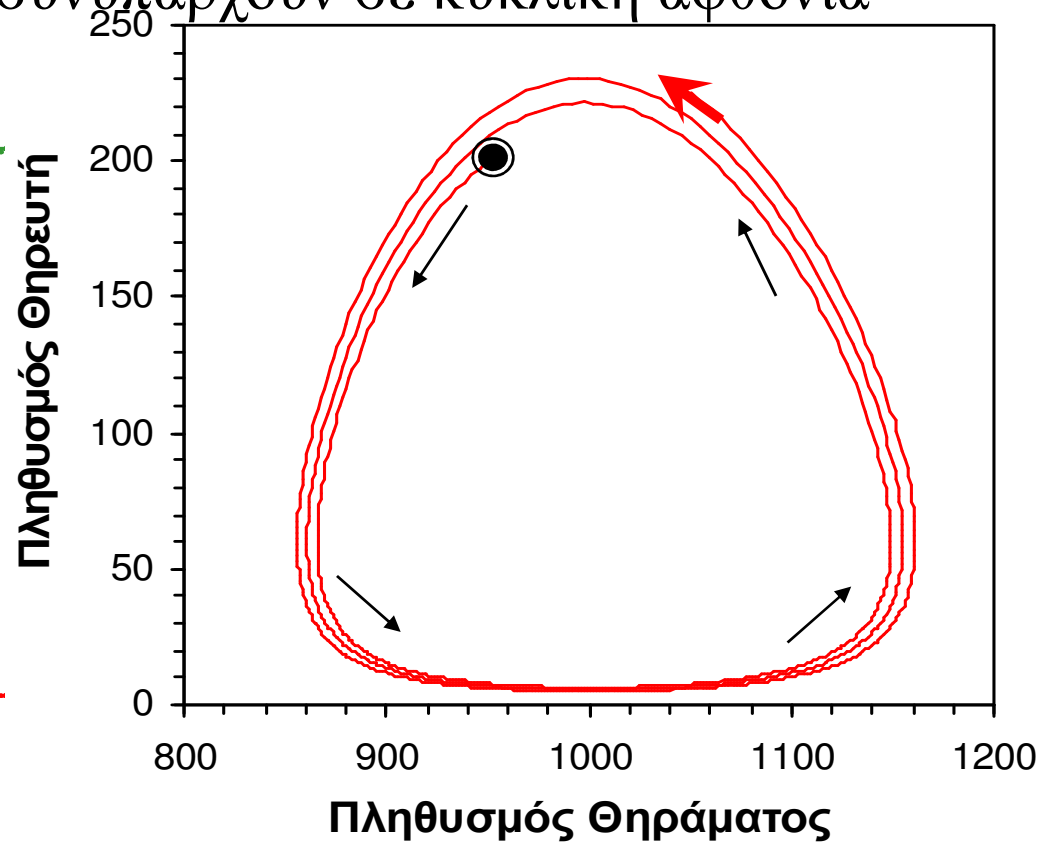


Ο θηρευτής παραλίγο να εξολοθρεύσει το θήραμα και πεθαίνει από πείνα. Αλλά ο μικρός πληθυσμός του θηράματος που έχει παραμείνει φτάνει για να ανακάμψει. Επιζεί αυξανόμενο από εκεί και πέρα χωρίς παρέμβαση από το θηρευτή

Περίπτωση-3:

Οι δυο πληθυσμοί συνυπάρχουν σε κυκλική αφθονία

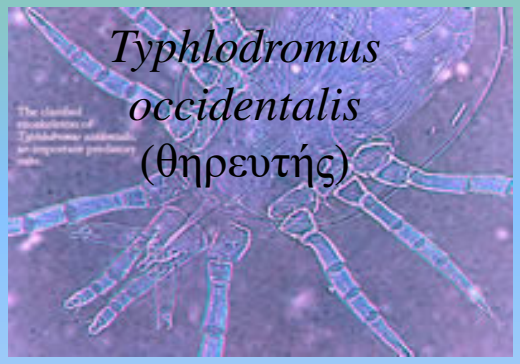


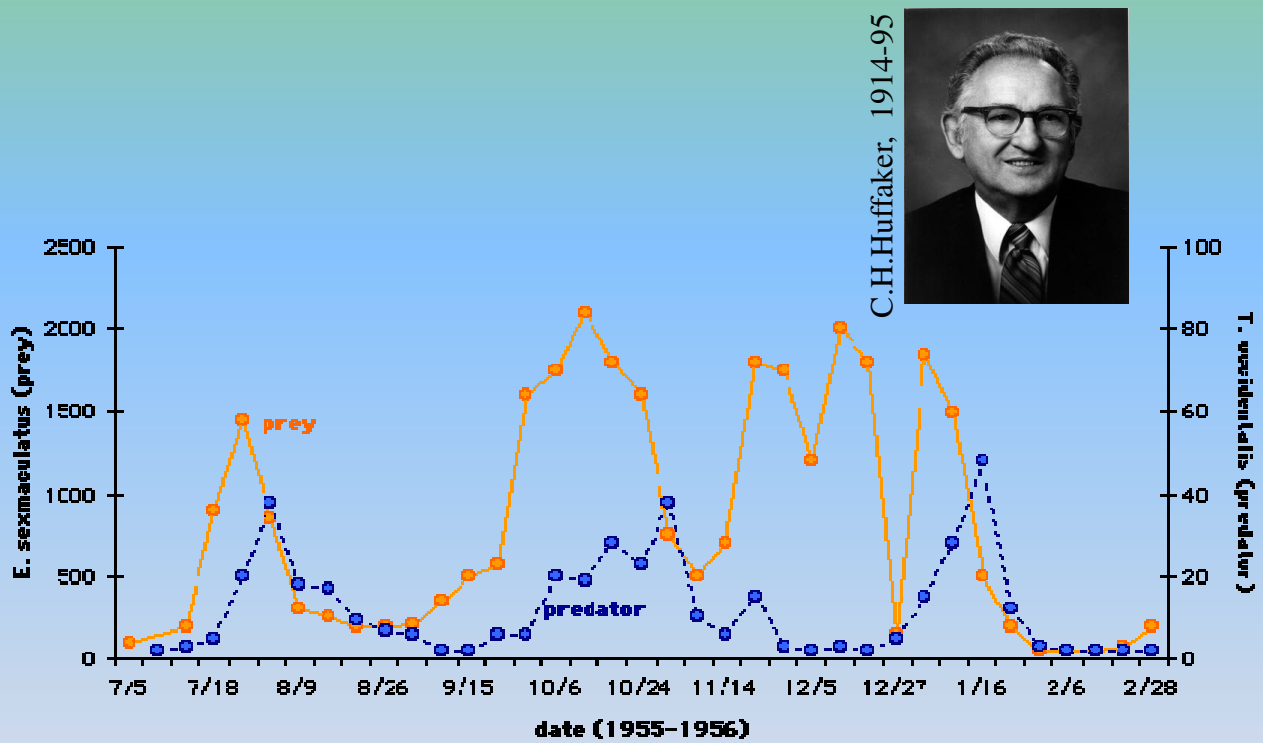


Ο θηρευτής μειώνει το θήραμα και μετά μειώνεται και ο ίδιος, λόγω της σπανιότητας του θηράματος. Όμως, κανένα είδος δεν εξαφανίζεται τελείως. Ο πληθυσμός του θηράματος ανακάμπτει πρώτος και επαναλαμβάνεται ο κύκλος ...

Τα Πειράματα του Huffaker και του Utida

Πιο ρεαλιστικό χωρικά σύστημα (Huffaker 1963) με δυο ακάρεα που ζούσαν σε ένα τρισδιάστατο περιβάλλον, 252 πορτοκαλιών





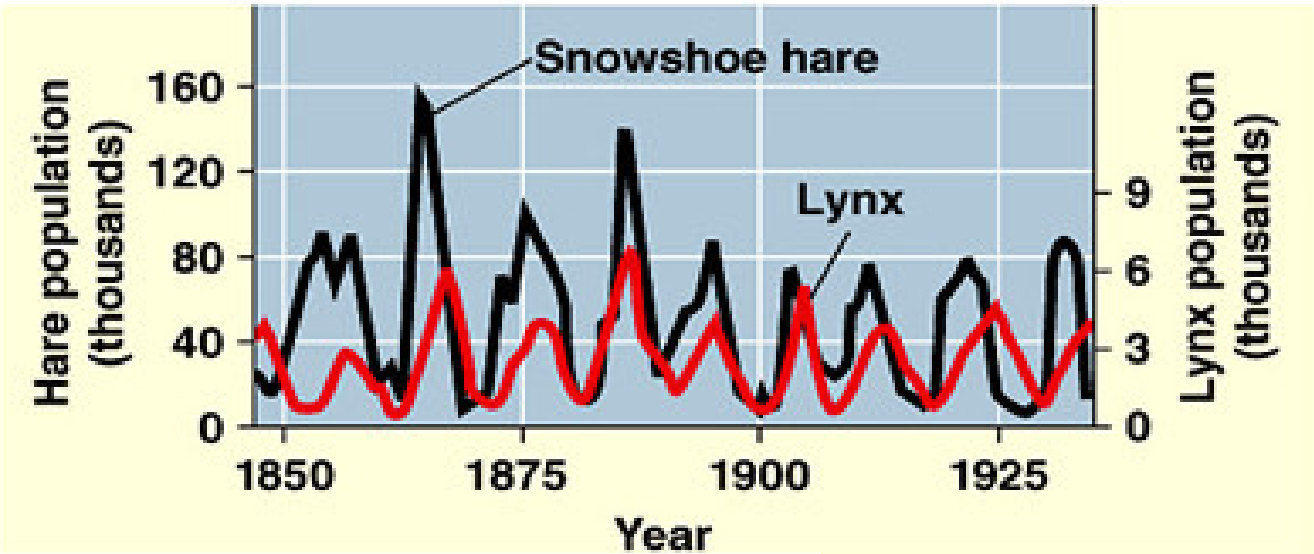
Τρεις πληθυσμιακοί κύκλοι πριν εξαφανιστεί ο θηρευτής

Αργότερα, ο Utida (1957) κατάφερε να επιδείξει περισσότερους ολόκληρους κύκλους (14) χρησιμοποιώντας δυο έντομα

Σχέσεις κατανάλωσης σε φυσικούς πληθυσμούς

Λαγός (*lepus americanus*)

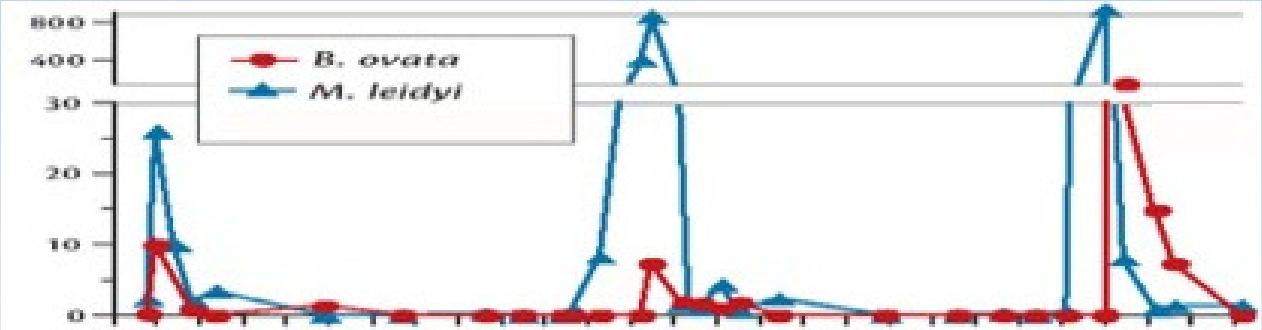
Καναδικός λύγγας (*Lynx canadensis*)



Μέδουσες στη Μαύρη Θάλασσα

Αυτή το *Beroe ovata* μόλις έχει φάει ένα *Mnemiopsis leidyi*

1. 1982 (περίπου), εισήχθη η μέδουσα (*M. leidyi*) κατά λάθος
2. 1989-1997, καταστροφή της τροφικής αλυσίδας στη Μαύρη Θάλασσα
3. 1997, εισήχθη ο φυσικός θηρευτής (*Beroe ovata*)
4. 1999, κυκλική δυναμική των πληθυσμών (ανάκαμψη της τροφικής αλυσίδας)



Δυναμική μεδουσών στη Μαύρη Θάλασσα τα χρόνια 1999-2001

(Kideys, A.E. 2002 “Fall and rise of the Black Sea ecosystem” *Science* 2002, 297,p1482)

What happens if higher predator population leads to enhanced hunting efficiency?

Στις εξισώσεις Lotka-Volterra:

$$\zeta = \zeta_0 (1 + aP)$$

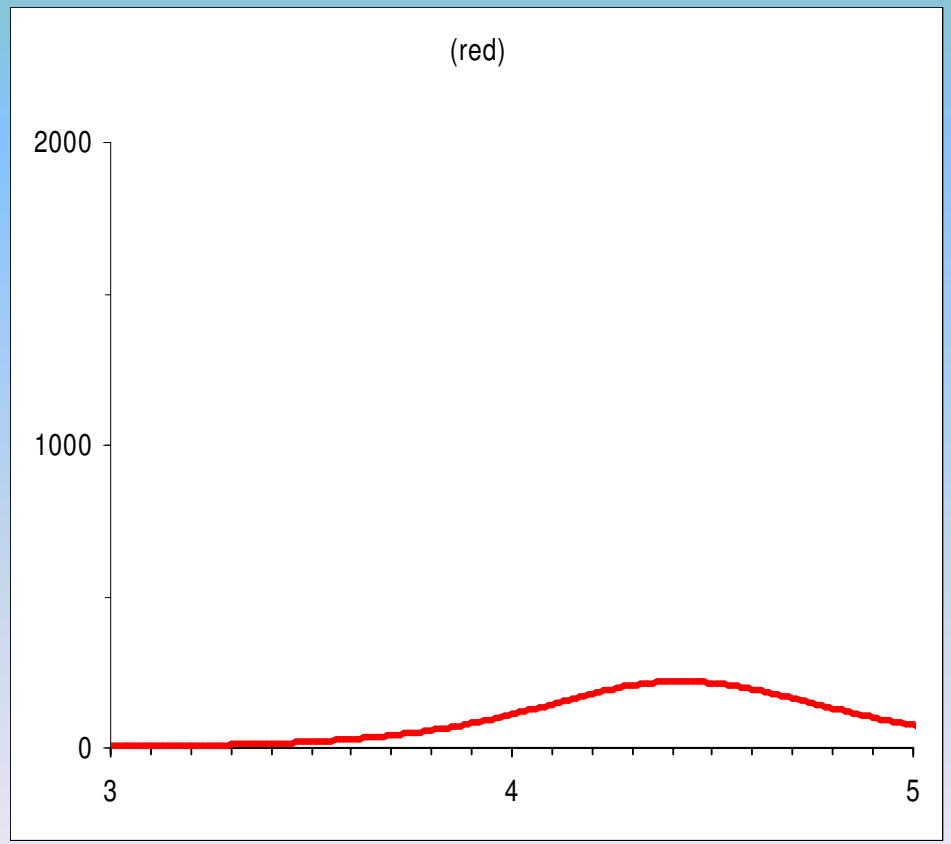
$$\delta = \delta_0 (1 + aP)$$

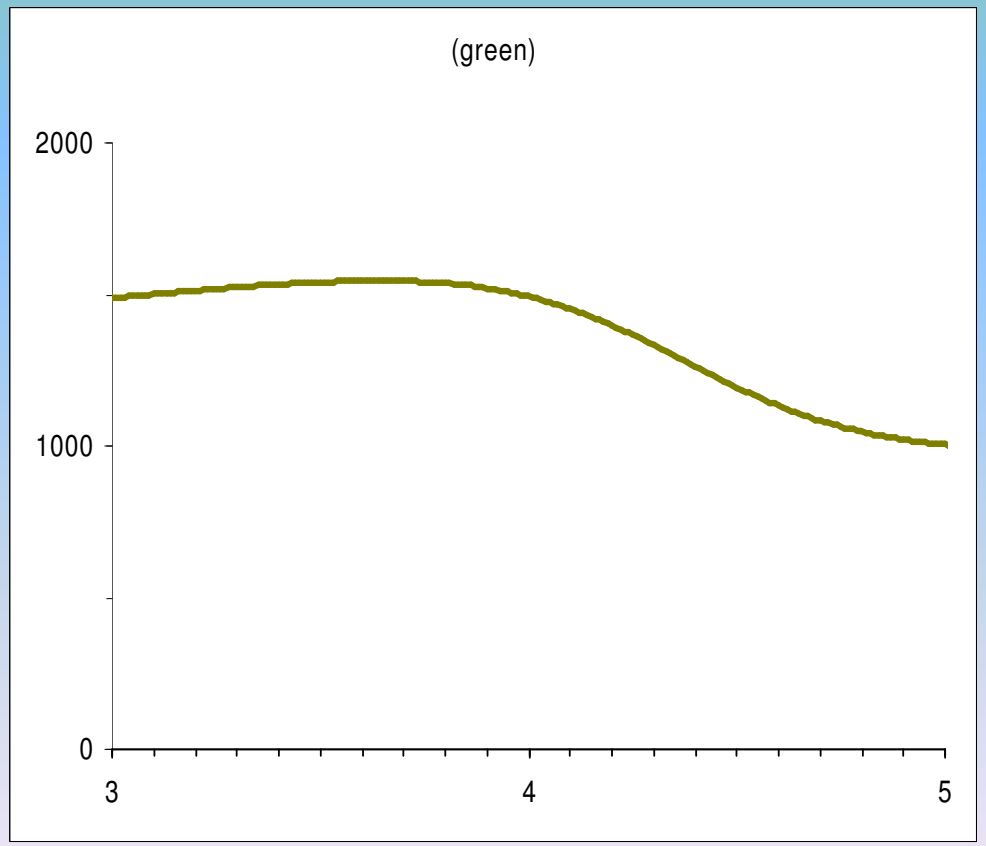
$$\frac{dN}{dt} = r_A N - \zeta_0 (1 + aP) PN$$

$$\frac{dP}{dt} = -\gamma P + \delta_0 (1 + aP) NP$$

What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?

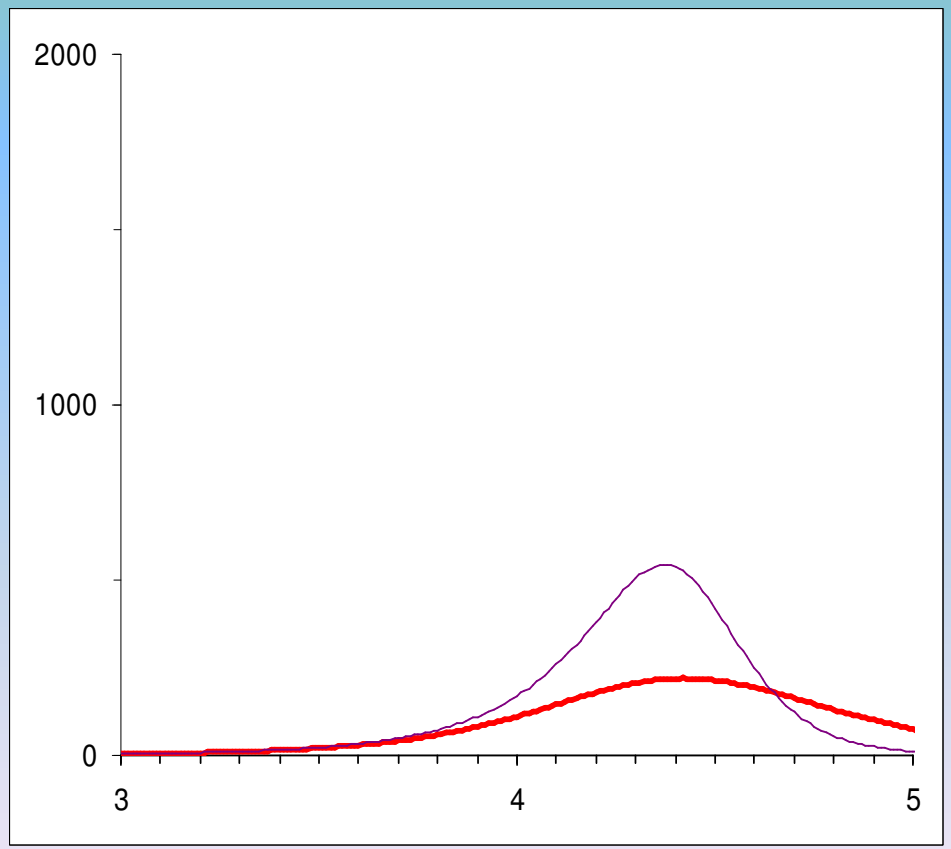
No enhancement (a=0)

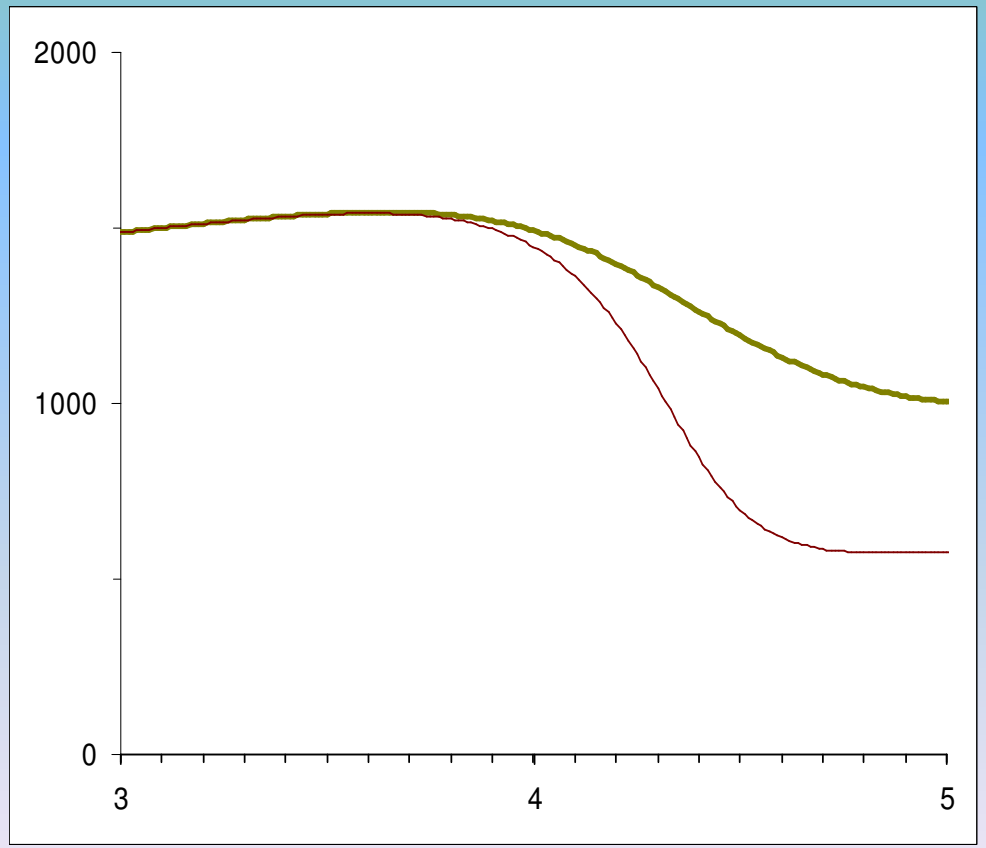




What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?

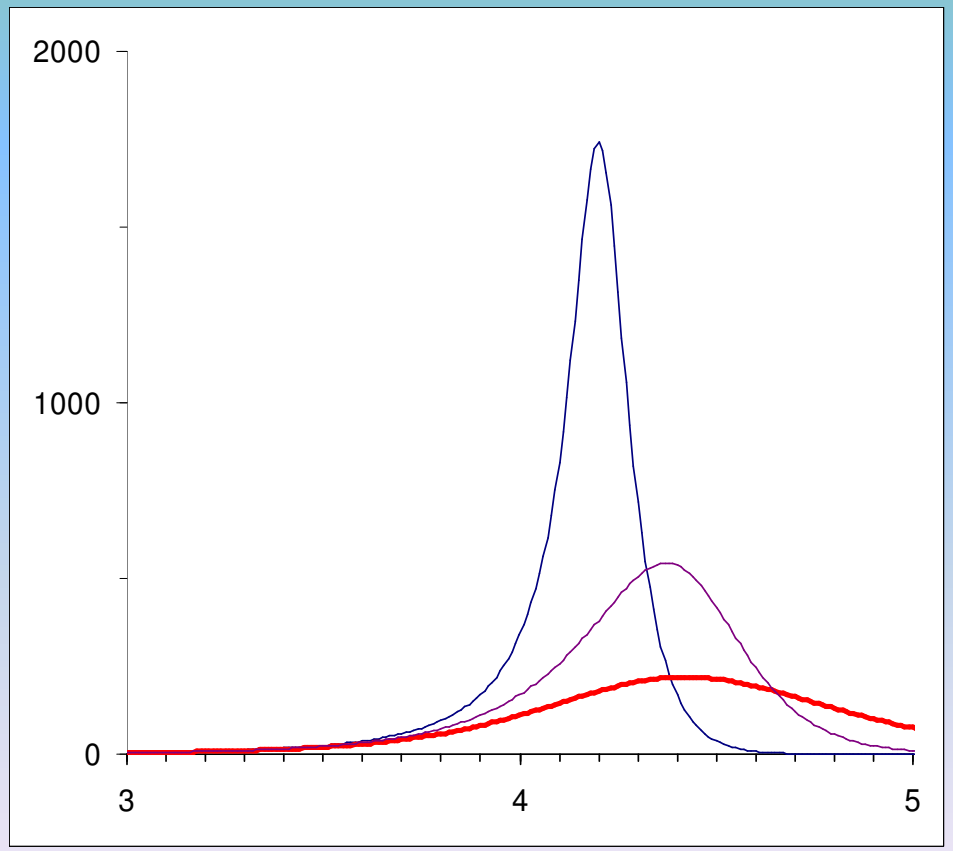
Enhancement (a=0.0007)

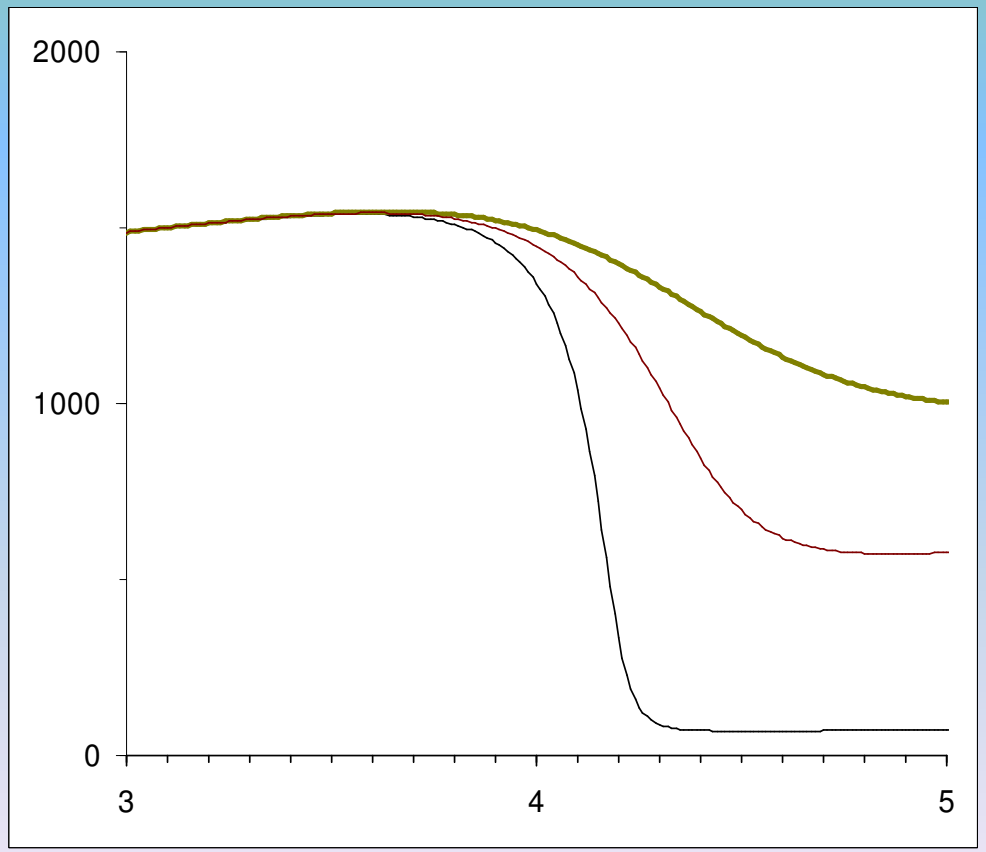




What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?

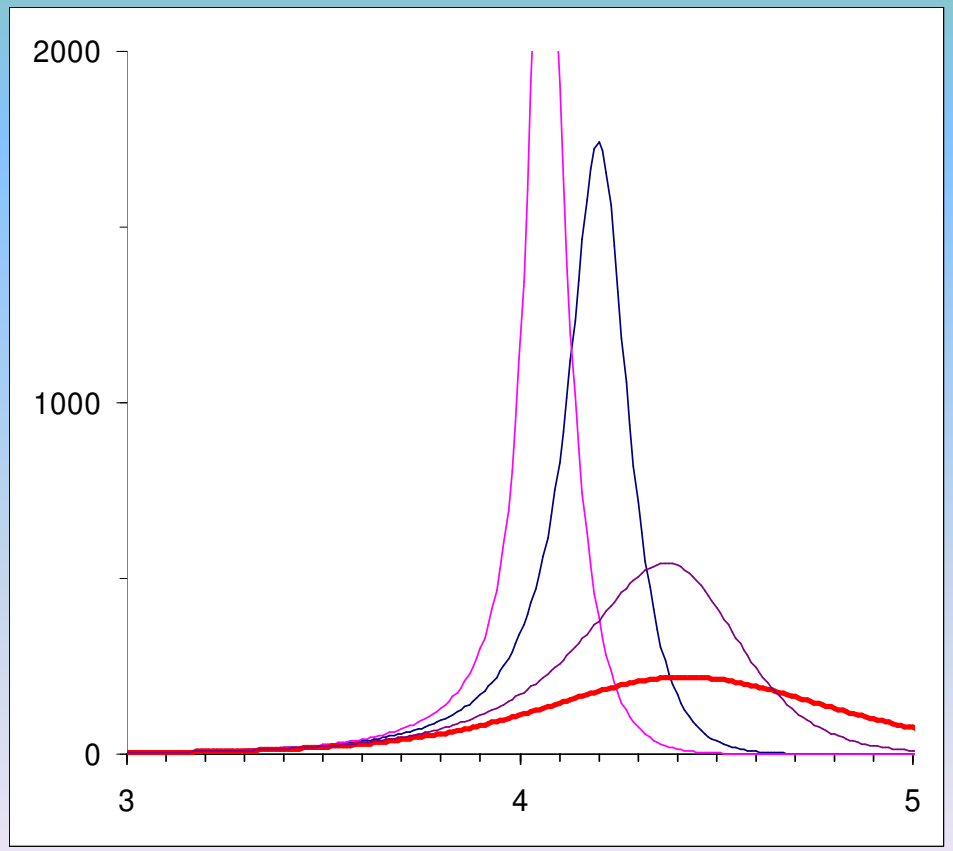
Enhancement (a=0.0014)

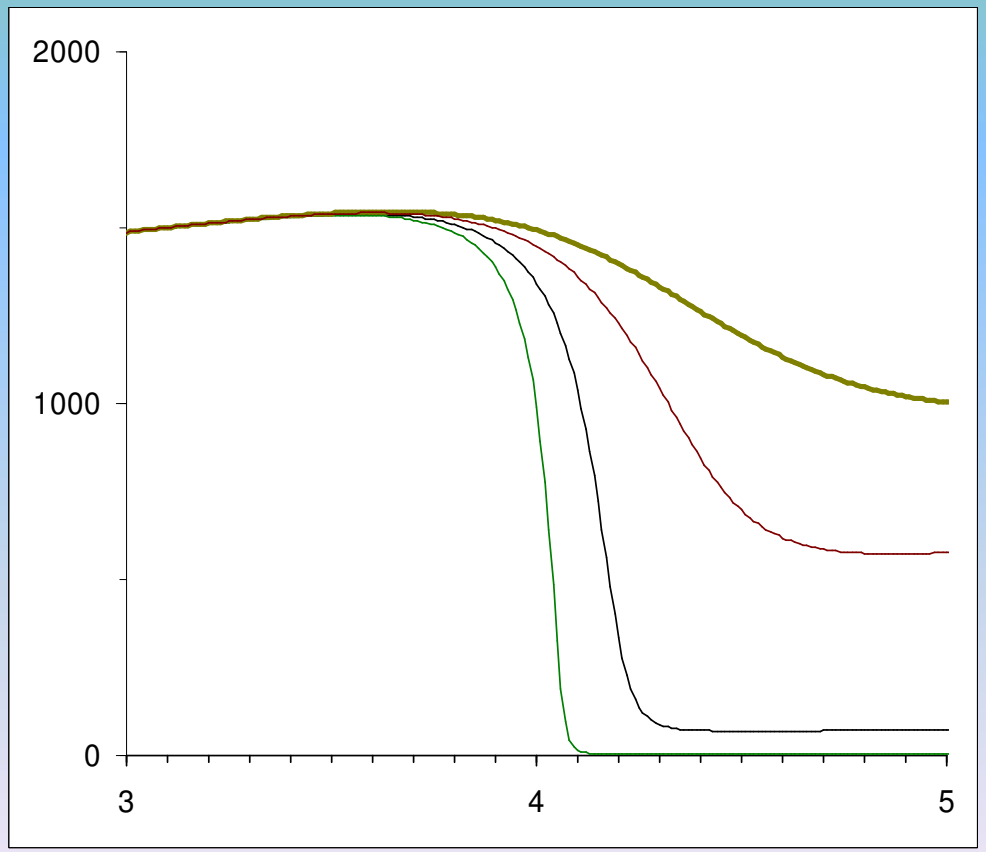




What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?

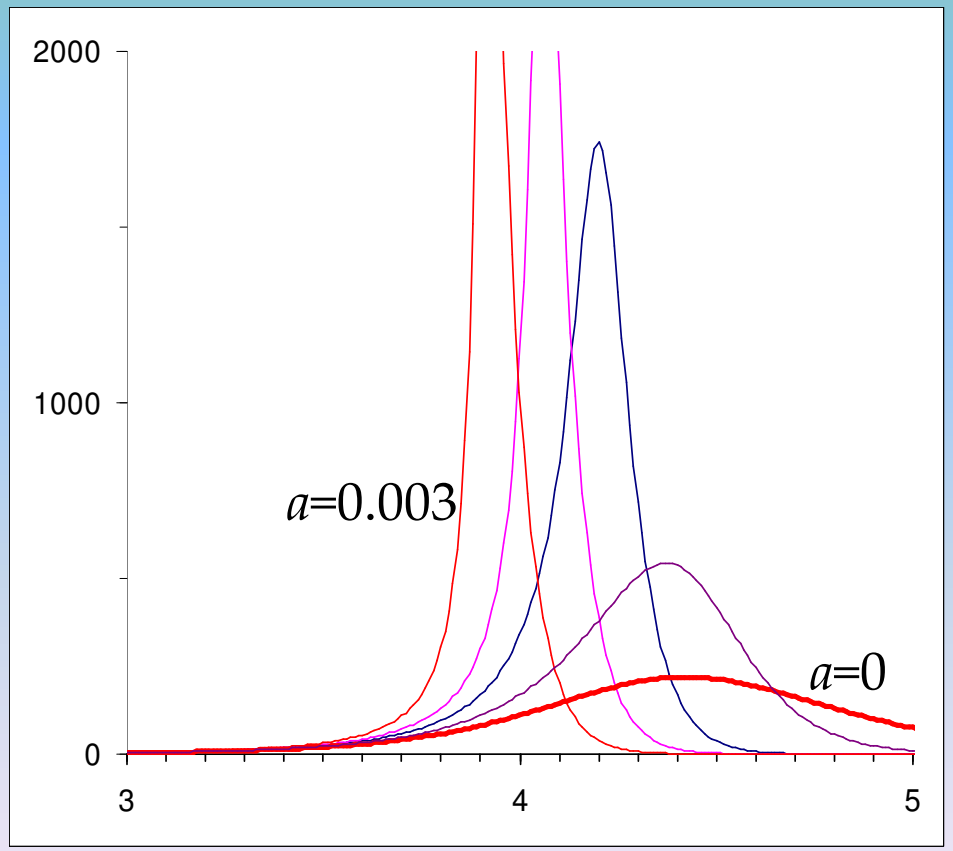
Enhancement (a=0.002)

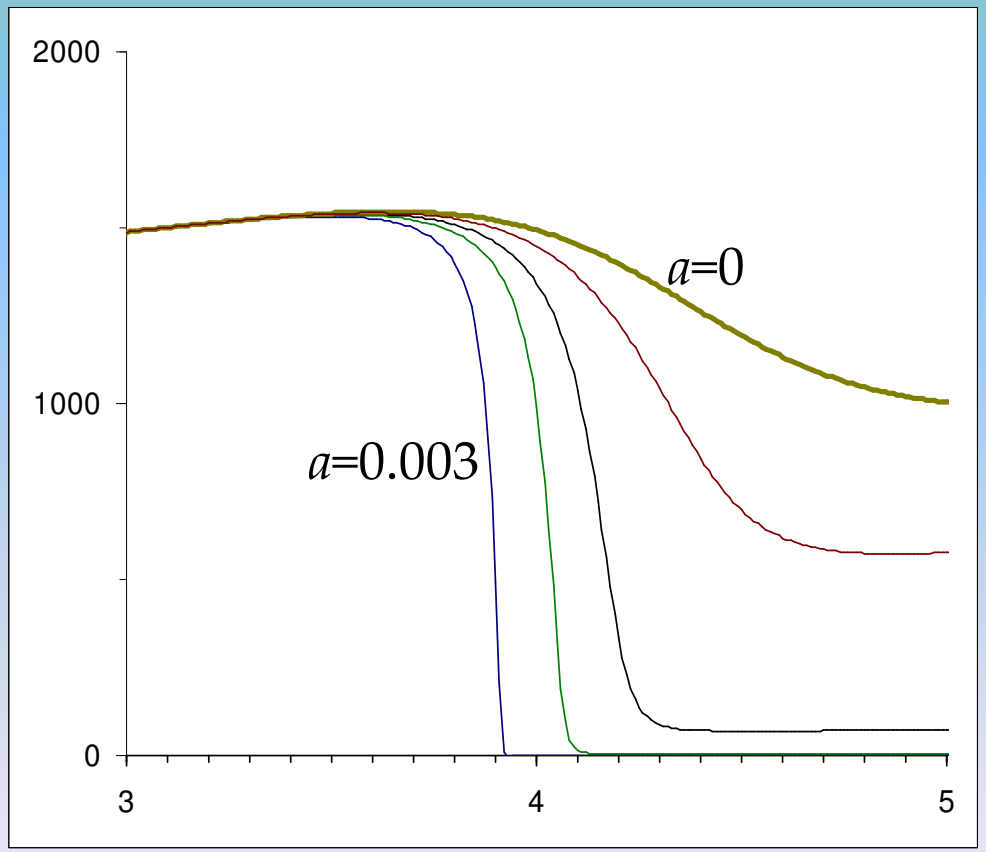




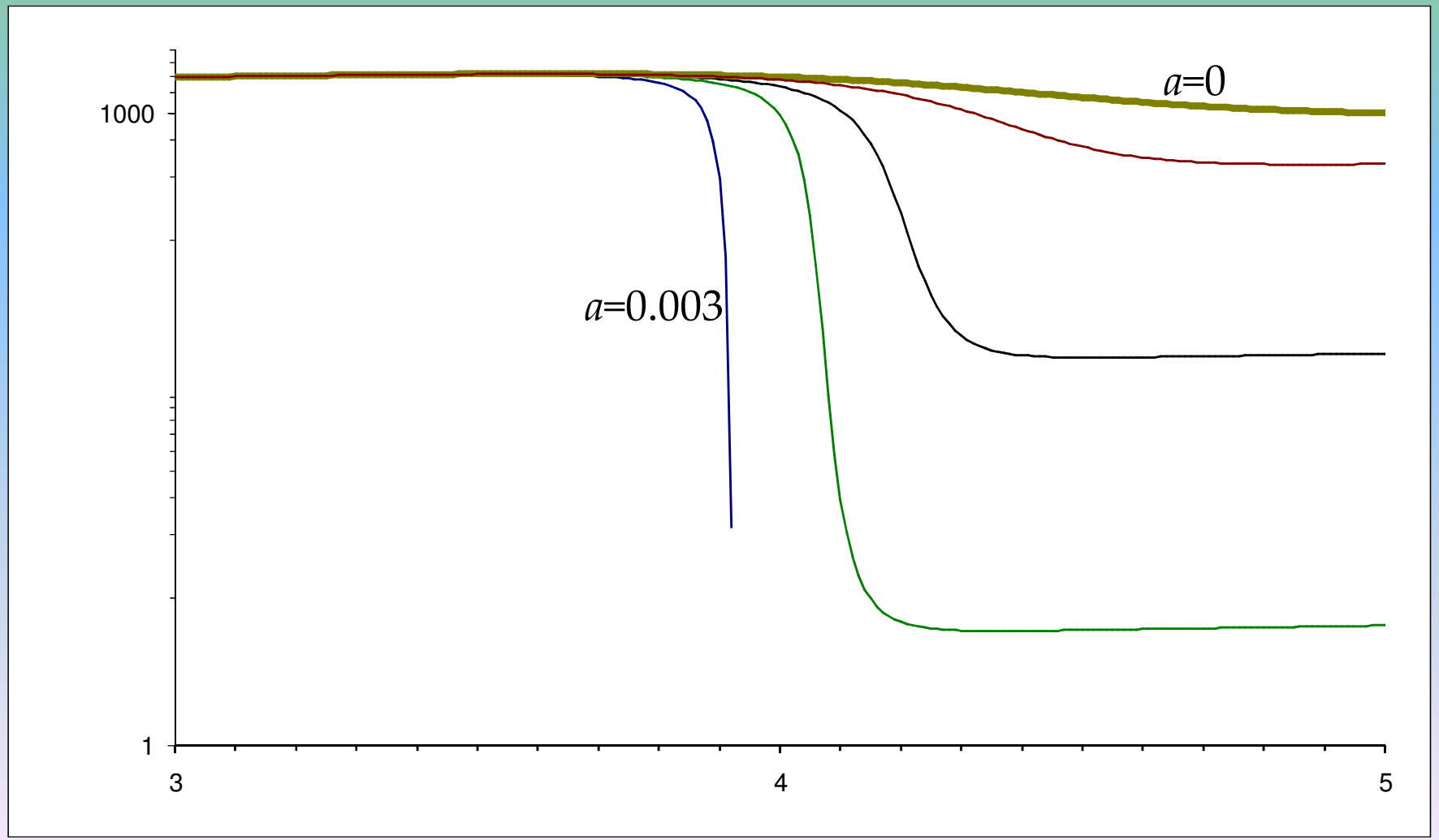
What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?

Enhancement (a=0.003)

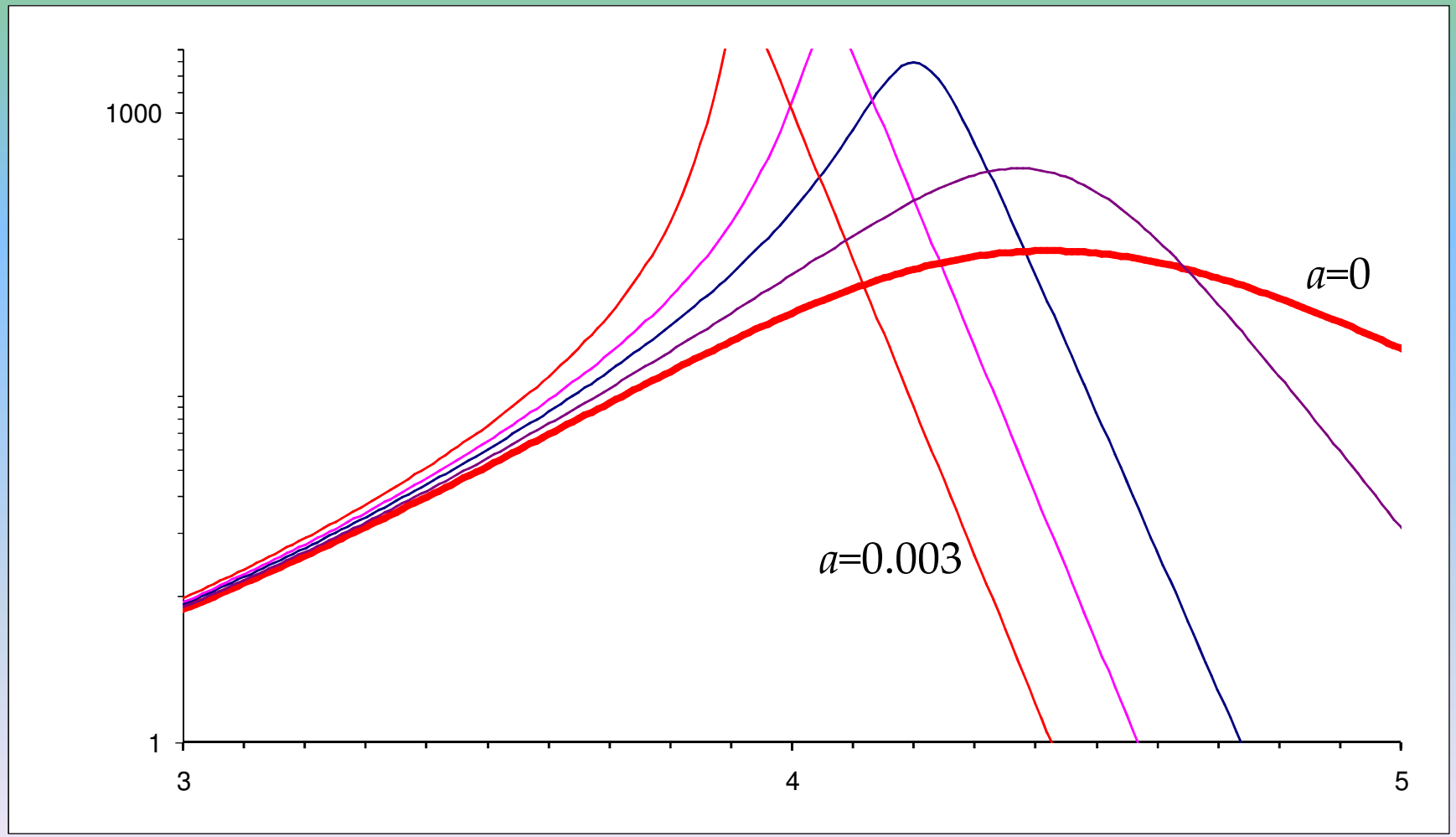




What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?



What happens if Predator population leads to increased hunting efficiency?



Results of Simulations: "Progress trap"

Higher hunting efficiency with increasing population in Lotka-Volterra equations:

1. Leads to faster growth of predator population
2. Enables higher predator numbers

BUT

1. Faster collapse afterwards (implosion or collapse?)
2. Longer time to recovery (increased cycle time)

This is a form of <u>innovation</u> but only a limited form. It does not include continuous innovation, such as switching to other resources.

Συμπεράσματα

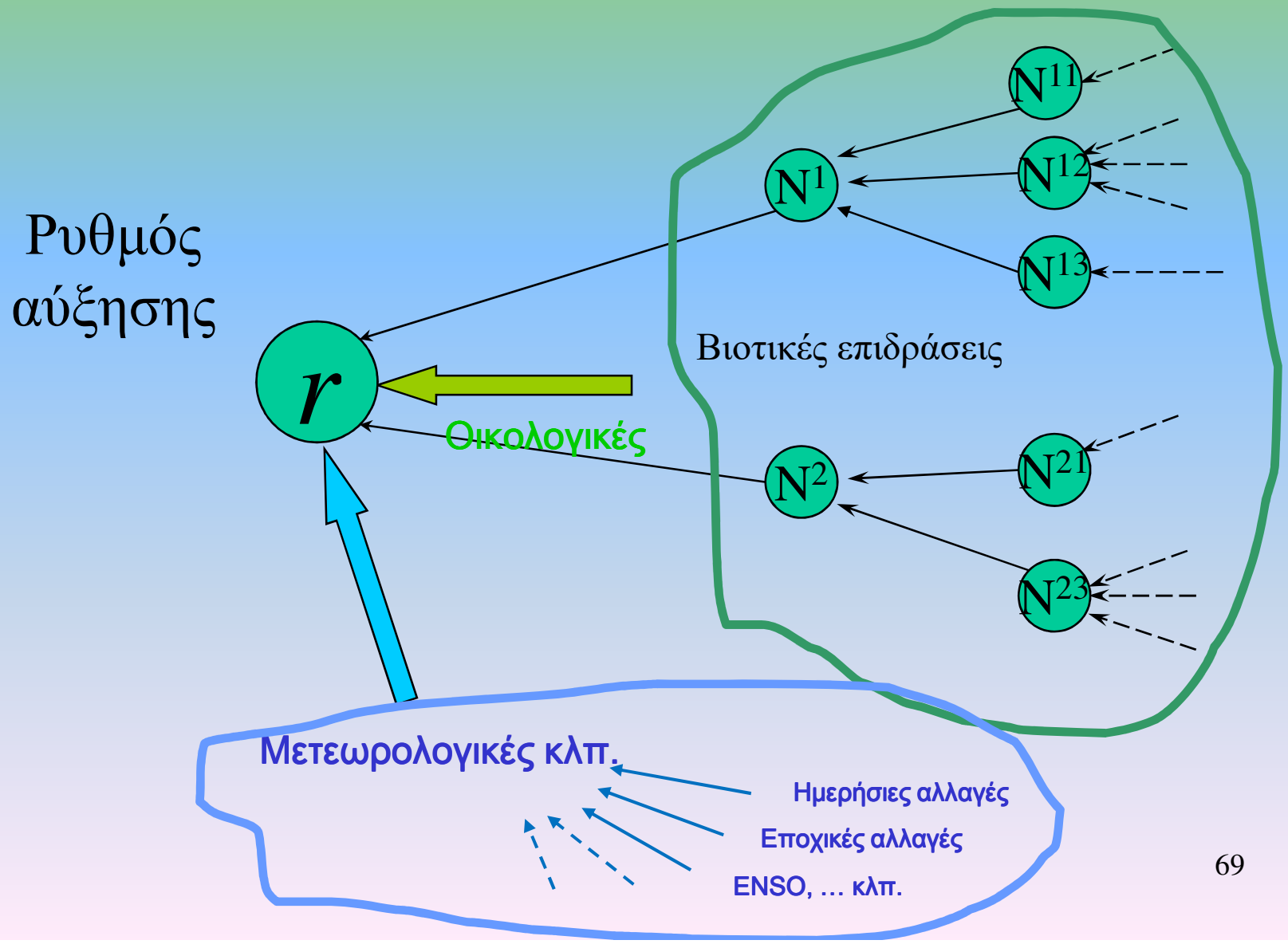
- Η υπερ-εκθετική αύξηση (ΥΕΑ), ένδειξη της πολυπλοκότητας
- Η ΥΕΑ χαρακτηρίζει την αύξηση του ανθρώπινου πληθυσμού
- ΥΕΑ προβλέπεται σε μοντέλα συνεργασίας σε εξελικτικά-πληθυσμιακά μοντέλα
- Η ΥΕΑ $\Rightarrow$ "finite-time singularities"
- Η έρευνα για την ΥΕΑ είναι απαραίτητη
- Οικολογική έρευνα για ΥΕΑ λείπει

Συμπεράσματα

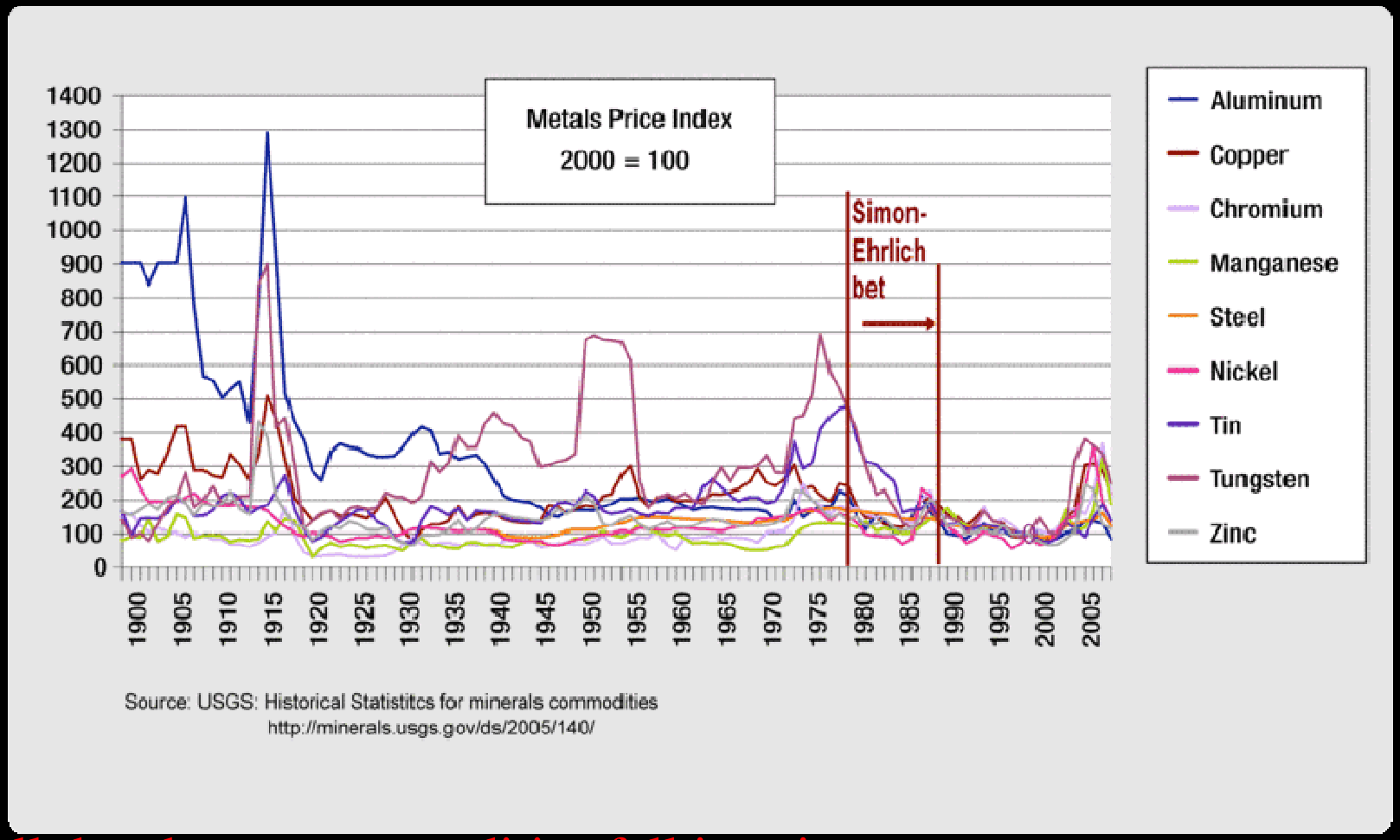
- Η υπερ-εκθετική αύξηση (ΥΕΑ), ένδειξη της πολυπλοκότητας
- Η ΥΕΑ χαρακτηρίζει την αύξηση του ανθρώπινου πληθυσμού
- ΥΕΑ προβλέπεται σε μοντέλα συνεργασίας σε εξελικτικά-πληθυσμιακά μοντέλα
- Η ΥΕΑ ⇒ “finite-time singularities”
- Η έρευνα για την ΥΕΑ είναι απαραίτητη
- Οικολογική έρευνα για ΥΕΑ λείπει

Ευχαριστώ!

Βιοτικές αλληλεπιδράσεις



1990 Νίκησε ο Simon



All the chosen commodities fell in price.

Great victory for Economists - Great defeat for Environmentalists.

High variability of prices, maybe Simon got lucky (maybe not).

Συμπεράσματα

- Στην οικολογία, η πολυπλοκότητα έχει διαφορετικές μορφές
- Η υπερ-εκθετική αύξηση (ΥΕΑ), ένδειξη της πολυπλοκότητας
- ΥΕΑ προβλέπεται σε (1) μοντέλα δυναμικής πληθυσμού για αλληλεπιδράσεις συνεργασίας και (2) σε εξελικτικά-πληθυσμιακά μοντέλα (π.χ. καρκίνο)
- Η ΥΕΑ παράγει "finite-time singularities" (e.g. "τέλος του κόσμου μέχρι το 2026")
- Η ΥΕΑ χαρακτηρίζει την αύξηση του παγκόσμιου ανθρώπινου πληθυσμού
- Η έρευνα για την ΥΕΑ είναι απαραίτητη – για την κατανόηση πιθανής κατάρρευσης ή σταθεροποίησης της παγκόσμιας κοινωνίας μας
- Οικολογική έρευνα για ΥΕΑ λείπει

Ευχαριστώ!