



Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
Τμήμα Οικονομικών Επιστημών
Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών
Εφαρμοσμένης Οικονομικής

Διπλωματική Εργασία

**Το πληθυσμιακό μοντέλο του Malthus και οι εξελίξεις του
στη μελέτη της αύξησης του πληθυσμού.
Πληθυσμιακό μοντέλο 2 ή περισσότερων ειδών.**

Παναγιώτα Παναγιώτη Αλεξίου

Επιβλέπων καθηγητής: Λέκτορας Λουκάς Ζαχείλας

Βόλος 2012



Υπεύθυνη Δήλωση Πρωτοτυπίας Διπλωματικής Εργασίας

Βεβαιώνω ότι είμαι συγγραφέας αυτής της διπλωματικής εργασίας και ότι κάθε βοήθεια την οποία είχα για την προετοιμασία της, είναι πλήρως αναγνωρισμένη και αναφέρεται στη διπλωματική εργασία. Επίσης έχω αναφέρει τις όποιες πηγές από τις οποίες έκανα χρήση δεδομένων, ιδεών ή λέξεων, είτε αυτές αναφέρονται ακριβώς, είτε παραφρασμένες. Επίσης βεβαιώνω ότι αυτή η πτυχιακή εργασία προετοιμάστηκε από εμένα προσωπικά ειδικά για τις απαιτήσεις του προγράμματος μεταπτυχιακών σπουδών στην Εφαρμοσμένη Οικονομική του Τμήματος Οικονομικών Επιστημών του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας.

Βόλος, Ιούνιος 2012



Ευχαριστίες

Θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τον επιβλέποντα Καθηγητή μου, κ. Λουκά Ζαχείλα για την πολύτιμη συμπαράσταση, βοήθεια και υποστήριξη του στην εκπόνηση της διπλωματικής μου εργασίας, αλλά και για την καθοδήγησή του και την πολύτιμη συμβολή του σε κάθε φάση της δημιουργίας της. Επίσης θα ήθελα να ευχαριστήσω την συμφοιτήτρια μου Αμαλία Γκάννα για τις πολύτιμες συμβουλές της και τη συμπαράσταση της σε όλη τη διάρκεια των μεταπτυχιακών μου σπουδών.

Τέλος θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένεια μου, που πάντα μου στάθηκε σε όλες τις ευχάριστες ή δυσάρεστες στιγμές της ζωής μου, βοηθώντας με να πραγματοποιώ τα όνειρα μου. Όλα αυτά τα χρόνια μου συμπαραστέκονται ηθικά και οικονομικά και διαμορφώνουν γύρω μου ένα άνετο περιβάλλον, μέσα στο οποίο μπορώ να εργαστώ και να επεκτείνω τις γνώσεις μου.

**ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ**

ΠΕΡΙΛΗΨΗ	3
ABSTRACT	4
ΠΡΟΛΟΓΟΣ	5
A' ΜΕΡΟΣ	
1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	
1.1 Γενικά	6
1.2 Πληθυσμιακή Αύξηση	6
1.3 Μορφές Πληθυσμιακής Αύξησης	6
1.4 Ρυθμός Πληθυσμιακής Αύξησης	7
1.5 Δυναμική Πληθυσμών	7
2. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΚΗ ΑΝΑΣΚΟΠΙΣΗ	
2.1 Η Διαδρομή του Ανθρώπινου Πληθυσμού	9
2.2 Ιστορική εξέλιξη	9
3. ΠΛΗΘΥΣΜΙΑΚΕΣ ΜΕΤΑΒΟΛΕΣ	
3.1 Το Μαθηματικό Μοντέλο του Malthus	12
3.2 Το Λογιστικό Μοντέλο	13
3.3 Μοντέλο Lotka-Volterra	15
3.4 Ανταγωνιστικά είδη	17
B' ΜΕΡΟΣ	
4. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ-ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING-I ΤΩΝ LIU & XIAO (2007)	
4.1 Εισαγωγή	19
4.2 Παρουσίαση του Μοντέλου των Liu & Xiao	20
4.3 Μελέτη της πολυπλοκότητας του μοντέλου με τη βοήθεια των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας και των φασικών διαγραμμάτων	21
4.4 Συμπεράσματα	36
5. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ-ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING-II ΤΩΝ AGIZA ET AL. (2009)	
5.1 Εισαγωγή	37
5.2 Περιγραφή του Μοντέλου	38
5.3 Τα Σταθερά Σημεία και η Ευστάθεια τους	39



5.4 Μελέτη της πολυπλοκότητας του μοντέλου με τη βοήθεια των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας και των φασικών διαγραμμάτων _____	41
5.5 Συμπεράσματα _____	48
6. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ-ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING-III ΤΩΝ HE & LAI (2011)	
6.1 Εισαγωγή _____	49
6.2 Παρουσίαση του Μοντέλου των He & Lai _____	49
6.3 Μελέτη της πολυπλοκότητας του μοντέλου με τη βοήθεια των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας και των φασικών διαγραμμάτων _____	51
6.4 Συμπεράσματα _____	65
7. ΣΥΝΕΧΕΣ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ-ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING-III ΤΩΝ HUANG ET AL. (2006)	
7.1 Εισαγωγή _____	66
7.2 Ανάλυση του μοντέλου σε συνεχή μορφή _____	68
Γ' ΜΕΡΟΣ	
8. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ-ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING-III ΤΩΝ HUANG ET AL. (2006)	
8.1 Ανάλυση του μοντέλου σε διακριτή μορφή _____	74
8.2 Συμπεράσματα _____	84
ΓΕΝΙΚΑ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ _____	86
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ _____	87

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η παρούσα εργασία έχει ως σκοπό την παρουσίαση του πληθυσμιακού μοντέλου του Malthus και την εξέλιξη του στη μελέτη της αύξησης του πληθυσμού. Η μελέτη είναι διαχωρισμένη σε τρία μέρη. Στο πρώτο μέρος παρουσιάζεται η ιστορική εξέλιξη των μελετητών του πληθυσμού, και γίνεται μια εισαγωγή στην πληθυσμιακή αύξηση όπως επίσης και στις πληθυσμιακές μεταβολές. Ξεκινώντας από το πληθυσμιακό μοντέλο του Malthus καταλήγουμε στις εξισώσεις Lotka-Volterra. Στο δεύτερο μέρος παρουσιάζεται η ανάλυση τεσσάρων μελετών. Η μελέτη των Liu & Xiao (2007), η μελέτη των Agiza et al. (2009), η μελέτη των He & Lai (2011) και τέλος η μελέτη των Huang et al. (2006). Σε κάθε περίπτωση πληθυσμιακού μοντέλου τύπου θηρευτή-θηράματος αυτό που μας απασχολεί είναι η δυναμική ανάλυση της ισορροπίας του συστήματος. Ποιες είναι δηλαδή οι συνθήκες για τις οποίες η ισορροπία του συστήματος είναι ευσταθής, καθώς και ο τρόπος με τον οποίο τα χαρακτηριστικά της ισορροπίας αλλάζουν, όταν οι τιμές κάποιων παραμέτρων του συστήματος μεταβάλλονται.

Το λογισμικό που χρησιμοποιήθηκε για τη δυναμική ανάλυση των μοντέλων είναι το E & F Chaos (Diks et al., 2008). Αναλύοντας τα διαγράμματα φάσης, Lyapunov και περιοχών σύγκλισης μπορούμε να παρουσιάσουμε την συμπεριφορά του συστήματος μας. Έπειτα, βασιζόμενοι στο μοντέλο των Huang et al. (2006) σε συνεχές χρόνο, η παρουσίαση ολοκληρώνεται στο τρίτο μέρος με την ανάλυση του μοντέλου σε διακριτό χρόνο. Η εργασία κλείνει με κάποια γενικά συμπεράσματα αναφορικά με την ανάλυση των πληθυσμιακών μοντέλων.

**ABSTRACT**

The present study aims to the presentation of the Malthus population model and its developments to the study of the population growth. The study is divided into three parts. The first part presents the historical evolution of the population scholars and an introduction to the population growth as well as the population changes. Starting from the Malthus population model we conclude to the Lotka-Volterra equations. The second part presents the analysis of four studies. The study of Liu & Xiao (2007), the study of Agiza et al. (2009), the study of He & Lai (2011) and the study of Huang et al. (2006). In all cases of the population model typed as a predator-prey system, what we are concerned with is the dynamic analysis of equilibrium; which are the conditions for which the equilibrium is stable, and how the characteristics of equilibrium change when the values of some parameters change.

The software used for the dynamical analysis model is the E & F Chaos (Dicks et al. 2008). Analyzing the phase diagrams, Lyapunov plots and diagrams of basins of attraction, we can show the quantitative analysis of the system. Then based on the model of Huang et al. (2006) in continuous time, our study concludes in part three with the analysis of the model in discrete time. The paper ends with some general conclusions regarding the analysis of population models.

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Στην εποχή μας όταν συζητούμε για πρόβλεψη της εξέλιξης ενός φαινομένου, προϋποθέτουμε την ύπαρξη ενός μαθηματικού μοντέλου, το οποίο να προσεγγίζει «ικανοποιητικά» τις διάφορες καταστάσεις του στη διάρκεια του χρόνου. Με αυτόν τον τρόπο καταλαβαίνει κανείς ότι η πρόβλεψη βραχυπρόθεσμα ή ακόμη και μακροπρόθεσμα μπορεί να πραγματοποιηθεί σε ικανοποιητικό βαθμό. Δηλαδή, πρόκειται για έναν τρόπο με τον οποίο εμπλέκονται τα μαθηματικά και οι άλλες επιστήμες.

Βεβαίως η ύπαρξη ενός τέλειου μοντέλου, που περιγράφει κάθε φαινόμενο, είναι το πρώτο μέρος του προβλήματος, ενώ κατά δεύτερο λόγο η επίλυση του σε πεπερασμένο πλήθος βημάτων είναι το επόμενο βήμα.

Η έννοια «τέλειο μοντέλο» τοποθετείται στο επίπεδο του ικανοποιητικού, δηλαδή του κατά πόσο καλά μπορεί να προσεγγιστεί το φαινόμενο. Γι' αυτόν τον σκοπό η εξέλιξη μπορεί να επιτευχθεί με δύο τρόπους: είτε με τη εξέλιξη μιας παλαιάς μαθηματικής θεωρίας στο πλαίσιο που οριοθετείται από το πρόβλημα, είτε με την ανάπτυξη μιας νέας μαθηματικής θεωρίας σε περισσότερο αφηρημένο επίπεδο, η οποία θα αναδιαμορφωθεί έτσι, ώστε να χρησιμοποιηθεί ως μια καλύτερη προσέγγιση του προβλήματος.

Η ικανότητα επίλυσης των μοντέλων είναι το σημαντικότερο πλεονέκτημα μίας τέτοιας χρήσης των μαθηματικών. Γι' αυτό εξάλλου και συντελείται μεγάλη προσπάθεια για μια τέτοιου είδους προσέγγιση. Ακόμη, και όταν δεν έχεις ικανοποιητικά αποτελέσματα, μπορείς να καταφέρεις να γνωρίζεις, έστω και πειραματικά, την απόκλιση του μοντέλου από την πραγματικότητα.

Α' ΜΕΡΟΣ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 Γενικά

Ένα από τα θέματα που απασχολούν σήμερα την οικολογία και τις επιστήμες του περιβάλλοντος γενικότερα είναι το πρόβλημα της αύξησης του πληθυσμού. Οι επιστήμονες δεν ενδιαφέρονται μόνο για την αύξηση του ανθρώπινου πληθυσμού, αλλά και για την αύξηση του πληθυσμού των ζώων, των μικροβίων, κ.λπ.

Ο πληθυσμός ορίζεται ως το σύνολο των μελών ενός είδους που κατοικεί σε μια συγκεκριμένη περιοχή. Η βιοκοινότητα ή απλά κοινότητα αποτελείται από όλους τους πληθυσμούς διαφορετικών ειδών που ζουν μαζί σε μια συγκεκριμένη περιοχή. Το οικοσύστημα ορίζεται ως μια βιοκοινότητα από κοινού με το φυσικό της περιβάλλον και περιλαμβάνει τις αλληλεπιδράσεις των οργανισμών μεταξύ τους αλλά και με το μη βιοτικό περιβάλλον.

Θεωρούμε ότι όταν ο υπό εξέταση πληθυσμός είναι απομονωμένος, δηλαδή δεν επηρεάζεται από μεταβολές άλλων πληθυσμών, τότε η αύξηση του είναι απλή, ενώ όταν αλληλεπιδρά με άλλους πληθυσμούς τότε μιλάμε για σύνθετη αύξηση.

1.2 Πληθυσμιακή αύξηση

Η κατανόηση της πληθυσμιακής αύξησης μας επιτρέπει να αναλύσουμε το επίπεδο πολυπλοκότητας στην οικολογία, που αφορά τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ διαφορετικών ειδών. Υπάρχουν δύο γενικές κατηγορίες τέτοιων αλληλεπιδράσεων. Η πρώτη είναι η **ΘΗΡΕΥΣΗ** (predation), που υπό την ευρεία έννοια θεωρείται ότι περιλαμβάνει την κατανάλωση φυτών από ζώα και ζώων από άλλα ζώα. Το σύνολο όλων των τοπικών αλληλεπιδράσεων ανάμεσα σε θηρευτές και θηράματα διαμορφώνει το **ΤΡΟΦΙΚΟ ΠΛΕΓΜΑ** (food web) μιας περιοχής. Η δεύτερη κατηγορία αλληλεπιδράσεων, είναι ο **ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ** (competition) ανάμεσα στα είδη για την εκμετάλλευση περιορισμένων πόρων, όπως είναι η τροφή και οι χώροι που παρέχουν προστασία ή προσφέρονται για φωλιά.

1.3 Μορφές πληθυσμιακής αύξησης.

Εκθετική αύξηση: Ας υποθέσουμε ότι σε συγκεκριμένη χρονική περίοδο κατά την οποία παρατηρείται πληθυσμιακή αύξηση, ο ρυθμός αναπαραγωγής ανά άτομο παραμένει σταθερός. Έστω ότι σε κάθε ένα θηλυκό αντιστοιχούν, κατά μέσο όρο, δύο θηλυκά στη επόμενη γενεά στα δύο θηλυκά θα αντιστοιχούν τέσσερα, στα δέκα θα αντιστοιχούν είκοσι, κ.λπ. Δηλαδή, όταν ο

ρυθμός με τον οποίο αναπαράγονται τα άτομα είναι σταθερός, τότε ο ρυθμός αύξησης του συνολικού πληθυσμού θα είναι ανάλογος του αριθμού των οργανισμών που ήδη υπάρχουν στο πληθυσμό. Ένας πληθυσμός με δέκα θηλυκά αυξάνεται δέκα φορές ταχύτερα από κάποιον άλλο με ένα θηλυκό, αν και ο αριθμός απογόνων ανά θηλυκό παραμένει ίδιος. Αυτού του είδους η πληθυσμιακή αύξηση ονομάζεται συνήθως «**εκθετική**», αλλά μερικές φορές αναφέρεται και ως «γεωμετρική» ή «λογαριθμική».

Λογιστική αύξηση: Για τους πληθυσμούς στον πραγματικό κόσμο, το περιβάλλον δεν είναι σταθερό και οι πόροι δεν είναι ανεξάντλητοι. Καθώς η πυκνότητα ενός πληθυσμού αυξάνει, ο ανταγωνισμός μεταξύ των ατόμων του για τους διαθέσιμους πόρους αυξάνεται επίσης. Εξαιτίας των λιγότερων πόρων και της ανομοιομερούς κατανομής τους αυξάνεται η θνησιμότητα, και μειώνεται η γεννητικότητα. Ως αποτέλεσμα η πληθυσμιακή αύξηση μειώνεται με την αύξηση της πυκνότητας και τελικά φτάνει σε ένα επίπεδο στο οποίο η πληθυσμιακή αύξηση σταματά. Αυτό το επίπεδο ονομάζεται **φέρουσα ικανότητα (K)**. Θεωρητικά, στην φέρουσα ικανότητα ο πληθυσμός είναι σε ισορροπία με τους πόρους του ή το περιβάλλον. Με άλλα λόγια, η πληθυσμιακή αύξηση είναι πυκνο-εξαρτώμενη, σε αντίθεση με την εκθετική αύξηση που είναι ανεξάρτητη από την πυκνότητα του πληθυσμού.

1.4 Ρυθμός πληθυσμιακής αύξησης

Ο ρυθμός ανάπτυξης του πληθυσμού περιγράφει τη κατά κεφαλή αύξηση του πληθυσμού $\left(\frac{1}{P}\right) \frac{dP}{dt}$ καθώς υπάρχει αύξηση παραγόντων του πληθυσμιακού μεγέθους που αυξάνεται ανά έτος. Θέτουμε $P = P(t)$, το πληθυσμιακό μέγεθος σε χρόνο $t \geq 0$ και υποθέτουμε $P(0) = P_0 > 0$, το αρχικό πληθυσμιακό μέγεθος. Με άλλα λόγια, όταν δίνονται τα σύμβολα $\lambda = \frac{P_{t+1}}{P_t}$ ή $r = \log_e \lambda$, θα εννοούμε ότι r είναι ο ρυθμός ανάπτυξης και λ ο πεπερασμένος ρυθμός ανάπτυξης αντίστοιχα. Για να εκτιμήσουμε τον ρυθμό ανάπτυξης του πληθυσμού, κανονικά χρησιμοποιούμε είτε τα δεδομένα απογραφής πληθυσμού σε ένα χρονικό διάστημα, είτε τα δημογραφικά δεδομένα.

1.5 Δυναμική πληθυσμών

Δυναμική πληθυσμών είναι ο κλάδος της οικολογίας που μελετά τις μεταβολές των πληθυσμών στο χρόνο. Στη δυναμική πληθυσμών προσομοιώνουμε την εξέλιξη των πληθυσμών με μαθηματικά μοντέλα, που σκοπό έχουν να μιμηθούν τη συμπεριφορά των βιολογικών συστημάτων. Υπάρχουν δυο είδη μαθηματικών μοντέλων για την περιγραφή ενός βιολογικού συστήματος:

- Συστήματα διαφορικών εξισώσεων, όταν είναι οι μεταβολές είναι συνεχείς.
- Συστήματα εξισώσεων διαφορών, όταν το φαινόμενο μεταβάλλεται σε τακτά χρονικά διαστήματα.

Η χρήση των μαθηματικών μοντέλων για τη μελέτη των διαφόρων πληθυσμιακών μεταβολών και της οικονομικής σκέψης για τους φυσικούς πόρους είναι ένα σχετικά νέο αντικείμενο, καθώς οι προδρομικές αξιοσημείωτες πραγματείες τοποθετούνται στον δέκατο όγδοο αιώνα.

2. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΚΗ ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ

2.1 Η διαδρομή του ανθρωπινού πληθυσμού

Σε πολλές στιγμές της ιστορίας ο άνθρωπος ανησύχησε, όταν συνειδητοποίησε ότι ο πληθυσμός του είδους του αυξανόταν συνεχώς. Στην κάθε ιστορική στιγμή οι αντιδράσεις διέφεραν και οι λύσεις που αναζητήθηκαν συνδέθηκαν άρρηκτα με τα ιδιαίτερα πολιτισμικά χαρακτηριστικά εκάστης κοινωνίας. Αυτό για το οποίο μπορούμε να αποφανθούμε μετά βεβαιότητας είναι ότι ο ανθρώπινος πληθυσμός ακολούθησε αυξητική πορεία σε όλη τη διάρκεια της παρουσίας του στη Γη. Τους δυο προηγούμενους αιώνες ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού που κατεγράφη, υπήρξε εντυπωσιακός. Ο λόγος αυτός αποτέλεσε το έναυσμα διαφόρων ερευνητών της εποχής, οι οποίοι ξεκίνησαν να μελετούν το φαινόμενο και να το αναγάγουν ως προς την οικονομική του διάσταση. Προσπάθησαν ιδιαίτερος να εξάγουν συμπεράσματα για την μετέπειτα εξέλιξη του ανθρώπινου είδους και την επίδραση του ανθρώπου στο περιβάλλον.

2.2 Ιστορική εξέλιξη

Η αφετηρία τοποθετείται χρονικά στο 1791 και στη δημοσίευση του έργου *«Διάφορες δοξασίες για την ανθρωπότητα, τη φύση και τη πρόνοια»*, ενός ιερέα με το όνομα **Robert Wallace** και των θέσεων ότι ο ανθρώπινος πληθυσμός αυξανόταν εκθετικά με αποτέλεσμα στην ενδεχόμενη εμφάνιση μιας *«ιδανικής κυβέρνησης»*, η οποία θα εξασφάλιζε την ισότητα. Ο πληθυσμός, σύμφωνα με τον Wallace, θα αυξανόταν σε τέτοιο βαθμό που θα καθιστούσε, υπό οποιεσδήποτε συνθήκες, ανεπαρκή τη γη για να τον θρέψει και φυσικά η έλλειψη τροφίμων θα οδηγούσε εκ νέου στην αθλιότητα. Συνεπώς, για τον Wallace η εγκαθίδρυση μιας κυβέρνησης που θα προάσπιζε και θα εξασφάλιζε την ισότητα θα ήταν αντίθετη στη «φύση» του ανθρώπινου είδους. Σε αυτά τα επιχειρήματα αντιτάχθηκε ο **William Godwin** ο οποίος υποστήριξε την άποψη ότι ο ανθρώπινος πληθυσμός δεν θα αυξανόταν ποτέ σε τέτοιο βαθμό που θα ξεπερνούσε τη δυνατότητα του για συντήρηση, αφού υπάρχει πλειάδα μηχανισμών ρύθμισης και ελέγχου του πληθυσμού ανάλογα με την αφθονία των αγαθών. Για τον Godwin εκτός από παραδοσιακές και βάρβαρες μεθόδους, οι οποίες χρησιμοποιούνται για τον έλεγχο του πληθυσμού, πρόκληση πρόωρης αποβολής κ.λπ., υποστήριξε ότι η γενική κατάσταση μιας κοινωνίας είναι εκείνη που αποτελεί τον ασφαλέστερο και τον πιο αποτελεσματικό ρυθμιστικό παράγοντα στην μεταβολή του πληθυσμού της.

Πολύ μεγαλύτερη όμως και αμεσότερη σημασία έδωσε στο θέμα της σταδιακής ανεπάρκειας των φυσικών πόρων, ο **Thomas Malthus** (1766-1834). Στο φημισμένο βιβλίο του *“An Essay on*

the Principle of Population” περί πληθυσμού, που δημοσίευσε το 1798, υποστήριξε, ότι ο πληθυσμός τείνει να αυξάνεται γρηγορότερα από την προσφορά τροφίμων, κυρίως επειδή η ποσότητα της διαθέσιμης γης είναι δεδομένη. Λόγω του νόμου της φθίνουσας απόδοσης, που παρουσιάζεται εξαιτίας της σταθερής προσφοράς γης από τη φύση, η παραγωγή τροφίμων τείνει να μην αυξάνεται αντίστοιχα με το ρυθμό της γεωμετρικής προόδου με τον οποίο αυξάνεται ο πληθυσμός. Στη ανάλυση του Malthus λειτουργούν δύο συγκρουόμενες δυνάμεις, η δύναμη του πληθυσμού και η δύναμη της γης να παράγει τροφή, μία σύγκρουση που η γη δεν μπορεί να κερδίσει. Οι επιδράσεις αυτών των δυο ασύμμετρων δυνάμεων θα ήταν δυνατό περίπου να εξισορροπούνται με επιβολή δραστικών και διαρκών ελέγχων του πληθυσμού. Ο δραστικότερος έλεγχος του πληθυσμού είναι η έλλειψη τροφής. Ο Malthus κατέταξε τους άλλους ελέγχους σε δύο ομάδες: άμεσους και προληπτικούς.

Στους πρώτους περιέλαβε τους πολέμους, τους λιμούς, και τις επιδημίες. Στους δεύτερους τις εκτρώσεις, την αντισύλληψη και τους ηθικούς περιορισμούς, ισχυριζόμενος ότι αυτοί δεν αποτελούν πρακτικούς τρόπους περιορισμού της αύξησης του πληθυσμού.

Η βασική θέση του Malthus αμφισβητήθηκε με υπερβολική δόση αισιοδοξίας από τον William Godwin. Αυτός υποστήριξε ότι η χημεία, που στην εποχή του προόδευε γρηγορότερα από τις άλλες επιστήμες, θα επέτρεπε στον άνθρωπο να επαναδομεί ό,τι αποδομεί.

Ο **John Stuart Mill** (1806-1873), στο βιβλίο του «*Αρχές Πολιτικής Οικονομίας*» παρουσίασε μια θεώρηση ολόκληρης της οικονομικής επιστήμης, όπως αυτή ήταν διαμορφωμένη την εποχή εκείνη, και επανεξετάζοντας τις θέσεις του Malthus, ο Mill υποστήριξε, ότι η εργατική τάξη δεν θα πολλαπλασιαζόταν τελικά με το ρυθμό, που προέβλεπε ο Malthus, γιατί καθώς η κοινωνία ξεπερνάει το επίπεδο της ζωώδους κατάστασης, ο πληθυσμός αυτοπεριορίζεται στην αύξηση του από το φόβο της έλλειψης των απαραίτητων αγαθών, παρά την ίδια του την έλλειψη.

Ο Malthus δεν αναφέρθηκε ποτέ στον υπερπληθωρισμό όπως πολλοί τον κατηγόρησαν και όπως έκανε πριν από αυτόν ο Wallace. Ο Malthus υποστήριξε ότι όταν δεν υπάρχει αποτελεσματικός έλεγχος του πληθυσμού αυτός τείνει να αυξάνεται με γεωμετρική πρόοδο, ενώ τα αποθέματα τροφίμων αυξάνονται με αριθμητική, με άμεσο αποτέλεσμα την επέκταση της ανέχειας και της δυστυχίας. Για το Malthus οι ενδογενείς έλεγχοι ανάγονταν στην ανθρώπινη φύση και στο φυσικό νόμο τον οποίο ο ίδιος προσδιόρισε μεταξύ τροφίμων και πληθυσμού. Συγκεκριμένα, οι προγαμιαίες σχέσεις, οι ασθένειες, οι λοιμοί και οι λιμοί έλεγχαν αποτελεσματικά τον πληθυσμό, ανακόπτοντας την εγκαθίδρυση γενικευμένης και μακρόχρονης ένδειας και δυστυχίας. Ο Malthus γενικά πίστευε ότι μια αύξηση του πληθυσμού υποδείκνυε την ύπαρξη πληθυσμιακού ελλείμματος σε μια χώρα, ενώ το αντίθετο το εκλάμβανε ως πίεση

επί των μέσων συντήρησης, η οποία και εμφανιζόταν με τη μορφή της πληθυσμιακής στασιμότητας.

Το 1838 ο Δαρβίνος επηρεασμένος από τον αγώνα για επιβίωση, τον οποίο παρατηρούσε διαρκώς στη φύση, συνέλαβε την ιδέα ότι ο «αγώνας για την ύπαρξη», κρίσιμη έννοια του Δαρβινισμού, οδηγούσε στην εξαφάνιση ορισμένων ειδών και στην επιβίωση εκείνων των βιολογικών ειδών τα οποία θα ευνοούνταν και στο επακόλουθο συνδυασμένο αποτέλεσμα της δημιουργίας ενός νέου είδους. Η ιδέα αυτή αποτέλεσε και το θεμέλιο της θεωρίας της «φυσικής επιλογής». Ο Δαρβίνος ισχυρίστηκε ότι άντλησε έμπνευση από το δοκίμιο του Malthus για τον πληθυσμό. Παρά ταύτα ο Δαρβίνος στην «Καταγωγή των ειδών» (1859) αναφέρει:

«Κάθε ον το οποίο κατά τη διάρκεια της φυσικής ζωής του παράγει αυγά ή σπόρους αναγκαστικά θα υποστεί την εξόντωση σε κάποια περίοδο της ζωής του, κάποια εποχή ή κάποιο χρόνο, αλλιώς βάσει της αρχής της γεωμετρικής αύξησης, οι αριθμοί του σύντομα θα αυξάνονται σε τόσο μεγάλο βαθμό, που καμία χώρα δε θα μπορούσε να το συντηρήσει. Επομένως, δεδομένου ότι παράγονται περισσότερες μονάδες από εκείνες οι οποίες μπορούν να επιβιώσουν, σε κάθε περίπτωση είναι αναπόφευκτος ο αγώνας για την ύπαρξη, είτε μεταξύ μονάδων του ίδιου είδους, είτε μεταξύ ειδών, είτε με τις φυσικές συνθήκες ζωής. Πρόκειται για τη θεωρία του Malthus εφαρμοσμένη με πολλαπλάσια ισχύ σε ολόκληρο το ζωικό βασίλειο, επειδή σε αυτή την περίπτωση δεν μπορεί να υπάρξει τεχνητή αύξηση τροφίμων ή συνετή αποχή από το γάμο» (Δαρβίνος, «Η καταγωγή των ειδών»)

Με βάση το παραπάνω απόσπασμα καθίσταται έκδηλη η ανατροπή της θεωρίας του Malthus. Παρ' όλη την αρνητική κριτική που δέχτηκε όμως υπήρξε σταθμός και ένα σημαντικό επιστημονικό πρόσωπο στην έρευνα του οποίου βασίστηκαν πολλοί μελετητές τις εξέλιξης του πληθυσμού αργότερα. Ένας από αυτούς υπήρξε ο **Huxley**, όπου με την επιχειρηματολογία του (1983), ότι «η επερχόμενη εποχή δεν θα είναι η εποχή της ευημερίας, αλλά η εποχή του υπερπληθυσμού με όλες της φριχτές συνέπειες του, όπως φτώχεια και πόλεμοι όχι μόνο στις αναπτυσσόμενες χώρες αλλά σε κάθε σημείο του πλανήτη», επαληθεύει και δίνει μια ισχυρή συνέχεια στη θεωρία του Malthus.

3. ΠΛΗΘΥΣΜΙΑΚΕΣ ΜΕΤΑΒΟΛΕΣ

3.1 Το μαθηματικό μοντέλο του Malthus.

Το πρώτο μαθηματικό μοντέλο δόθηκε το 1798 από τον Άγγλο οικονομολόγο Thomas R. Malthus (1766-1834) στο δοκίμιο του “*An Essay on the Principle of Population*” και προκύπτει υποθέτοντας ότι ο ρυθμός μεταβολής του πληθυσμού είναι ανάλογος του εκάστοτε μεγέθους του πληθυσμού. Πιο συγκεκριμένα, ο Malthus θεώρησε ότι σε πολλούς βιολογικούς πληθυσμούς, ο ρυθμός των γεννήσεων και ο ρυθμός των θανάτων είναι ανάλογοι του μεγέθους του πληθυσμού. Ακόμη υπέθεσε, πως ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού είναι ανάλογος της διαφοράς μεταξύ του ρυθμού των γεννήσεων και του ρυθμού των θανάτων.

Η αύξηση του πληθυσμού συχνά υπολογίζεται με την χρήση διαφορικών εξισώσεων. Παρά το γεγονός ότι η αύξηση του πληθυσμού γίνεται σε διακριτό χρόνο, εάν ο πληθυσμός είναι πολύ μεγάλος, τότε οι επιπλέον προσθήκες στο μέγεθός του θα είναι πολύ μικρές και τότε μπορεί να θεωρηθεί ως συνεχής αλλαγή. Ως εκ τούτου θεωρούμε ότι το μέγεθος του πληθυσμού, p , αλλάζει συνεχώς με την πάροδο του χρόνου και ότι το $p(t)$ είναι διαφορίσιμο. Το απλούστερο μοντέλο αύξησης του πληθυσμού είναι εάν υποθέσουμε ότι ο πληθυσμός αυξάνεται ή μειώνεται με σταθερό ρυθμό, όπως:

$$\frac{1}{p} \frac{dp}{dt} = \kappa \quad (3.1)$$

Αυτό σημαίνει ότι η μεταβολή του πληθυσμού είναι ανάλογη του μεγέθους του:

$$\frac{dp}{dt} = kp \quad (3.2)$$

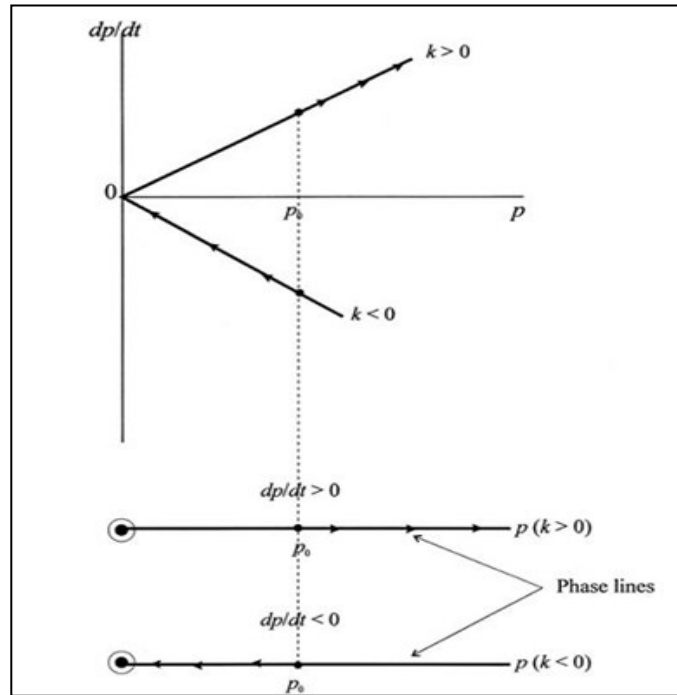
όπου το k είναι θετικός αριθμός, όταν ο πληθυσμός αυξάνεται, ενώ είναι αρνητικός αριθμός όταν ο πληθυσμός μειώνεται. Αν την χρονική στιγμή t_0 ο πληθυσμός είναι p_0 τότε:

$$p(t_0) = p_0 \quad (3.3)$$

Ο Malthus παρατήρησε πρώτος και δημοσίευσε, ότι πολλοί βιολογικοί πληθυσμοί αυξάνονται κατ' αυτόν τον τρόπο, για αυτό και η δ.ε. (3.2) είναι γνωστή ως **νόμος του Malthus** και η λύση της (προκύπτει εύκολα), είναι η εκθετική συνάρτηση:

$$p = p_0 e^{kt} \quad (3.4)$$

όπου k η σταθερά που αναφέρουμε ανωτέρω και p_0 είναι ο πληθυσμός την αρχική στιγμή $t = 0$.



Σχήμα 3.1 (Shone, 2002)

Όπως παρατηρούμε στο παραπάνω διάγραμμα (Σχήμα 3.1) για θετικές τιμές του k , η καμπύλη ανάπτυξης είναι γραμμική και έχει θετική κλίση. Είναι σαφές ότι το σημείο ισορροπίας της καμπύλης του πληθυσμού βρίσκεται στο σημείο $O(0,0)$ (δεδομένου ότι πρέπει: $\frac{dP}{dt} = 0$). Έτσι ο πληθυσμός θα αυξάνεται με την πάροδο του χρόνου (τα βέλη κατά μήκος της γραμμής (phase line) δείχνουν ότι $dp/dt > 0$, και άρα συνεχώς αυξανόμενο πληθυσμό).

Από την άλλη πλευρά για αρνητικές τιμές του k , το σημείο ισορροπίας του πληθυσμιακού μεγέθους εξακολουθεί να είναι μηδέν, αλλά έχουμε $\frac{dP}{dt} < 0$ και έτσι ο πληθυσμός ακολουθεί φθίνουσα πορεία με την πάροδο του χρόνου.

3.2 Το Λογιστικό μοντέλο

Στο μοντέλο του ο Malthus υπέθεσε ότι ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού είναι ανάλογος της διαφοράς μεταξύ του ρυθμού των γεννήσεων και του ρυθμού των θανάτων. Αυτό όμως δεν συμβαίνει για μεγάλους πληθυσμούς, γιατί τότε έλλειψη τροφής και χώρου, προκαλεί την εμφάνιση ασθενειών, την αύξηση της μετανάστευσης κ.λπ., και γενικότερα αυξάνεται ο ρυθμός των θανάτων, ενώ ταυτόχρονα μειώνεται ο ρυθμός των γεννήσεων.

Σε φυσικές συνθήκες η εκθετική αύξηση του πληθυσμού αναστέλλεται από την αντίσταση του περιβάλλοντος. Ο υπερπληθυσμός προκαλεί είτε μείωση των γεννήσεων, είτε αύξηση της θνησιμότητας, είτε και τα δύο μαζί.

Η βιοχωρητικότητα του συγκεκριμένου περιβάλλοντος, στο οποίο αναπτύσσεται ο πληθυσμός, προσδιορίζεται από τους διαθέσιμους πόρους, όπως χώρος, τροφή κ.λπ., οι οποίοι συνήθως είναι περιορισμένοι και οριοθετούν το επίπεδο κορεσμού του πληθυσμού. Όταν το μέγεθος του πληθυσμού πλησιάζει σε αυτό το επίπεδο, ο ρυθμός της πραγματικής του αύξησης μειώνεται και στη συνέχεια μηδενίζεται. Στη περίπτωση αυτή, η αύξηση του πληθυσμού ρυθμίζεται σε σχέση με τη πυκνότητά του. Ο τρόπος αυτός της αύξησης των φυσικών πληθυσμών εκφράζεται με τη λογιστική εξίσωση του **Verhulst**:

$$\frac{dP(t)}{dt} = r \left(1 - \frac{p(t)}{k} \right) p(t) \quad (3.5)$$

όπου k είναι η οριακή τιμή του $P(t)$, η μέγιστη βιοχωρητικότητα του περιβάλλοντος για τον θεωρούμενο πληθυσμό. Το λογιστικό μοντέλο αύξησης του πληθυσμού περιγράφει θεωρητικές περιπτώσεις που προσεγγίζονται με πειραματικές συνθήκες στο εργαστήριο, αλλά έχει εφαρμογή και σε πραγματικά πληθυσμιακά δεδομένα.

Η εξίσωση (3.5) είναι μια διαφορική εξίσωση χωριζόμενων μεταβλητών και η γενική λύση της είναι:

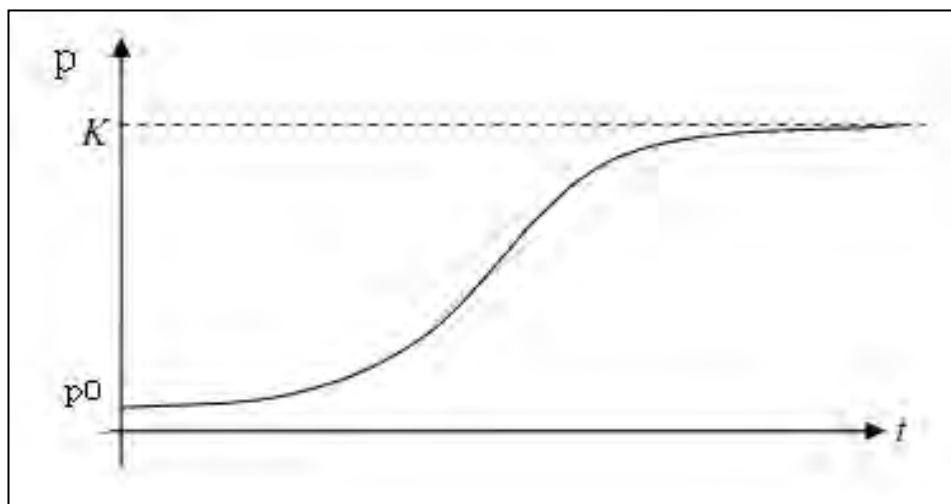
$$P(t) = \frac{K}{1 + \frac{1}{c''} e^{-rt}} \quad (3.6)$$

Από τη (3.6), για $t = 0$ και $P(0) = P_0$, έχουμε $\frac{P_0}{K - P_0} = c''$. Αντικαθιστώντας την τελευταία στη (3.6) προκύπτει:

$$p(t) = \frac{k}{1 + \left(\frac{k}{P_0} - 1 \right) e^{-rt}} \quad (3.7)$$

Η παραπάνω συνάρτηση (3.7) ονομάζεται λογιστική συνάρτηση του Verhulst. Το μοντέλο αυτό εισάγει ένα μέγιστο πληθυσμιακό όριο βασιζόμενο στην υπόθεση ότι η μεταβολή του πληθυσμού είναι ανάλογη του μεγέθους του πληθυσμού, αλλά και της απόκλισης του πληθυσμού από το μέγιστο πληθυσμιακό όριο.

Η γραφική παράσταση της συνάρτησης (3.7) ονομάζεται λογιστική καμπύλη (σχήμα 3.2) και έχει την παρακάτω σιγμοειδή μορφή:



Σχήμα 3.2

3.3 Μοντέλο Lotka – Volterra

Το πιο γνωστό και απλό πληθυσμιακό μοντέλο που προτάθηκε σχεδόν ταυτόχρονα από τους Lotka (1925) και Volterra (1926). Το μοντέλο περιγράφει ένα σύστημα δύο ανταγωνιστικών πληθυσμών (θηρευτή-θηράματος) και ονομάστηκε προς τιμή τους, **Μοντέλο Lotka-Volterra (Prey – Predator model)**. Έκτοτε αποτελεί τη βάση των μεταγενέστερων εξελικτικών μοντέλων, που επιχειρούν να περιγράψουν μια σχέση θηρευτή-θηράματος.

Το 1926 ο Volterra βασίστηκε στην υπόθεση, ότι τα μικρά ψάρια και οι καρχαρίες έχουν σχέση θηράματος και θηρευτή. Για την περιγραφή του μοντέλου ας ορίσουμε ως $x(t)$ τον αριθμό των μικρών ψαριών και ως $y(t)$ τον αριθμό των καρχαριών για μια δεδομένη χρονική στιγμή t . Θεωρούμε ότι το πλαγκτόν, δηλαδή η τροφή των ψαριών, είναι απεριόριστο. Αυτό συνεπάγεται πως όταν οι καρχαρίες λείπουν το ποσοστό αύξησης πληθυσμού των ψαριών θα είναι σταθερό. Έτσι αν δεν υπήρχαν καρχαρίες, ο πληθυσμός των ψαριών θα περιγραφόταν από την εξίσωση $\frac{dx}{dt} = \lambda x$.

Από την άλλη μεριά, βασική τροφή των καρχαριών είναι τα μικρά ψάρια. Αυτό συνεπάγεται ότι αν δεν υπάρχουν μικρά ψάρια, θα υπάρξει ένα σταθερό ποσοστό θανάτων στον πληθυσμό των καρχαριών, ο οποίος θα περιγράφεται από την εξίσωση $\frac{dy}{dt} = -\mu y$.

Οι καρχαρίες και τα μικρά ψάρια όμως συνυπάρχουν. Έτσι, τα μικρά ψάρια προσδίδουν ένα ποσοστό αύξησης στο πληθυσμό των καρχαριών και από την άλλη οι καρχαρίες μειώνουν τον πληθυσμό των μικρών ψαριών.

Μαθηματικά μπορούμε να τα παρουσιάσουμε στο επόμενο σύστημα:

$$\frac{dx}{dt} = x(\lambda - bx) = F(x, y) \quad (3.8)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(-\mu + cx) = G(x, y) \tag{3.9}$$

Κάθε μία από αυτές τις εξισώσεις, λόγω της μορφής της, ονομάζεται λογιστική εξίσωση. Αν χωρίσουμε τις μεταβλητές και απαλείψουμε το t τότε καταλήγουμε στην εξίσωση:

$$-\mu \log x - \lambda \log y + cx + by = h \tag{3.10}$$

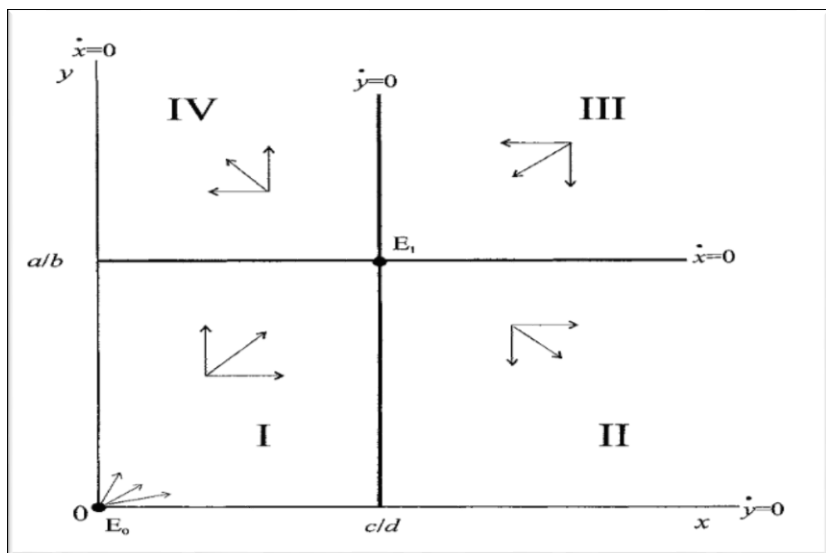
Αν θέσουμε $\frac{\partial V}{\partial x} = 0$ και $\frac{\partial V}{\partial y} = 0$, τότε τα κρίσιμα σημεία της εξίσωσης είναι:

$$x = \frac{\mu}{c} = x_\infty \text{ και } y = \frac{\lambda}{b} = y_\infty$$

τα οποία τα αντικαθιστούμε στην εξίσωση $V(x, y) = h_0$.

Παρατηρούμε ότι κάθε τροχιά του συστήματος είναι λύση της $V(x, y) = h$ για διάφορες τιμές του $h, h \geq h_0$ όπου το h_0 καθορίζεται από τις αρχικές συνθήκες. Αν κάνουμε αλλαγή των μεταβλητών: $x = x_\infty + u = \frac{\mu}{c} + u$ & $y = y_\infty + v = \frac{\lambda}{b} + v$, τις αντικαταστήσουμε στην $V(x, y)$, και αν χρησιμοποιήσουμε τη προσέγγιση: $\log(1 + \chi) \approx \chi - \frac{\chi^2}{2}$, καταλήγουμε στο τύπο $\frac{c^2}{\mu} u^2 + \frac{b^2}{\lambda} v^2 = h - h_0$, ο οποίος παριστάνει έλλειψη. Αυτό δείχνει ότι οι τροχιές είναι κλειστές καμπύλες γύρω από το σημείο ισορροπίας, άρα είναι περιοδικές. Από αυτό γίνεται σαφές ότι το μοντέλο Lotka – Volterra είναι σε θέση να περιγράψει τις διακυμάνσεις που είχαν παρατηρηθεί πειραματικά στους πληθυσμούς των μικρών ψαριών.

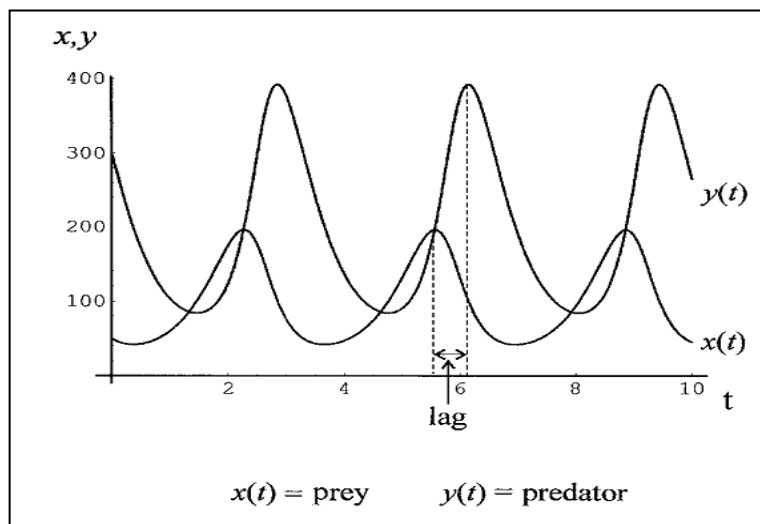
Μπορούμε να αποτυπώσουμε τις παραπάνω εξισώσεις σε ένα διάγραμμα φάσης. Στον



κατακόρυφο άξονα τοποθετείται ο πληθυσμός του θηρευτή, ενώ στον οριζόντιο άξονα ο πληθυσμός του θηράματος. Το σημείο τομής των δύο ευθειών είναι το σημείο της ουδέτερης ισορροπίας του συστήματος, δηλ. τα δύο είδη ισορροπούν σε διάφορες πληθυσμιακές πυκνότητες (Σχ. 3.3).

Σχήμα 3.3 (Shone, 2002)

Η γραφική παράσταση της συμπεριφοράς του συστήματος σε συνάρτηση του χρόνου t , παρουσιάζεται στο παρακάτω σχήμα (Σχ. 3.4). Το ύψος των ταλαντώσεων εξαρτάται από τους αρχικούς πληθυσμούς του θηρευτή και του θηράματος.



Σχήμα 3.4 (Shone, 2002)

Το παραπάνω μοντέλο που περιγράψαμε απέχει αρκετά στο να μπορεί κάποιος να ερμηνεύσει τις συμπεριφορές θηράματος-θηρευτή σε πραγματικά συστήματα. Έχουν διατυπωθεί αρκετές υποθέσεις με βάση τις παραπάνω εξισώσεις, με σκοπό την προσέγγιση πιο ρεαλιστικού τρόπου ή έκβαση τέτοιων σχέσεων. Οι βελτιώσεις του μοντέλου Lotka – Volterra οδήγησαν στην ενσωμάτωση της λειτουργικής απόκρισης των θηρευτών από τον Holing με τρεις διαφορετικούς τύπους που θα αναλύσουμε και θα επικεντρωθούμε στο Β' και Γ' μέρος της εργασίας.

3.4 Ανταγωνιστικά είδη

Τα είδη που θα μελετήσουμε στα επόμενα δύο μέρη και παρουσιάζουμε συνοπτικά εδώ, έχουν μία σχέση ανταγωνισμού μεταξύ τους. Ανταγωνίζονται για τη διαθέσιμη τροφή ή τον διαθέσιμο χώρο ή για άλλους λόγους. Τα βασικά τους χαρακτηριστικά είναι ότι α) μια πιθανή αύξηση στον πληθυσμό του ενός είδους οδηγεί σε μείωση του άλλου πληθυσμού και β) η αύξηση του πληθυσμού ενός είδους τείνει να μειώσει το ρυθμό αύξησης του ίδιου πληθυσμού. Μαθηματικά αυτές οι δύο ιδιότητες φαίνονται παρακάτω:

Έστω $x' = F(x, y)$ και $y' = G(x, y)$ είναι ένα σύστημα εξισώσεων που περιγράφει τους πληθυσμούς των δύο ειδών σε περίπτωση ανταγωνισμού. Τότε, για την πρώτη ιδιότητα πρέπει να ισχύει: $F_y(x, y) < 0$ και $G_x(x, y) < 0$ και για την δεύτερη ιδιότητα: $F_x(x, y) < 0$ και

$G_y(x, y) < 0$. Ας μελετήσουμε πληθυσμιακά μοντέλα στα οποία ο κατά κεφαλήν ρυθμός ανάπτυξης είναι γραμμικός και αναπαρίσταται ως εξής:

$$x' = \lambda(ax - by) \quad (3.11)$$

$$y' = y(\mu - cx - dy) \quad (3.12)$$

όπου $\lambda, \mu, a, b, c,$ και $d \in \mathbb{R}^+$ είναι θετικές σταθερές. Για αυτά τα ανταγωνιστικά είδη αποδεικνύεται ότι υπάρχουν τέσσερα είδη σημείων ισορροπίας:

α) $(0,0)$ με πίνακα συντεταγμένων $\begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix}$ και είναι ασταθής κόμβος,

β) $(K,0)$ με $K = \frac{\lambda}{a}$ και πίνακα συντελεστών $B = \begin{pmatrix} -\lambda & \frac{-b\lambda}{a} \\ 0 & \frac{\mu - c\lambda}{a} \end{pmatrix}$,

γ) $(0,M)$ με $M = \frac{\mu}{d}$ και πίνακα συντελεστών $\Gamma = \begin{pmatrix} \frac{\lambda - b\mu}{d} & 0 \\ -\frac{\mu c}{d} & -\mu \end{pmatrix}$,

δ) (x_∞, y_∞) με $x_\infty > 0, y_\infty > 0, x_\infty = \frac{d\lambda - b\mu}{ad - bc}, y_\infty = \frac{a\mu - c\lambda}{ad - bc}$ και πίνακα συντελεστών

$$A = \begin{pmatrix} -ax_\infty & -bx_\infty \\ -cy_\infty & -dy_\infty \end{pmatrix}.$$

Στην πρώτη περίπτωση κανένα από τα δύο είδη δεν επιβιώνει, στη δεύτερη και τρίτη επιβιώνει μόνο το ένα από τα δύο, ενώ στην τέταρτη περίπτωση έχουμε συνύπαρξη των δύο ειδών.

Β' ΜΕΡΟΣ**4. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ – ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING – Ι ΤΩΝ LIU & XIAO (2007)****4.1 Εισαγωγή**

Στη δυναμική των πληθυσμών, αναφέραμε στο Α' μέρος ότι υπάρχουν δύο είδη μαθηματικών μοντέλων: τα μοντέλα συνεχούς χρόνου, που περιγράφονται με τη χρήση διαφορικών εξισώσεων και τα μοντέλα διακριτού χρόνου, που περιγράφονται από εξισώσεις διαφορών ή από αναδρομικές σχέσεις. Το απλούστερο μοντέλο πληθυσμού σε συνεχή χρόνο είδαμε ότι είναι η διαφορική λογιστική εξίσωση ενός πληθυσμιακού είδους, η οποία πρωτοπαρουσιάστηκε από τον Verhulst (1838) και αργότερα μελετήθηκε περισσότερο από τους Pearl και Reed (1920):

$$\dot{x} = r_0 x \left(1 - \frac{x}{k}\right) \quad (4.1)$$

όπου το $x(t)$ δείχνει τον πληθυσμό ενός είδους κατά τη χρονική στιγμή t , το k είναι η φέρουσα ικανότητα του πληθυσμού, και το r_0 είναι ο εσωτερικός ρυθμός ανάπτυξης του πληθυσμού. Η εξίσωση (4.1) περιγράφει το ρυθμό αύξησης του μεγέθους του πληθυσμού ενός είδους. Όμως, το πληθυσμιακό μέγεθος ενός είδους μπορεί να έχει ένα σταθερό διάστημα μεταξύ των γενεών ή, ενδεχομένως, ένα σταθερό διάστημα μεταξύ των μετρήσεων. Για παράδειγμα, πολλά είδη εντόμων δεν έχουν καμία επικάλυψη μεταξύ των διαδοχικών γενεών, με αποτέλεσμα ο πληθυσμός τους να εξελίσσεται σε διακριτά βήματα χρόνου. Μια τέτοια δυναμική πληθυσμού περιγράφεται από μια ακολουθία $\{x_n\}$, που μπορεί να μοντελοποιηθεί με τη λογιστική εξίσωση διαφορών:

$$x_{n+1} = x_n + r_0 x_n \left(1 - \frac{x_n}{k}\right) \quad (4.2)$$

Είναι αναμενόμενο ότι τα ντετερμινιστικά μοντέλα μπορούν να παρέχουν ένα χρήσιμο τρόπο για την απόκτηση επαρκούς γνώσης στη δυναμική του πληθυσμού ενός είδους.

Όπως είναι γνωστό, η δυναμική της εξίσωσης (4.1) είναι τετριμμένη, δηλαδή κάθε θετική λύση της (4.1), εκτός από τη σταθερή λύση $x = 0$, τείνει και σε μια άλλη σταθερή λύση $x = k$ καθώς το t τείνει στο άπειρο, για όλες τις επιτρεπόμενες τιμές του r_0 και του k . Ως εκ τούτου, ο πληθυσμός $x(t)$ προσεγγίζει το όριο k , καθώς ο χρόνος μεταβάλλεται.

Αντιθέτως η δυναμική της (4.2) είναι πιο πολύπλοκη. Είναι αξιοσημείωτο κατά την άποψη των Li & Yorke, ότι στην (4.2) εμφανίζονται δύο από τις πιο σημαντικές έννοιες της δυναμικής, το φαινόμενο διπλασιασμού περιόδου και η εμφάνιση του χάους, που προκύπτει για ορισμένες τιμές του r_0 . Η εξίσωση (4.2) έχει γίνει πρότυπο χαοτικής συμπεριφοράς των διακριτών δυναμικών συστημάτων, που δεν αφορούν μόνο μαθηματικά μοντέλα βιολογίας. Ακόμη πρέπει να σημειώσουμε ότι από βιολογική άποψη ένα απλό διακριτό μοντέλο οδηγεί σε απρόβλεπτες δυναμικές συμπεριφορές. Αυτό υποδεικνύει ότι οι νόμοι που διέπουν τα οικολογικά συστήματα μπορεί να είναι σχετικά απλοί και επομένως ανιχνεύσιμοι. Ο May σε αρκετές εργασίες του (1974, 1976), έχει τεκμηριώσει με σαφήνεια την πλούσια δυναμική συμπεριφορά σε μοντέλα διακριτού χρόνου.

Οι βασικές μορφές της δυναμικής που παρατηρούνται στα μοντέλα είναι τα σταθερά σημεία, οι περιοδικές τροχιές και μερικές τυχαίες κινήσεις.

4.2 Παρουσίαση του μοντέλου των Liu & Xiao

Οι Liu & Xiao (2007) θεώρησαν ένα σύστημα Lotka-Volterra τύπου θηρευτή-θηράματος της μορφής:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= r_0 x \left(1 - \frac{x}{k}\right) - b_0 xy \\ \frac{dy}{dt} &= (-d_0 + cx)y \end{aligned} \quad (4.3)$$

όπου τα $x(t)$ και $y(t)$ δηλώνουν τις πληθυσμιακές ποσότητες του θηράματος και του θηρευτή αντίστοιχα, το $b_0 x$ είναι η λειτουργική απόκριση του θηρευτή (δηλαδή το πλήθος των θηραμάτων που θηρεύονται ανά μονάδα επιφανείας και ανά χρονική μονάδα από κάθε έναν θηρευτή), το c αποδίδει τη μετατροπή των θηραμάτων σε θηρευτές, το cxy είναι η αριθμητική απόκριση του θηρευτή, και d_0 είναι ο ρυθμός θνησιμότητας του.

Η απουσία θηρευτή (δηλαδή, αν $y = 0$), μετατρέπει το μοντέλο στη μορφή της εξίσωσης (4.1). Εισάγοντας τις μεταβλητές $X = \frac{x}{k}$, $Y = \frac{b_0 y}{ck}$ και $s = \frac{t}{k}$, το σύστημα (4.3) παίρνει την παρακάτω μορφή:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{ds} &= r_0 k X (1 - X) - k^2 c X Y \\ \frac{dY}{ds} &= (-d_0 k + k^2 c X) Y \end{aligned} \quad (4.4)$$

Μπορούμε να ξαναγράψουμε το παραπάνω σύστημα (4.4) με απλούστερο τρόπο ως:

$$\begin{cases} \square \\ \square \\ \square \end{cases} \begin{cases} = rx(1-x) - bxy \\ \\ = (-d + bx)y \end{cases} \quad (4.5)$$

όπου τα r , b και d είναι θετικές παράμετροι, με $r = r_0k$, $b = k^2c$ και $d = d_0k$. Το σύστημα (4.5) μπορούμε να το γράψουμε ως σύστημα διακριτού χρόνου θηρευτή-θηράματος τύπου Holling-I¹, ως εξής:

$$\begin{cases} \square \\ \square \\ \square \end{cases} \begin{cases} X_{n+1} = X_n + d[rX_n(1-X_n) - bX_nY_n] \\ \\ Y_{n+1} = Y_n + d(-d + bX_n)Y_n \end{cases} \quad (4.6)$$

όπου d είναι το μέγεθος του βήματος (δηλαδή, κάθε πόσο χρονικό διάστημα έχουμε γεννήσεις), r είναι το ποσοστό γεννήσεων των θηραμάτων και b το ποσοστό γεννήσεων των θηρευτών.

4.3 Μελέτη της πολυπλοκότητας του μοντέλου με τη βοήθεια των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας και των φασικών διαγραμμάτων

Ελκυστής (attractor) ονομάζεται το σταθερό σημείο στο οποίο συγκλίνει η τροχιά με την πάροδο του χρόνου και επομένως το σημείο αντιστοιχεί σε ευστάθεια². Αν η τροχιά αποκλίνει από το σταθερό σημείο, έχουμε **απωθητή (repellor)** και το σημείο αντιστοιχεί σε αστάθεια. Είναι γνωστό ότι τα δυναμικά συστήματα μπορεί να έχουν περισσότερους από έναν ελκυστές. Το **διάγραμμα περιοχών σύγκλισης (basins of attraction)** είναι το σύνολο των αρχικών συνθηκών, που με την πάροδο του χρόνου, τείνουν στον ελκυστή (μετά από μία, δύο ή περισσότερες περιόδους). Έτσι, η ποιοτική συμπεριφορά με τη μεταβολή του χρόνου ενός δεδομένου συστήματος μπορεί να παρουσιάσει διαφορές ανάλογα με την αρχική κατάσταση της περιοχής σύγκλισης στην οποία βρίσκεται (π.χ. ελκυστές μπορεί να αντιστοιχούν σε

¹ Τα μοντέλα τύπου Holling-I είναι μοντέλα στα οποία παρουσιάζεται μια γραμμική αύξηση του ρυθμού κατανάλωσης του θηρευτή κατά άτομο μέχρι ένα μέγιστο (N_{\max}), όσο αυξάνεται η πυκνότητα της λείας. Αυτή η μορφή λειτουργικής απόκρισης περιγράφεται από την εξίσωση $N_a = aT_s N$, όπου N_a είναι ο αριθμός ατόμων της λείας που καταναλώθηκαν, N είναι ο αριθμός της λείας, που ήταν αρχικά διαθέσιμος, T_s είναι ο συνολικός χρόνος που είχε στη διάθεση του το αρπακτικό για αναζήτηση λείας και a είναι η σταθερά που εκφράζει τον στιγμιαίο ρυθμό επίθεσης του αρπακτικού. Η εξίσωση αυτή μπορεί να εφαρμοστεί για $N < N_{\max}$. Η λειτουργική αυτή απόκριση καταγράφεται όταν ο χρόνος διαχείρισης της λείας από το αρπακτικό είναι αμελητέος. Επομένως ο θηρευτής καταναλώνει όλο το διαθέσιμο χρόνο του για την αναζήτηση της λείας του, η οποία γίνεται τυχαία και ο ρυθμός της κατανάλωσης παραμένει σταθερός ανεξάρτητα από την πυκνότητα πληθυσμού. Η συμπεριφορά αυτή απαντάται συνήθως σε παθητικά αρπακτικά όπως είναι οι αράχνες.

² Ευστάθεια: είναι η βασική ιδιότητα που χαρακτηρίζει την λειτουργία ενός δυναμικού συστήματος. Ένα σύστημα χαρακτηρίζεται ως ευσταθές όταν αφού υποστεί μια διαταραχή, τείνει να επανέλθει σε μόνιμη κατάσταση λειτουργίας κοντά στην αρχική. Αντίθετα, χαρακτηρίζεται ασταθές όταν μετά από κάποια διαταραχή δεν επανέρχεται σε μόνιμη κατάσταση ή όταν η μόνιμη κατάσταση δεν είναι αποδεκτή.

περιοδικούς, ημιπεριοδικούς ή διαφορετικών τύπων χαοτικές συμπεριφορές). Όσον αφορά την περιοχή σύγκλισης, σαν περιοχή στον φασικό χώρο, έχει διαπιστωθεί ότι η βασική δομή των περιοχών αυτών μπορεί να διαφέρει σημαντικά από σύστημα σε σύστημα.

Στα μαθηματικά, και συγκεκριμένα στα δυναμικά συστήματα, ένα **διάγραμμα διακλάδωσης (bifurcation diagram)** μας εμφανίζει τις πιθανές μακροπρόθεσμες τιμές ενός συστήματος ως συνάρτηση μιας παραμέτρου του συστήματος. Η παράμετρος αυτή που μεταβάλλουμε, ονομάζεται παράμετρος διακλάδωσης. Επίσης, δείχνει τον τρόπο που οι ευσταθείς τροχιές αυξάνουν την περίοδό τους από 1 σε 2, από 2 σε 4, από 4 σε 8 κ.ο.κ. Δηλαδή κάθε ένα από αυτά τα σημεία αποτελεί ένα σημείο διακλάδωσης διπλασιασμού περιόδου και αντιστοιχεί στα μη υπερβολικά σημεία ισορροπίας. Στα σημεία διακλάδωσης, για μικρές μεταβολές της παραμέτρου, παρουσιάζονται ουσιώδεις μεταβολές των τροχιών στο χώρο καταστάσεων.

Η κατασκευή των διαγραμμάτων διακλάδωσης είναι σχετικά απλή. Επιλεγούμε την παράμετρο έλεγχου στην οποία θα αντιστοιχεί το διάγραμμα και με μικρό βήμα αλλάζουμε την τιμή της λύνοντας αριθμητικά το σύστημα για κάθε τέτοια τιμή. Στη συνέχεια επιλέγουμε το χρονικό διάστημα, όπου υποθέτουμε ότι οι λύσεις είναι ενδεικτικές της συμπεριφοράς του συστήματος. Σε αυτό το διάστημα αναζητούμε τυχόν περιοδικές συμπεριφορές της λύσης και αναπαριστούμε στο διάγραμμα τα περιοδικά σημεία της αριθμητικής λύσης.

Παρακάτω θα μελετήσουμε τα διαγράμματα διακλάδωσης για τον πληθυσμό δυο ανταγωνιστικών ειδών αλληλεπιδρώντων μεταξύ τους της μορφής θηρευτή-θηράματος τύπου Holling-I.

Ένα **διάγραμμα φάσης** για ένα συγκεκριμένο σύστημα εξαρτάται από την αρχική κατάσταση του συστήματος όπως και από αρκετές παραμέτρους. Σε ένα τέτοιο διάγραμμα παίρνουμε τροχιές που τείνουν να συναντηθούν σε ένα συγκεκριμένο σημείο, δηλαδή έναν ελκυστή. Όταν ένας ελκυστής καταλαμβάνει ολόκληρη επιφάνεια χωρίς συγκεκριμένη διάταξη, τότε λέμε ότι έχουμε την εμφάνιση ενός **παράξενου ελκυστή (strange attractor)**. Η ύπαρξη ενός παράξενου ελκυστή προκαλεί το απρόβλεπτο της συμπεριφοράς ενός συστήματος. Όσο η τιμή της παραμέτρου που επιδρά στο σύστημα αυξάνεται, η περίοδος διπλασιάζεται σε 4, μετά 8 και ο διπλασιασμός συνεχίζεται έως την εμφάνιση του χάους.

Ως προς την ανάλυση του μοντέλου και την εξέλιξη του σε σχέση με την μεταβολή του βήματος αναπαραγωγής (δ), θα πρέπει να κάνουμε την κατάλληλη επιλογή των παραμέτρων επηρεασμού του μοντέλου μας θέτοντας κάποιες σταθερές. Συγκεκριμένα αποφασίσαμε να κρατήσουμε σταθερή την τιμή του ποσοστού γεννήσεων του θηράματος (r) ίσο με 3, το ποσοστό γεννήσεων του θηρευτή (b) και τον ρυθμό θανάτου του θηρευτή (d) ίσο με 4.

Η ποσοτική ανάλυση του δυναμικού συστήματος υλοποιήθηκε με τη χρήση του λογισμικού πακέτου E & F Chaos³, για το σχεδιασμό των διαφόρων διαγραμμάτων μέσα από τα οποία γίνεται προσομοίωση και μελέτη της ευστάθειας του συστήματος.

Αρχικά ορίζουμε τις διάφορες ζώνες με κώδικα χρωμάτων, όπως περιγράφεται στον Πίνακα 1. Στη συνέχεια, διατηρώντας σταθερή την τιμή του ποσοστού γεννήσεων των θηραμάτων (r), μεταβάλλουμε το μέγεθος βήματος (δ) και παρατηρούμε την απόκριση του συστήματος σε σχέση με το ποσοστό γεννήσεων των θηρευτών (b).

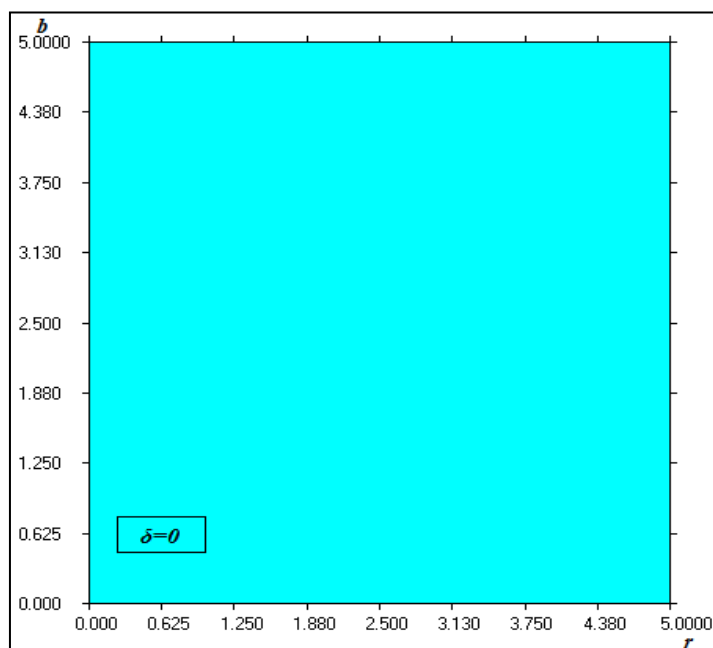
Χρώμα	Χαρακτηρισμός
Γαλάζιο	ελκυστής και σημείο ισορροπίας 1-περιόδου
Μπλε σκούρο	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 2-περιόδων
Κίτρινο	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 3-περιόδων
Ροζ	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 4-περιόδων
Πορτοκαλί	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 5-περιόδων
Κόκκινο	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 6-περιόδων
Ανοιχτό πράσινο	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 7-περιόδων
Σκούρο πράσινο	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 8-περιόδων
Γκρι	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 9-περιόδων
Μοβ	ελκυστής και σημείο ισορροπίας κύκλου 10-περιόδων
Λευκό	Μη περιοδικότητα
Μαύρο	Μη ρεαλιστικές περιοχές

Πίνακας 1.

Περίπτωση 1ⁿ: $r = 3$ και $\delta = 0$

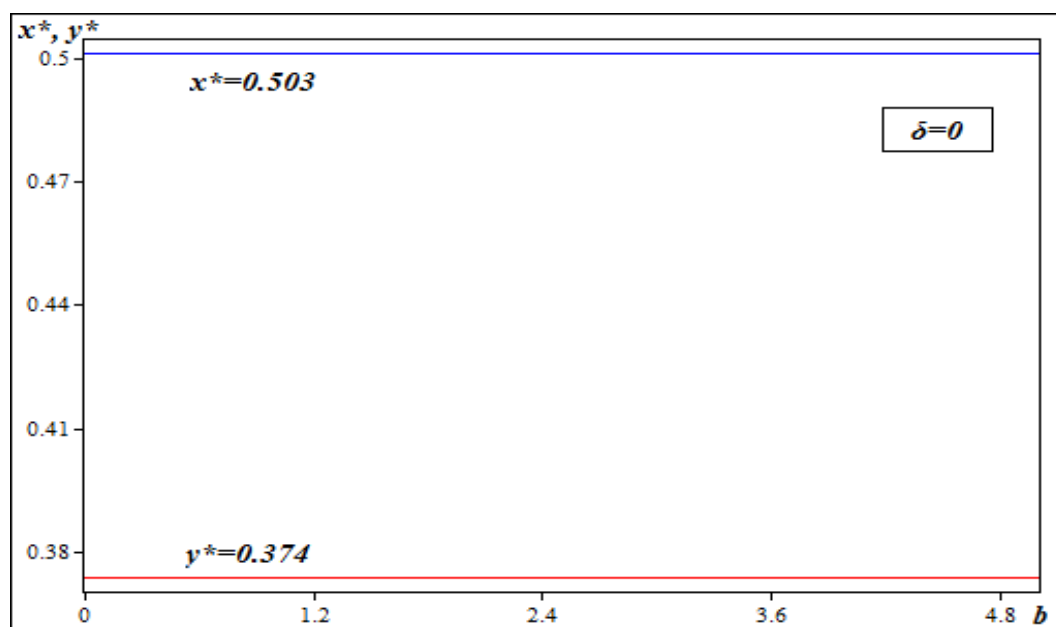
Παρατηρούμε ότι, για κάθε τιμή του b υπάρχει ελκυστής και σημείο ισορροπίας 1-περιόδου (Σχ. 4.1).

³ Το πακέτο E&F Chaos είναι ένα φιλικό προς τον χρήστη πρόγραμμα ποσοτικής ανάλυσης μη γραμμικών δυναμικών συστημάτων (Diks et al. 2008).



Σχήμα 4.1 Διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για $\delta = 0$.

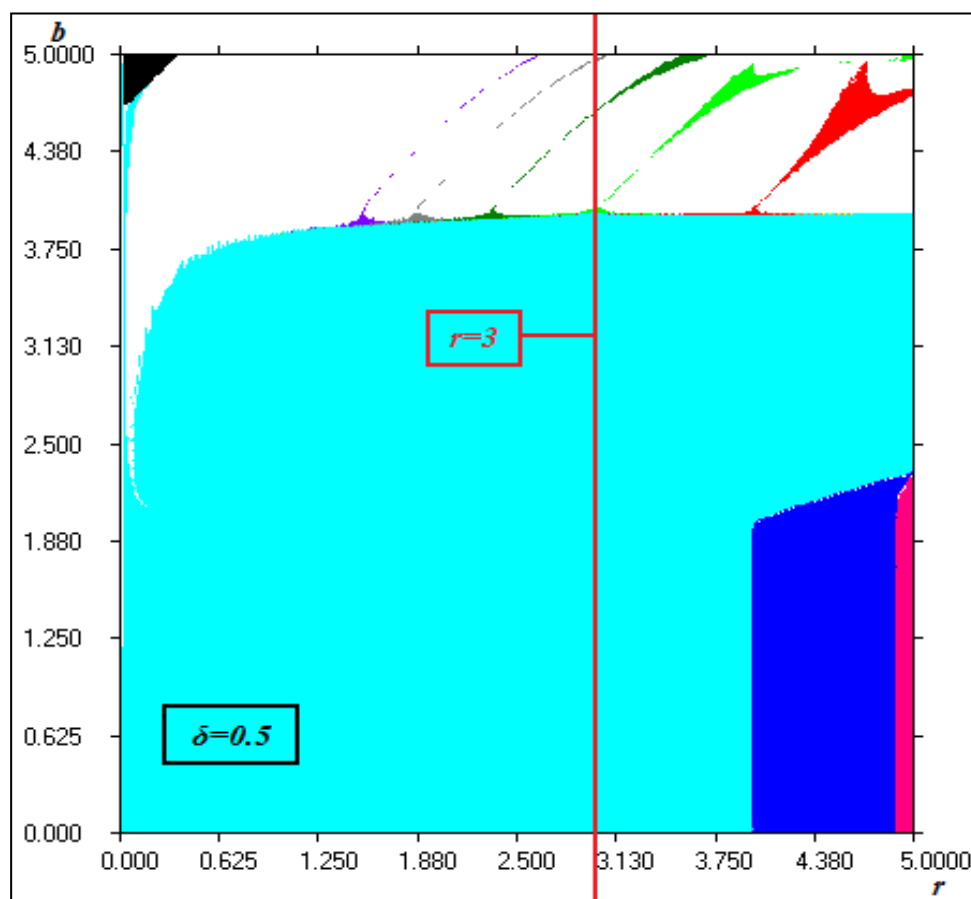
Πράγματι στο διάγραμμα διακλάδωσης (Σχ. 4.2), οι δύο ευθείες (με μπλε χρώμα αντιπροσωπεύονται τα θηράματα και με κόκκινο οι θηρευτές), υποδηλώνουν ότι οι δύο πληθυσμοί εξ αρχής βρίσκονται στο σημείο ισορροπίας τους ($x^* = 0.503$ και $y^* = 0.374$) και επιβιώνουν για οποιαδήποτε τιμή του b .



Σχήμα 4.2 Διάγραμμα Διακλάδωσης για $\delta = 0$. Το b μεταβάλλεται από 0 μέχρι 5.

Περίπτωση 2^η: $r = 3$ και $\delta = 0.5$

Στην δεύτερη αυτή περίπτωση, αυξήσαμε το δ σε 0,5. Αυτό σημαίνει ότι μειώσαμε το χρονικό διάστημα αναπαραγωγής στο μισό. Οι συνέπειες αυτής της αλλαγής είναι άμεσα εμφανείς στο διάγραμμα περιοχών σύγκλισης. Παρατηρούμε ότι εμφανίστηκαν στο κάτω δεξιά μέρος δύο περιοχές διπλάσιας και τετραπλάσιας περιόδου (μπλε και ροζ), ενώ στο πάνω μέρος κυριαρχεί η λευκή περιοχή, όπου έχουμε μη περιοδική συμπεριφορά για τιμές του $b > 3,75$, ενώ για $r < 0,6$ συναντάμε μη περιοδική συμπεριφορά για $b > 2,5$ (Σχ. 4.3).

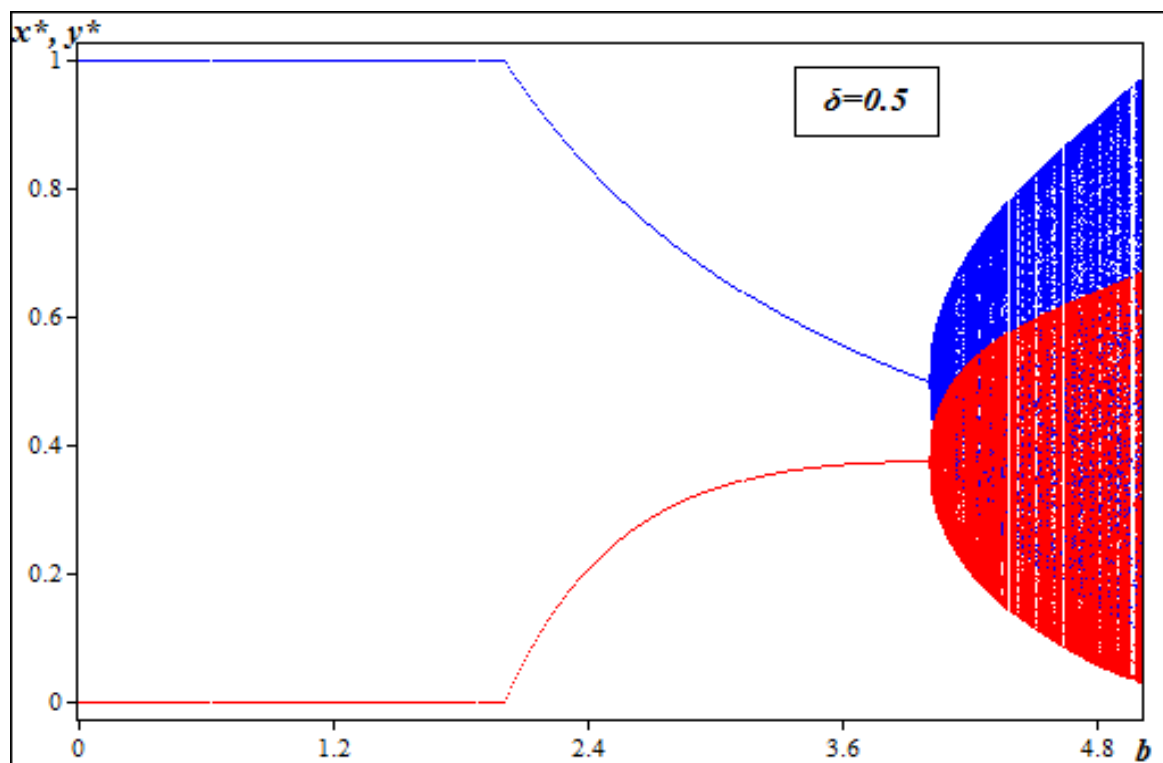


Σχήμα 4.3 Διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για $\delta = 0,5$. Η κόκκινη γραμμή αντιστοιχεί στο $r = 3$. Κατά μήκος αυτής της γραμμής έχει δημιουργηθεί το διάγραμμα διακλάδωσης (Σχ. 4.4).

Αν τώρα επιχειρήσουμε να κατασκευάσουμε το διάγραμμα διακλάδωσης, θα παρατηρήσουμε τρεις βασικές συμπεριφορές (Σχ. 4.4):

- Για $b < 2$, ο πληθυσμός των θηραμάτων θα επιβιώσει (μπλε), ενώ ο πληθυσμός του θηρευτή τείνει να εξαφανιστεί (κόκκινο), αφού $(x^*, y^*) = (1, 0)$
- Για $2 < b < 4$, ο πληθυσμός των θηραμάτων μειώνεται, ενώ ο πληθυσμός των θηρευτών αυξάνεται ($x^* > y^*$, ελκυστής).
- Για $b > 4$, παρατηρούμε ότι υπάρχει μη περιοδική συμπεριφορά (χαοτική συμπεριφορά) των δύο πληθυσμών. Στον φασικό χώρο το φαινόμενο παρουσιάζεται με μεγαλύτερη

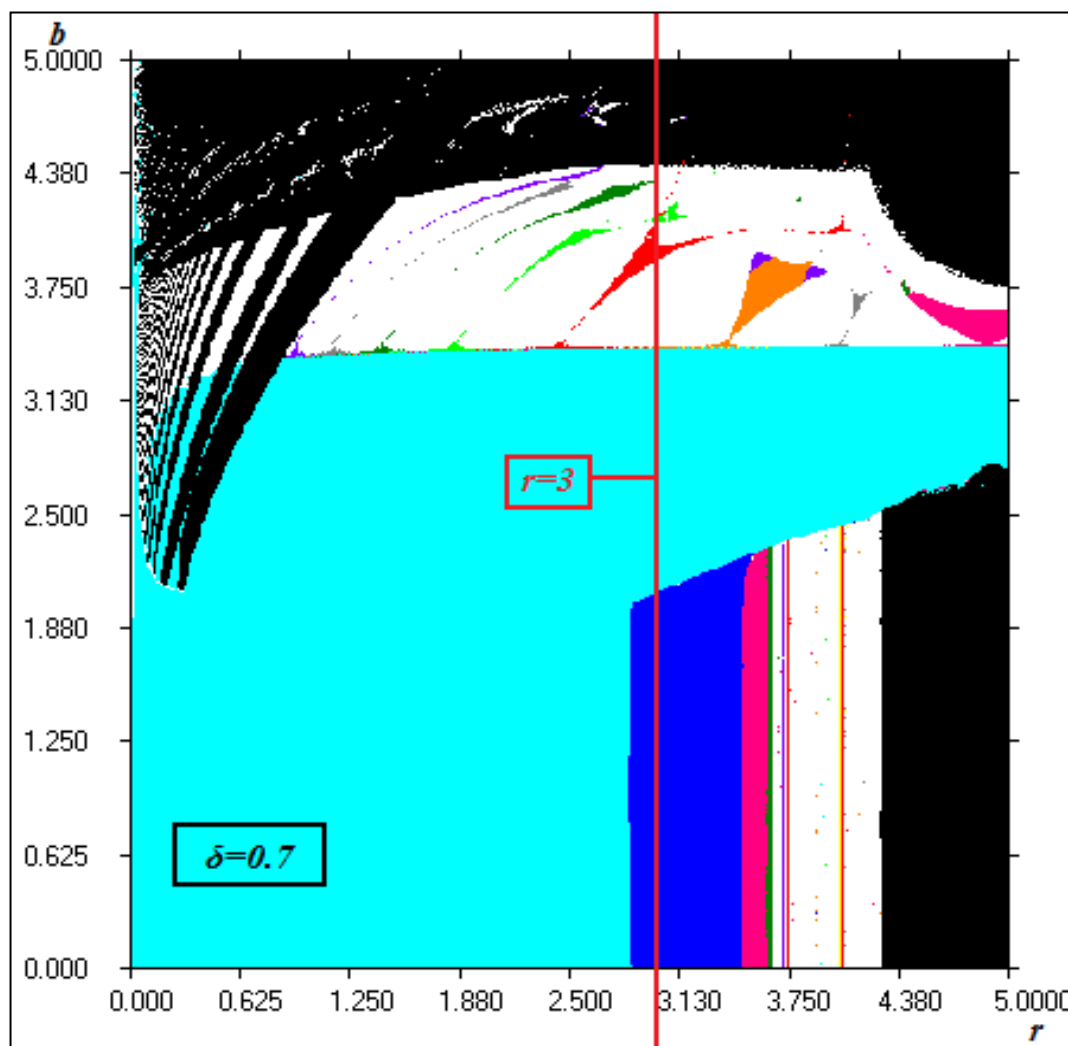
σαφήνεια, και ονομάζεται διακλάδωση Hopf. Αυτό που συμβαίνει στην ουσία είναι ότι το σταθερό σημείο για τιμές του b μεγαλύτερες από 4 μετατρέπεται σε ευσταθή σπείρα.



Σχήμα 4.4 Διάγραμμα Διακλάδωσης για $\delta = 0,5$ (συμπεριφορά και των δυο πληθυσμών).

Περίπτωση 3^η: $r = 3$ και $\delta = 0,7$

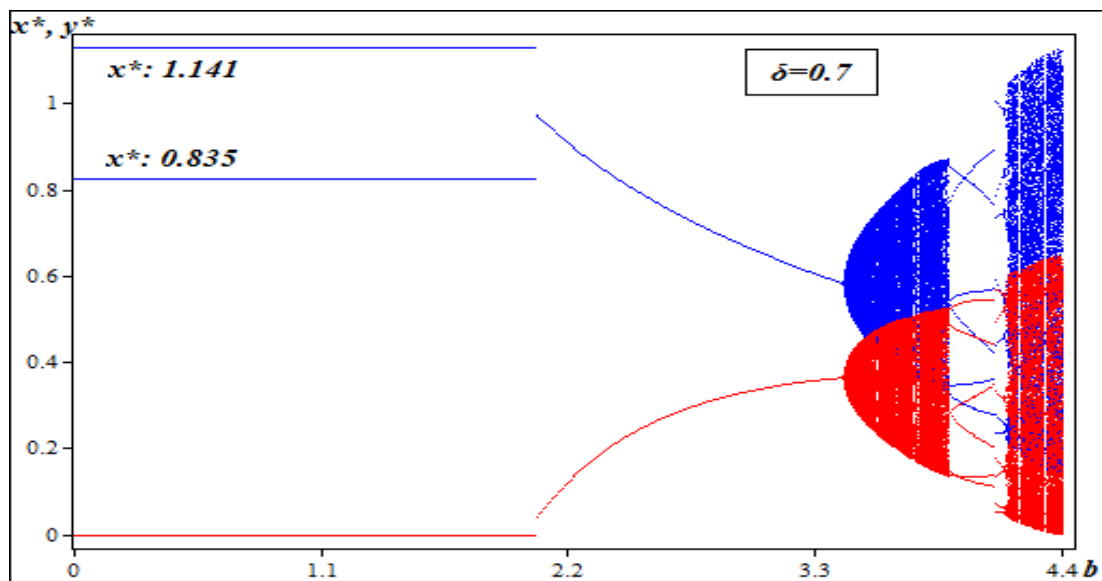
Στην τρίτη αυτή περίπτωση, αυξήσαμε το δ σε 0,7. Αυτό σημαίνει ότι μειώσαμε το χρονικό διάστημα αναπαραγωγής κατά 40%. Οι συνέπειες αυτής της αλλαγής είναι άμεσα εμφανείς στο διάγραμμα περιοχών σύγκλισης. Παρατηρούμε ότι στο κάτω δεξιό μέρος οι δύο περιοχές διπλάσιας και τετραπλάσιας περιόδου (μπλε και ροζ) εξακολουθούν να υπάρχουν, αλλά πλέον υπάρχουν και περιοχές ανωτέρων περιόδων, υπάρχει λευκή περιοχή (μη περιοδικής συμπεριφοράς), ενώ για πιο μεγάλες τιμές του r συναντάμε μια μαύρη περιοχή (περιοχή μη σύγκλισης, που αντιστοιχεί σε μη ρεαλιστικές τιμές). Στο πάνω μέρος η λευκή περιοχή έχει ελαττωθεί, και έχει κάνει την εμφάνισή της μια αρκετά εκτεταμένη μαύρη περιοχή. Παράλληλα, εντός της λευκής περιοχής παρατηρούμε ότι υπάρχουν πολλές μικρότερες περιοχές ανωτέρων περιόδων (Σχ. 4.5).



Σχήμα 4.5 Διάγραμμα περιοχής σύγκλισης για $\delta = 0,7$. Η κόκκινη γραμμή αντιστοιχεί στο $r = 3$. Κατά μήκος αυτής της γραμμής έχει δημιουργηθεί το διάγραμμα διακλάδωσης (Σχ.4.6).

Αν τώρα επιχειρήσουμε να κατασκευάσουμε το διάγραμμα διακλάδωσης, θα παρατηρήσουμε τις εξής βασικές συμπεριφορές (Σχ. 4.6):

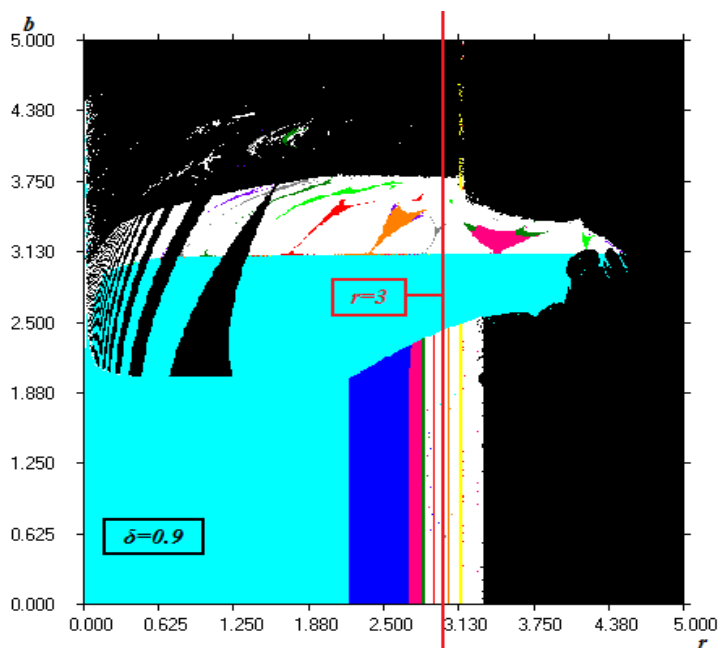
- Για $b < 2$ ο πληθυσμός του θηράματος ακολουθεί κύκλο 2-περιόδων, ενώ ο πληθυσμός του θηρευτή τείνει να εξαφανιστεί.
- Για $2 < b < 3,45$ ο πληθυσμός των θηραμάτων μειώνεται, ενώ ο πληθυσμός των θηρευτών αυξάνεται ($x^* > y^*$ ελκυστής).
- Για $3,45 < b < 4,45$ οι δύο πληθυσμοί εμφανίζουν χαοτική συμπεριφορά, ενώ σε ένα μικρό παράθυρο $3,9 < b < 4,1$ εμφανίζεται μια κανονικότητα με κύκλο 6 περιόδων.



Σχήμα 4.6. Διάγραμμα Διακλάδωσης για $\delta = 0,7$ (συμπεριφορά και των δυο πληθυσμών).

Περίπτωση 4^η: $r = 3$ και $\delta = 0,9$

Στην τέταρτη αυτή περίπτωση, αυξήσαμε το δ σε 0,9. Αυτό σημαίνει ότι μειώσαμε το χρονικό διάστημα αναπαραγωγής κατά 30% σε σχέση με την Περίπτωση 3 και κατά σχεδόν 80% σε σχέση με την 2^η περίπτωση. Οι συνέπειες αυτής της αλλαγής είναι άμεσα εμφανείς στο διάγραμμα περιοχών σύγκλισης.

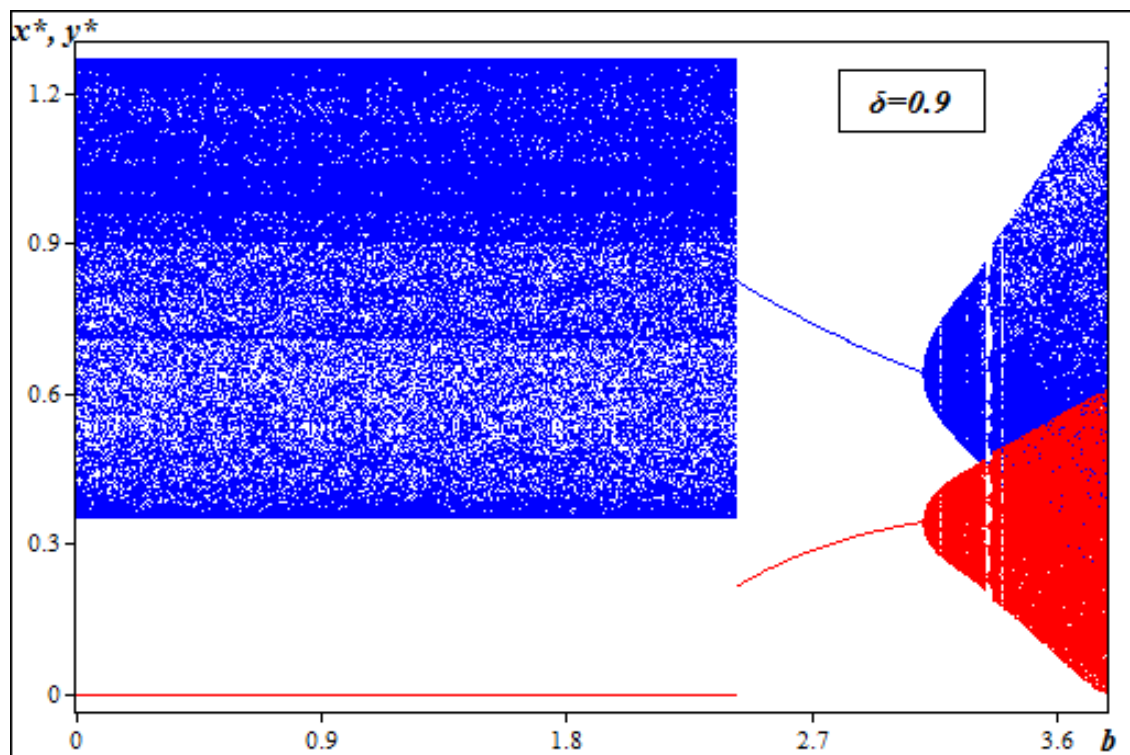


Σχήμα 4.7 Διάγραμμα περιοχής σύγκλισης για $\delta = 0,9$. Η κόκκινη γραμμή αντιστοιχεί στο $r = 3$. Κατά μήκος αυτής της γραμμής έχει δημιουργηθεί το διάγραμμα διακλάδωσης (Σχ. 4.8).

Παρατηρούμε ότι στο κάτω δεξιά μέρος οι δύο περιοχές διπλάσιας και τετραπλάσιας περιόδου (μπλε και ροζ) εξακολουθούν να υπάρχουν, υπάρχουν όπως και στην 3^η περίπτωση οι περιοχές ανωτέρων περιόδων, υπάρχει η λευκή περιοχή (μη περιοδικής συμπεριφοράς), ενώ για πιο μεγάλες τιμές του r η μαύρη περιοχή έχει αυξηθεί σημαντικά. Στο πάνω μέρος η λευκή περιοχή έχει ελαττωθεί, ενώ η μαύρη περιοχή έχει μεγαλώσει αρκετά. Παράλληλα, εντός της λευκής περιοχής παρατηρούμε ότι οι μικρότερες περιοχές ανωτέρων περιόδων εξακολουθούν να υπάρχουν (Σχ. 4.7).

Αν τώρα επιχειρήσουμε να κατασκευάσουμε το διάγραμμα διακλάδωσης, θα παρατηρήσουμε τις εξής βασικές συμπεριφορές (Σχ. 4.8):

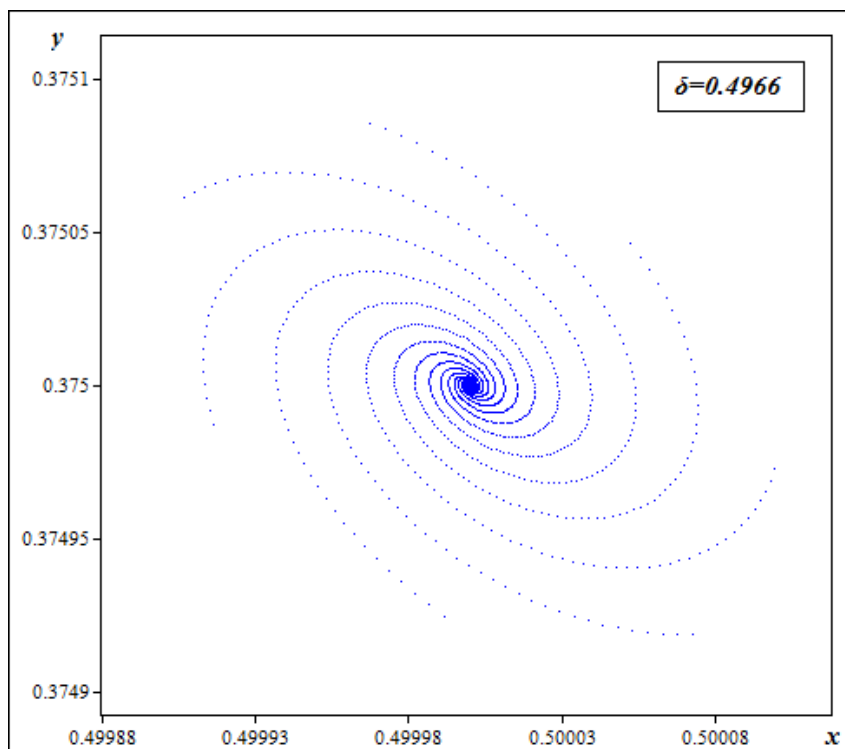
- Για $b < 2,4$ εμφανίζεται χαοτική συμπεριφορά στον πληθυσμό των θηραμάτων, ενώ ο πληθυσμός του θηρευτή τείνει να εξαφανιστεί για μια ακόμη φορά.
- Για $2,4 < b < 3,15$ ο αριθμός των θηραμάτων μειώνεται, ενώ των θηρευτών αυξάνεται ($x^* > y^*$).
- Για $3,15 < b < 3,78$ οι δύο πληθυσμοί εμφανίζουν χαοτική συμπεριφορά.



Σχήμα 4.8 Διάγραμμα Διακλάδωσης για $\delta = 0,9$ (συμπεριφορά και των δυο πληθυσμών).

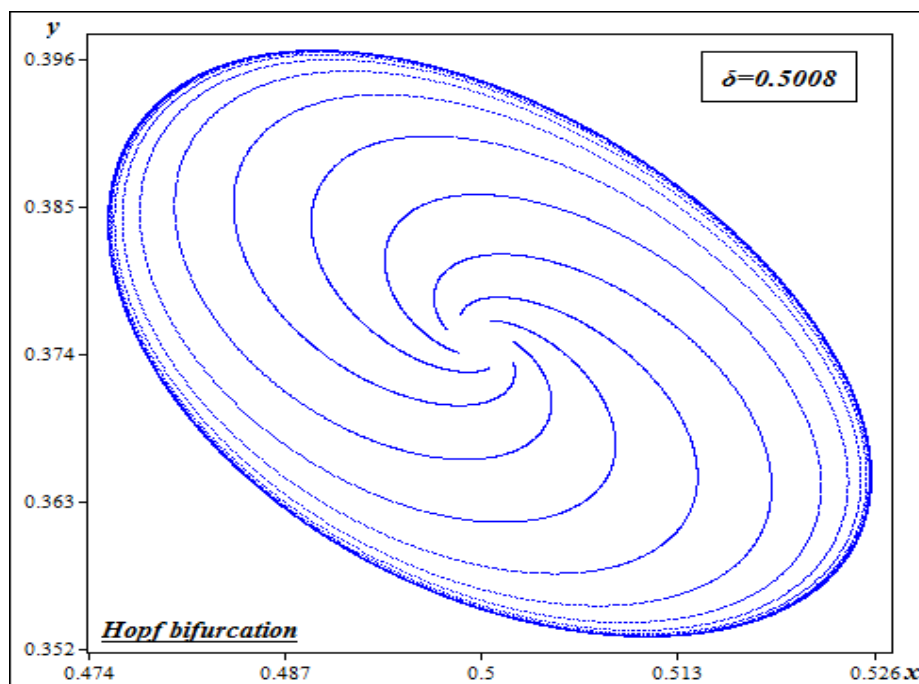
Ας παρακολουθήσουμε τι συμβαίνει στον φασικό χώρο του δυναμικού μας συστήματος, με τη βοήθεια των διαγραμμάτων φάσεων. Θα μελετήσουμε την συμπεριφορά του μοντέλου μας καθώς μεταβάλλουμε την παράμετρο δ .

Έτσι λοιπόν ορίζουμε σαν αρχική τιμή του βήματος αναπαραγωγής ίσο με $\delta = 0,4966$. Το σταθερό σημείο $(x(0), y(0)) = (0,501, 0,374)$, είναι ελκυστής – σπείρα (Σχ. 4.9).



Σχήμα 4.9. Γράφημα φάσεων για $\delta = 0,4966$. Το σταθερό σημείο $(x(0), y(0))=(0,501, 0,374)$ είναι ελκυστής – σπείρα.

Στη συνέχεια μεταβάλλοντας την τιμή του δ σε 0,5008 έχουμε την εμφάνιση μιας διακλάδωσης Hopf, όπου ο τύπος της ευστάθειας του σημείου αλλάζει και η αλλαγή αυτή συνοδεύεται από την εμφάνιση ενός οριακού κύκλου, που περικλείει το σημείο ισορροπίας (Σχ. 4.10).

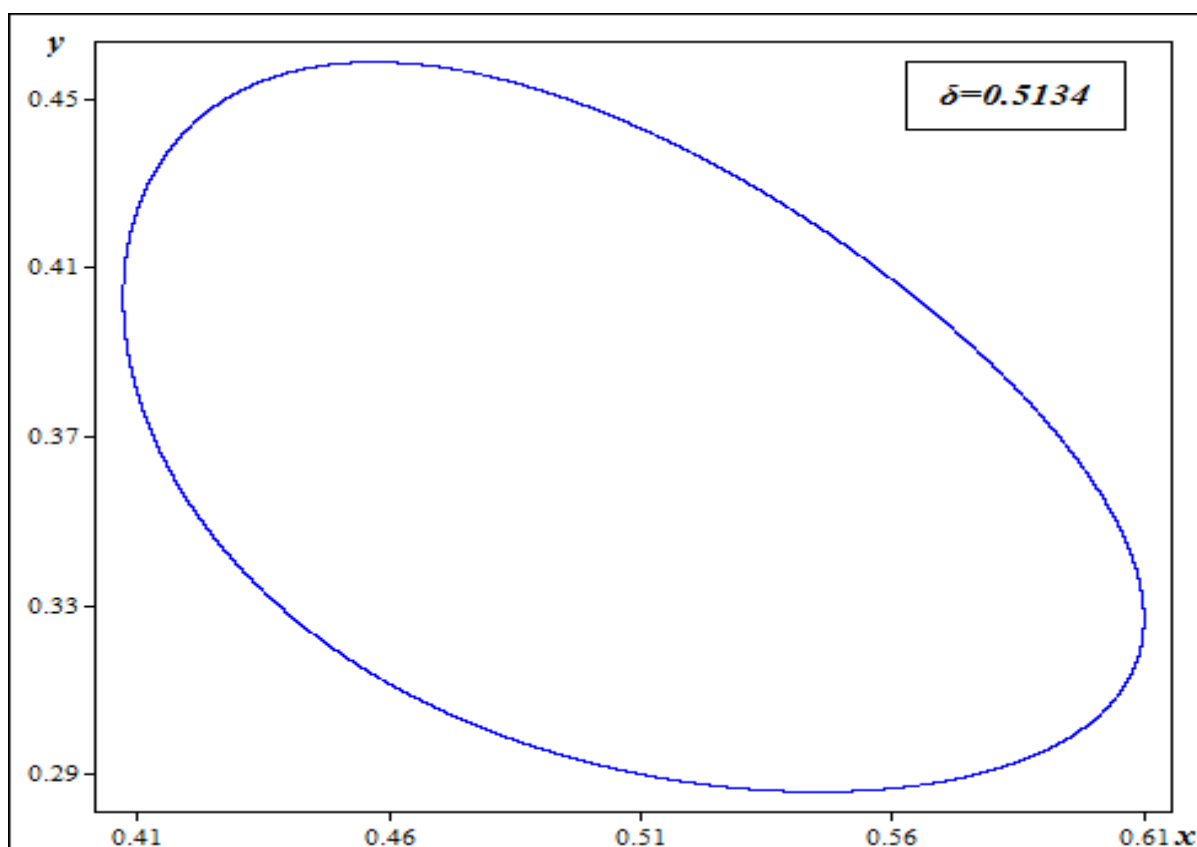


Σχήμα 4.10 Γράφημα φάσης για $\delta = 0,5008$ (Διακλάδωση Hopf).

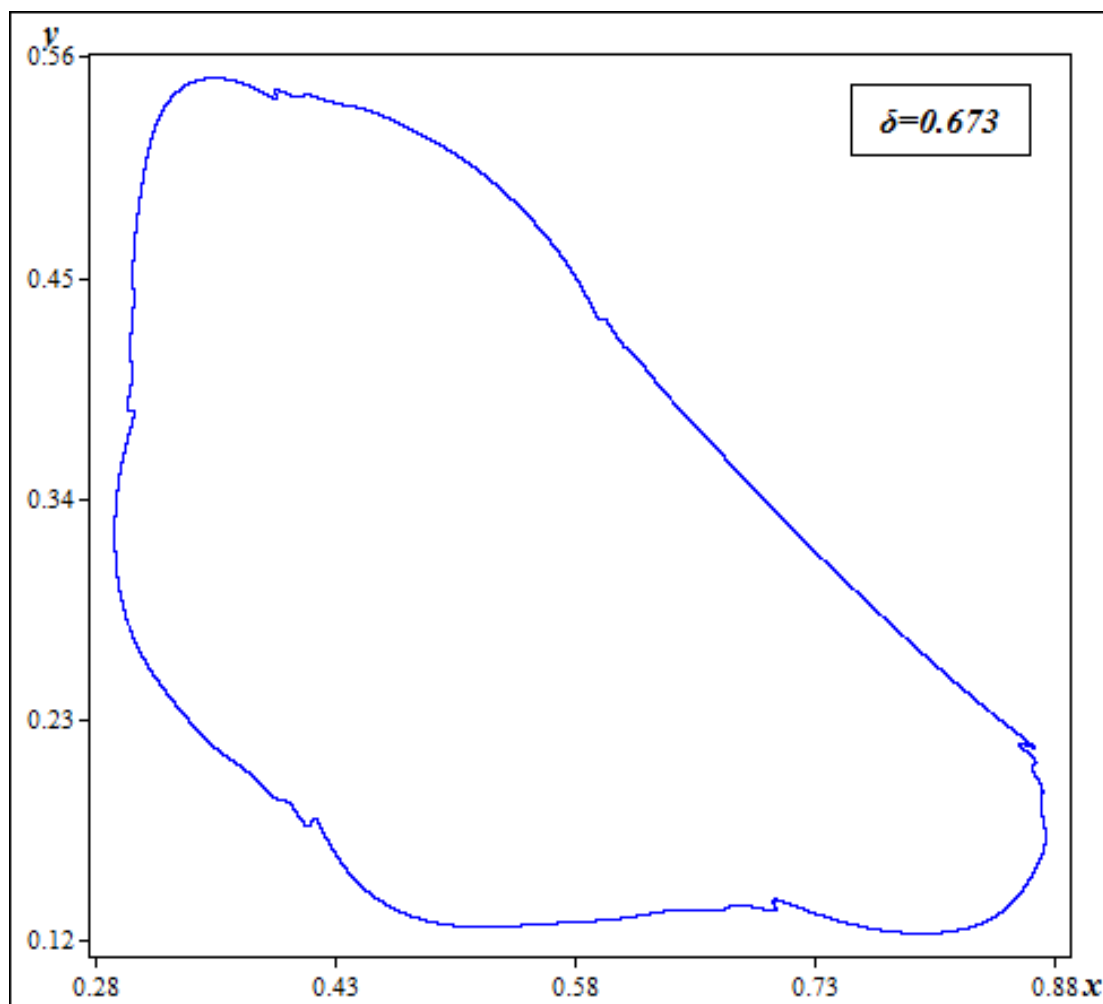
Σε κάποιες περιπτώσεις τα δυναμικά συστήματα είναι δυνατόν να παρουσιάσουν περιοδικές λύσεις μη σημειακού χαρακτήρα. Μια ειδική περίπτωση τέτοιων περιοδικών λύσεων είναι οι οριακοί κύκλοι. Ένας οριακός κύκλος χαρακτηρίζεται ως μια απομονωμένη περιοδική λύση (τροχιά) του συστήματος και μπορεί να χαρακτηριστεί ως προς την ευστάθεια του ως εξής:

- Ευσταθής, όταν όλες οι τροχιές που ξεκινούν στη γειτονιά του καταλήγουν πάνω σε αυτόν. Ο ευσταθής οριακός κύκλος συνήθως περιβάλλει ένα ασταθές σημείο ισορροπίας.
- Ασταθής, όταν όλες οι τροχιές που ξεκινούν στην γειτονιά του απομακρύνονται από αυτόν. Ο ασταθής οριακός κύκλος συνήθως περιβάλλει ένα ευσταθές σημείο ισορροπίας.

Η περιοχή έλξης ενός ευσταθούς οριακού κύκλου μπορεί να οριστεί ως η περιοχή όπου ο οριακός κύκλος είναι ευσταθής. Οι ταλαντώσεις που ξεκινούν μέσα στην περιοχή αυτή καταλήγουν πάνω σε αυτόν, ενώ οι ταλαντώσεις που ξεκινούν έξω από τα όρια της απομακρύνονται από αυτόν. Για παράδειγμα με την αλλαγή του δ από 0,5008 σε 0,5134 παρατηρούμε έναν ευσταθή οριακό κύκλο γύρω από το σημείο ισορροπίας (Σχ. 4.11).

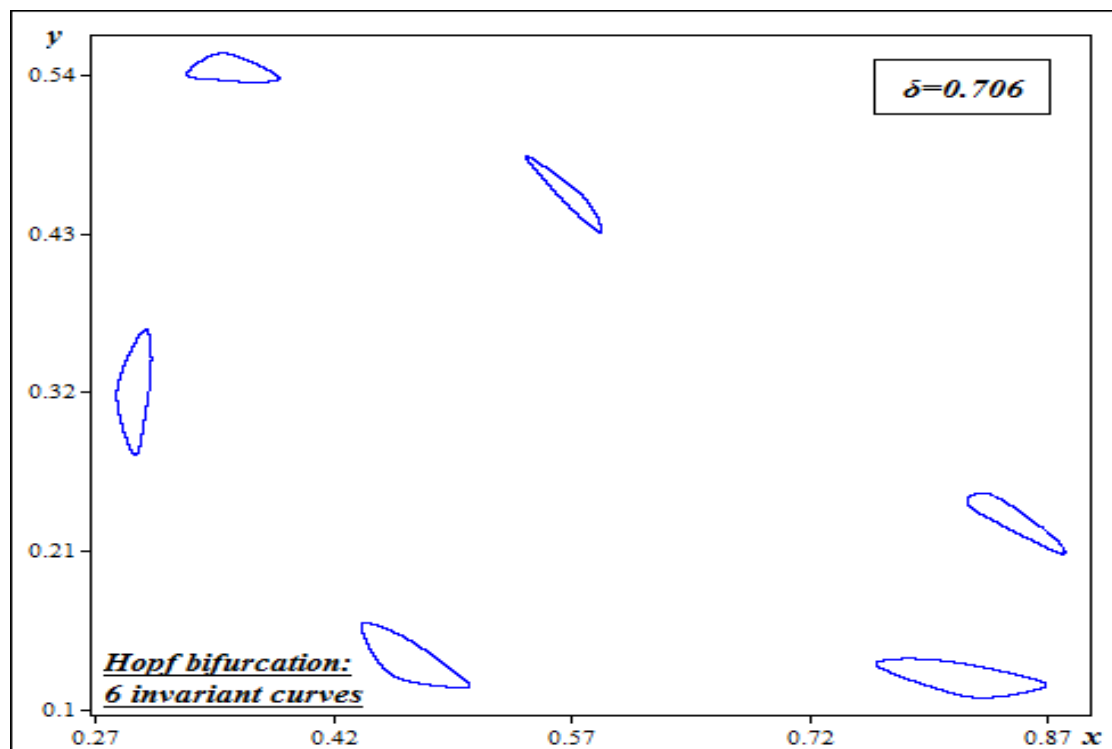
**Σχήμα 4.11** Γράφημα φάσης για $\delta = 0,5134$. Ευσταθής οριακός κύκλος γύρω από το ασταθές σημείο ισορροπίας.

Αν όμως αυξήσουμε περισσότερο την τιμή του δ από 0,5134 σε 0,673, ο οριακός κύκλος αρχίζει και εμφανίζει μια ακανόνιστη συμπεριφορά σε 6 περιοχές (Σχ. 4.12).

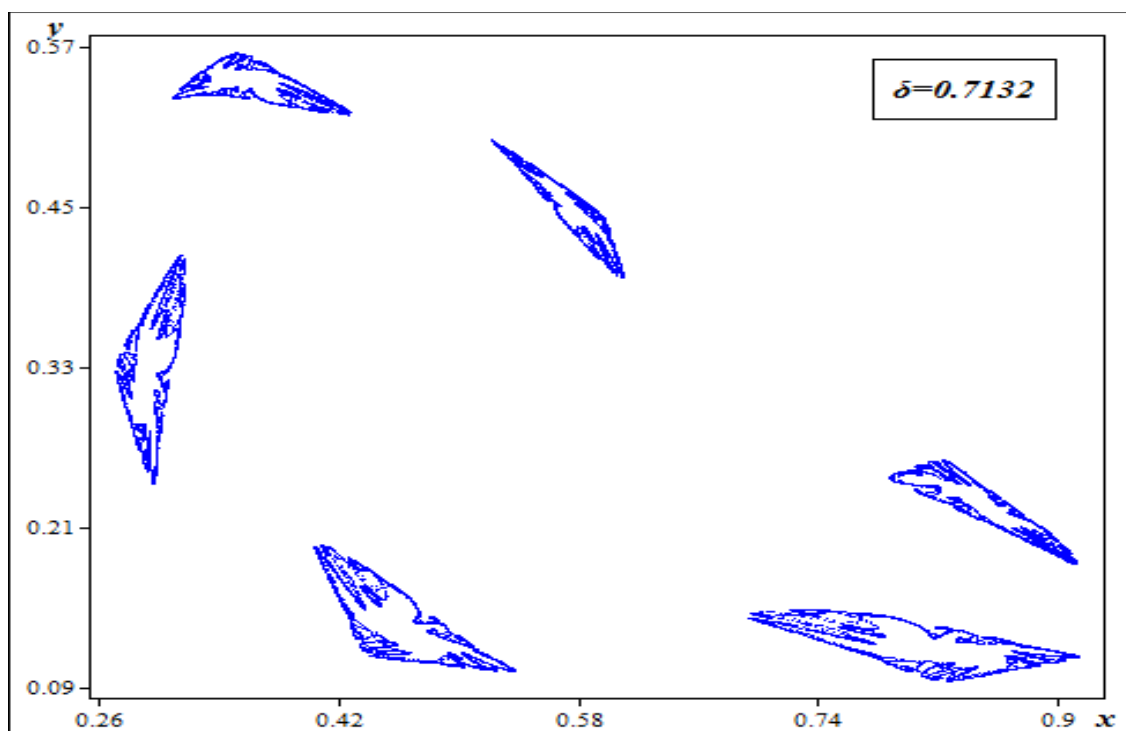


Σχήμα 4.12 Γράφημα φάσης για $\delta = 0,673$. Ακανόνιστη συμπεριφορά οριακού κύκλου.

Στη συνέχεια για την τιμή του δ ίση με 0,706 ο οριακός κύκλος εξαφανίζεται και εμφανίζεται μια τροχιά 6-περιόδων γύρω από τα σημεία που είχαμε την «φθορά» του αρχικού μας οριακού κύκλου (Σχ. 4.13). Όσο λοιπόν αυξάνουμε την τιμή του βήματος ($\delta = 0.7132$), η ευστάθεια του μοντέλου μας χάνεται και δημιουργούνται κάποιες χαστικές συμπεριφορές. Αρχικά παρατηρούμε ότι η τροχιά 6-περιόδων χάνει τη μορφή των οριακών κύκλων και μετατρέπεται σε 6 ακανόνιστα σχήματα (Σχ. 4.14).

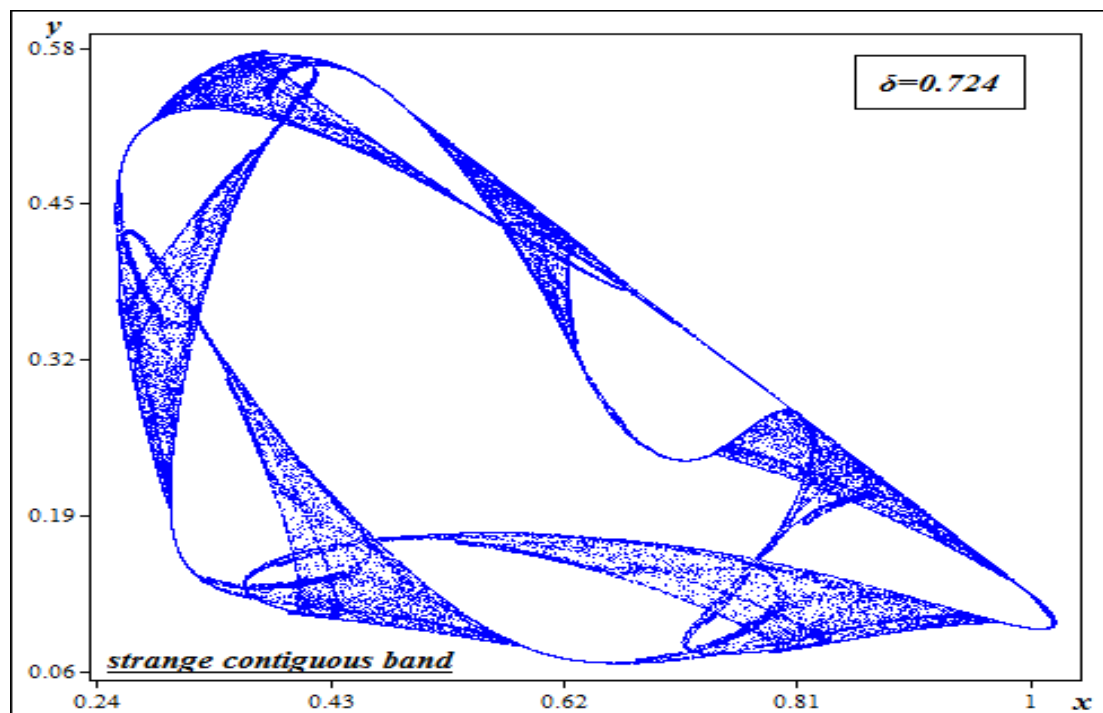


Σχήμα 4.13 Γράφημα φάσης για $\delta = 0,706$ (εμφάνιση περιοδικών τροχιών).



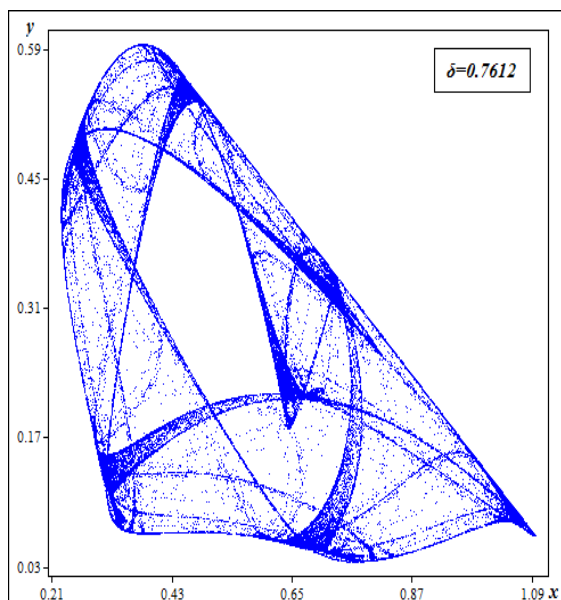
Σχήμα 4.14 Γράφημα φάσης για $\delta = 0,7132$ (εμφάνιση ακανόνιστης συμπεριφοράς σε κάθε έναν οριακό κύκλο).

Στη συνέχεια για $\delta = 0.724$, οι 6 ακανόνιστου σχήματος περιοχές ενώνονται και εμφανίζεται ένας παράξενος ελκυστής (Σχ. 4.15).

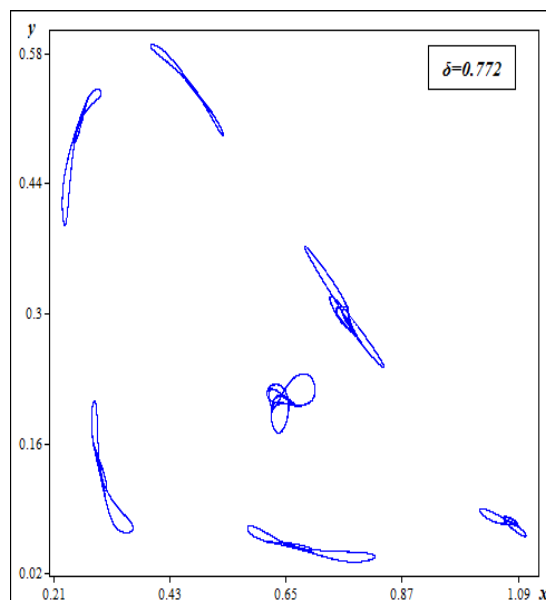


Σχήμα 4.15 Γράφημα φάσης για $\delta = 0,742$ (παράξενος ελκυστής).

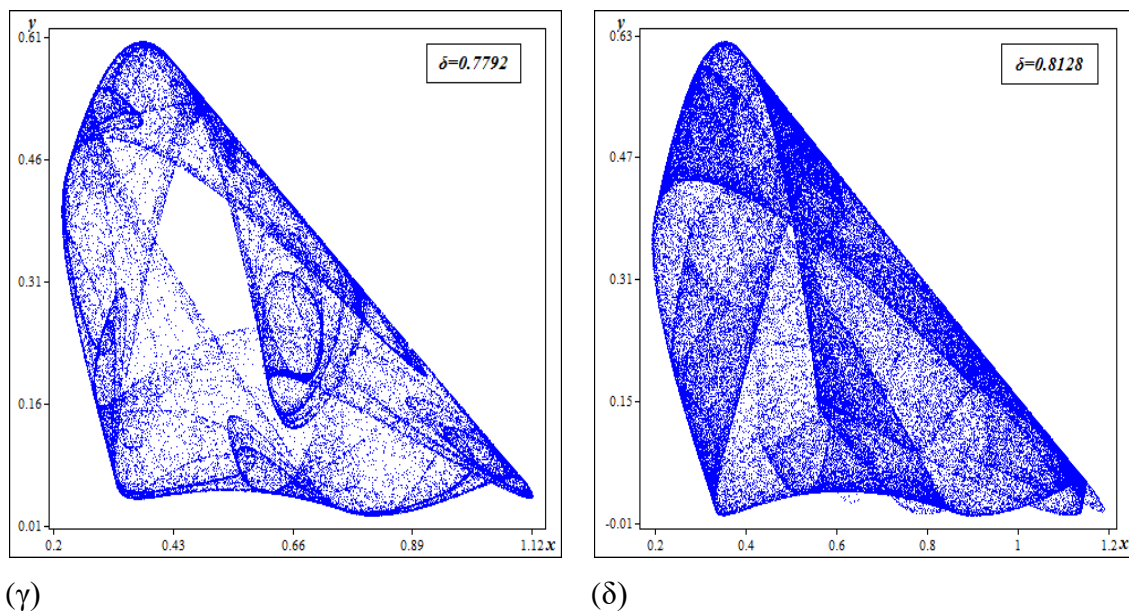
Καθώς η τιμή του δ πλησιάζει προς το 0,8128 η συμπεριφορά του μοντέλου τείνει στο απόλυτο χάος (Σχ. 4.16, α-δ).



(α)



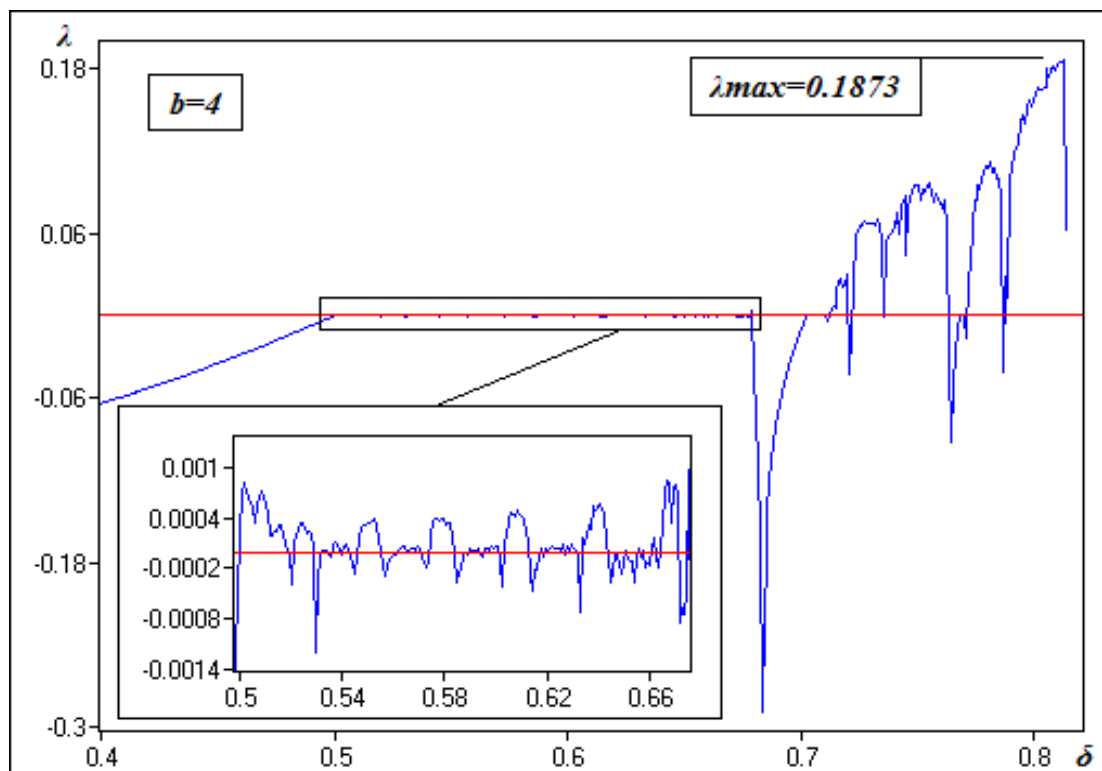
(β)



Σχήμα 4.16 Γράφημα φάσης για $\delta > 0,742$ (διαδοχικές εικόνες εξέλιξης της χαοτικής συμπεριφοράς του μοντέλου).

Η μελέτη του φάσματος των **εκθετών Lyapunov** είναι από τα πλέον χρήσιμα εργαλεία για να αποφανθούμε αν ένα δυναμικό σύστημα είναι χαοτικό ή όχι. Εξ ορισμού ένα ντετερμινιστικό δυναμικό σύστημα είναι χαοτικό, όταν έχει τουλάχιστον ένα θετικό εκθέτη Lyapunov. Ένα δυναμικό σύστημα n -διαστάσεων έχει n εκθέτες Lyapunov, που περιγράφουν την δράση της δυναμικής που προσδιορίζει την εξέλιξη των τροχιών στο χώρο των φάσεων. Οι εκθέτες Lyapunov εκφράζουν τον μέσο ρυθμό σύγκλισης ή απόκλισης δυο γειτονικών τροχιών στο χώρο των φάσεων. Θετικός εκθέτης Lyapunov συνεπάγεται εκθετική απόκλιση δυο γειτονικών τροχιών και άρα απώλεια ικανότητας προβλεψιμότητας μετά από μικρό χρονικό διάστημα. Όσο μεγαλύτερος είναι ο εκθέτης Lyapunov σε μια περιοχή ενός δυναμικού συστήματος, τόσο μικρότερη είναι η προβλεψιμότητα σε αυτή την περιοχή.

Οι μέγιστοι εκθέτες Lyapunov που αντιστοιχούν στο μοντέλο, εμφανίζονται ως ακολούθως: θέτοντας την μεταβλητή b ίση με 4 και αυξάνοντας το δ από 0,4 σε 0,82, παρατηρούμε στο Σχήμα 19, ότι ο εκθέτης Lyapunov είναι $\lambda_{\max} = 0,1873$ για την τιμή δ ίση με 0,8127. Για τιμές $0,5 < \delta < 0,68$ επιτυγχάνεται μια διακλάδωση Hopf. Για τιμές $\delta > 0,7$ έχουμε την εμφάνιση δεύτερης διακλάδωσης Hopf, που οδηγεί σε χάος. Τέλος για $\delta \approx 0,72$, $\delta \approx 0,73$, $\delta \approx 0,77$ & $\delta \approx 0,78$, οι περίοδοι που έχουν υποστεί διπλασιασμό περνούν σε χαοτική κατάσταση, καθώς η χαοτική συμπεριφορά μέσω της διακλάδωσης Hopf έχει αντικατασταθεί από κύκλους υψηλών περιόδων.



Σχήμα 4.17 Διάγραμμα Lyapunov για $b = 4$

4.4 Συμπεράσματα

Το διακριτού χρόνου μοντέλο θηρευτή-θηράματος (4.6) έχει σύνθετη δυναμική. Στην εργασία τους οι Liu & Xiao (2007) έδειξαν ότι το μοναδικό θετικό σταθερό σημείο του συστήματος (4.6) μπορεί να παρουσιάζει διακλάδωση διπλασιασμού περιόδου, καθώς και διακλάδωση Hopf. Παρόλα αυτά, το σύστημα (4.6) εμφανίζει πολύ ενδιαφέρουσα δυναμική συμπεριφορά, που περιλαμβάνει περιοδικές τροχιές 5-περιόδων, 6, 9, 10, 14, 18, 20 και 25-περιόδων, οριακό κύκλο και κατάσταση διπλασιασμού περιόδου. Περιλαμβάνει επίσης, ημιπεριοδικές τροχιές και χαοτικές περιοχές, οι οποίες μας δίνουν ως συμπέρασμα ότι τα θηράματα και οι θηρευτές μπορούν να συνυπάρχουν στις ευσταθείς τροχιές n -περιόδων, καθώς και στους οριακούς κύκλους.

5. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ – ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING – Η ΤΩΝ AGIZA ET AL. (2009)

5.1 Εισαγωγή

Στη παρόν κεφάλαιο θα ερευνήσουμε ένα δεύτερο μοντέλο διακριτού χρόνου θηρευτή – θηράματος, το οποίο είναι τύπου Holling-II. Για το συγκεκριμένο μοντέλο θα ακολουθήσουμε την ποσοτική ανάλυση του προηγούμενου κεφαλαίου, αναλύοντας την ύπαρξη και την σταθερότητα των σταθερών σημείων. Επίσης θα μελετήσουμε ένα νέο παράξενο ελκυστή και δούμε πώς επηρεάζει την σύνθετη δυναμική στην αλληλεπίδραση θηρευτή – θηράματος. Οι αριθμητικές προσομοιώσεις δείχνουν ότι το διακριτό μοντέλο παρουσιάζει περισσότερη δυναμική σε σχέση με ένα συνεχές μοντέλο. Αυτό σημαίνει ότι το παρόν μοντέλο θα είναι χαοτικό και σύνθετο.

Χαρακτηριστικά ο αριθμός ατόμων λείας που καταναλώνονται (N_a) αυξάνεται, αλλά η μέγιστη τιμή συνεχώς μειώνεται. Ένας τέτοιος τύπος λειτουργικής απόκρισης προτάθηκε από τον Holling (1965). Σε αυτή την περίπτωση ο συνολικός χρόνος περιλαμβάνει την σύλληψη, τη θανάτωση, την κατανάλωση, αλλά και την πέψη του θηράματος, με αποτέλεσμα να μειώνεται ο διαθέσιμος χρόνος του θηρευτή για την αναζήτηση της λείας του. Σύμφωνα λοιπόν με τον τύπο αυτό, με την αύξηση της πυκνότητας της λείας, αρχικά εμφανίζεται αύξηση της καταναλωθείσας λείας, όμως ο ρυθμός μειώνεται, καθώς ο θηρευτής χρησιμοποιεί όλο και μικρότερο ποσοστό από το διαθέσιμο χρόνο του για αναζήτηση επιπλέον λείας. Για την εκτίμηση του χρόνου αυτού της λειτουργικής απόκρισης χρησιμοποιείται η ακόλουθη εξίσωση:

$$T_s = T - T_h N_a \quad (5.1)$$

όπου T_s = ο χρόνος που καταναλώνεται από το θηρευτή για αναζήτηση της λείας (θήραμα),

T = ο συνολικός χρόνος έκθεσης της λείας στο θηρευτή,

T_h = ο χρόνος διαχείρισης της λείας.

Στον τύπο λειτουργικής απόκρισης (5.1), αυτό που μεταβάλλεται με την αύξηση της πυκνότητας της λείας, είναι το ποσοστό θνησιμότητας του θηράματος, το οποίο μειώνεται, ενώ ο ρυθμός επίθεσης του θηρευτή παραμένει σταθερός. Το μεγαλύτερο ποσοστό θνησιμότητας του θηράματος καταγράφεται στις χαμηλές πυκνότητες θηρευτή.

Ο Holling (1965) εξέφρασε μια άλλη εξίσωση που περιγράφει τον τύπο αυτό λειτουργικής απόκρισης και μας δίνει τον αριθμό των ατόμων θηρευτή που καταναλώνονται σε διάφορες πυκνότητες. Ο τύπος, ο οποίος χρησιμοποιείται ευρέως πλέον, έχει την ακόλουθη μορφή:

$$N_a = \frac{aNT}{1+aNT_h} \quad (5.2)$$

Σύμφωνα με την εξίσωση αυτή, η μέγιστη τιμή του N_a , όπου καταλήγει ασυμπτωτικά η καμπύλη, ισούται με το πηλίκο T/T_h όπως αναφέρθηκε. Το σημείο αυτό εκφράζεται και ως η κατάσταση κορεσμού του θηρευτή, το σημείο δηλαδή όπου οριζοντιώνεται η καμπύλη. Οποιαδήποτε περαιτέρω αύξηση της πυκνότητας του θηράματος δεν επιφέρει ανάλογη αύξηση κατανάλωσης. Η απόκριση αυτής της κατηγορίας παρατηρείται κυρίως σε παρασιτοειδή και άλλους ασπόνδυλους θηρευτές.

5.2 Περιγραφή του μοντέλου

Το κλασικό σύστημα θηρευτή – θηράματος πάντα εμφανίζεται με την παρακάτω μορφή:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= xq(x) - ay p(x) \\ \dot{y} &= (p(x) - b)y \\ x(0), y(0) &> 0 \end{aligned} \quad (5.3)$$

όπου x, y αντιπροσωπεύουν την πυκνότητα θηράματος και θηρευτή αντίστοιχα, $p(x)$ είναι η λειτουργική απόκριση θηρευτή και $a, \beta > 0$ είναι η φθορά και το ποσοστό θανάτου των αρπακτικών αντίστοιχα. Αν $p(x) = \frac{mx}{1+\varepsilon x}$, $q(x) = ax(1-x)$, τότε η εξίσωση (5.3) μετατρέπεται

στο ακόλουθο γνωστό μοντέλο θηρευτή – θηράματος τύπου Holling-II:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax(1-x) - a \frac{mxy}{1+\varepsilon x} \\ \dot{y} &= \frac{mx}{1+\varepsilon x} - b y \end{aligned} \quad (5.4)$$

όπου a, m και ε είναι θετικές παράμετροι, που αντιπροσωπεύουν την εσωτερική παράμετρο ανάπτυξης του θηράματος, την παράμετρο ημικορεσμού και τον περιορισμό της ταχύτητας αύξησης του πληθυσμού θηρευτών εξαιτίας της αύξησης του αριθμού των θηραμάτων, αντίστοιχα. Το μοντέλο (5.4) έχει μελετηθεί από πολλούς ερευνητές, και αποδείχθηκε ότι η δυναμική περιλαμβάνει μόνο ευσταθή ισορροπία ή οριακούς κύκλους.

Ένας άλλος πιθανός τρόπος για να καταλάβουμε το σύνθετο πρόβλημα ανταγωνισμού μεταξύ δύο αλληλεπιδρώντων ειδών είναι η χρησιμοποίηση διακριτών μοντέλων. Στην παρούσα φάση θα μελετήσουμε την δυναμική ενός διακριτού μοντέλου θηρευτή – θηράματος τύπου Holling – II, το οποίο έχει τις παρακάτω δύο εξισώσεις διαφορών:

$$T : \begin{cases} x_{n+1} = ax_n(1-x_n) - \frac{bx_n y_n}{1+\varepsilon x_n} \\ y_{n+1} = \frac{dx_n y_n}{1+\varepsilon x_n} \end{cases} \quad (5.5)$$

όπου a, b, c και d είναι θετικές παράμετροι.

5.3 Τα σταθερά σημεία και η ευστάθειά τους

Επιλύοντας το παραπάνω αλγεβρικό σύστημα (5.5), διαπιστώνουμε ότι υπάρχουν τρία μη αρνητικά σταθερά σημεία:

- a) $E_0: (x^*, y^*) = (0, 0) \rightarrow$ η αρχή των αξόνων
- b) $E_1: (x^*, y^*) = \left(\frac{a-1}{a}, 0\right) \rightarrow$ το σημείο ισορροπίας βρίσκεται επί του άξονα x και υπάρχει για $a > 1$, αφού παράλληλα υπάρχει απουσία του θηρευτή ($y = 0$).

c) $E_2: (x^*, y^*) = \left(\frac{1}{\varepsilon-d}, -\frac{(a-1)d\varepsilon+(1-a)d^2+ad}{b\varepsilon^2-2bd\varepsilon+bd^2}\right) \rightarrow$ για $d > \varepsilon + \frac{a}{a-1}$

Για την ανάλυση της συμπεριφοράς του κάθε σταθερού σημείου θα γίνει χρήση της μεθόδου Ιακωβιανού Πινάκα (Jacobian matrix). Ο Ιακωβιανός πίνακας της εξίσωσης (5.5) δίνεται από:

$$J(x, y) = \begin{bmatrix} \frac{\partial x_{n+1}}{\partial x_n} & \frac{\partial x_{n+1}}{\partial y_n} & \frac{\partial x_{n+1}}{\partial \varepsilon} \\ \frac{\partial y_{n+1}}{\partial x_n} & \frac{\partial y_{n+1}}{\partial y_n} & \frac{\partial y_{n+1}}{\partial \varepsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a(1-2x) - \frac{by}{(1+\varepsilon x)^2} & -\frac{bx}{1+\varepsilon x} & \frac{bx}{(1+\varepsilon x)^2} \\ \frac{by}{(1+\varepsilon x)^2} & \frac{dx}{1+\varepsilon x} & -\frac{dxy}{(1+\varepsilon x)^2} \end{bmatrix}$$

Η χαρακτηριστική εξίσωση του Ιακωβιανού πίνακα μπορεί να γραφτεί ως εξής:

$$\lambda^2 - Tr\lambda + Det = 0$$

όπου Tr είναι το ίχνος και Det η διακρίνουσα του Ιακωβιανού πίνακα $J(x, y)$, που υπολογίζονται ως εξής:

$$Tr(J) = a(1-2x) + \frac{dx}{\varepsilon x + 1} - \frac{by}{(\varepsilon x + 1)^2}$$

$$Det(J) = \frac{adx(1-2x) - \frac{bxy}{(\varepsilon x + 1)^2}}{\varepsilon x + 1} + \frac{bxy}{(\varepsilon x + 1)^3} - \frac{adx(1-2x)(\varepsilon x + 1)^2 - bdx}{(\varepsilon x + 1)^3} + \frac{bdxy}{(\varepsilon x + 1)^3} = \frac{adx(1-2x)}{(\varepsilon x + 1)}$$

Αν $Det(J) < 1$, τότε έχουμε ένα δυναμικό σύστημα με απώλεια ενέργειας. Σε τέτοια συστήματα μπορεί να υπάρχουν ελκυστές που να δεσμεύουν όλες τις τροχιές που πλησιάζουν

στη περιοχή έλξης τους. Ενώ αν $\text{Det}(J) = 1$, τότε το σύστημα είναι συντηρητικό (δηλαδή χωρίς απώλεια ενέργειας).

Ο Ιακωβιανός πίνακας υπολογιζόμενος στο σημείο $E_0: (x^*, y^*) = (0, 0)$ είναι:

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Ως εκ τούτου οι ιδιοτιμές του παραπάνω πίνακα είναι: $\lambda_1 = a$ και $\lambda_2 = 0$.

- Αν $a < 1$, τότε το σημείο ισορροπίας E_0 είναι ελκυστής.
- Αν $a > 1$, τότε το σημείο ισορροπίας E_0 είναι σαγματικό.
- Αν $a = 1$, τότε το σημείο ισορροπίας E_0 είναι μη υπερβολικό.

Ο Ιακωβιανός πίνακας στο σημείο $E_1: (x^*, y^*) = \left(\frac{a-1}{a}, 0\right)$ είναι:

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} 2-a & \frac{-b(1-a)}{a+\varepsilon(a-1)} \\ 0 & \frac{d(a-1)}{a+\varepsilon(a-1)} \end{bmatrix}$$

Οι ιδιοτιμές του παραπάνω πίνακα είναι: $\lambda_1 = \frac{d(a-1)}{a+\varepsilon(a-1)}$ και $\lambda_2 = 2-a$.

- i) Αν $1 < a < 3$ και $d < \frac{a+\varepsilon(a-1)}{a-1}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_1 είναι ελκυστής.
- ii) Αν $a > 3$ και $d > \frac{a+\varepsilon(a-1)}{a-1}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_1 είναι απωθητής.
- iii) Αν $a = 3$ και $d = \frac{a+\varepsilon(a-1)}{a-1}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_1 είναι μη-υπερβολικό.

Ο Ιακωβιανός πίνακας του σημείου $E_2: (x^*, y^*) = \left(\frac{1}{\varepsilon-d}, -\frac{(a-1)d\varepsilon + (1-a)d^2 + ad}{b\varepsilon^2 - 2bd\varepsilon + bd^2}\right)$ είναι :

$$J(E_2) = \begin{bmatrix} a\left(1 - \frac{2}{d-\varepsilon}\right) - \frac{d-\varepsilon}{d} & \frac{1}{d-\varepsilon} & -\frac{b}{d} \\ \frac{d-\varepsilon}{d} & a\left(1 - \frac{1}{d-\varepsilon}\right) - 1 & 1 \end{bmatrix}$$



i) Αν $a > \frac{(3d-\varepsilon)(d-\varepsilon)}{(d-\varepsilon)(2d-\varepsilon)-2d(d-\varepsilon-2)}$ και $a < \frac{d-\varepsilon}{d-\varepsilon-2}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_2

είναι ελκυστής.

ii) Αν $a < \frac{(3d-\varepsilon)(d-\varepsilon)}{(d-\varepsilon)(2d-\varepsilon)-2d(d-\varepsilon-2)}$ και $a > \frac{d-\varepsilon}{d-\varepsilon-2}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_2

είναι απωθητής.

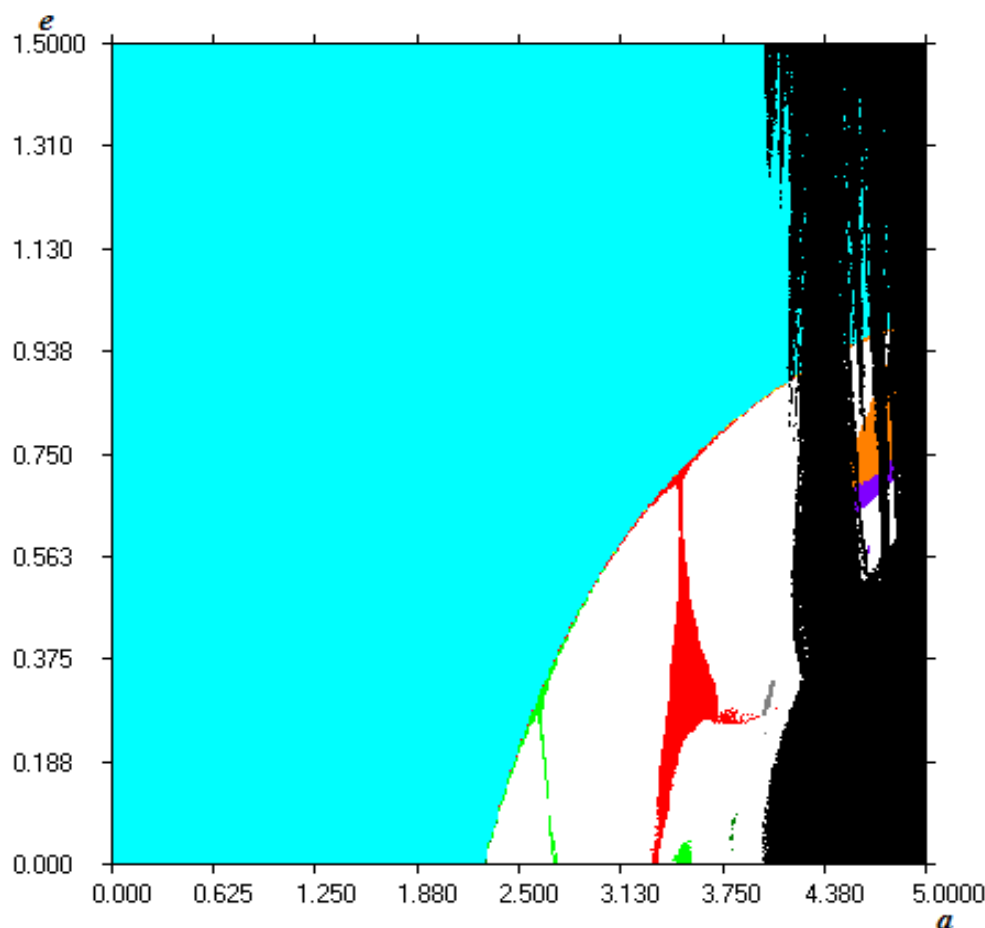
iii) Αν $a = \frac{(3d-\varepsilon)(d-\varepsilon)}{(d-\varepsilon)(2d-\varepsilon)-2d(d-\varepsilon-2)}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_2 είναι μη -

υπερβολικό.

iv) Αν $a < \frac{(3d-\varepsilon)(d-\varepsilon)}{(d-\varepsilon)(2d-\varepsilon)-2d(d-\varepsilon-2)}$, τότε το σημείο ισορροπίας E_2 είναι σαγματικό.

5.4 Μελέτη της πολυπλοκότητας του μοντέλου με τη βοήθεια των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας και των φασικών διαγραμμάτων

Όπως και στο προηγούμενο μοντέλο τύπου Holling-I, έτσι και σε αυτό θα βασιστούμε για την μελέτη του δυναμικού συστήματος στην κατασκευή των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας, των διαγραμμάτων Lyapunov και των φασικών διαγραμμάτων. Οι χρωματικές ζώνες έχουν την ίδια ερμηνεία με το προηγούμενο μοντέλο και δίνονται στον Πίνακα 1.



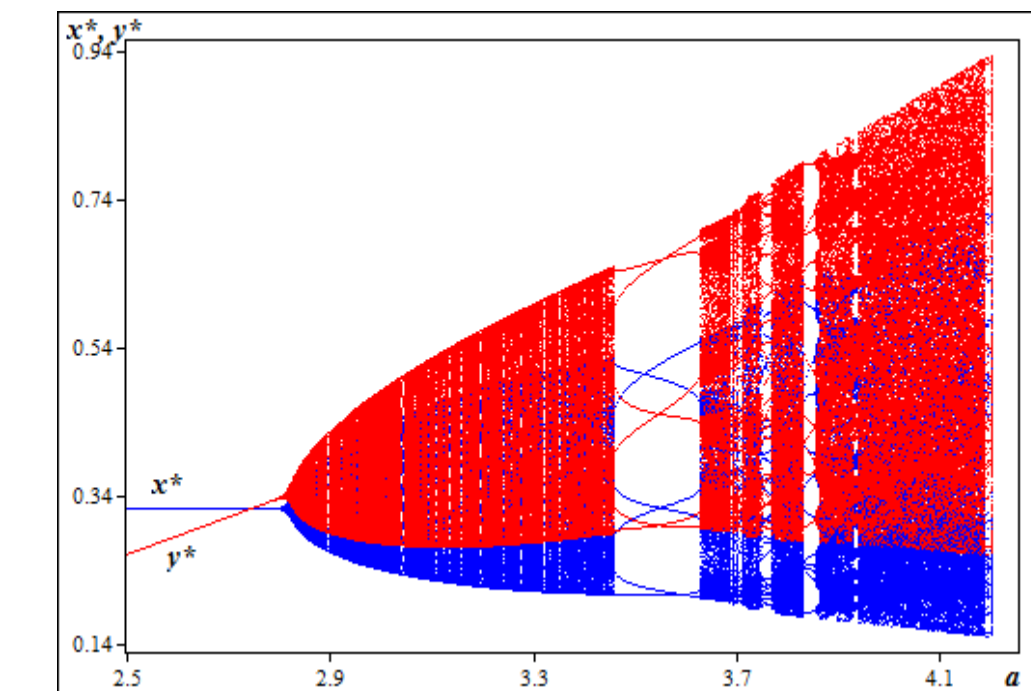
Σχήμα 5.1 Διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για ϵ , a .

Στο παραπάνω Σχήμα 5.1, βλέπουμε ότι το διάγραμμα κυριαρχείται από μια μεγάλη γαλάζια περιοχή. Αυτό σημαίνει ότι για όλες αυτές τις τιμές των δύο παραμέτρων που μεταβάλλουμε (a και ϵ), υπάρχει ελκυστής και το σημείο ισορροπίας είναι 1-περιόδου.

Στο κάτω δεξιά μέρος του διαγράμματος όμως έχουμε διάφορες σημαντικές περιοχές. Στα δεξιά της γαλάζιας περιοχής υπάρχει μια λευκή περιοχή μη-περιοδικότητας, η οποία διασχίζεται από δύο (εμφανείς) περιοχές ελκυστικών σημείων 6 και 7-περιόδων (ανοιχτό πράσινο και κόκκινο χρώμα αντίστοιχα). Τέλος, στην δεξιά πλευρά για τιμές του $a > 4$, εμφανίζεται η μαύρη περιοχή μη ρεαλιστικών τιμών. Καθώς το ϵ μειώνεται ο πληθυσμός των θηραμάτων αυξάνεται. Αυτό σημαίνει ότι όταν ο αριθμός των θηραμάτων είναι μικρός και έχουμε αυξημένο ποσοστό γεννήσεων του (δηλαδή μεγάλες τιμές του a), τότε εμφανίζεται μια μη περιοδική συμπεριφορά στο σύστημα (λευκή περιοχή).

Ας επιχειρήσουμε να κατασκευάσουμε το **διάγραμμα διακλάδωσης**. Αρχικά παίρνουμε την παράμετρο ϵ σταθερή, δίνοντας μια μικρή τιμή και αυξάνουμε το a , έτσι ώστε να δούμε την αντίδραση του συστήματος σε μικρούς πληθυσμούς θηραμάτων, όταν υπάρχει αύξηση

γεννητικότητας. Έτσι, ορίζουμε την τιμή του $\varepsilon = 0,4$ και μεταβάλλουμε την τιμή της παραμέτρου a από 2,5 σε 4,25 σταδιακά (Σχ. 5.2).

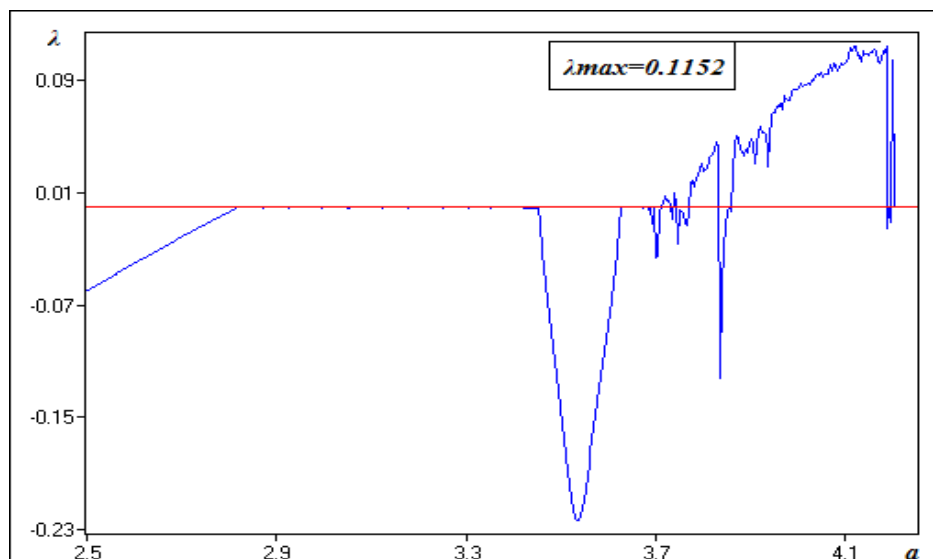


Σχήμα 5.2 Διάγραμμα διακλάδωσης για a (2,5 → 4,25).

Στο παραπάνω (Σχ. 5.2) γράφημα παρατηρούμε ότι καθώς αυξάνουμε το a έχουμε τρεις χαρακτηριστικές περιπτώσεις, οι οποίες είναι αποτέλεσμα της κατάστασης που δημιουργείται στο σύστημα και εξαρτάται από το μέγεθος της τιμής του a σε σχέση με την τιμή του d .

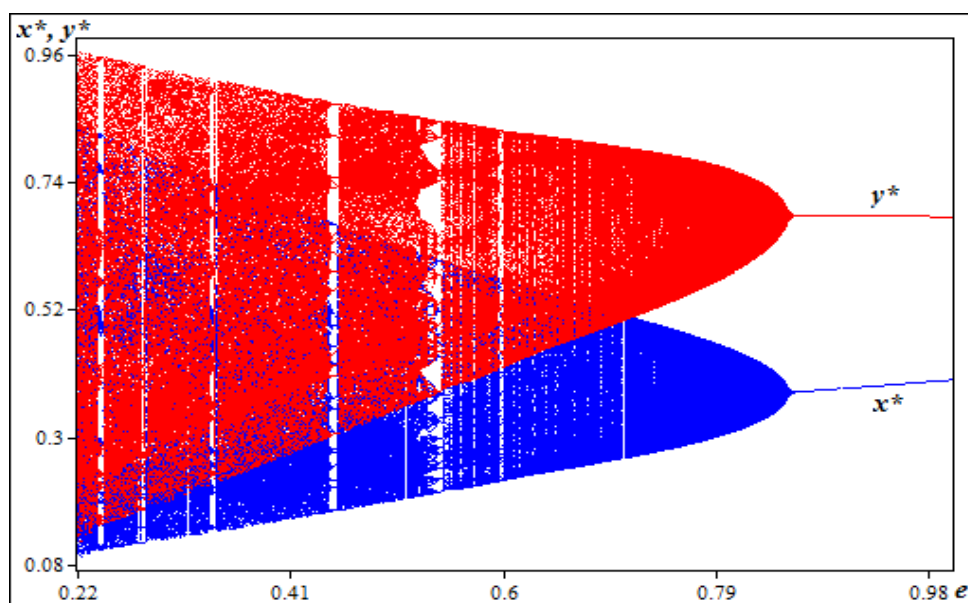
- Στην περιοχή $2,8 < a < 3,4$ εμφανίζεται διακλάδωση Hopf (ημι-περιοδικότητα) για $a < d$.
- Στην περιοχή $3,4 < a < 3,63$ εμφανίζεται κανονικότητα με κύκλο 6-περιόδων.
- Στην περιοχή $3,63 < a < 4,25$ εμφανίζεται και πάλι διακλάδωση Hopf που οδηγείται σε χάος. Η αλληλεπίδραση θηράματος-θηρευτή γίνεται πιο χαοτική, καθώς το a αυξάνεται ($a > d$).

Στο διάγραμμα του εκθέτη Lyapunov (Σχ. 5.3), παρατηρούμε την μεταβολή του εκθέτη καθώς το a αυξάνεται από 2,5 σε 4,25. Για την τιμή $a = 4,1862$ έχουμε την μέγιστη τιμή του εκθέτη, $\lambda_{\max} = 0,1152$. Για αυτή την τιμή της παραμέτρου η αλληλεπίδραση του θηρευτή με το θήραμα είναι η πιο χαοτική και η λιγότερο προβλέψιμη.



Σχήμα 5.3 Διάγραμμα εκθέτη Lyapunov για a ($2,5 \rightarrow 4,25$).

Στη συνέχεια θα επαναλάβουμε την ίδια διαδικασία με την διαφορά ότι θα μελετήσουμε τώρα την συμπεριφορά του συστήματος, διατηρώντας σταθερή την παράμετρο a στην τιμή 4,1 και μεταβάλλοντας την τιμή της παραμέτρου ε με σταδιακή μείωση από την αρχική τιμή 1 έως το 0,22 (Σχ. 5.4).

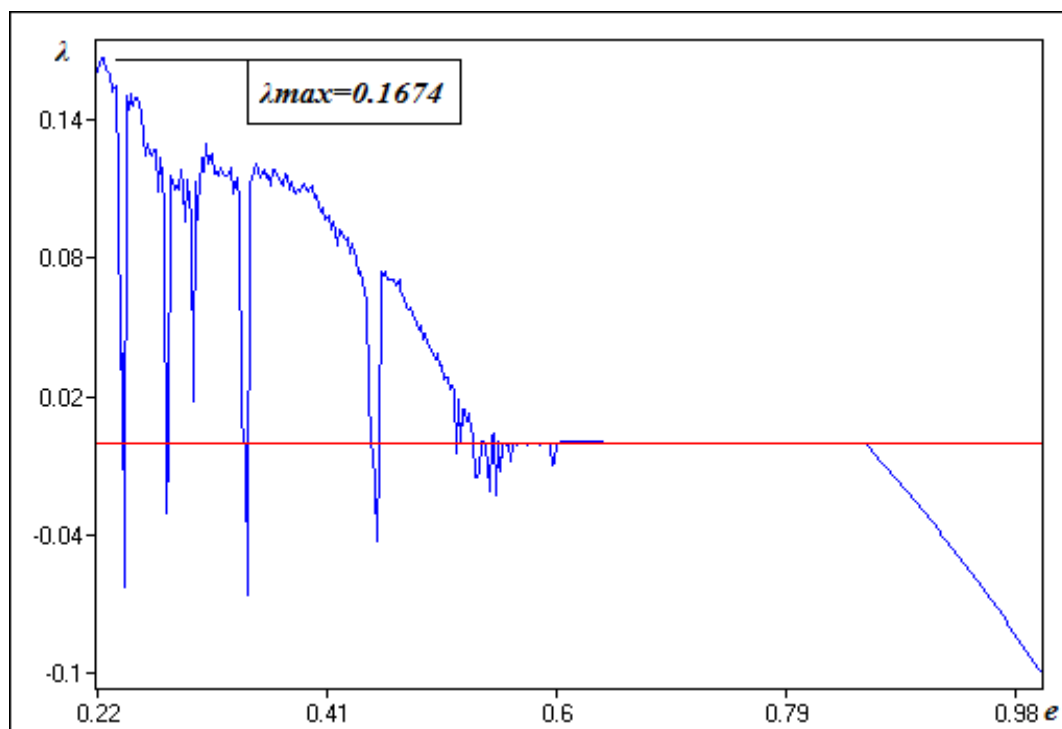


Σχήμα 5.4 Διάγραμμα διακλάδωσης για $a = 4,1$ και ε ($1 \rightarrow 0,22$).

Στο παραπάνω γράφημα (Σχ. 5.4) παρατηρούμε ότι κατά την μείωση του ε έχουμε δυο περιπτώσεις:

- Στην περιοχή $0,55 < \varepsilon < 0,86$ εμφανίζονται διαδοχικές διακλαδώσεις Hopf.
- Στην περιοχή $0,22 < \varepsilon < 0,55$ εμφανίζεται διακλάδωση Hopf που τείνει σε χαοτική συμπεριφορά.

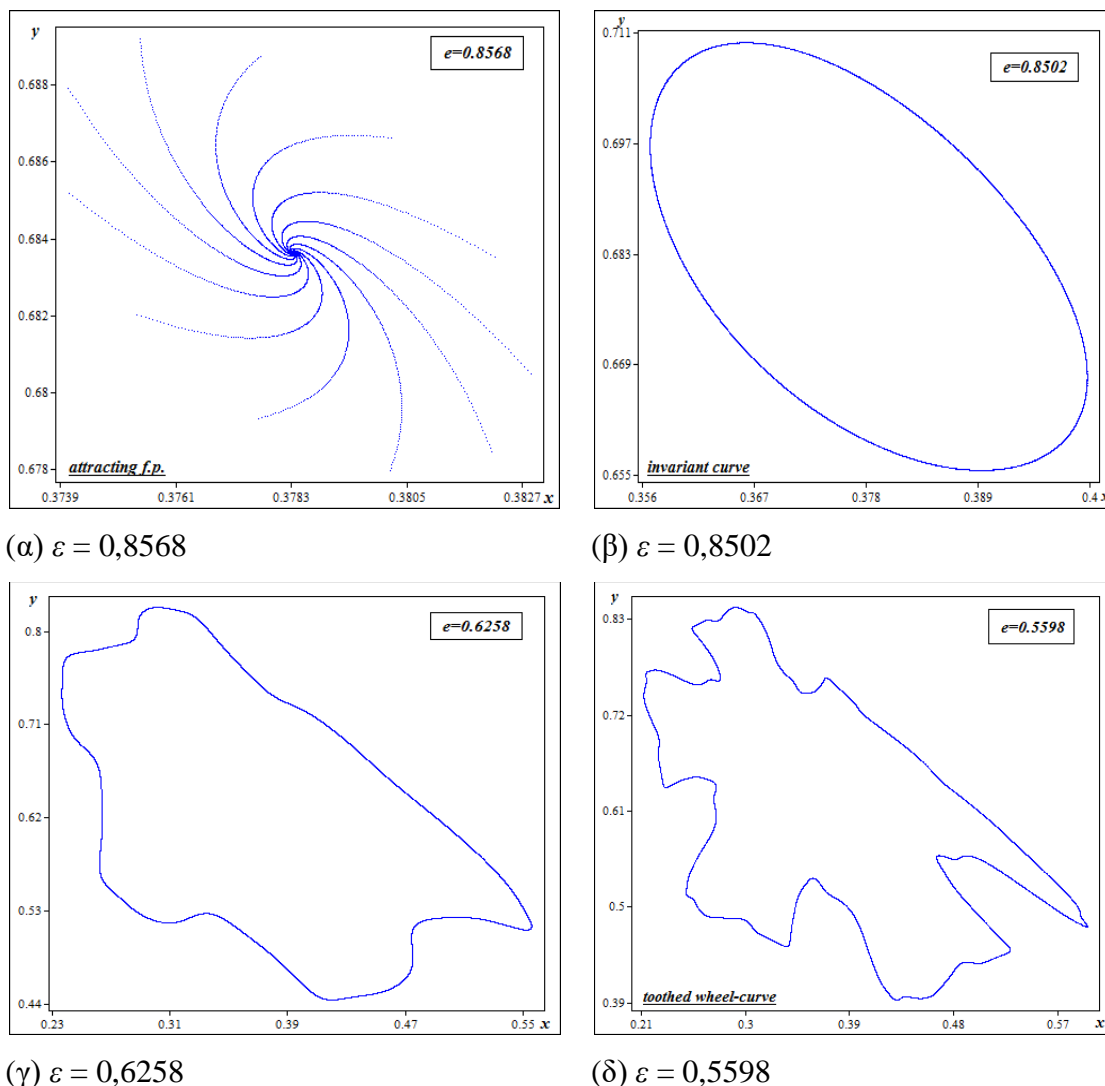
Στο αντίστοιχο διάγραμμα του εκθέτη **Lyapunov**, καθώς το ε μειώνεται από 1 σε 0,22 παρατηρούμε ότι ο εκθέτης ξεκινά με αρνητικές τιμές, που αντιστοιχούν σε ευσταθή σημεία ισορροπίας. Στην πιο μικρή τιμή του $\varepsilon = 0,2235$ έχουμε την μέγιστη τιμή του εκθέτη, που είναι $\lambda_{\max} = 0,1674$. Με αλλά λόγια για την τιμή αυτή έχουμε περιορισμό του αριθμού των θηραμάτων, καθώς αυξάνεται ο ρυθμός ανάπτυξης των θηρευτών και δημιουργία χασοτικής συμπεριφοράς (Σχ. 5.5)



Σχήμα 5.5 Διάγραμμα εκθέτη Lyapunov με ε ($1 \rightarrow 0,22$).

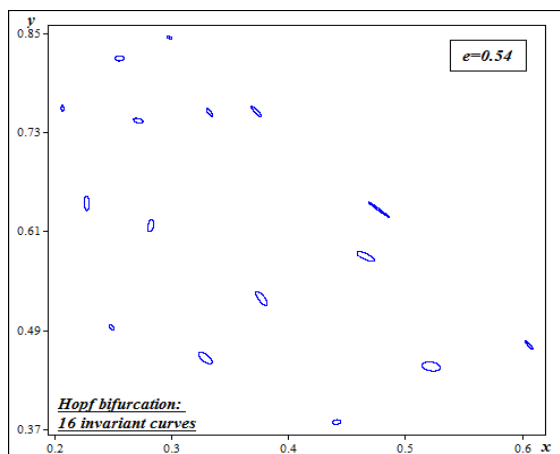
Ας παρακολουθήσουμε τι συμβαίνει στον φασικό χώρο του δυναμικού μας συστήματος, με τη βοήθεια των διαγραμμάτων φάσεων. Θα μελετήσουμε την συμπεριφορά του μοντέλου καθώς μειώνουμε την τιμή της παραμέτρου ε . Οι υπόλοιπες τιμές των παραμέτρων παραμένουν σταθερές ως εξής: $a = 4,1$, $b = 3$, $d = 3,5$.

Ένα ελκυστικό σημείο ισορροπίας με τη μορφή σπείρας εμφανίζεται για $\varepsilon = 0,8568$, όπως παρουσιάζεται στο Σχήμα 5.6α, με $(x^*, y^*) = (0,3783, 0,6839)$. Μειώνοντας το ε από 0,8568 σε 0,8502 παρατηρούμε ότι το σταθερό σημείο μέσω μιας διακλάδωσης Hopf (όπως περιγράψαμε ανωτέρω) δίνει την θέση του σε ένα οριακό κύκλο γύρω από το σημείο ισορροπίας (Σχ. 5.6β). Αν μειώσουμε την τιμή του ε σε 0,6258, μπορούμε να δούμε ότι ο οριακός κύκλος συρρικνώνεται και παρουσιάζει ένα ακανόνιστο σχήμα (Σχ. 5.6γ, δ).

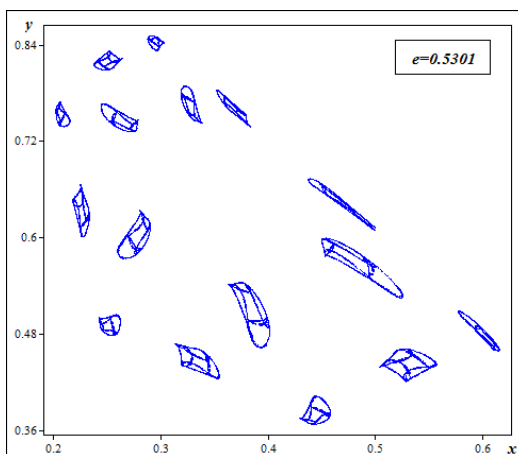


Σχήμα 5.6 Διαγράμματα φάσης για $0,5598 \leq \varepsilon \leq 0,8568$.

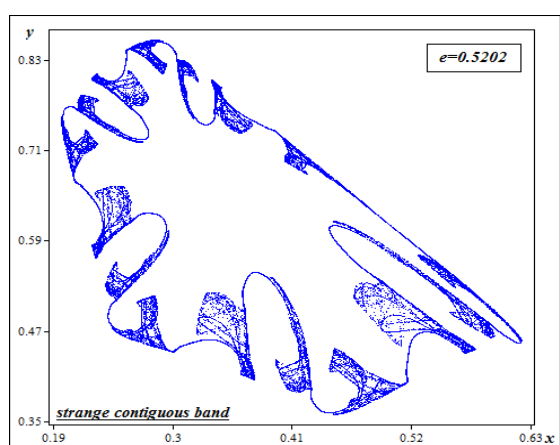
Το Σχήμα 5.7α μας παρουσιάζει ένα σύνολο οριακών κύκλων 16-περιόδων για $\varepsilon = 0,54$. Οι συγκεκριμένοι κύκλοι για $\varepsilon = 0,5301$ εμφανίζουν μια πολύπλοκη δομή fractal, όπου η δυναμική είναι χαοτική (Σχ. 5.7β). Αν συνεχίσουμε και μειώνουμε την τιμή του ε , τότε ένας παράξενος ελκυστής εμφανίζεται στο διάγραμμα φάσης για $\varepsilon = 0,5202$ (Σχ. 5.7γ). Για $\varepsilon = 0,5037$ (Σχ. 5.7δ) ο παράξενος ελκυστής αποκτά πιο πολύπλοκη fractal δομή.



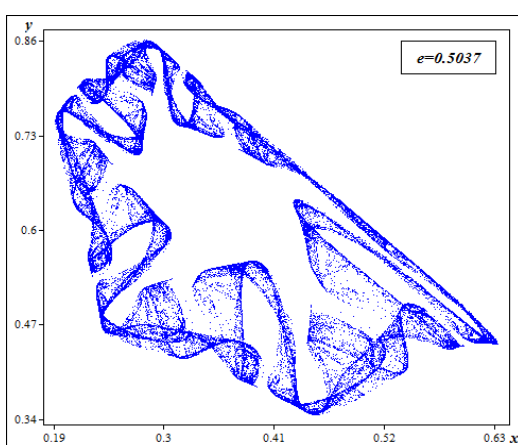
(α) $\varepsilon = 0,54$



(β) $\varepsilon = 0,5301$



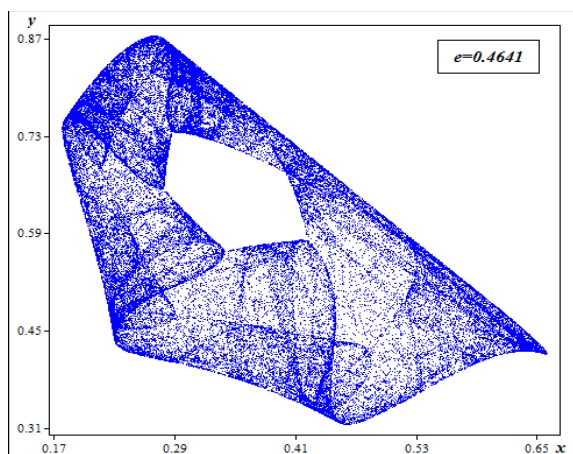
(γ) $\varepsilon = 0,5202$



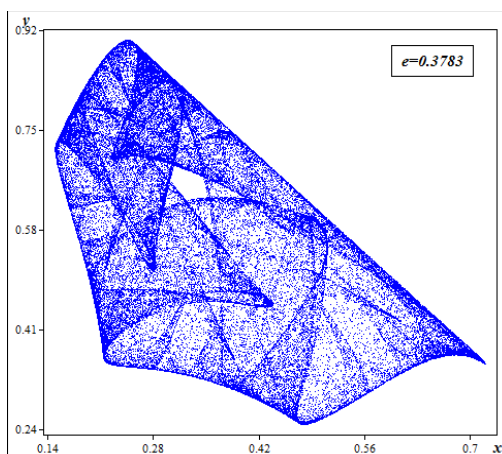
(δ) $\varepsilon = 0,5037$

Σχήμα 5.7 Διαγράμματα φάσης για $0,5037 \leq \varepsilon \leq 0,54$.

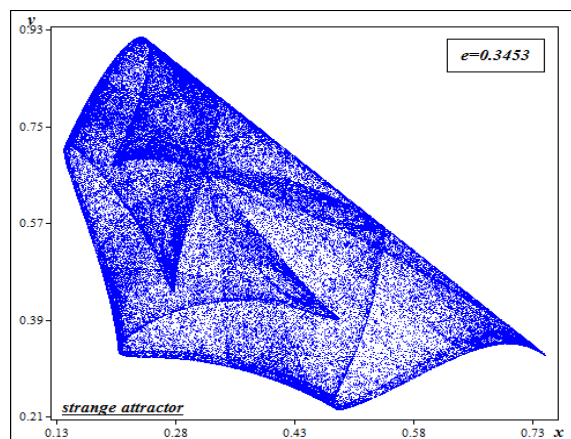
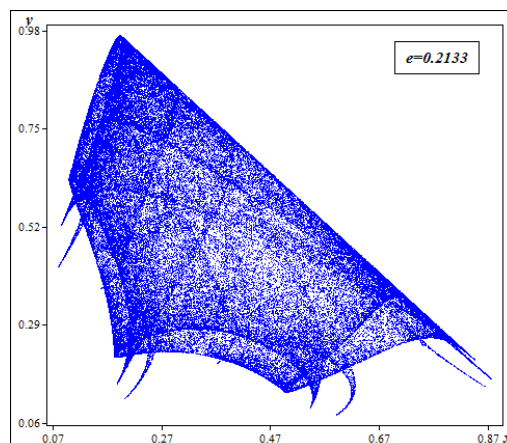
Η περαιτέρω μείωση του ε οδηγεί σε μια ακόμη πιο πολύπλοκη μορφή παράξενου ελκυστή (Σχ. 5.8, α – δ).



(α) $\varepsilon = 0,4641$



(β) $\varepsilon = 0,3783$

(γ) $\varepsilon = 0,3453$ (δ) $\varepsilon = 0,2133$

Σχήμα 5.8 Διαγράμματα φάσης για $0,2133 \leq \varepsilon \leq 0,4641$.

5.5 Συμπεράσματα

Το μοντέλο θηρευτή – θηράματος τύπου Holling-II διερευνήθηκε με την χρήση των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, διαγραμμάτων διακλάδωσης, διαγραμμάτων εκθέτη Lyapunov και των διαγραμμάτων φάσης και βρέθηκε ότι παρουσιάζει έντονη χαοτική δυναμική. Κάτω από τις συγκεκριμένες συνθήκες των παραμέτρων, τα σταθερά σημεία του δυναμικού συστήματος εισάγουν διακλαδώσεις Hopf. Η πιθανή χαοτική δυναμική σε πληθυσμιακά δεδομένα παραμένει μια σημαντική πρόκληση σε οικολογικές μελέτες. Αυτό θα μπορούσε να είναι πολύ χρήσιμο για τους βιολόγους που ασχολούνται με διακριτού χρόνου μοντέλα θηρευτή – θηράματος.

6. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ – ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING – III ΤΩΝ HE & LAI (2011)

6.1 Εισαγωγή

Είναι γνωστό ότι τα δυναμικά συστήματα με απλή δυναμική συμπεριφορά σε περίπτωση σταθερής παραμέτρου εμφανίζουν μια σύνθετη συμπεριφορά όπως το χάος, όταν διαταράσσονται περιοδικά.

Με αυτό το φαινόμενο έχουν ασχοληθεί αρκετοί μελετητές από τους οποίους οι He και Lai (2011) επικεντρώθηκαν με τις μελέτες τους πάνω στα φαινόμενα πληθυσμιακής εξέλιξης και ασχολήθηκαν κυρίως με την δημιουργία και ανάλυση μοντέλων Lotka-Volterra τύπου θηρευτή – θηράματος κάνοντας χρήση της θεωρίας του Holling. Το μοντέλο αυτό μοιάζει αρκετά με την λειτουργική απόκριση τύπου II και η διαφορά τους έγκειται στο γεγονός ότι αρχικά το ποσοστό της καταναλωθείσας λείας είναι μικρό και αυξάνεται σταδιακά έως ότου σταθεροποιηθεί. Κατά τη σχηματική απεικόνιση του τύπου αυτού λειτουργικής απόκρισης, καταγράφεται μία σιγμοειδής καμπύλη προς τους άξονες συμμετρίας. Το σημείο στο οποίο θα σταθεροποιηθεί ο ρυθμός επίθεσης και κατανάλωσης του αρπαχτικού (θηρευτής), εξαρτάται από την πυκνότητα λείας (θήραμα), δηλαδή η συμπεριφορά του θηρευτή επηρεάζεται σημαντικά από την πυκνότητα λείας στην οποία εκτίθεται.

Παρακάτω θα κάνουμε διερεύνηση στην έκδοση λειτουργικής απόκρισης σε ένα διακριτού χρόνου δυναμικό σύστημα, χρησιμοποιώντας την θεωρία διακλάδωσης, το οποίο διαθέτει **διακλάδωση flip** και **διακλάδωση Neimark-Sacker**⁴.

6.2 Παρουσίαση του μοντέλου των He & Lai

Οι He & Lai (2011) θεώρησαν ένα σύστημα Lotka-Volterra τύπου θηρευτή – θηράματος της μορφής:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x[r - \frac{x}{K} - \frac{axy}{x^2 + b^2}] \\ \frac{dy}{dt} &= sy - \frac{hy}{x} \end{aligned} \quad (6.1)$$

όπου με x και y χαρακτηρίζεται η πυκνότητα των θηραμάτων και των θηρευτών αντίστοιχα, r , a , β , s , h είναι θετικές σταθερές και K είναι η σταθερά φέρουσας ικανότητας του θηράματος (x),

⁴ Neimark - Sacker: το σημείο ισορροπίας διακλαδίζεται σε κύκλο και συμβαίνει όταν ένα ζεύγος μιγαδικών ιδιοτιμών περνάει την περιφέρεια του μοναδιαίου κύκλου στο μιγαδικό επίπεδο.

όταν το πλήθος του θηρευτή (y) είναι ίσο με 0. Σύμφωνα με την λειτουργική απόκριση του τύπου Holling – III, το αρπακτικό ζώο καταναλώνει το θήραμα (λεία) και μεγαλώνει με το εγγενή ποσοστό (s) και τη φέρουσα ικανότητα, που είναι ανάλογη προς το πληθυσμιακό μέγεθος του θηράματος.

Το σύστημα (6.1) μπορούμε να το μετατρέψουμε σε διακριτού χρόνου σύστημα θηρευτή-θήραμα ως εξής:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + dx_n \left[r - \frac{x_n}{K} - \frac{ax_n y_n}{x_n^2 + b^2} \right] \\ y_{n+1} &= y_n + dsy_n \left[1 - \frac{hy_n}{x_n} \right] \end{aligned} \quad (6.2)$$

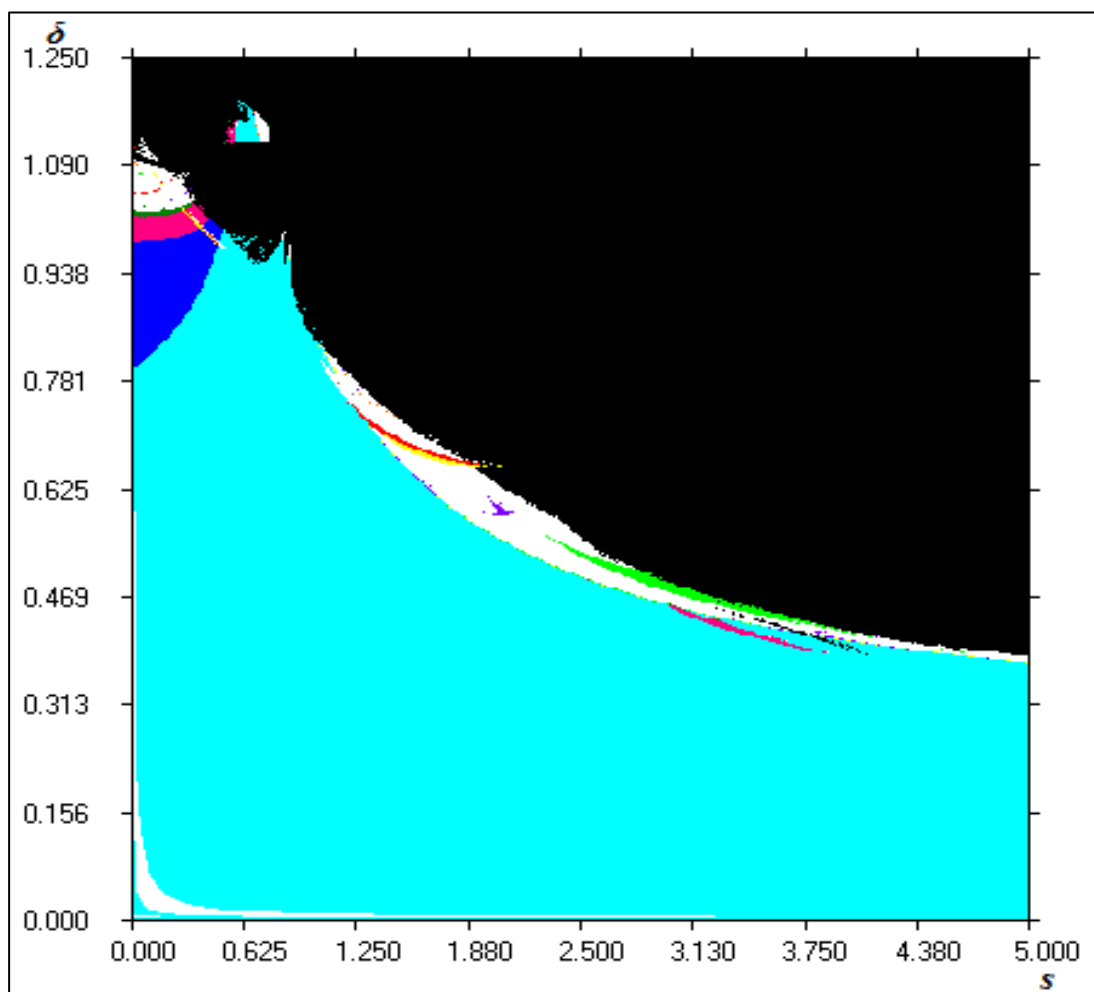
όπου το δ είναι το μέγεθος του βήματος, s είναι το ποσοστό γεννήσεων των θηρευτών και a είναι η μείωση του πληθυσμού των θηραμάτων από το θηρευτή.

6.3 Μελέτη της πολυπλοκότητας του μοντέλου με τη βοήθεια των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων ευστάθειας και των φασικών διαγραμμάτων.

Η ανάλυση του μοντέλου και η εξέλιξη του σε σχέση με την μεταβολή του βήματος αναπαραγωγής (δ), γίνεται και πάλι με την κατάλληλη επιλογή των παραμέτρων επηρεασμού του μοντέλου, θέτοντας κάποιες σταθερές. Συγκεκριμένα αποφασίσαμε να κρατήσουμε σταθερή την τιμή του ποσοστού γεννήσεων του θηράματος (r) ίσο με 3, το ποσοστό γεννήσεων του θηρευτή (b) ίσο με 2,2361, το ποσοστό θανάτου των θηρευτών (h) ίσο με 1, το a ίσο με 9 και το δ ίσο με 0,9 και παίρνουμε περιπτώσεις για διάφορες τιμές τις παραμέτρου s και του βήματος και μελετάμε τη συμπεριφορά των περιοχών σύγκλισης για διάφορες περιπτώσεις.

6.3.1 Μελέτη της συμπεριφοράς του συστήματος για διάφορες τιμές του ποσοστού γεννήσεων σε σχέση με το μέγεθος βήματος (δ).

Αρχικά κάνουμε την υπόθεση ότι το ποσοστό γεννήσεων των θηρευτών (s) είναι μικρό και το βήμα αναπαραγωγής είναι μεγάλο και στο διάγραμμα περιοχών σύγκλισης παρατηρούμε ότι το μοντέλο εμφανίζει μία μη περιοδική συμπεριφορά (Σχ. 6.1).

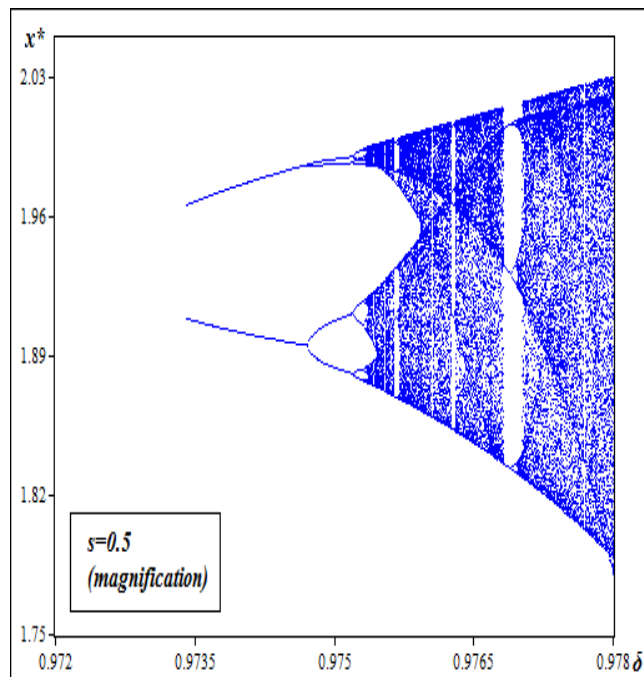
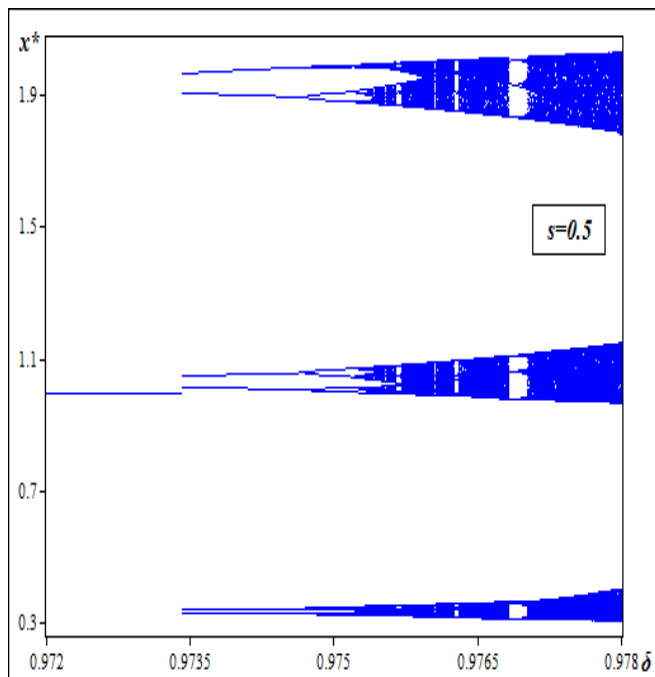


Σχήμα 6.1 Διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για s , δ .

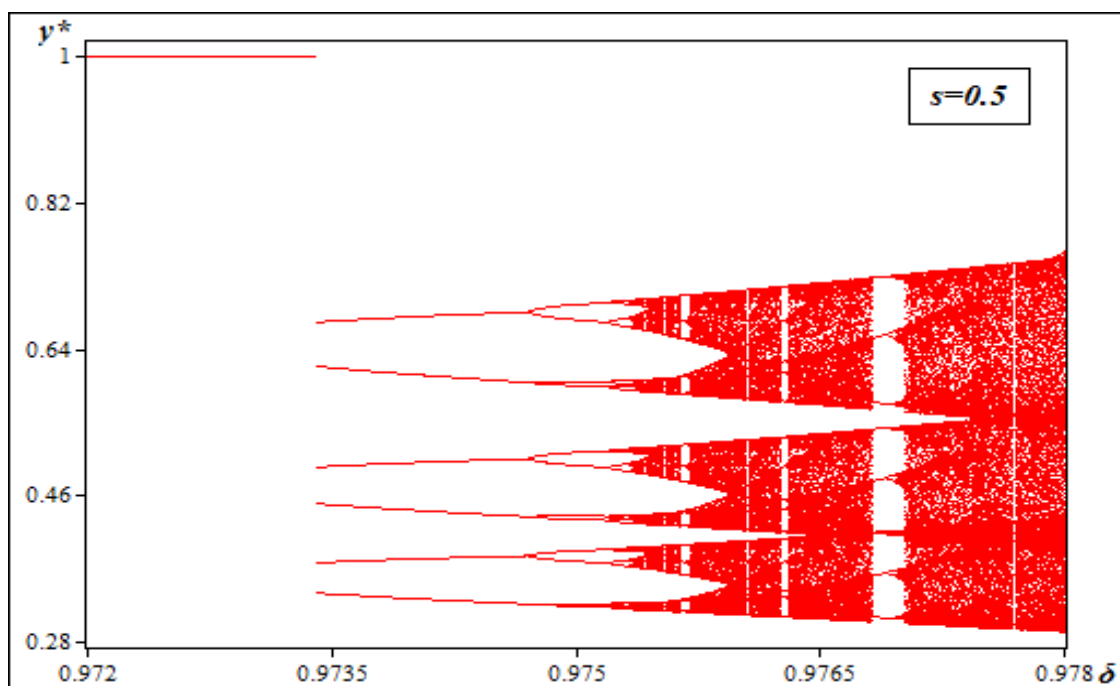
Από ότι παρατηρούμε από το σχήμα, η ίδια μη περιοδική συμπεριφορά εμφανίζεται, κάνοντας χρήση των μέσων τιμών του s και του δ .

Περίπτωση 1^η: Για $s = 0.5$ ($s < h$) και αύξηση του δ μεταξύ 0,972 έως 0,978

Καθώς το δ αυξάνεται από την τιμή 0,972 σε 0,978 παρατηρούμε τις συμπεριφορές του θηράματος (x^*) (Σχ. 6.2) και του θηρευτή (y^*) (Σχ. 6.3) στα διαγράμματα διακλάδωσης. Για τις τιμές του δ μικρότερες του 0,9733, εμφανίζεται ένα ελκυστικό σημείο ισορροπίας και στους δύο πληθυσμούς του μοντέλου μας ($x^* = y^* = 1$), ενώ όταν το δ είναι μεταξύ του 0,9733 και του 0,9766 εμφανίζονται διαδοχικές διακλαδώσεις διπλασιασμού περιόδων, που οδηγούν σε κατάσταση χάους. Η κατάσταση αυτή επαναλαμβάνεται, όταν το δ βρίσκεται μεταξύ του 0,9766 και του 0,978, μόνο που η συμπεριφορά των λύσεων είναι πιο χαοτική (βλ. Σχ. 6.8, εκθετών Lyapunov).



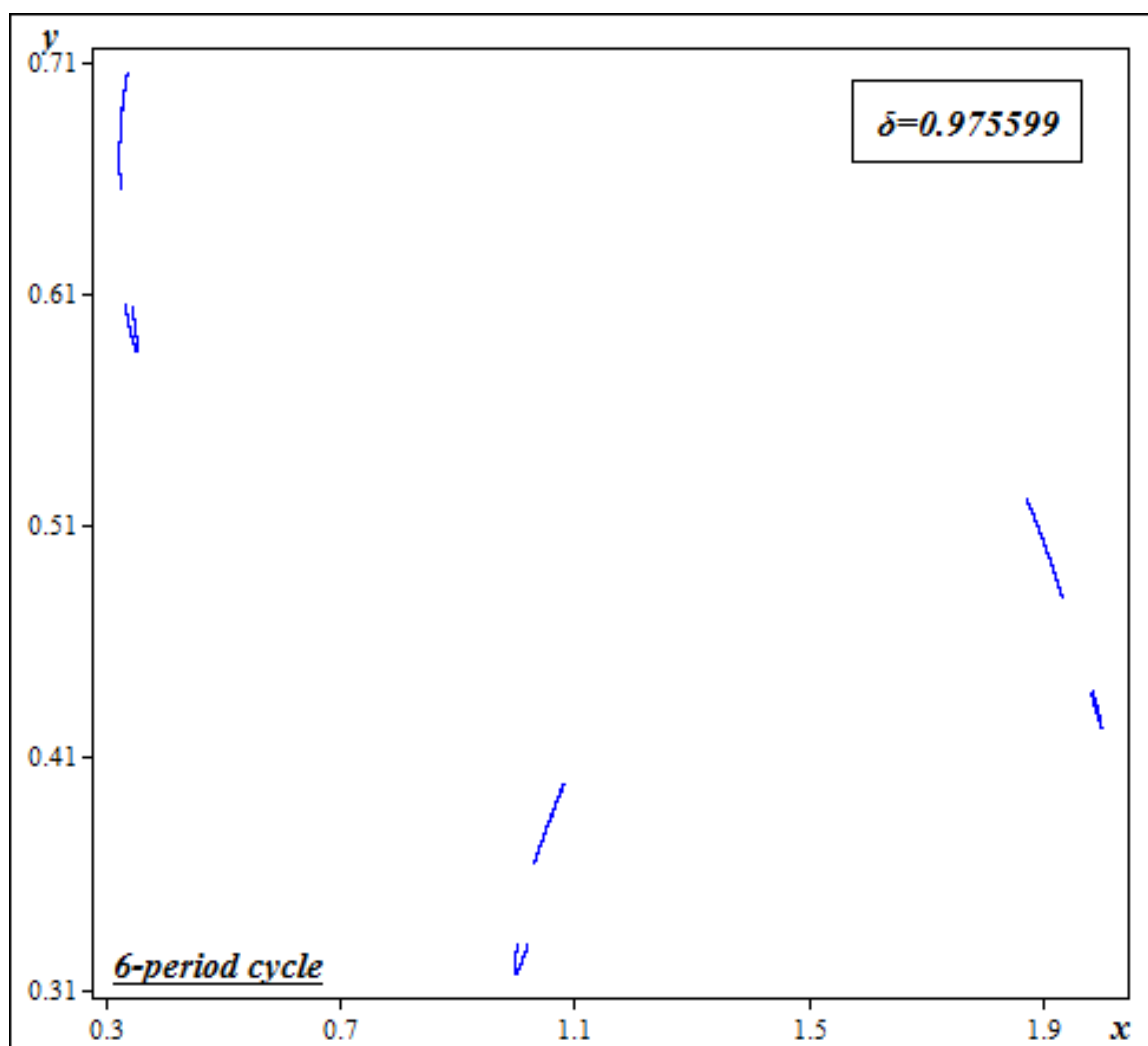
Σχήμα 6.2(α) Διάγραμμα διακλάδωσης θηράματος για $s = 0,5$ και $\delta \rightarrow (0,972 \text{ έως } 0,978)$. **Σχήμα 6.2(β)** Διάγραμμα διακλάδωσης (zoom) θηράματος για $s=0,5$ και $\delta \rightarrow (0,972 \text{ έως } 0,978)$.



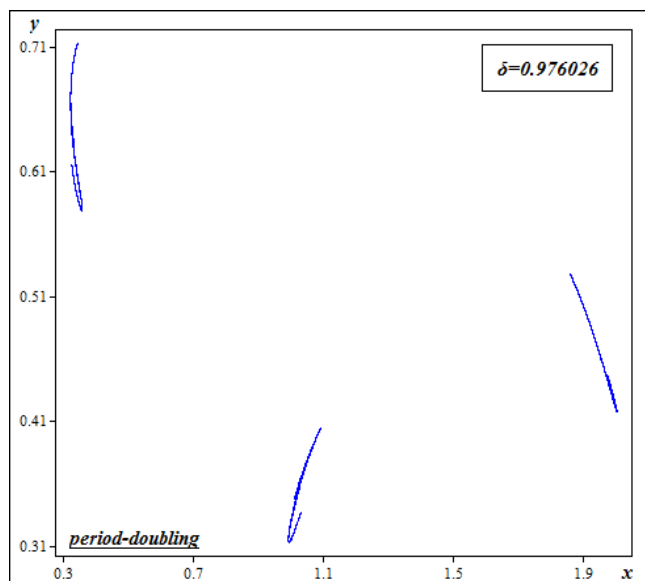
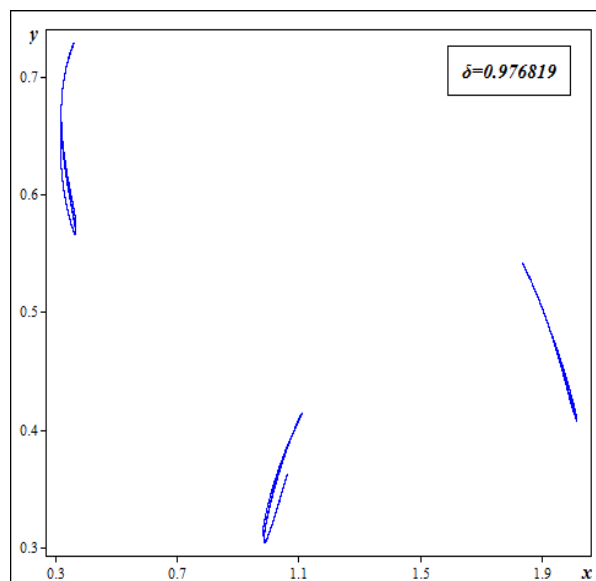
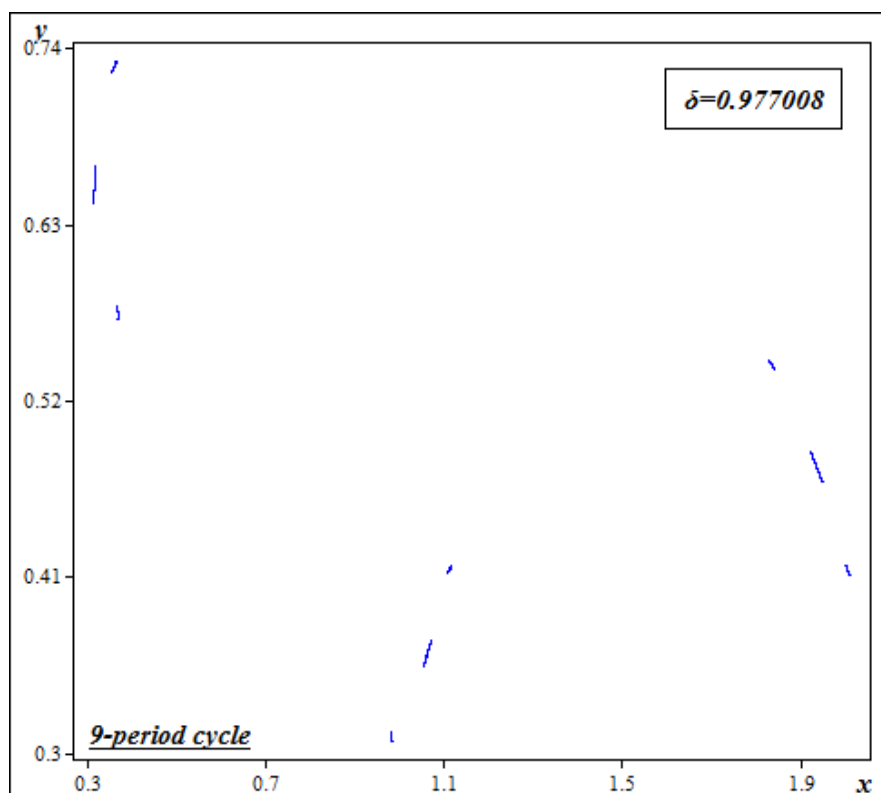
Σχήμα 6.3 Διάγραμμα διακλάδωσης θηρευτή για $s = 0,5$ και $\delta \rightarrow (0,972 \text{ έως } 0,978)$.

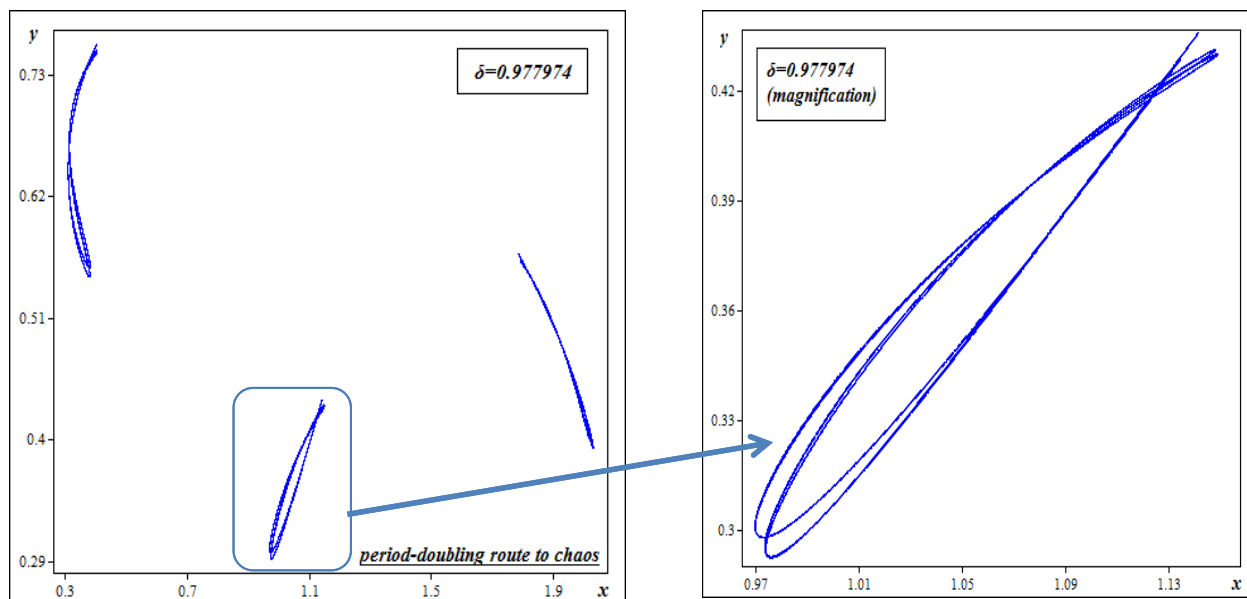
Τώρα θα παρακολουθήσουμε τι συμβαίνει στον φασικό χώρο του δυναμικού συστήματος, με τη βοήθεια των διαγραμμάτων φάσεων. Θα μελετήσουμε την συμπεριφορά του μοντέλου καθώς μεταβάλλουμε την παράμετρο δ .

Έτσι λοιπόν ορίζουμε σαν αρχική τιμή του βήματος αναπαραγωγής $\delta = 0,975599$ και παρατηρούμε ότι έχουμε εξ αρχής ένα κύκλο 6-περιόδων (Σχ. 6.4). Καθώς αυξάνουμε την τιμή του δ σε 0,976026 και στη συνέχεια έως την τιμή 0,976819, εμφανίζεται συνεχής διπλασιασμός των περιόδων, που οδηγεί σε χάος (Σχ. 6.5). Όμως για τιμές μεγαλύτερες εμφανίζεται ξανά περιοδική συμπεριφορά όπως για παράδειγμα για $\delta = 0,977008$, όπου δημιουργείται κύκλος 9-περιόδων (Σχ. 6.6). Τέλος, όταν το δ πάρει την τιμή 0,977974 ξαναγίνεται διπλασιασμός των περιόδων, ο οποίος οδηγεί ξανά σε χαοτική συμπεριφορά (Σχ. 6.7).



Σχήμα 6.4 Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,975599$

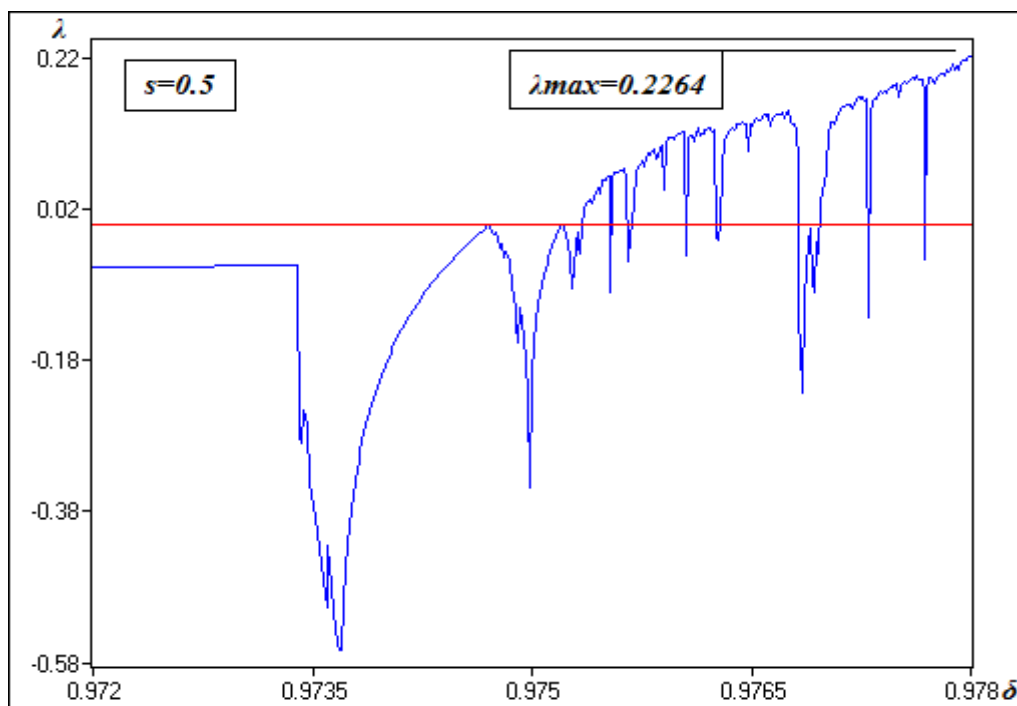
Σχήμα 6.5(α) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,976026$ Σχήμα 6.5(β) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,976819$ Σχήμα 6.6 Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,977008$ (κύκλος 9-περιόδων).



Σχήμα 6.7(α) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,977974$ (διπλασιασμός των περιόδων \rightarrow χαοτική συμπεριφορά).

Σχήμα 6.7(β) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,977974$ (zoom του (α), διπλασιασμός των περιόδων \rightarrow χαοτική συμπεριφορά).

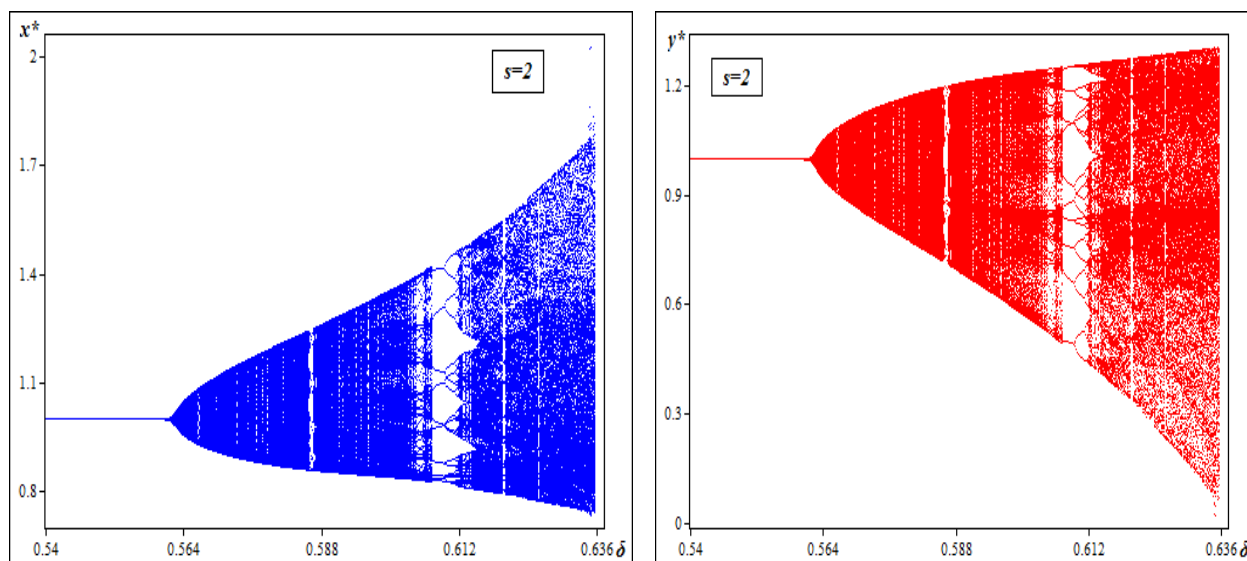
Ο μέγιστος εκθέτης Lyapunov που αντιστοιχεί στο μοντέλο, εμφανίζεται ως ακολούθως: θέτοντας την μεταβλητή s ίση με 0,5 και αυξάνοντας το δ από 0,972 σε 0,978, παρατηρούμε στο Σχήμα 6.8, ότι ο εκθέτης Lyapunov είναι $\lambda_{max} = 0,2264$ για την τιμή δ ίση με 0,978, όπου εμφανίζεται πλήρες αναπτυγμένο χάος και η μικρότερη δυνατότητα προβλεψιμότητας.



Σχήμα 6.8 Διάγραμμα Lyapunov για $s = 0,5$

Περίπτωση 2^η: Για $s = 2$ ($s > h$) και αύξηση του δ μεταξύ 0,54 έως 0,637

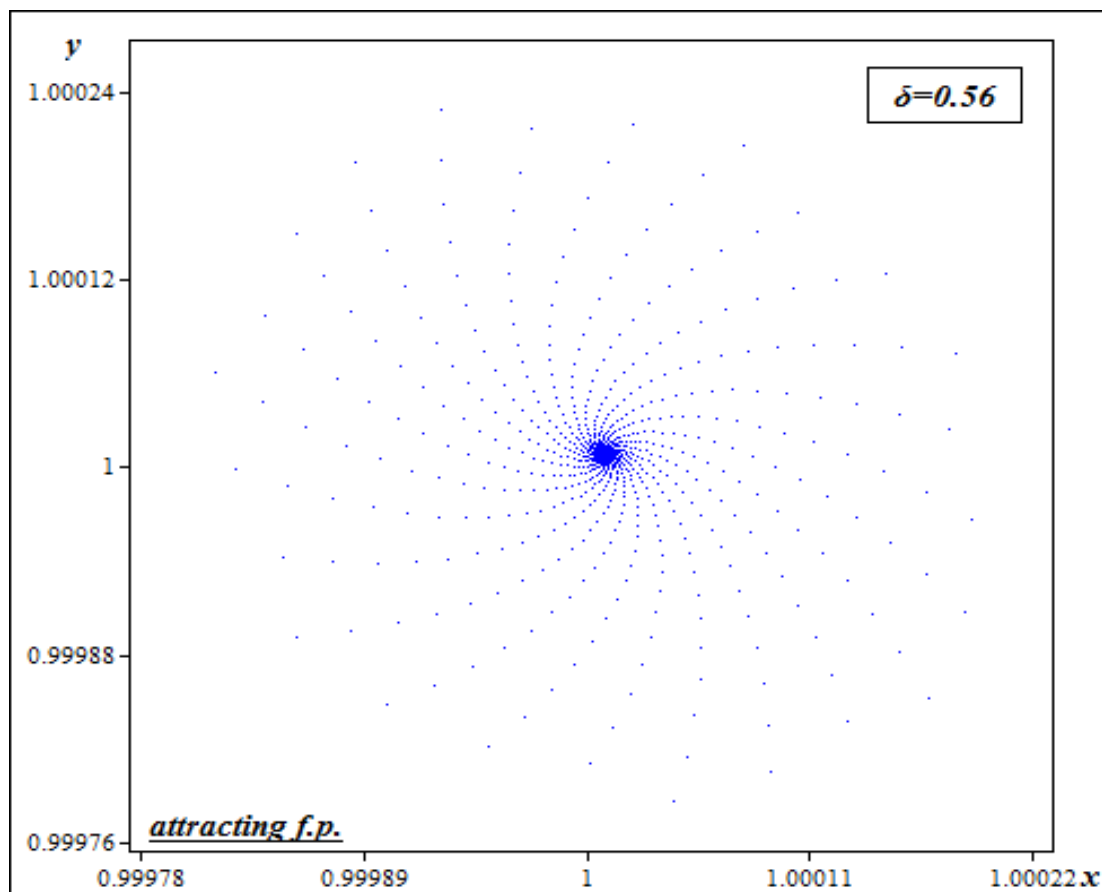
Στην περίπτωση αυτή όπου το s είναι ίσο με 2 και για τιμές του δ μικρότερες του 0,56, το σύστημα παρουσιάζει ένα ελκυστικό σημείο ισορροπίας και στους δύο πληθυσμούς, δηλαδή $(x^* = y^* = 1)$ (Σχ. 6.9). Ενώ όταν το δ είναι μεταξύ του 0,56 και του 0,607 έχουμε διαδοχικές διακλαδώσεις Hopf και καθώς το δ μετατοπίζεται μεταξύ 0,607 και 0,637 εμφανίζονται flip διακλαδώσεις, οι οποίες οδηγούν σε χάος.



Σχήμα 6.9(α) Διάγραμμα διακλάδωσης θηράματος για $s = 2$ και $\delta \rightarrow (0,54 \text{ έως } 0,637)$.

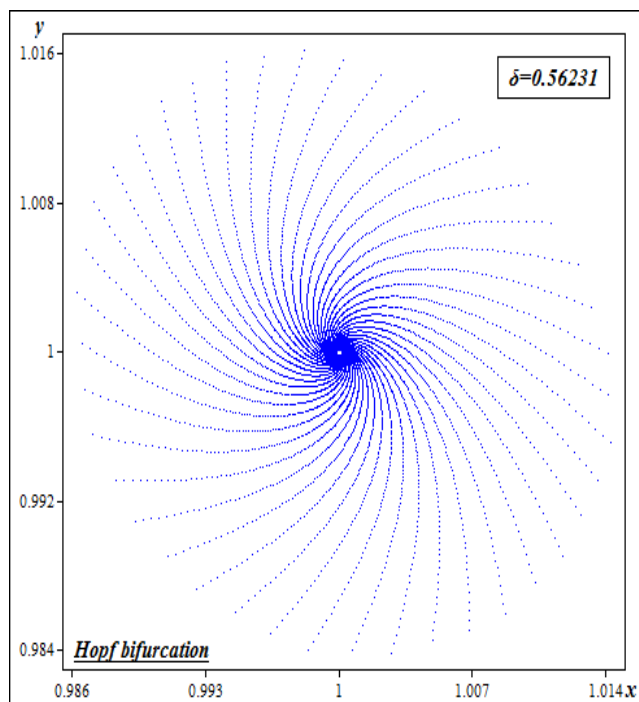
Σχήμα 6.9(β) Διάγραμμα διακλάδωσης θηρευτή για $s = 2$ και $\delta \rightarrow (0,54 \text{ έως } 0,637)$.

Συνεχίζοντας θα αναλύσουμε τις τροχιές του μοντέλου παρατηρώντας τα **διαγράμματα** φάσης που δημιουργούνται για κάθε περίπτωση τιμών του δ . Για την μελέτη του χώρου φάσης, ορίζουμε σαν αρχική τιμή του βήματος αναπαραγωγής το $\delta = 0,56231$ και βρίσκουμε το σταθερό σημείο $(x^*, y^*) = (1,1)$ που είναι **ελκυστής** (Σχ. 6.10). Αυξάνοντας συνεχώς την τιμή του δ (π.χ. $\delta = 0,56231$) διαπιστώνουμε ότι στο σημείο του ελκυστή δημιουργείται **Hopf διακλάδωση** (Σχ. 6.11(α)) με την οποία το σταθερό σημείο μετατρέπεται από ευσταθές σε ασταθές και ένας **ημιπεριοδικός κύκλος** εμφανίζεται ($\delta = 0,56385$) (Σχ. 6.11(β)) που δείχνει να χάνει την κυκλικότητα του καθώς μεταβάλουμε την τιμή του δ από 0,56385 σε 0,57925 (Σχ. 6.11(γ)) και «λυγίζει» όταν η παράμετρος βήματος γίνεται 0,6062 (Σχ. 6.11(δ)).

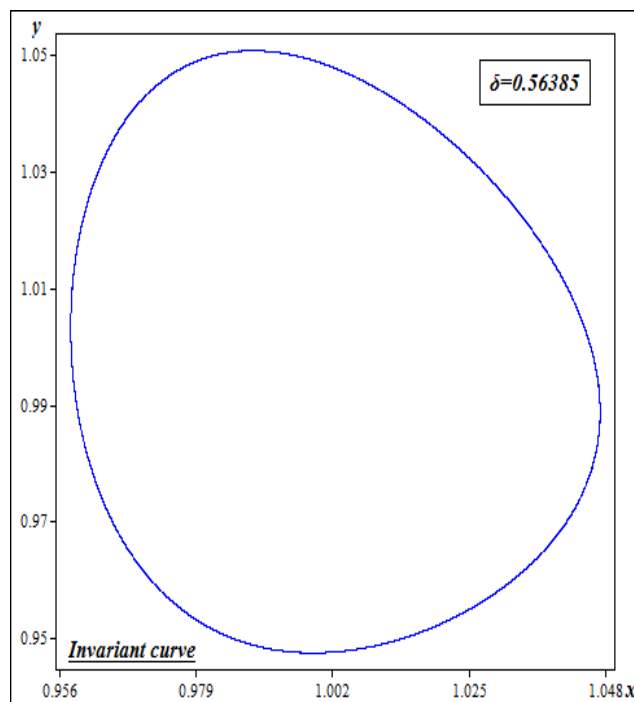


Σχήμα 6.10 Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 0,56$. Το σταθερό σημείο $(x(0), y(0)) = (1, 1)$ είναι ελκυστής – σπείρα.

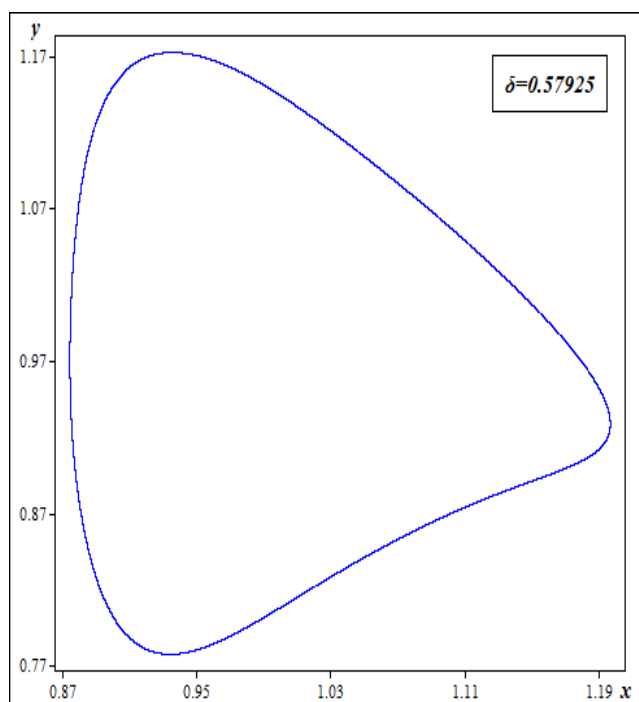
Οι αλλαγές του γραφήματος φάσης συνεχίζονται και το σχήμα του ημι-περιοδικού κύκλου παραμορφώνεται συνεχώς για κάθε αύξηση του δ , όπως φαίνεται παρακάτω, μέχρι να εμφανιστεί χαοτική κατάσταση για την οποία δεν μπορούμε να προβλέψουμε τη συμπεριφορά των πληθυσμών των δύο ειδών. Δηλαδή παίρνοντας το βήμα $\delta = 0,61236$ γίνεται διπλασιασμός των περιόδων (Σχ. 6.11(ε)), που στη συνέχεια για $\delta = 0,61698$ οδηγεί στη δημιουργία ενός παράξενου ελκυστή (Σχ. 6.11(στ)), ο οποίος για τις τιμές του $\delta = 0,62468$ και $0,63469$ εμφανίζει πλήρη ανάπτυξη χάους.



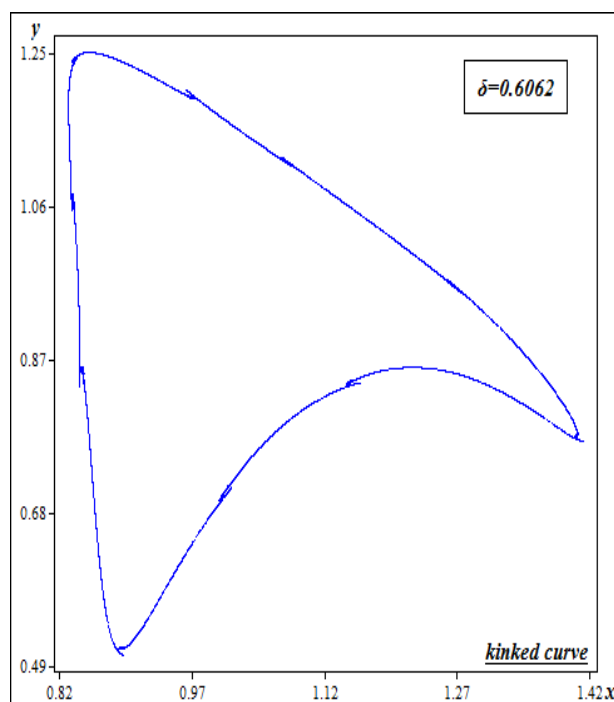
Σχήμα 6.11(α) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,56231$ (Hopf διακλάδωση)



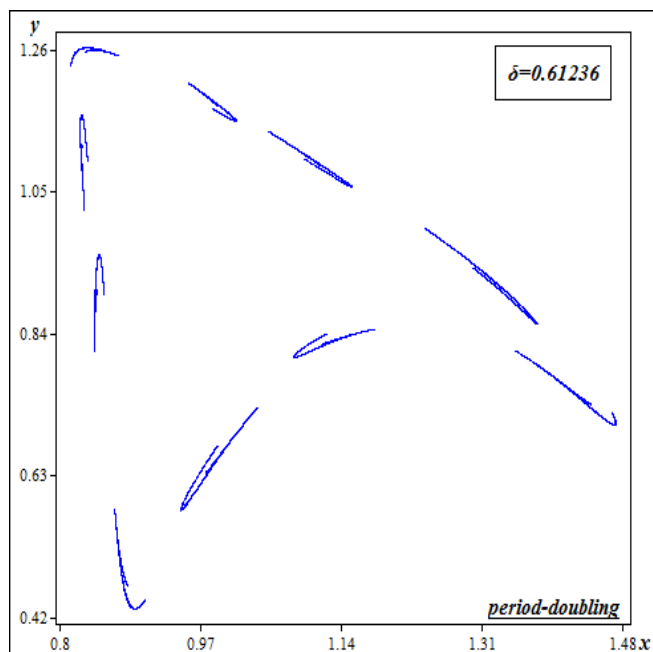
Σχήμα 6.11(β) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,56385$ (οριακός κύκλος)



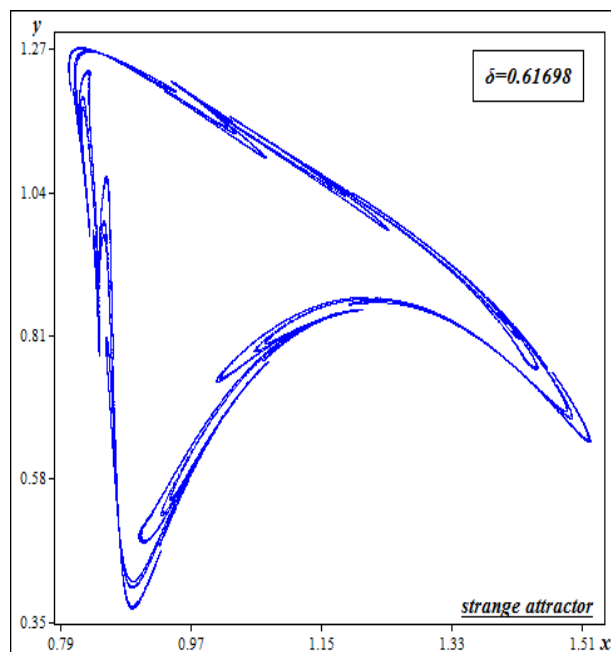
Σχήμα 6.11(γ) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,57925$



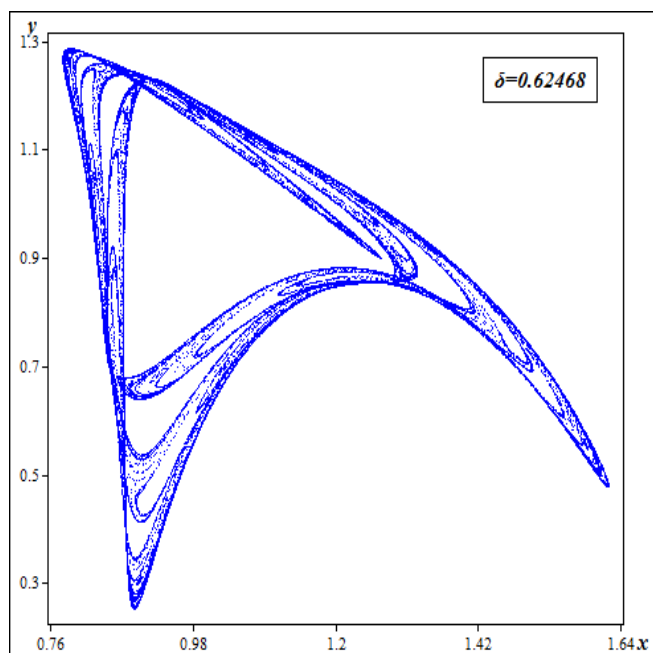
Σχήμα 6.11(δ) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,6062$



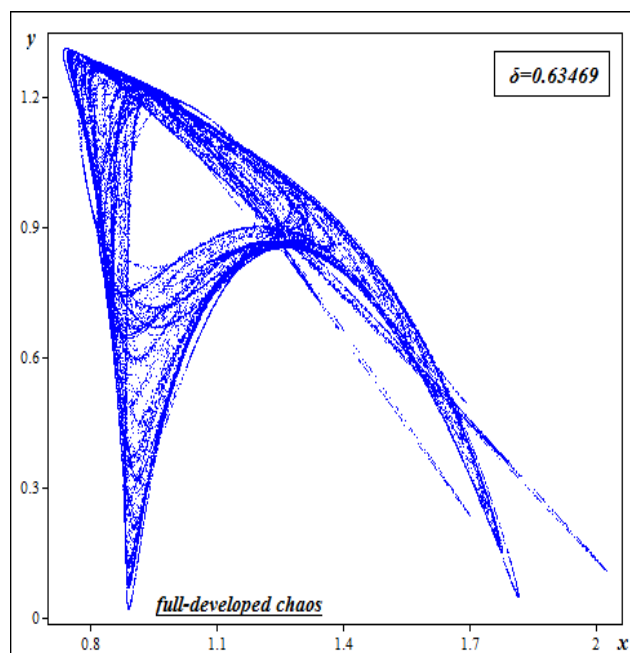
Σχήμα 6.11(ε) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,61236$ (διπλασιασμός περιόδου)



Σχήμα 6.11(στ) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,61698$ (παράξενος ελκυστής)

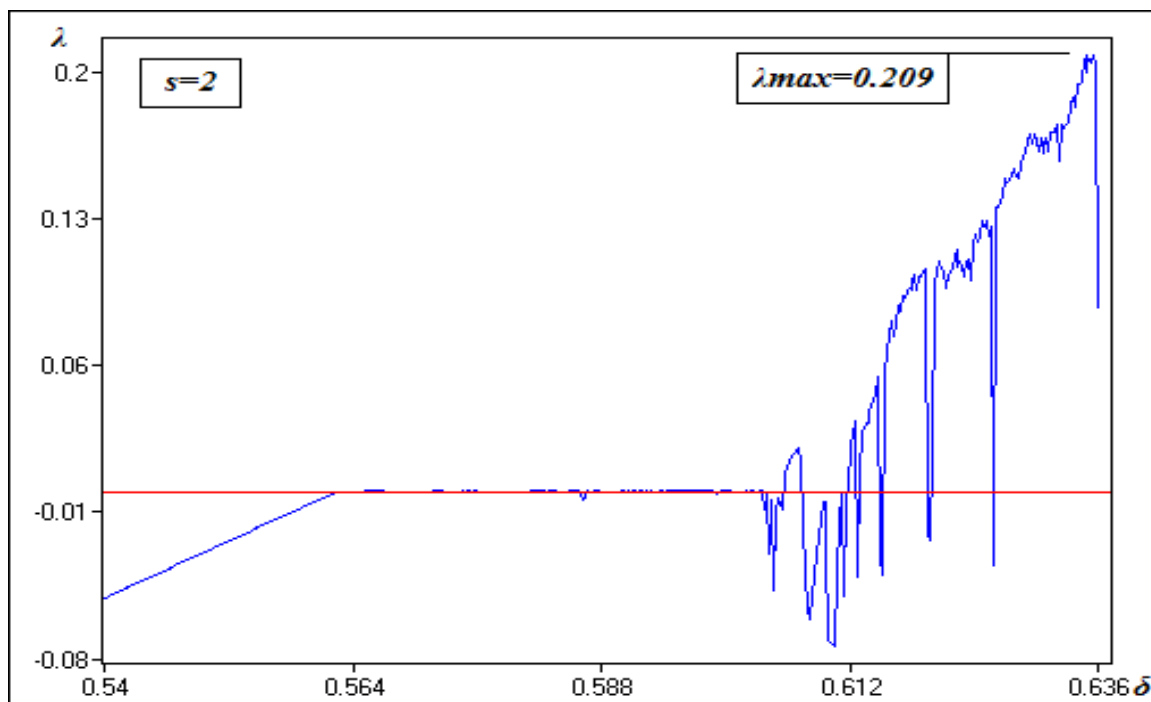


Σχήμα 6.11(ζ) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,62468$



Σχήμα 6.11(η) Διάγραμμα φάσης για $s = 2$, $\delta = 0,63469$ (χαοτική συμπεριφορά)

Ο μέγιστος εκθέτης Lyapunov, όταν η μεταβλητή s είναι ίση με 2 και με την μεταβολή του δ από 0,54 σε 0,637, είναι $\lambda_{max} = 0,209$. Για δ ίσο με 0 εμφανίζεται πλήρες ανεπτυγμένο χάος και ελάχιστη δυνατή προβλεψιμότητα (Σχ. 6.12).

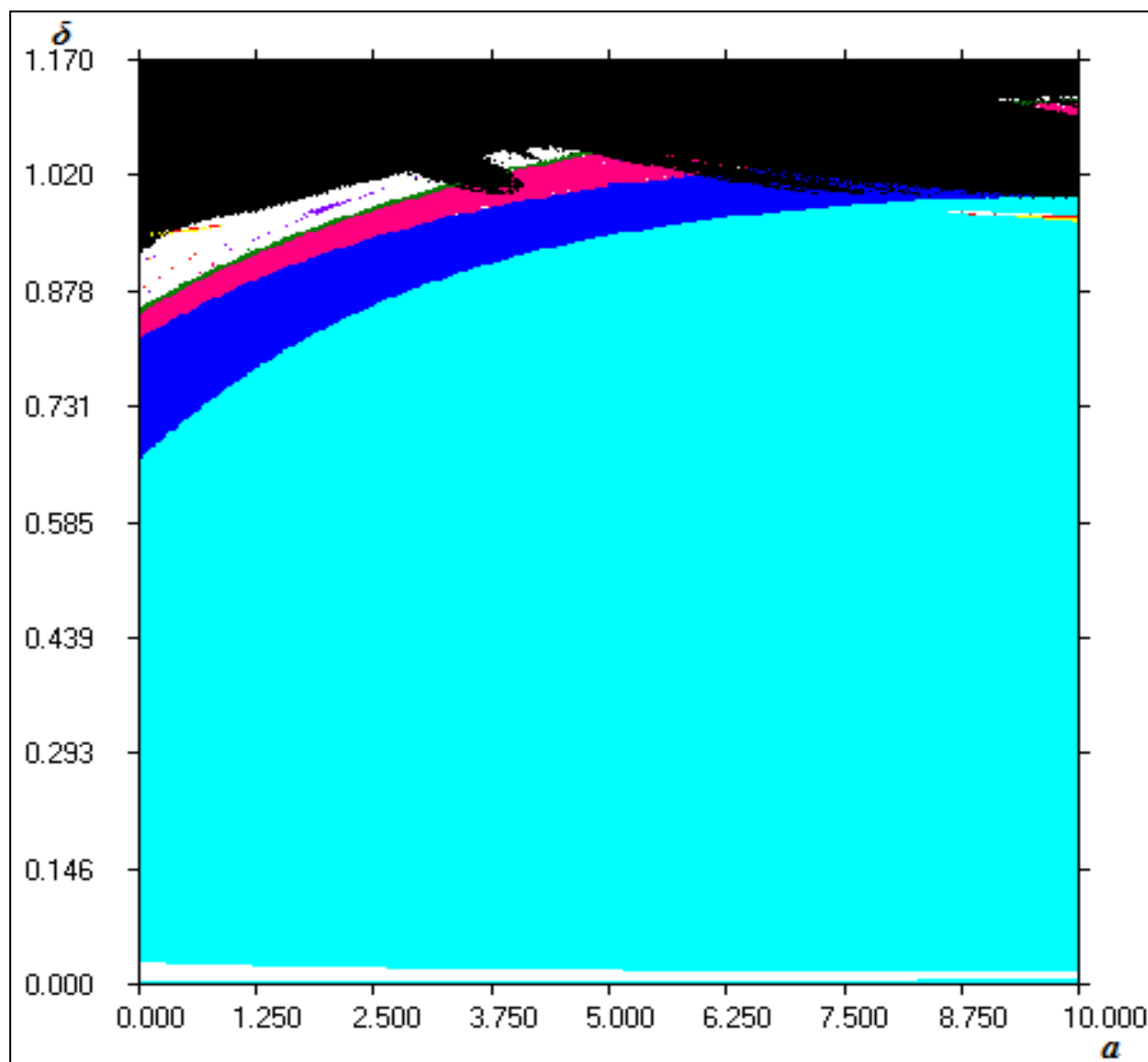


Σχήμα 6.12. Διάγραμμα Lyapunov για $s = 2$

Ολοκληρώνοντας την μελέτη του συστήματος με την χρήση της λειτουργικής απόκρισης τύπου Holling – III, πρέπει να δούμε πώς θα είναι η συμπεριφορά του μοντέλου κάνοντας πάλι επιλογή των διαφόρων παραμέτρων μας (r) ίση με 3, την (b) ίση με 2,2361 και h ίση με 1, αλλά με την διαφορά ότι θα γίνει η ανάλυση του με μεταβολή του βήματος αναπαραγωγής (δ), ως προς την παράμετρο μείωσης του πληθυσμού των θηραμάτων (a) ίση με 3 αυτή τη φορά.

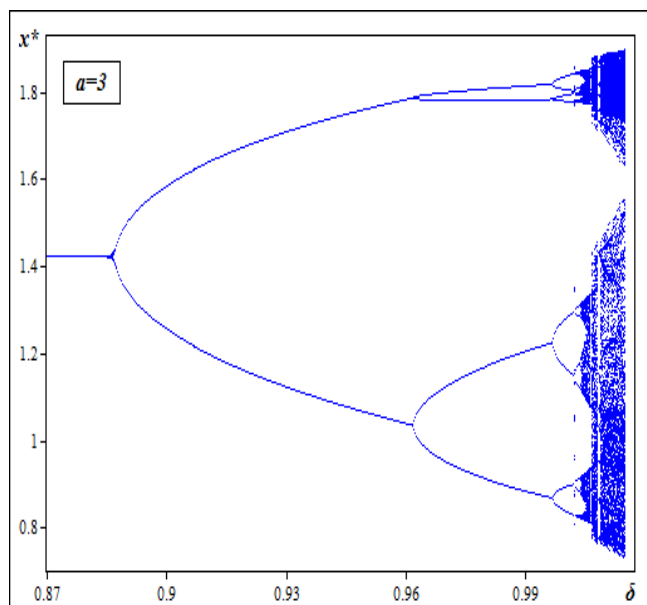
6.3.2 Μελέτη της συμπεριφοράς του συστήματος για διάφορες τιμές της μείωσης του πληθυσμού θηραμάτων (a) σε σχέση με το μέγεθος του βήματος (δ).

Παρατηρούμε ότι, για το εύρος των τιμών (0-5) της μείωσης του πληθυσμού των θηραμάτων (a) και μεγάλο μέγεθος βήματος (δ), το σύστημα παρουσιάζει μη περιοδική συμπεριφορά (Σχ. 6.13).

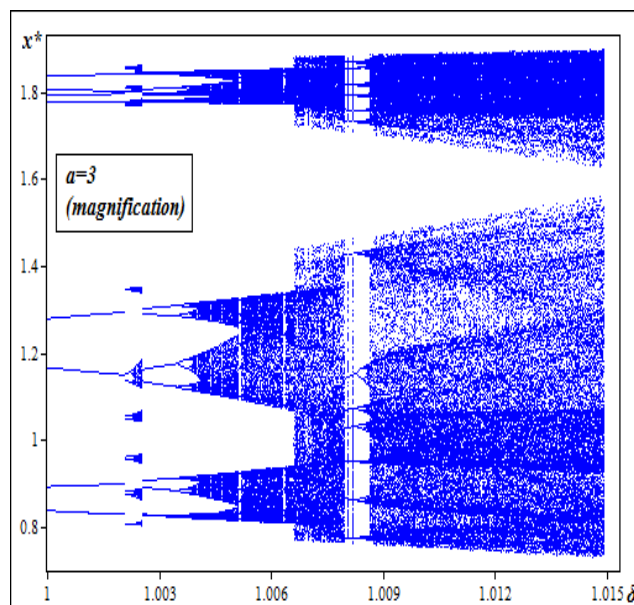


Σχήμα 6.13 Διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για a, δ .

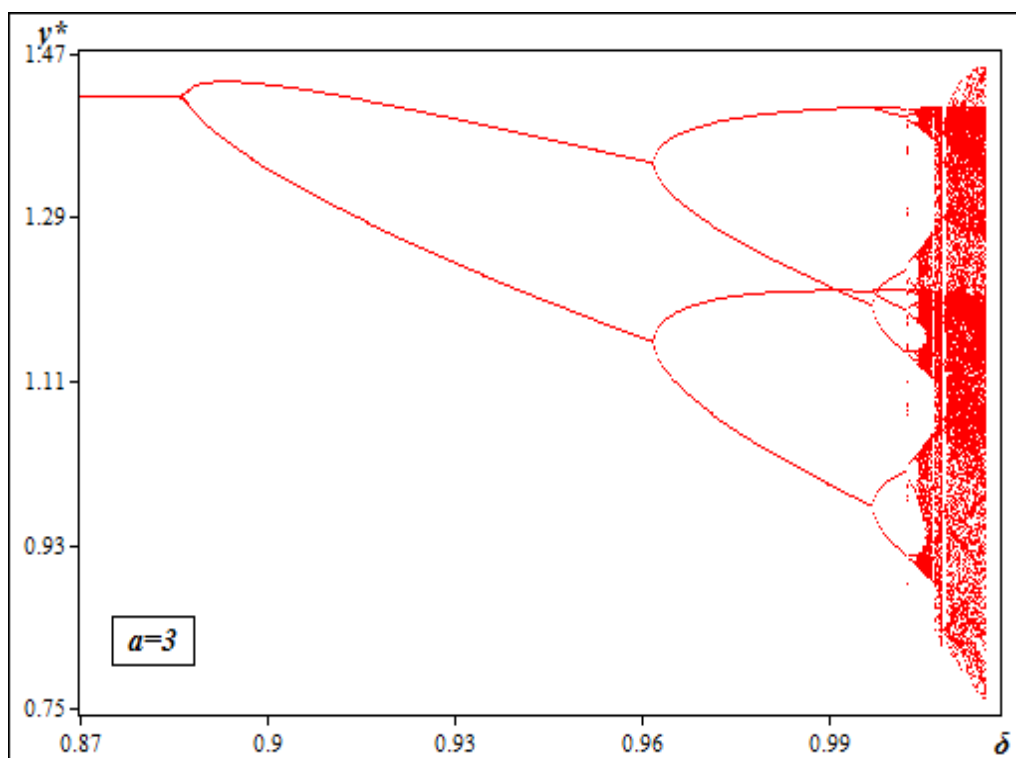
Κατασκευάζοντας το διάγραμμα διακλάδωσης για τιμή του a ίση με 3 ($a \leq r$) (Σχ. 6.14), βλέπουμε ότι υπάρχει ένα σταθερό σημείο ($x^* = y^* = 1,43$) (ελκυστής), για τιμές του δ μικρότερες του 0,88, ενώ για τιμές του δ μεταξύ των 0,88 και 1,008, εμφανίζεται η πρώτη σειρά διακλαδώσεων διπλασιασμού περιόδου, που οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά. Τελικά, για τιμές του δ από 1,008 μέχρι 1,017 έχουμε τη δεύτερη σειρά διακλαδώσεων διπλασιασμού περιόδου, που επίσης οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά.



Σχήμα 6.14(α) Διάγραμμα διακλάδωσης θηράματος για $\alpha = 3$ και $\delta \rightarrow (0,87 \text{ έως } 1,017)$



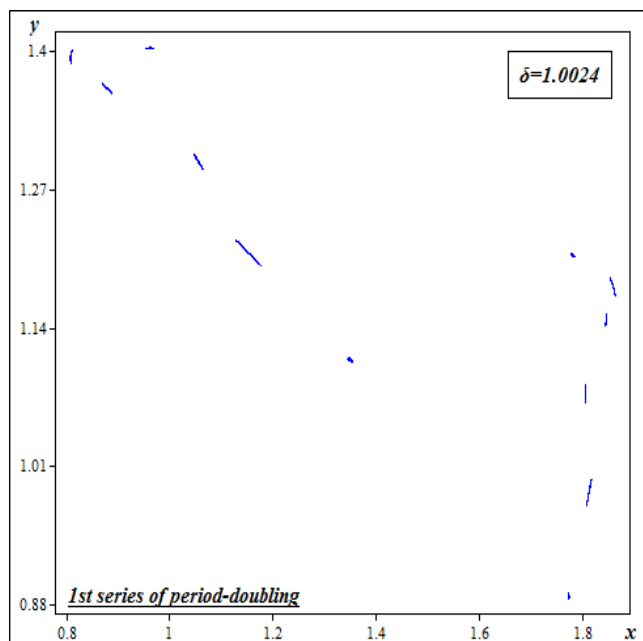
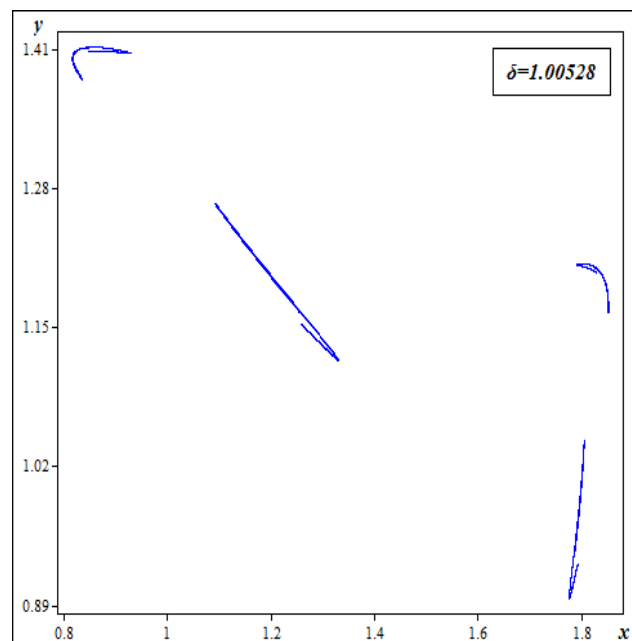
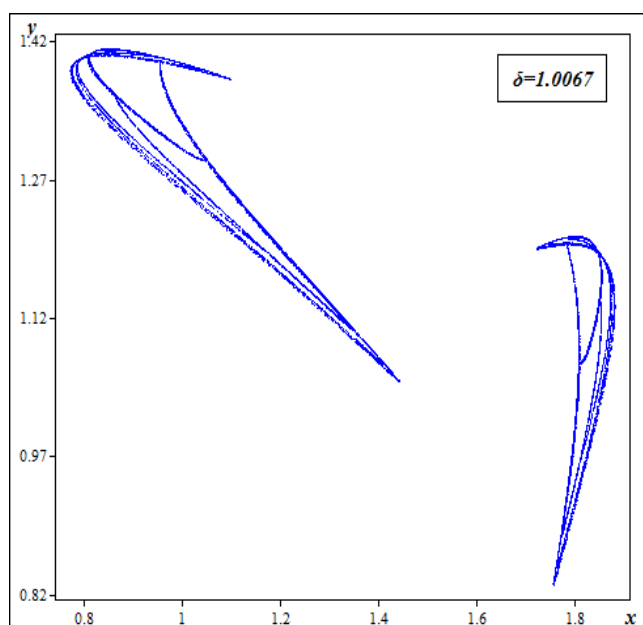
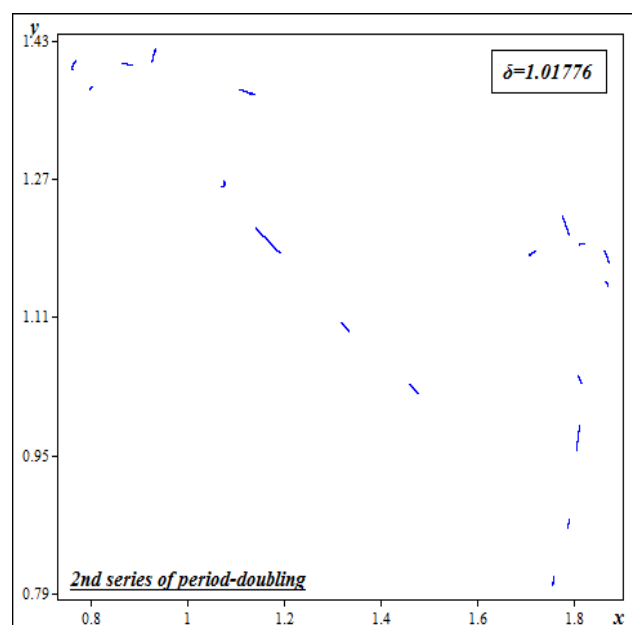
Σχήμα 6.14(β) Διάγραμμα διακλάδωσης θηράματος για $\alpha = 3$, $\delta \rightarrow (0,87 \text{ έως } 1,017)$ (zoom του (α))

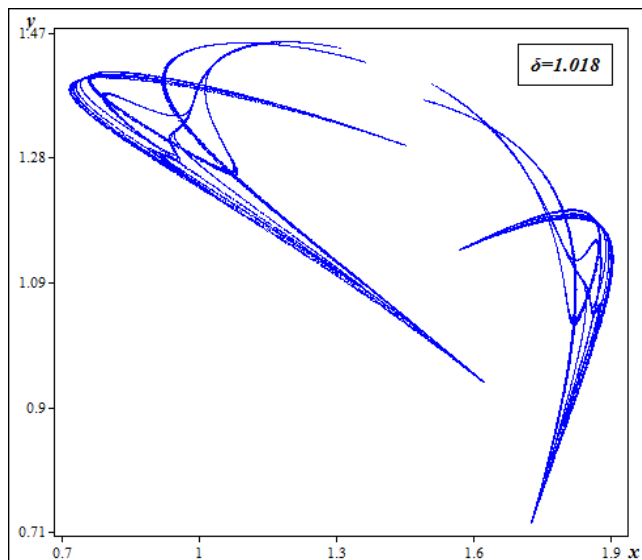
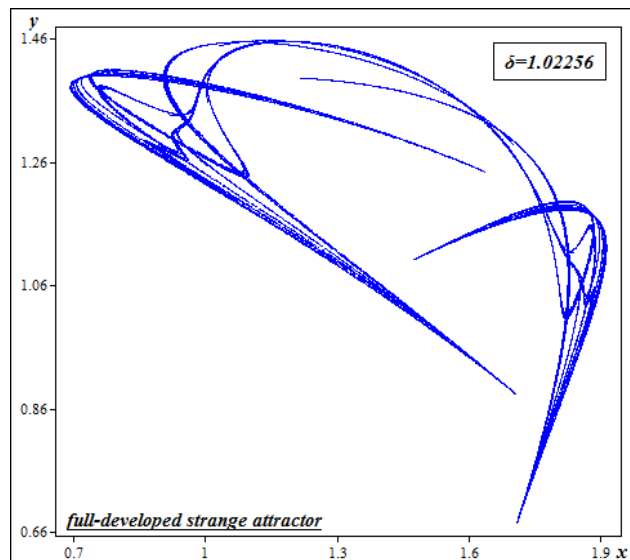


Σχήμα 6.14(γ) Διάγραμμα διακλάδωσης θηρευτή για $\alpha = 3$ και $\delta \rightarrow (0,87 \text{ έως } 1,017)$

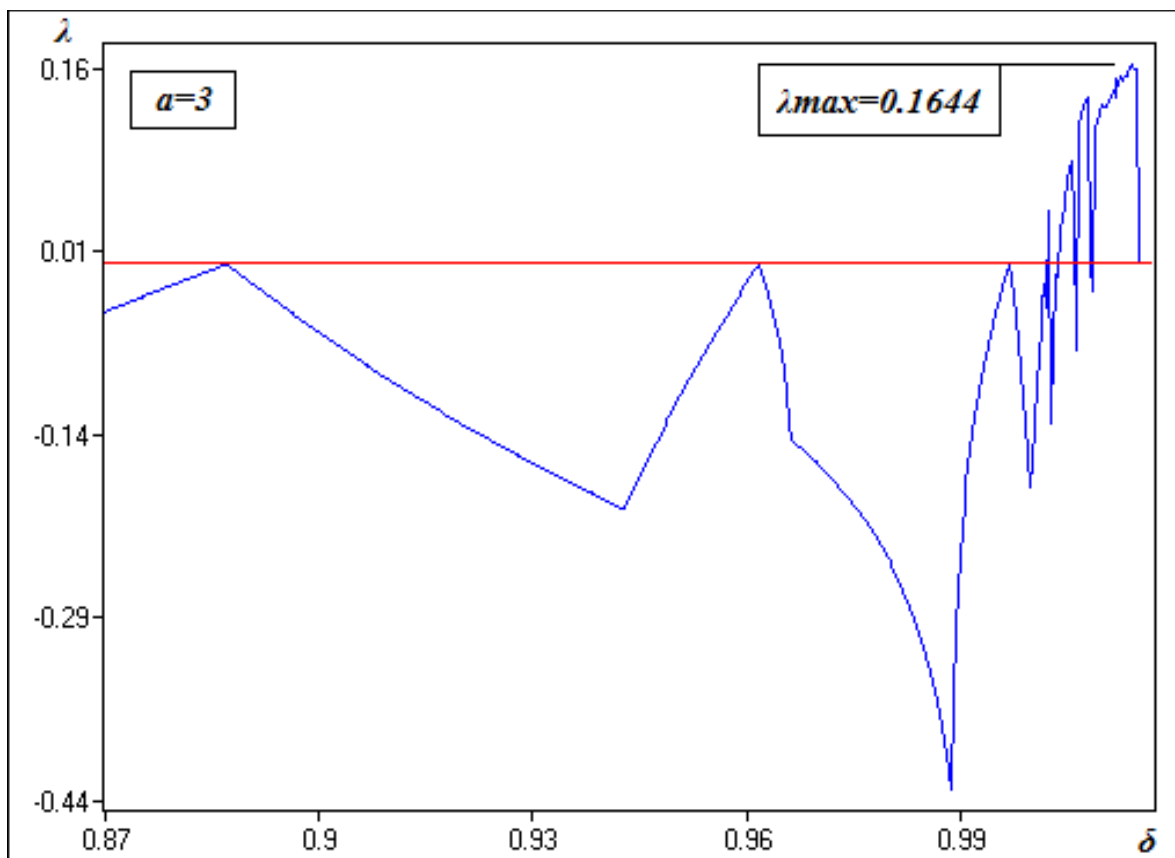
Στη συνέχεια θα μελετήσουμε την συμπεριφορά του μοντέλου καθώς μεταβάλλουμε την παράμετρο δ . Αρχικά ορίζουμε την παράμετρο δ ίση με 1,0024. Παρατηρούμε ότι έχουμε την εμφάνιση πρώτης σειράς διπλασιασμού περιόδων. Στη συνέχεια μεταβάλλοντας την τιμή του δ

σε 1,0067, παρατηρούμε την εμφάνιση ενός περίεργου ελκυστή. Αν όμως αυξήσουμε περισσότερο την τιμή του δ από 1,0067 σε 1,01776, βλέπουμε ότι το σύστημα παρουσιάζει ξανά περιοδική συμπεριφορά και μια δεύτερη σειρά διπλασιασμού περιόδων οδηγεί ξανά σε χάος ($\delta = 1,018$). Τέλος για την τιμή του δ ίση με 1,02256, ο παράξενος ελκυστής εμφανίζει πλήρη χαοτική ανάπτυξη (Σχ. 6.15, α – στ).

Σχήμα 6.15(α) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 1,0024$ Σχήμα 6.15(β) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 1,00528$ Σχήμα 6.15(γ) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 1,0067$ Σχήμα 6.15(δ) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 1,01776$

Σχήμα 6.15(ε) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 1,018$ Σχήμα 6.15(στ) Διάγραμμα φάσεων για $\delta = 1,02256$

Ο μέγιστος **εκθέτης Lyapunov**, όταν η μεταβλητή a είναι ίση με 3 και με μεταβολή του δ από 0,87 σε 1,017, είναι $\lambda_{max} = 0,1644$ για την τιμή του δ ίση με 1,014. Δηλαδή για αυτήν την τιμή του δ έχουμε τη μικρότερη δυνατότητα προβλεψιμότητας του συστήματος (Σχ. 6.16).

Σχήμα 6.16 Διάγραμμα Lyapunov για $a = 3$

6.4 Συμπεράσματα

Στο παρόν κεφάλαιο, διερευνήσαμε τις πολύπλοκες συμπεριφορές στο σύστημα θηρευτή – θηράματος των He & Lai (2011), ως ένα διακριτού χρόνου δυναμικό σύστημα. Δείξαμε ότι το μοναδικό σημείο ισορροπίας του συστήματος (6.2) μπορεί να υποβληθεί σε διακλάδωση Hopf και διακλάδωση Neimark-Sacker. Επιπλέον, το σύστημα (6.2) εμφανίζει πολύ πιο ενδιαφέρουσα δυναμική συμπεριφορά, συμπεριλαμβανομένων των τροχιών περιόδων 7, 14, 21, 63, 70, οριακού κύκλου, διακλάδωση διπλασιασμού σε τροχιές περιόδων 2, 4, 8, οιονεί περιοδικές τροχιές και χαοτικά σύνολα. Αυτό σημαίνει ότι ο θηρευτής και το θήραμα μπορούν να συνυπάρξουν σε σταθερή περίοδο- n τροχιών και σε ένα οριακό κύκλο. Αυτά τα αποτελέσματα δείχνουν πολύ πιο πλούσια δυναμική σε διακριτού χρόνου μοντέλα σε σχέση με συνεχή μοντέλα.

7. ΣΥΝΕΧΕΣ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ – ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING – III ΤΩΝ HUANG ET AL. (2006)

7.1 Εισαγωγή

Στο παρόν κεφάλαιο θα ερευνήσουμε ένα μοντέλο συνεχούς χρόνου θηρευτή – θηράματος τύπου Holling – III, που συμπεριλαμβάνει και καταφύγιο⁵ θηραμάτων. Ο σκοπός της μελέτης μας είναι να παρουσιάσουμε μια μαθηματική ανάλυση του μοντέλου και να συζητήσουμε μερικά σημαντικά ποιοτικά αποτελέσματα, που αναμένεται να προκύψουν από την αλληλεπίδραση των βιολογικών ειδών.

Προσφάτως, αρκετοί μελετητές έχουν επισημάνει ότι σε πολλές περιπτώσεις υπάρχει μια σταθερή αναλογία του θηράματος που προστατεύεται από τη θήρευση με τη χρήση καταφυγίου. Μερικά μαθηματικά μοντέλα και μια σειρά πειραμάτων έδειξαν ότι τα καταφύγια έχουν μια σταθεροποιητική επίδραση στην δυναμική κατάσταση που εμφανίζεται μεταξύ θηράματος και θηρευτή.

Ο Maynard Smith (1974) παρατήρησε ότι η παρουσία σταθερής αναλογίας καταφύγιων δεν μεταβάλλει την δυναμική σταθερότητα στο ουδέτερα-ευσταθές μοντέλο Lotka-Volterra, καθώς ένας σταθερός αριθμός καταφύγιων οποιουδήποτε μεγέθους αντικαθιστά την ουδέτερη σταθερή συμπεριφορά με μια σταθερή ισορροπία.

Ο Kar (2005) εξέτασε το μοντέλο θηρευτή – θηράματος τύπου Holling – II, ενσωματώνοντας στην λειτουργία απόκρισης το συντελεστή καταφύγιου θηράματος, όπως φαίνεται στο παρακάτω σύστημα:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - \frac{x}{k} - \frac{\beta(1-m)xy}{1+r(1-m)x} \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma y + \frac{c\beta(1-m)xy}{1+r(1-m)x} \end{aligned} \quad (7.1)$$

όπου $m \in [0,1)$ αποτελεί μια σταθερά και το $(1-m)x$ είναι το μέγεθος του θηράματος που βρίσκεται στη διάθεση του θηρευτή. Ο Kar (2005) έλαβε κάποια αξιολογικά αποτελέσματα, ένα από τα βασικότερα των οποίων είναι ότι το σύστημα εμφανίζει ακριβώς ένα οριακό κύκλο, που είναι ασυμπτωτικά ευσταθής σε όλα τα επίπεδα, όταν ισχύει:

$$0 \leq m \leq 1 - \frac{\gamma}{k(c\beta - \gamma r)} - \frac{c\beta}{kr(c\beta - \gamma r)} \quad (7.2)$$

⁵ Καταφύγιο: Είναι ένας τόπος ή μια θέση όπου καταφεύγει κανείς για ασφάλεια.

Το μοντέλο βασίζεται στο ακόλουθο σύστημα θηρευτή-θηράματος, που αποτελεί μία παραλλαγή της βασικής εξίσωσης των Lotka-Volterra:

$$\begin{aligned} \square \frac{dx}{dt} &= rx - bx^2 - \frac{ax^2y}{\beta^2 + x^2} \\ \square \frac{dy}{dt} &= -cy + \frac{kax^2y}{\beta^2 + x^2} \end{aligned} \quad (7.3)$$

όπου οι μεταβλητές x, y δηλώνουν τον πληθυσμό του θηράματος και του θηρευτή αντίστοιχα σε οποιαδήποτε χρονική στιγμή t , και a, β, r, b, c, k είναι όλες θετικές σταθερές. Το r αντιπροσωπεύει τον εγγενή ρυθμό ανάπτυξης του θηράματος, το r / b είναι η φέρουσα ικανότητα του θηράματος, το c αποτελεί το ρυθμό θανάτων του θηρευτή, το k είναι ο συντελεστής μετατροπής που δηλώνει τον αριθμό των νεογέννητων θηρευτών για κάθε συλλαμβανόμενο θήραμα και ο όρος $\frac{ax^2}{\beta^2 + x^2}$ δηλώνει τη συνάρτηση αντίδρασης του θηρευτή (τύπου Holling – III).

Οι Huang et al (2006), βασιζόμενοι στο σύστημα εξισώσεων (7.3) του μοντέλου θηρευτή – θηράματος, έκαναν μια επέκταση και ενσωμάτωσαν μια σταθερή παράμετρο m , σαν καταφύγιο θηράματος, ενώ χρησιμοποίησαν τον όρο $(1-m)x$ ως το μέγεθος του θηράματος που βρίσκεται στη διάθεση του θηρευτή. Έτσι λοιπόν η μορφή του συστήματος (7.3) πλέον αλλάζει και γίνεται:

$$\begin{aligned} \square \frac{dx}{dt} &= rx - bx^2 - \frac{a(1-m)^2 x^2 y}{\beta^2 + (1-m)^2 x^2} \\ \square \frac{dy}{dt} &= -cy + \frac{ka(1-m)^2 x^2 y}{\beta^2 + (1-m)^2 x^2} \end{aligned} \quad (7.4)$$

Στη συγκεκριμένη περίπτωση εμείς αρχικά θα κάνουμε μια ποσοτική μελέτη του συνεχούς μοντέλου, που ανέπτυξαν οι Huang et al (2006), αναλύοντας την ύπαρξη και την ευστάθεια των σταθερών σημείων, ακολουθώντας την γνωστή διαδικασία διαγραμμάτων φάσης, καθώς επίσης και την εξέλιξη των δύο αλληλεπιδρώντων πληθυσμών του μοντέλου μας ως προς το χρόνο υπό την επίδραση της νέας παραμέτρου m με την χρήση χρονολογικών σειρών⁶ (time series). Στη συνέχεια θα υλοποιήσουμε την ανάλυση και περιγραφή των χαρακτηριστικών του ίδιου μοντέλου, αλλά σε διακριτή μορφή, κατασκευάζοντας εκ νέου τα φασικά διαγράμματα, τα

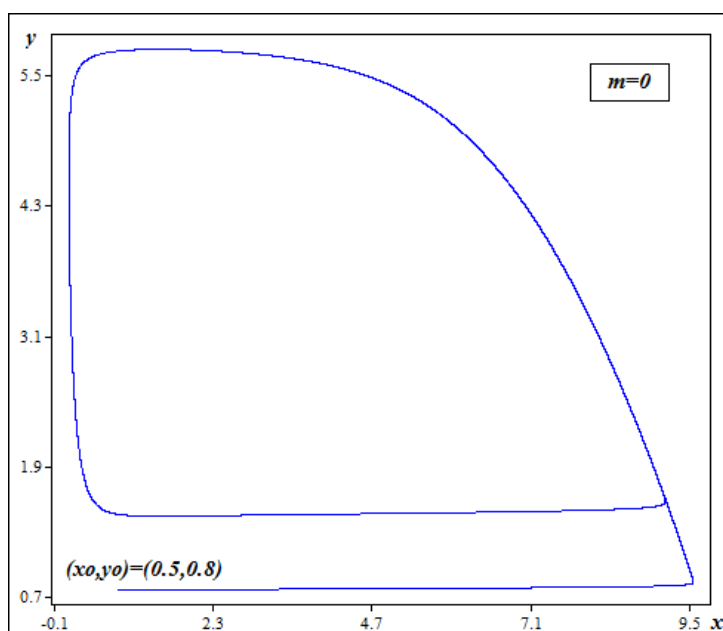
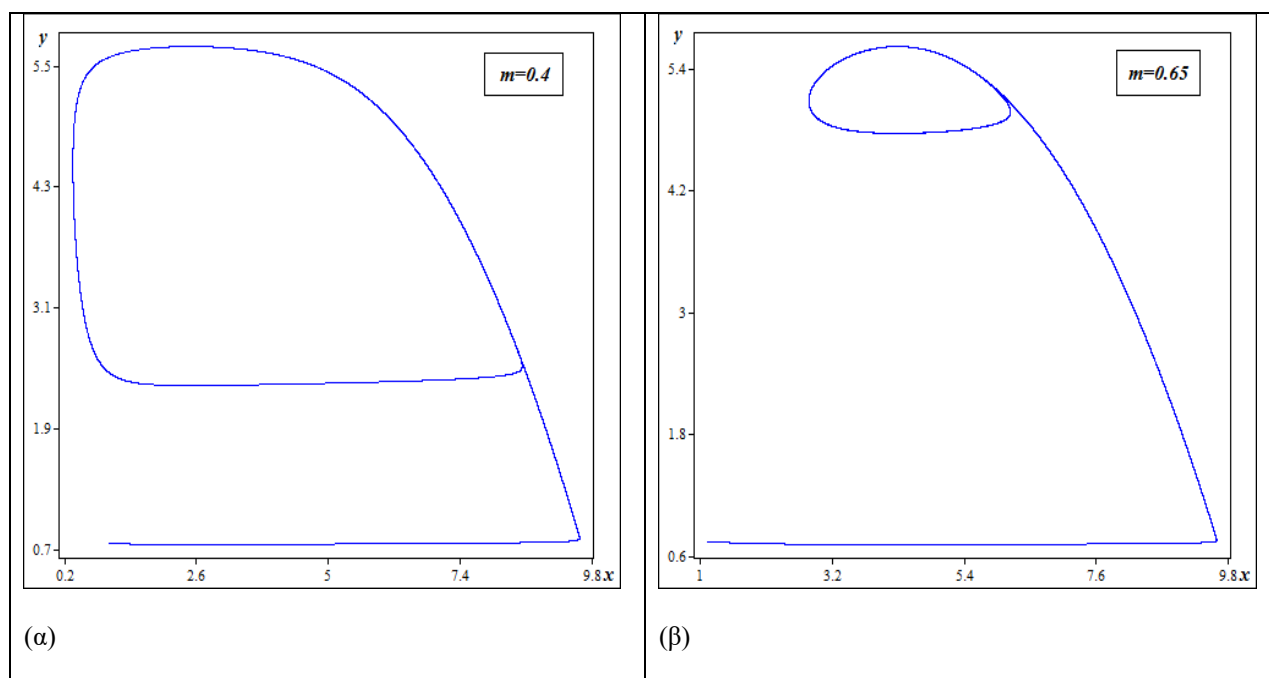
⁶ Χρονολογικές σειρές: αφορούν την εξέλιξη στο χρόνο συγκεκριμένων μεταβλητών.

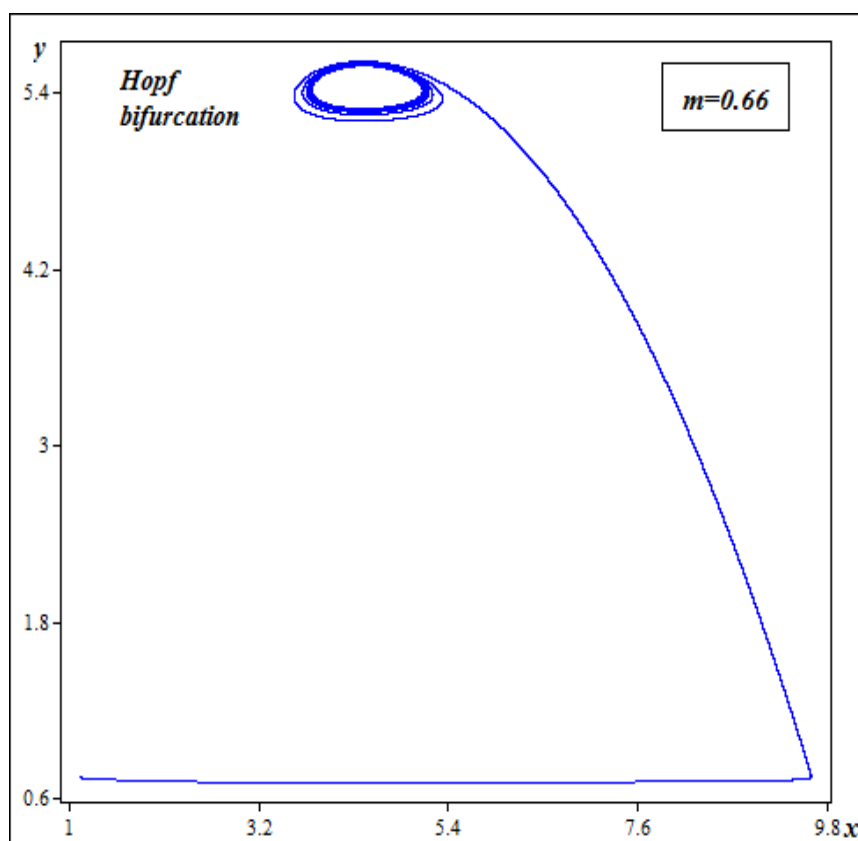
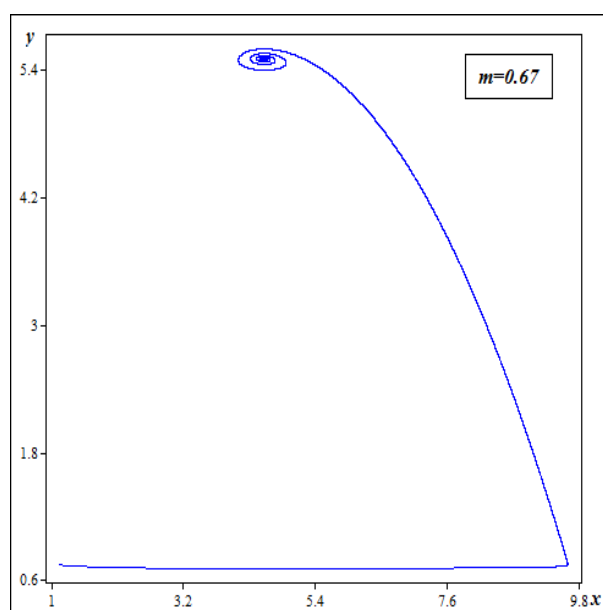
διαγράμματα περιοχών σύγκλισης, τα διαγράμματα ευστάθειας και τέλος τα διαγράμματα Lyapunov.

7.2 Ανάλυση του μοντέλου σε συνεχή χρόνο

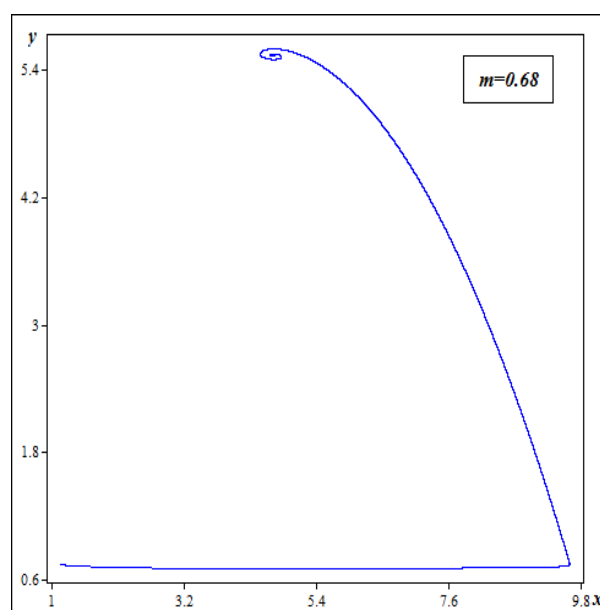
Ξεκινώντας την ανάλυση του μοντέλου (7.4) σε συνεχή χρόνο, με την προσαρμοσμένη πλέον μορφή του και έχοντας συμπεριλάβει την παράμετρο καταφυγίου (m), θα δούμε τι ακριβώς συμβαίνει στον φασικό χώρο του δυναμικού μας συστήματος. Θέτουμε λοιπόν στις παραμέτρους θετικές σταθερές τιμές: $r = 1$, $b = 0,1$, $a = 0,5$, $k = 0,2$, $c = 0,09$, $\beta = 0,5$ και μελετούμε την συμπεριφορά του συνεχούς μοντέλου, καθώς αυξάνουμε την τιμή της παραμέτρου m όπως παρακάτω:

- $m = 0$ (δεν υπάρχει καταφύγιο για το θήραμα). Έχουμε την παρουσία ενός ευσταθούς οριακού κύκλου με αρχικό σημείο το $(x_0, y_0) = (0,5, 0,8)$ (Σχ. 7.1).
- $0 < m < 0,66$ (λίγα καταφύγια). Παρατηρούμε ότι το μέγεθος του οριακού κύκλου μειώνεται για κάθε αύξηση του m από 0,01 έως την τιμή 0,66. Ενδεικτικά για την τιμή του $m = 0,4$ (Σχ. 7.2α) ο οριακός κύκλος υπέστη μείωση κατά κάποιο ποσοστό, το οποίο γίνεται εμφανώς ξεκάθαρο για την τιμή του $m = 0,65$ (Σχ. 7.2.β).
- $m = 0,66$ (δημιουργία διακλάδωσης Hopf). Αυτό σημαίνει ότι ο οριακός κύκλος αρχίζει και χάνει την ευστάθεια του και το θετικό σημείο ισορροπίας του συστήματος γίνεται ευσταθές (Σχ. 7.3).
- $0,66 < m < 0,9$ (ευσταθής θετική ισορροπία) ($x^* > y^* > 0$) με αύξηση της τιμής του σημείου ισορροπίας x^* και ταυτόχρονη μείωση του y^* (Σχ. 7.4).
- $0,9 < m < 1$ (κατάσταση όπου έχουμε ένα ακραίο σημείο ισορροπίας) ($x^* > 0, y^* = 0$) (Σχ. 7.5). Οι θηρευτές εξαφανίζονται ενώ τα θηράματα επιβιώνουν.

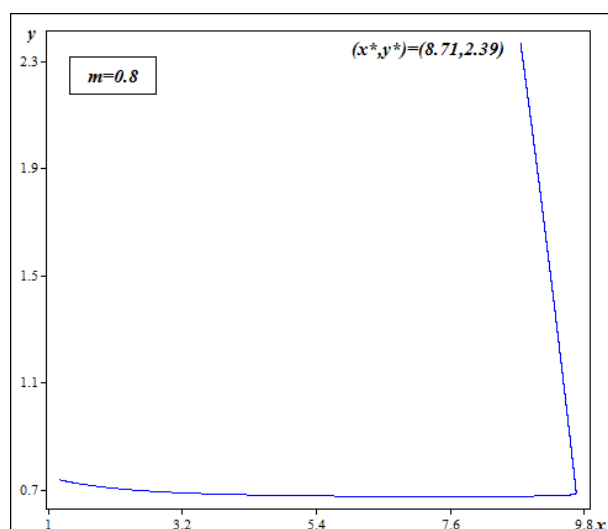
Σχήμα 7.1 Διάγραμμα φάσεων για $m = 0$ Σχήμα 7.2 Διάγραμμα φάσεων για $m = 0,4$ και $m = 0,65$

Σχήμα 7.3. Διάγραμμα φάσεων για $m = 0,66$ 

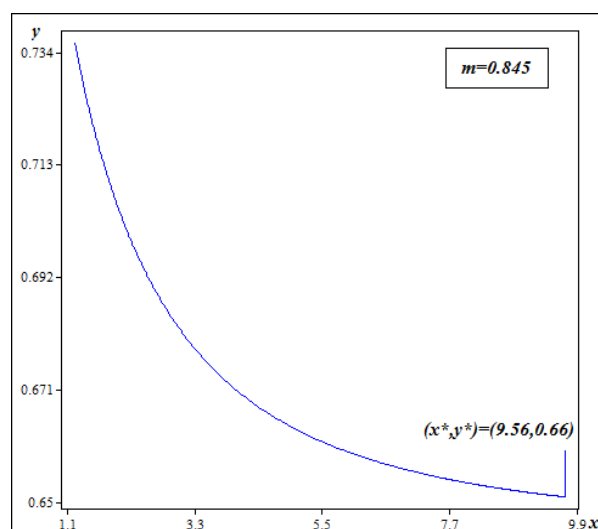
(α)



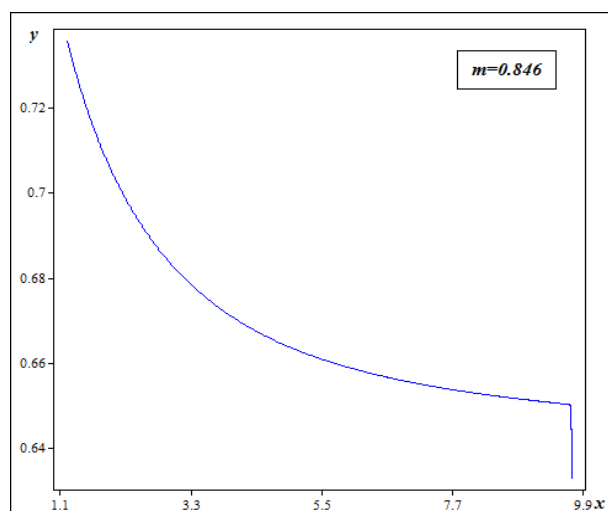
(β)



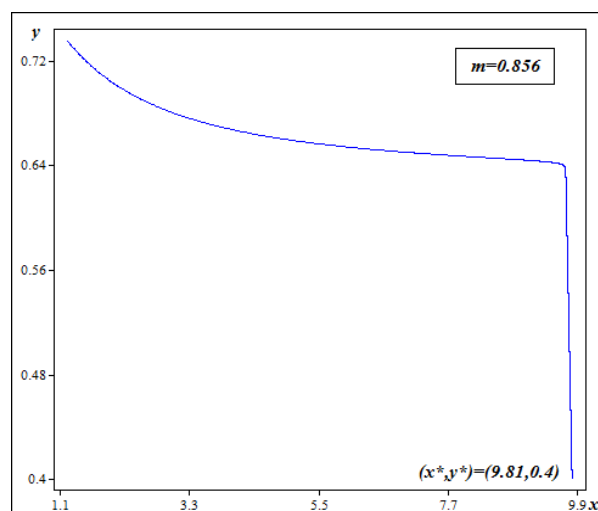
(γ)



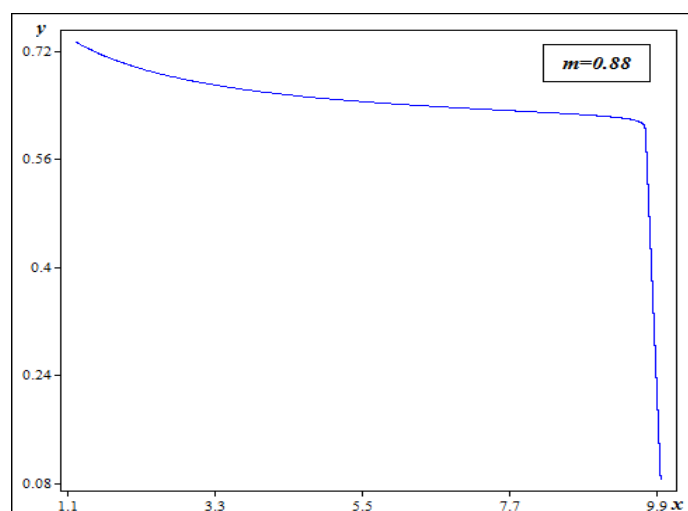
(δ)



(ε)

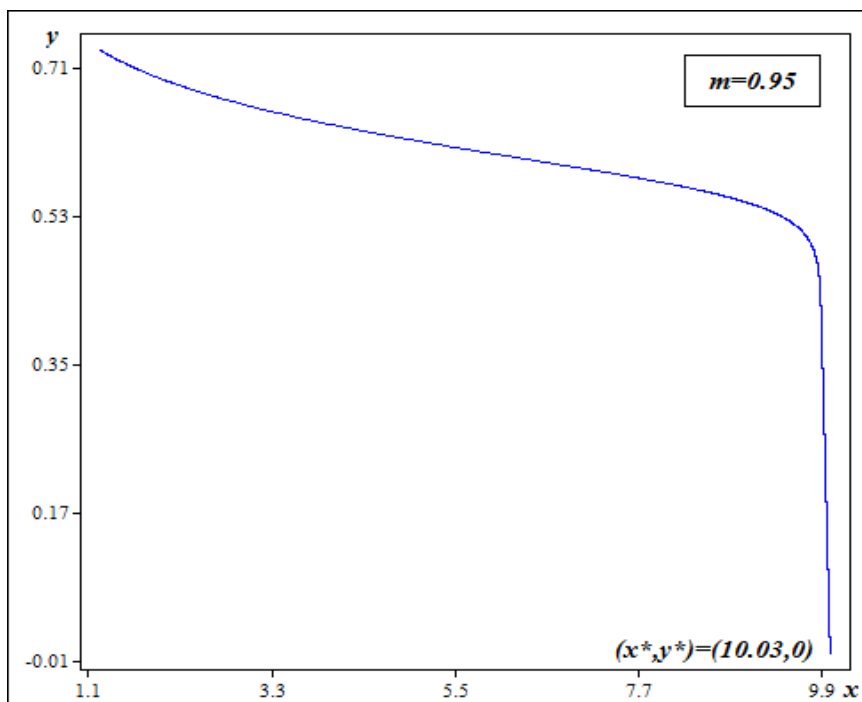


(στ)



(ζ)

Σχήμα 7.4. Διαγράμματα φάσεων για $0,66 < m < 0,9$



Σχήμα 7.5 Διάγραμμα φάσεων για $0,9 < m < 1$

Σε συνδυασμό με τα φασικά διαγράμματα κάνουμε επίσης την μελέτη των χρονολογικών σειρών, έτσι ώστε να έχουμε σαφέστερη εικόνα του μοντέλου και της αλληλεπίδρασης των δύο πληθυσμών του ως προς το χρόνο για κάποιες ενδεικτικές τιμές του m . Δηλαδή:

Όταν η **τιμή** του m είναι **μικρή** (μικρός αριθμός καταφυγίων):

- $m = 0,4$ (Σχ. 7.6α), έχουμε ημι-περιοδική κίνηση και στους δύο πληθυσμούς, καθώς ταλαντώνονται σε ένα οριακό κύκλο.
- $m = 0,65$ (Σχ. 7.6β), αρχίζει να μικραίνει το εύρος των ταλαντώσεων και στους δύο πληθυσμούς.

Όταν η **τιμή** του m είναι **μεσαία** (μεσαίος αριθμός καταφυγίων):

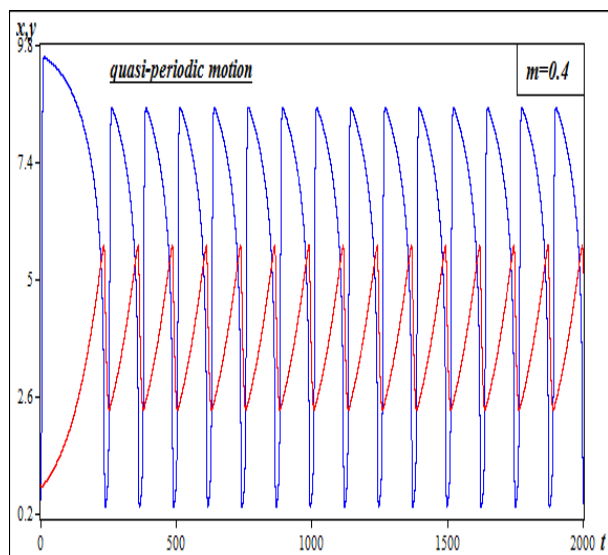
- $m = 0,68$ (Σχ. 7.7α), έχουμε τα πρώτα στοιχεία ευστάθειας τόσο στον πληθυσμό του θηρευτή, όσο και στον πληθυσμό του θηράματος. Αυτό σημαίνει ότι έχουμε φύγει από την κατάσταση του οριακού κύκλου και έχουμε περάσει σε ευσταθές σημείο ισορροπίας και για τους δύο πληθυσμούς $0 < x^* < y^*$.

Όταν η **τιμή** του m είναι **μεγάλη** (μεγάλος αριθμός καταφυγίων):

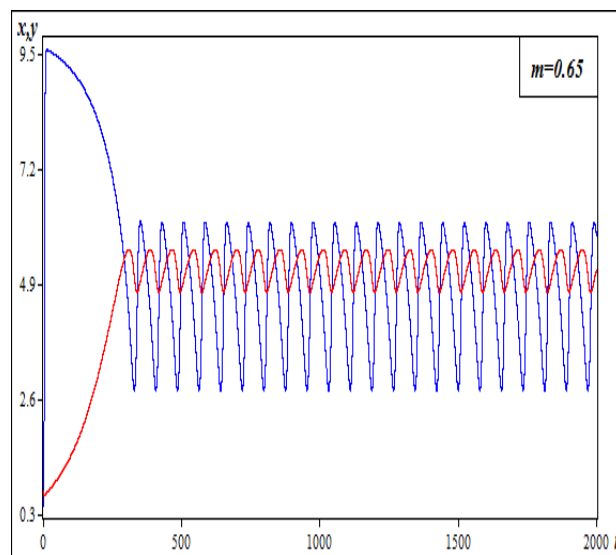
- $m = 0,8$ (Σχ. 7.7β), στην συγκεκριμένη περίπτωση παρατηρούμε ότι αρχίζει να αυξάνεται ο πληθυσμός των θηραμάτων, εξαιτίας της προστασίας που προσφέρεται από τον παράγοντα καταφύγιο, ενώ ο ταυτόχρονα ξεκινάει η μείωση του πληθυσμού των θηρευτών.

Όταν η **τιμή** του m είναι **πολύ μεγάλη** (πολύ μεγάλος αριθμός καταφυγίων):

- $m = 0,88$ (Σχ. 7.7γ), η τιμή του συντελεστή που ορίζει την προστασία του θηράματος, είναι εξαιρετικά μεγάλη και ενώ έχει αυξηθεί κατά πολύ ο αριθμός των θηραμάτων, οι θηρευτές τείνουν προς εξαφάνιση, επειδή είναι αδύνατο για αυτούς να βρουν την τροφή τους η οποία προστατεύεται από τα καταφύγια.

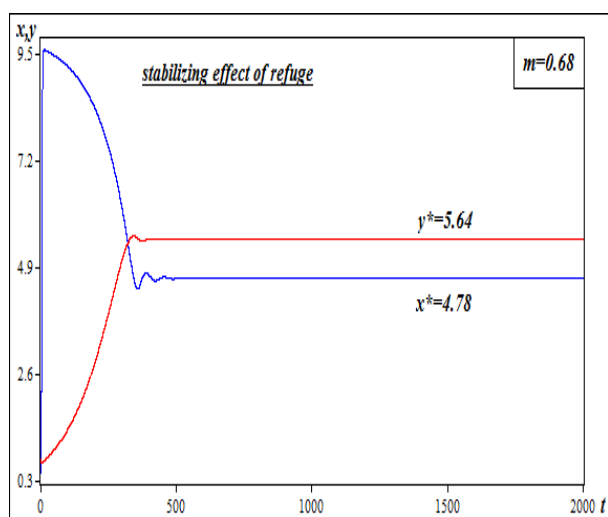


(α)

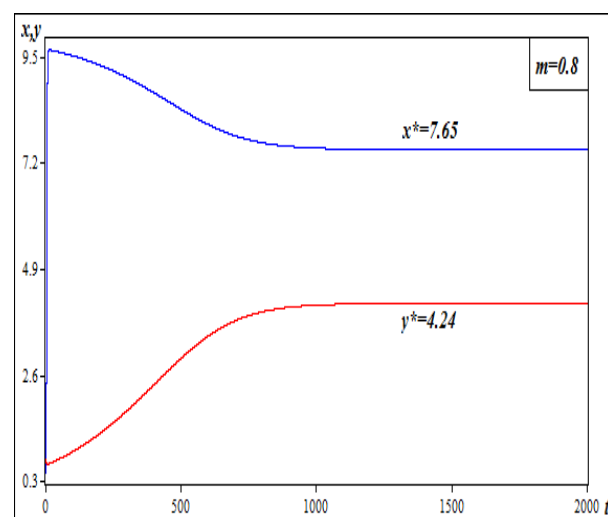


(β)

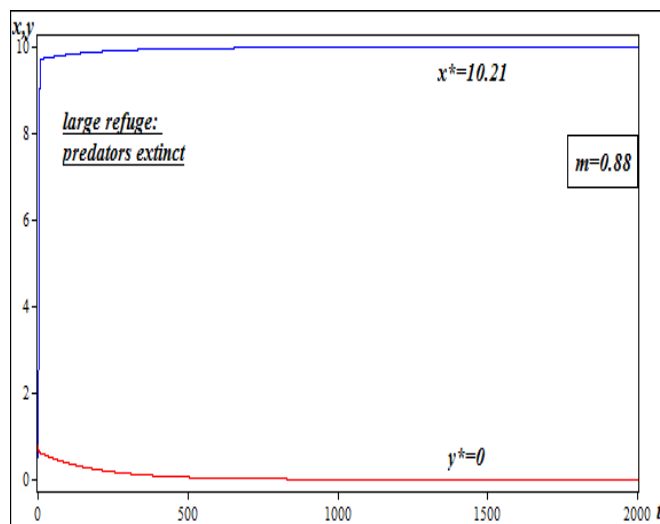
Σχήμα 7.6. Διαγράμματα χρονοσειρών για $m = 0,4$ και $0,63$



(α)



(β)



(γ)

Σχήμα 7.7. Διαγράμματα χρονοσειρών για $m = 0,68, 0,8$ και $0,88$

Συμπερασματικά, μελετώντας το συνεχές μοντέλο παρατηρούμε ότι με την ενσωμάτωση ενός μικρού αριθμού καταφυγίων θηράματος στο σύστημα (7.3), έχουμε ένα ευσταθές οριακό κύκλο που εμφανίζεται στο σύστημα, όταν η θετική ισορροπία είναι ασταθής.

Τέλος, τα αποτελέσματα που πήραμε, υποδεικνύουν ότι το καταφύγιο θηράματος παρουσιάζει ένα σταθεροποιητικό αποτέλεσμα στην αλληλεπίδραση θηρευτή – θηράματος. Δηλαδή, αν προσθέσουμε ένα μικρό αριθμό καταφυγίων θηράματος στο μοντέλο, τότε το καταφύγιο δεν μεταβάλλει την δυναμική σταθερότητα στο μοντέλο Lotka-Volterra. Προσθέτοντας όμως ένα μεγάλο αριθμό καταφυγίων στο μοντέλο, τότε αντικαθίσταται η συμπεριφορά ταλάντωσης με μία σταθερή ισορροπία.

Γ' ΜΕΡΟΣ

8. ΔΙΑΚΡΙΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΘΗΡΕΥΤΗ – ΘΗΡΑΜΑΤΟΣ ΤΥΠΟΥ HOLLING – III ΤΩΝ HUANG ET AL. (2006)

8.1 Ανάλυση του μοντέλου σε συνεχή μορφή

Στη συνέχεια θα μελετήσουμε το μοντέλο θηρευτή – θηράματος των Huang et al. (2006) με συνάρτηση αντίδρασης τύπου Holling-III και ύπαρξη καταφυγίων σε διακριτό χρόνο.

Πολλές μελέτες έδειξαν ότι το μοντέλο θηρευτή – θηράματος σε διακριτό χρόνο παρουσιάζει πιο πολύπλοκη δυναμική συμπεριφορά σε σχέση με το συνεχές χρόνο, και συνεπώς ερμηνεύει καλύτερα την συμπεριφορά των πληθυσμών στην πραγματικότητα. Ο λόγος που θα αναλύσουμε το σύστημα σε διακριτό χρόνο είναι για να συγκρίνουμε, εάν στο διακριτό χρόνο η μεταβλητή του καταφυγίου θηράματος εξακολουθεί να έχει σταθεροποιητική επίδραση στην αλληλεπίδραση που υπάρχει μεταξύ του θηρευτή και του θηράματος, όπως είδαμε στο μοντέλο συνεχούς χρόνου.

Κάνοντας χρήση της μεθόδου Euler κάνουμε την μετατροπή του συστήματος μας από συνεχή σε διακριτή μορφή, όπως παρακάτω:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + \delta \left[rx_n - bx_n^2 - \frac{a(1-m)^2 x_n^2 y_n}{y_n^2 + (1-m)^2 x_n^2} \right] \\ y_{n+1} &= y_n + \delta \left[-cy_n + \frac{ka(1-m)^2 x_n^2 y_n}{y_n^2 + (1-m)^2 x_n^2} \right] \end{aligned} \quad (8.1)$$

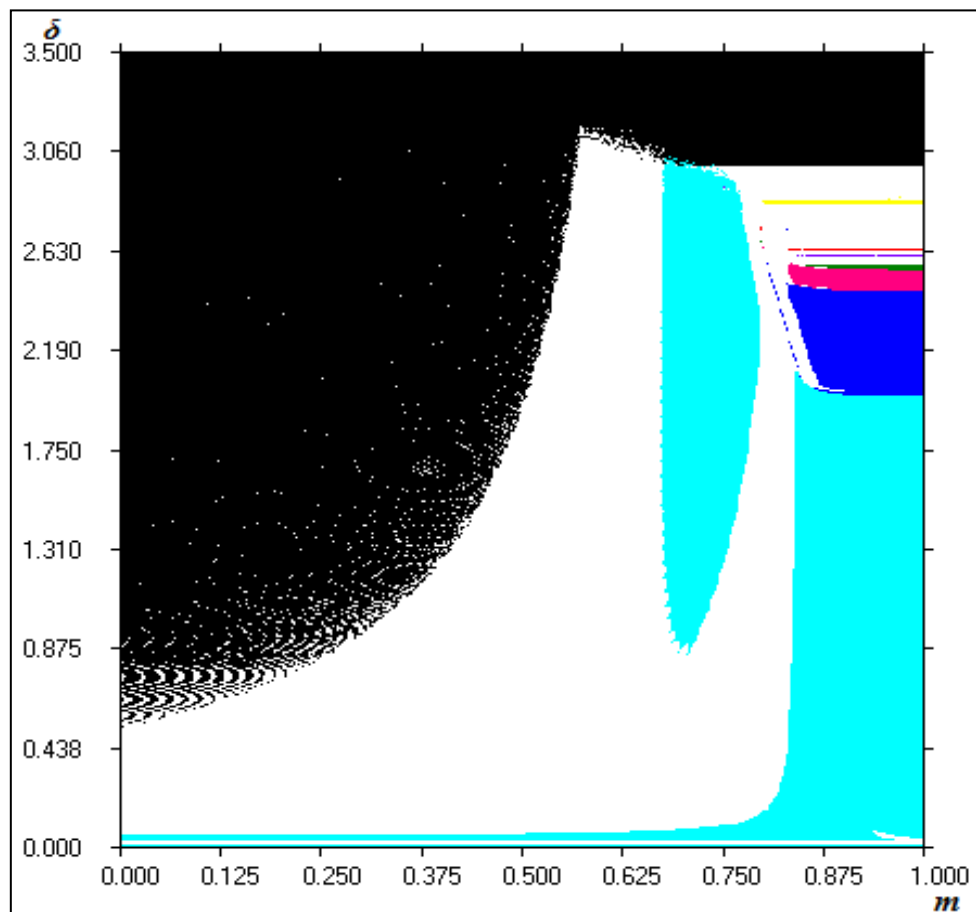
όπου $m \in [0,1]$ είναι η παράμετρος του καταφυγίου του θηράματος, όπως και στην περίπτωση του συνεχούς μοντέλου και το δ είναι το μέγεθος του βήματος όπως και στα παραπάνω διακριτού-χρόνου μοντέλα που μελετήσαμε.

Ακολουθώντας την ίδια πορεία που ακολουθήσαμε στα προηγούμενα μοντέλα για την μελέτη του δυναμικού συστήματος, θα βασιστούμε και σε αυτήν την περίπτωση στην κατασκευή των διαγραμμάτων περιοχών σύγκλισης, των διαγραμμάτων Lyapunov και των φασικών διαγραμμάτων.

Ξεκινώντας την ανάλυση του μοντέλου (8.1) σε διακριτό χρόνο, με την προσαρμοσμένη πλέον μορφή του και έχοντας συμπεριλάβει την παράμετρο καταφυγίου m , θα δούμε πώς ακριβώς αντιδρά ο κάθε πληθυσμός του μοντέλου. Θέτουμε στις παραμέτρους τις θετικές σταθερές τιμές: $r = 1$, $b = 0,1$, $a = 0,5$, $k = 0,2$, $c = 0,09$. Για να μελετήσουμε την συμπεριφορά,

ορίζουμε την μεταβλητή του καταφυγίου ίση με μία τιμή (μικρή, μεσαία, μεγάλη) και μεταβάλλουμε την τιμή της παραμέτρου δ .

Ας δούμε, λοιπόν, αρχικά τι ακριβώς συμβαίνει στο διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για σταδιακή αύξηση στις τιμές του δ από 0 σε 3,05.



Σχήμα 8.1 Διάγραμμα περιοχών σύγκλισης για m, δ

Βλέπουμε στο παραπάνω διάγραμμα (Σχ.8.1), ότι κυριαρχεί μία μαύρη περιοχή μη ρεαλιστικών τιμών, που την ακολουθεί μία λευκή περιοχή μη-περιοδικότητας. Η λευκή περιοχή διακόπτεται από μια περιοχή ελκυστικού σημείου 1-περιόδου (γαλάζιο), που όσο συνεχίζουμε κινούμενοι προς τα δεξιά του διαγράμματος, μεγαλώνει. Αυτό σημαίνει ότι για όλες αυτές τις τιμές των δύο παραμέτρων που μεταβάλλουμε (m και δ), υπάρχει ελκυστικό σημείο ισορροπίας. Στην πάνω δεξιά περιοχή του διαγράμματος έχουμε την δημιουργία ενός κύκλου 2-περιόδων (περιοχή με το μπλε χρώμα).

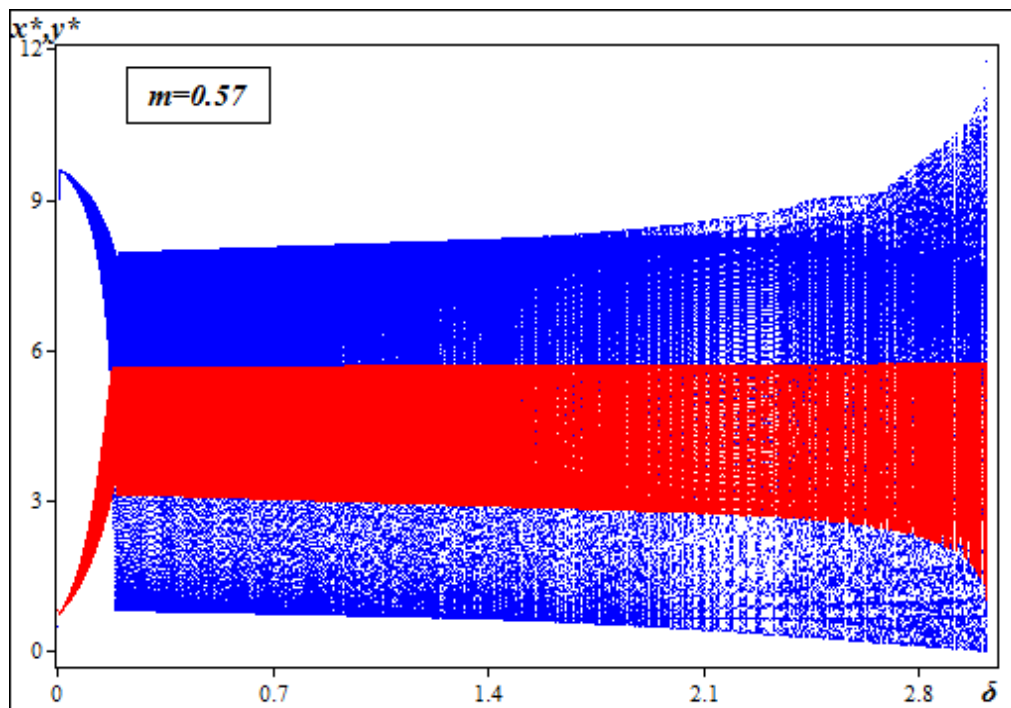
Συνολικά λοιπόν μπορούμε να κάνουμε την εξής παρατήρηση, ότι για μικρές τιμές καταφυγίου το σύστημα παρουσιάζει μη περιοδική συμπεριφορά, όπως είχαμε και στο συνεχές μοντέλο, ενώ για μεσαίες τιμές καταφυγίου η μη περιοδική συμπεριφορά, καθώς το μέγεθος του βήματος αυξάνεται, αντικαθίσταται με ευσταθές σταθερό σημείο. Τέλος, για μεγάλες τιμές

καταφυγίου, καθώς το μέγεθος βήματος αυξάνεται, το ευσταθές σταθερό σημείο αντικαθίσταται από μια σειρά από περιοδικούς κύκλους υψηλών περιόδων που κάνουν την εμφάνιση τους (χρώματα μπλε, ροζ και πράσινο) οι οποίοι τελικά οδηγούν για άλλη μία φορά σε μη περιοδική συμπεριφορά.

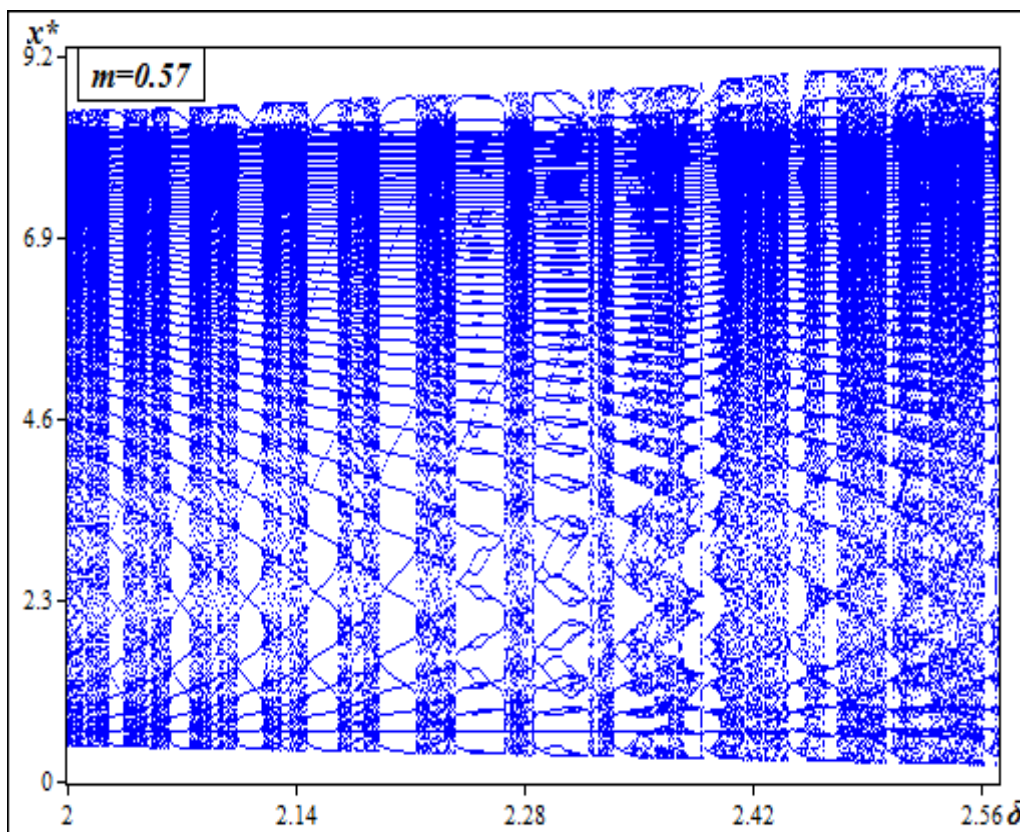
Για να έχουμε μία σαφέστερη εικόνα των πληθυσμών του μοντέλου μας, ας επιχειρήσουμε να κατασκευάσουμε το διάγραμμα διακλάδωσης. Έτσι, παίρνοντας την τιμή του $m = 0,57$ (μέτριος αριθμός καταφυγίων) θα μεταβάλλουμε την τιμή της παραμέτρου δ :

- i) $0 < \delta < 2 \rightarrow$ Παρατηρούμε ότι εμφανίζονται διαδοχικές Hopf διακλαδώσεις ($\lambda^+ < 0,001$). Στο σημείο αυτό έχουμε ημι-περιοδική συμπεριφορά και οι δύο πληθυσμοί ταλαντώνονται μεταξύ συνεχόμενων πιθανών καταστάσεων τοποθετημένων κατά μήκος ενός οριακού κύκλου (Σχ. 8.2).
- ii) $2 < \delta < 2,57 \rightarrow$ Έχουμε την εμφάνιση διακλαδώσεων διπλασιασμού περιόδων, όπως επίσης και υποδιπλασιασμών των περιόδων ($\lambda^+ < 0,03$), με περιοδικούς κύκλους υψηλών περιόδων να εναλλάσσονται μεταξύ περιοχών με χάος (Σχ. 8.3).
- iii) $2,57 < \delta < 3,05 \rightarrow$ Εμφανίζεται το φαινόμενο διακλάδωσης διπλασιασμού περιόδων, που οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά ($0,05 < \lambda^+ < 0,0642$) (Σχ. 8.2).

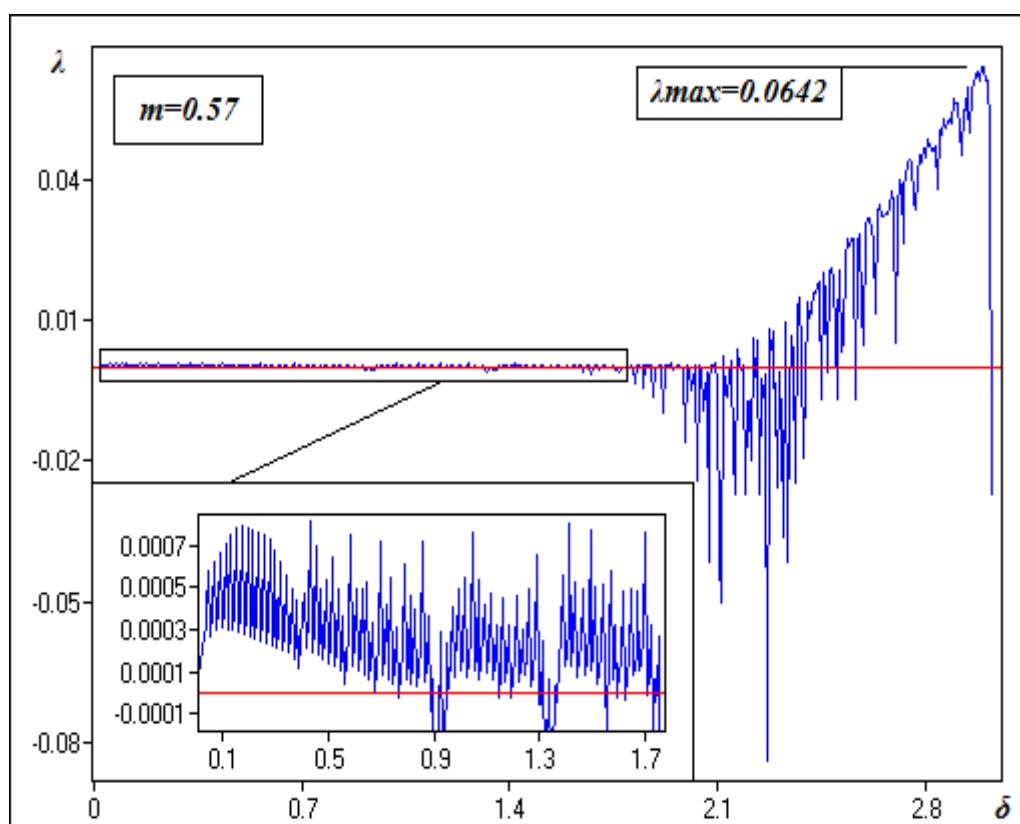
Ο μέγιστος εκθέτης Lyapunov που αντιστοιχεί σε μέτριο αριθμό καταφυγίων, εμφανίζεται για την τιμή $\delta = 2,9979$ και είναι, $\lambda_{\max} = 0,0642$, όπου στο σημείο αυτό η αλληλεπίδραση μεταξύ θηράματος και θηρευτή είναι η πιο χαοτική και η λιγότερο προβλέψιμη (Σχ. 8.4).



Σχήμα 8.2 Διάγραμμα διακλάδωσης θηρευτή-θηράματος για $0 < \delta < 3,05$



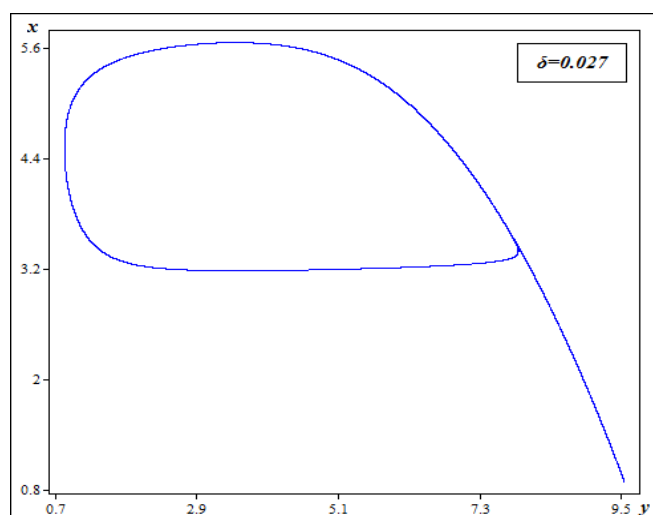
Σχήμα 8.3 Διάγραμμα διακλάδωσης θηράματος για $2 < \delta < 2,57$



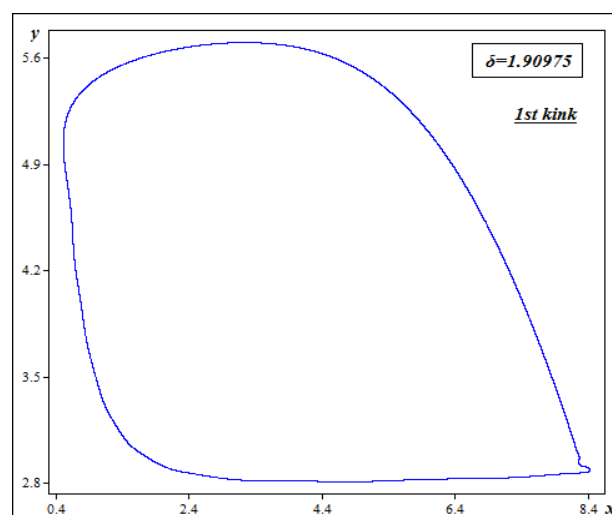
Σχήμα 8.4 Διάγραμμα Lyapunov για $m=0,57$, ενώ το δ μεταβάλλεται από 0 έως 3,05

Ας παρακολουθήσουμε τι συμβαίνει στον φασικό χώρο του δυναμικού μας συστήματος, με τη βοήθεια των διαγραμμάτων φάσεων για μέτριες τιμές της παραμέτρου του καταφυγίου ($m = 0.57$). Κάνοντας μία αναδρομή στο συνεχές μοντέλο του Huang et al. (2006) μπορούμε εύκολα να θυμηθούμε την εμφάνιση ενός ευσταθούς οριακού κύκλου και να κάνουμε σύγκριση για το αν τελικά έχουμε μεγάλη απόκλιση στα αποτελέσματά μας κατά την μελέτη του μοντέλου σε διακριτή μορφή.

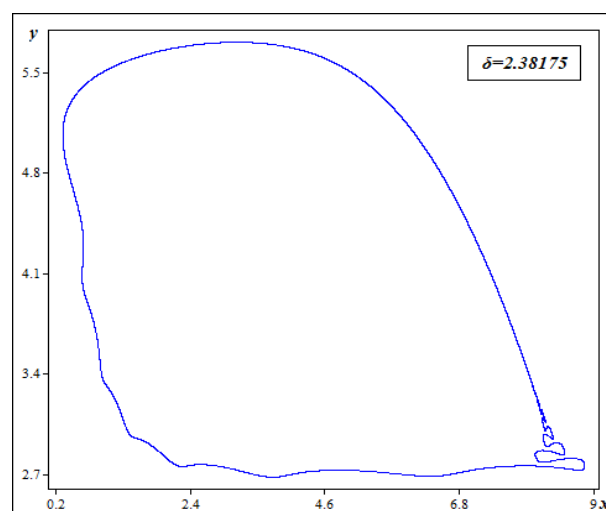
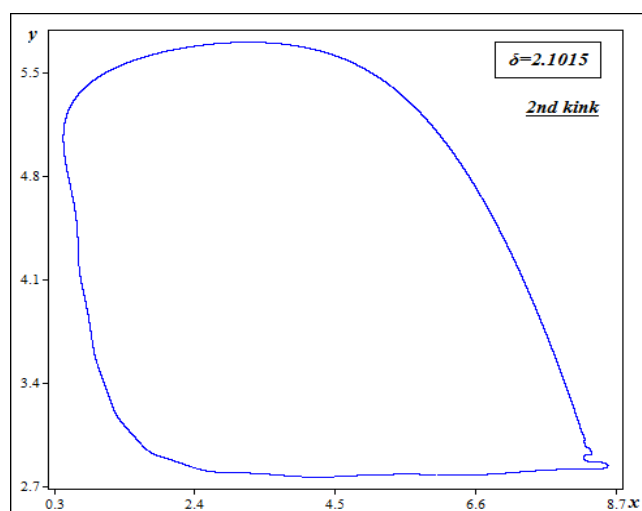
Βλέποντας λοιπόν τα παρακάτω διαγράμματα φάσεων (Σχ. 8.5) που αφορούν τη διακριτή μορφή, έχουμε και εδώ την εμφάνιση ενός οριακού κύκλου που δημιουργείται για τις μικρές και μεσαίες τιμές του δ . Όσο αυξάνεται ολόένα η τιμή του δ , μέσω διαδοχικών διακλαδώσεων διπλασιασμού των περιόδων (kinks), ένα τμήμα του οριακού κύκλου αρχίζει να παραμορφώνεται και το σχήμα του αλλάζει συνεχώς. Η παράξενη περιοχή που αναπτύσσεται στον οριακό κύκλο εμφανίζει χάος. Τελικά ο αρχικός οριακός κύκλος δίνει τη θέση του σε έναν παράξενο ελκυστή.



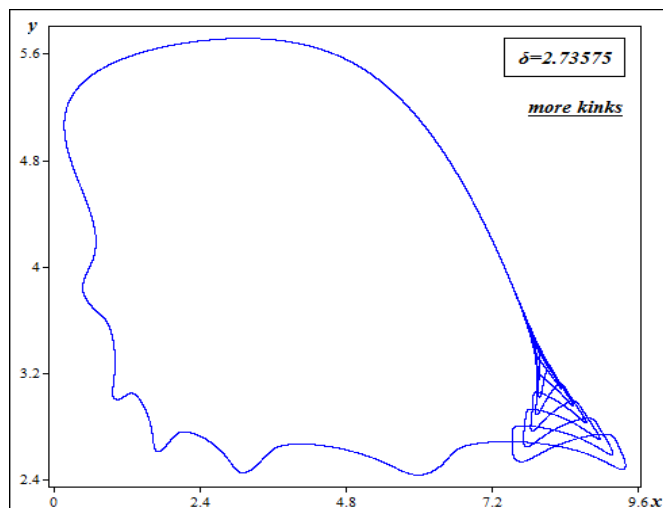
(α)



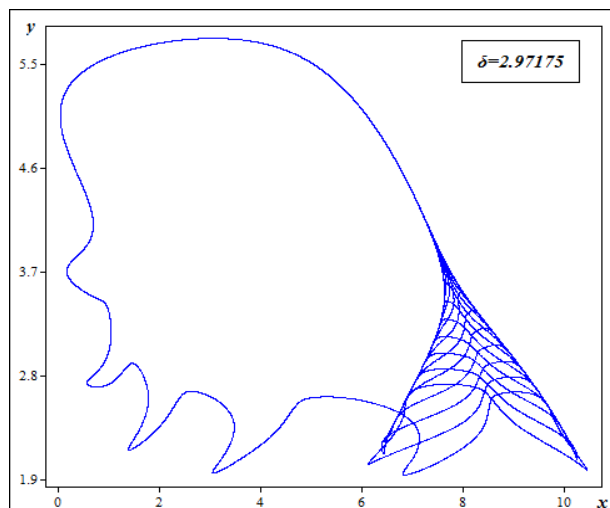
(β)



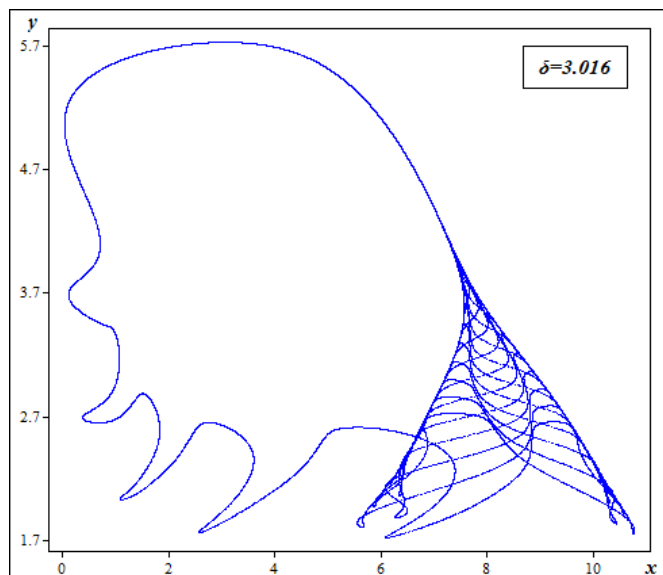
(γ)



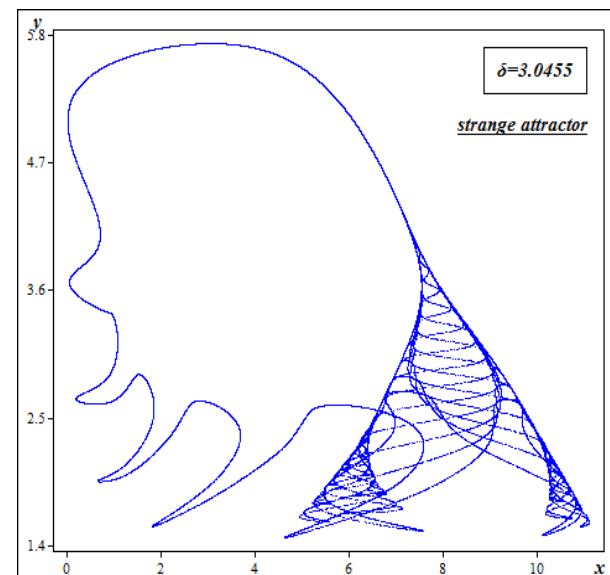
(δ)



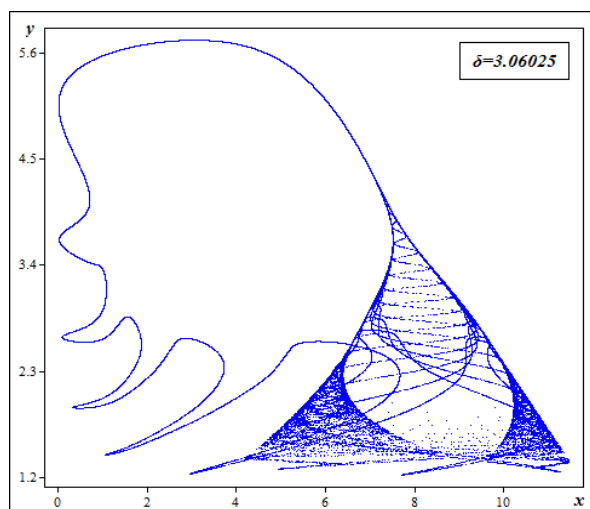
(ε)



(στ)



(ζ)

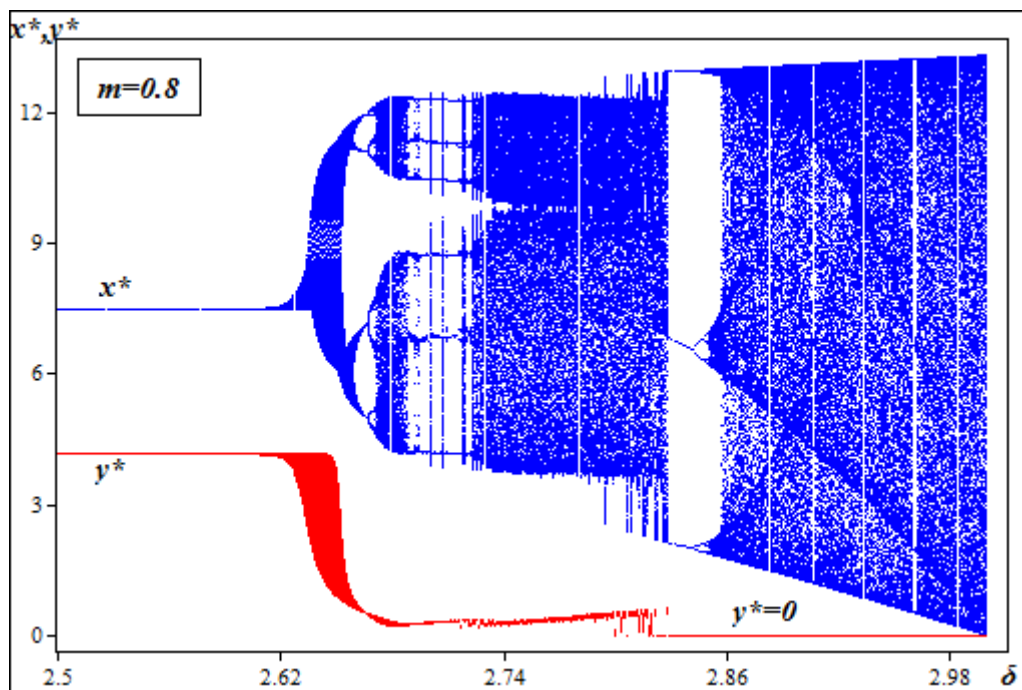


(η)

(θ)

Σχήμα 8.5. Γραφήματα φάσεων για $m=0,57$ και διάφορες τιμές του δ από 0,027 έως 3,06025

Στη συνέχεια θα επαναλάβουμε την ίδια διαδικασία με την διαφορά ότι θα μελετήσουμε τώρα την συμπεριφορά του συστήματος διατηρώντας σταθερή την παράμετρο m στην τιμή 0,8, δηλαδή για μεγάλες τιμές καταφυγίου, ενώ η τιμή της παραμέτρου δ αυξάνεται σταδιακά από την τιμή 2,5 έως το 3,01.

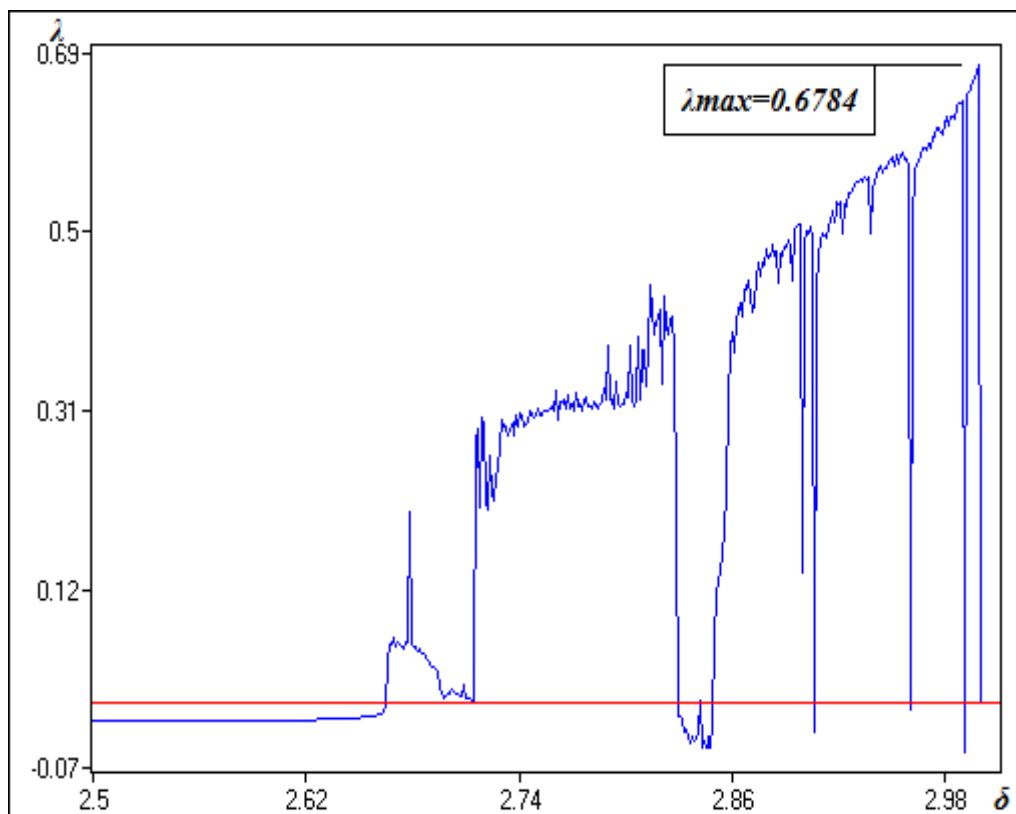


Σχήμα 8.6 Διάγραμμα διακλάδωσης θηράματος $m = 0,8$ και $2,5 < \delta < 3,01$

Στο παραπάνω γράφημα παρατηρούμε ότι:

- i) $0 < \delta < 2,6 \rightarrow$ υπάρχει ελκυστικό σημείο ισορροπίας και στους δύο πληθυσμούς, δηλαδή $(x^* > y^* > 0)$
- ii) $\delta \approx 2,66 \rightarrow$ ο κύκλος 4-περιόδων στο πληθυσμό θηραμάτων μέσω της flip διακλάδωσης, οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά ($\lambda^+ < 0,2$).
- iii) $\delta \approx 2,72 \rightarrow$ ο κύκλος 6-περιόδων στο πληθυσμό των θηραμάτων υφίσταται άλλη μια διακλάδωση, που οδηγεί επίσης σε χάος.
- iv) $2,72 < \delta < 2,83 \rightarrow$ παρατηρείται χαοτική συμπεριφορά και στους δύο πληθυσμούς ($\lambda^+ < 0,45$).
- v) $2,83 < \delta < 3,01 \rightarrow$ οι θηρευτές εξαφανίζονται, ενώ για τον πληθυσμό των θηραμάτων παρατηρούμε ότι ο κύκλος 3-περιόδων μέσω της flip διακλάδωσης οδηγεί στο χάος.

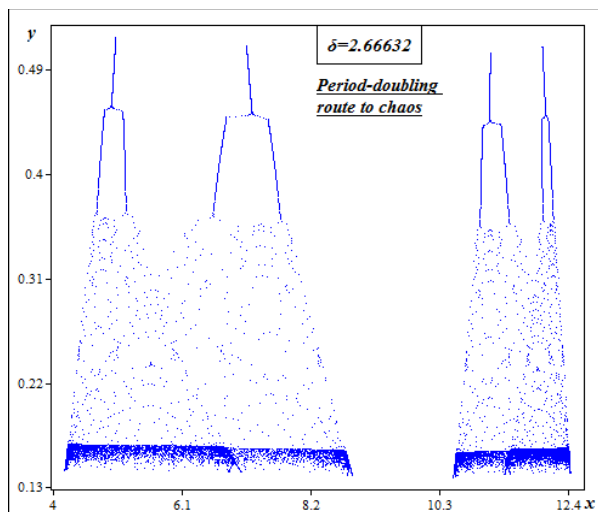
Στο αντίστοιχο διάγραμμα του εκθέτη Lyapunov (Σχ. 8.7), παρατηρούμε ότι ο εκθέτης ξεκινά με αρνητικές τιμές, που αντιστοιχούν σε μη χαοτική συμπεριφορά. Για την τιμή του $\delta = 2,9991$ έχουμε την μέγιστη τιμή του εκθέτη, που είναι $\lambda_{max} = 0,6784$. Σε σύγκριση με το διάγραμμα του εκθέτη Lyapunov για μεσαίες τιμές του καταφυγίου (Σχ. 8.4), παρατηρούμε ότι στο παρόν διάγραμμα η μέγιστη τιμή του εκθέτη είναι πολύ μεγαλύτερη $\lambda_{max} = 0,6784 > 0,0642$. Αυτό σημαίνει ότι για μεγάλες τιμές του m το σύστημα μας παρουσιάζει περισσότερη χαοτική συμπεριφορά.



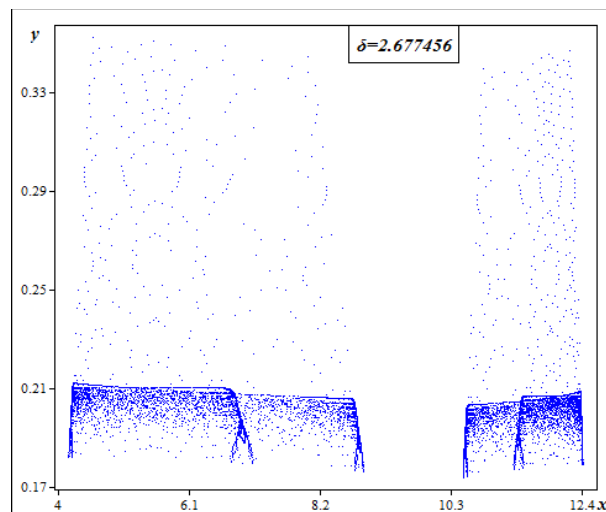
Σχήμα 8.7 Διάγραμμα Lyapunov για $m = 0,8$.

Χρησιμοποιώντας τα διαγράμματα φάσεων (Σχ. 8.8), για την ανάλυση συμπεριφοράς του μοντέλου, παρατηρούμε ότι για την τιμή του καταφυγίου θηράματος ίση με $m \approx 0,8$ και $\delta = 2,66632$, στο σύστημα εμφανίζεται διακλάδωση διπλασιασμού περιόδων, που οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά. Αυξάνοντας όλο και περισσότερο την τιμή του δ , το φαινόμενο αυτό γίνεται όλο και πιο εμφανές. Στη συνέχεια παρατηρείται μια διακλάδωση Hopf, που οδηγεί σε κύκλο 6-περιόδων, καθώς αυξάνουμε την τιμή του δ σε 2,694214. Όσο περισσότερο αυξάνουμε την τιμή του δ παρατηρούμε ότι στο σύστημα επικρατεί χαοτική συμπεριφορά και στους δύο πληθυσμούς. Τέλος, βλέπουμε ότι ο πληθυσμός των θηρευτών εξαφανίζεται, αντίθετα με το πληθυσμό των θηραμάτων που επιβιώνει και παρουσιάζει ακόμη περισσότερο χαοτική συμπεριφορά (ο εκθέτης Lyapunov παίρνει μεγαλύτερες θετικές τιμές (Σχ. 8.7)). Είναι

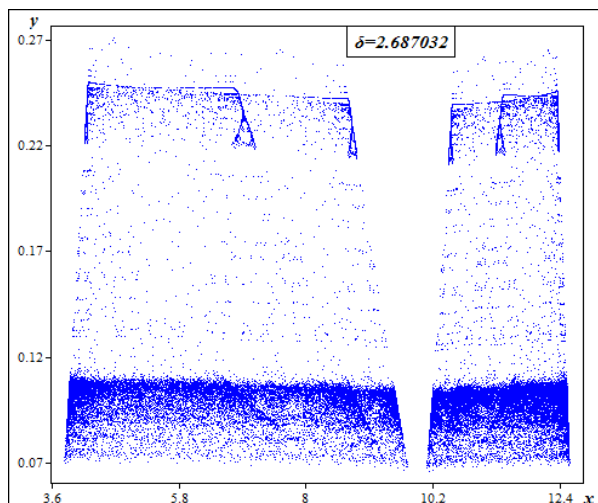
σημαντικό να αναφέρουμε ότι το μοντέλο σε συνεχές χρόνο για μεγάλη δυνατότητα προστασίας των θηραμάτων ($m \approx 0,8$) παρουσιάζει ευσταθές σημείο ισορροπίας.



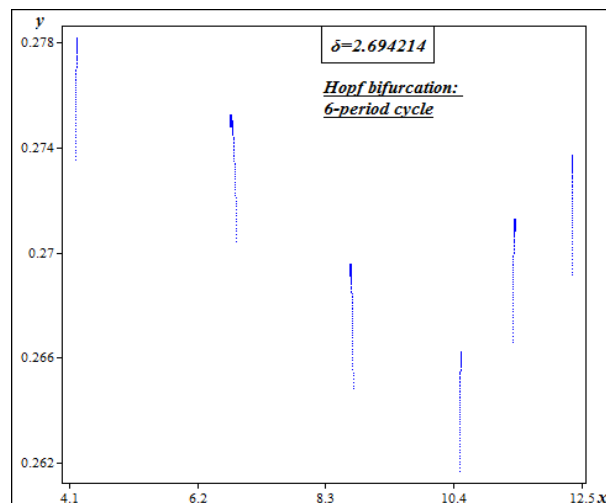
(α)



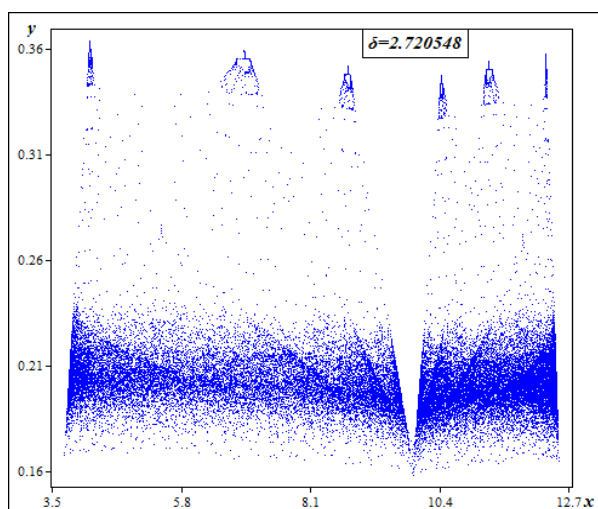
(β)



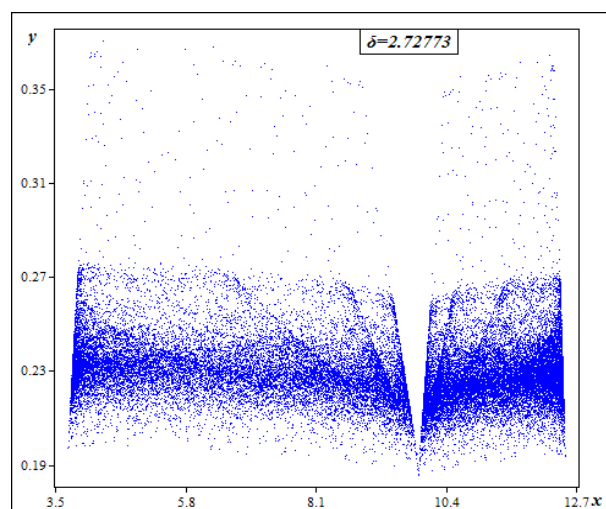
(γ)



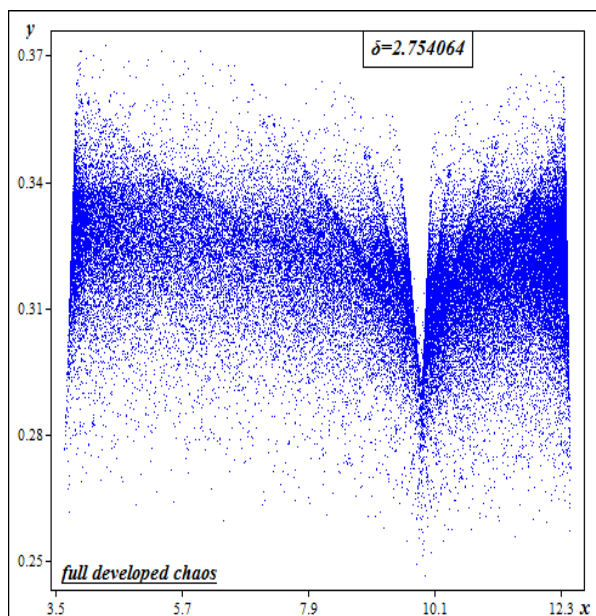
(δ)



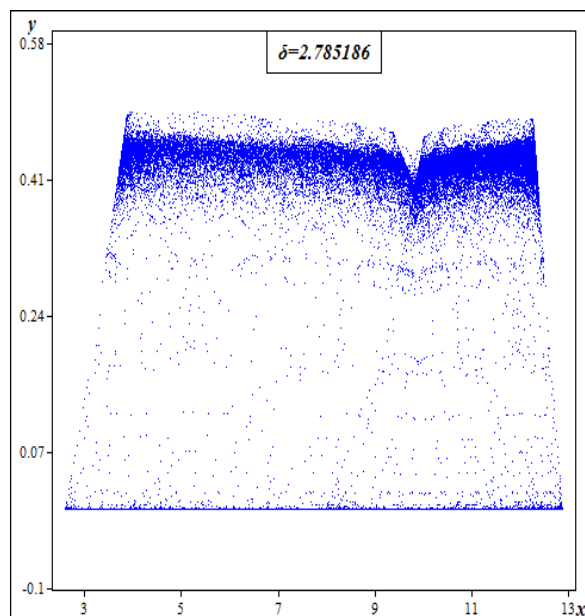
(ε)



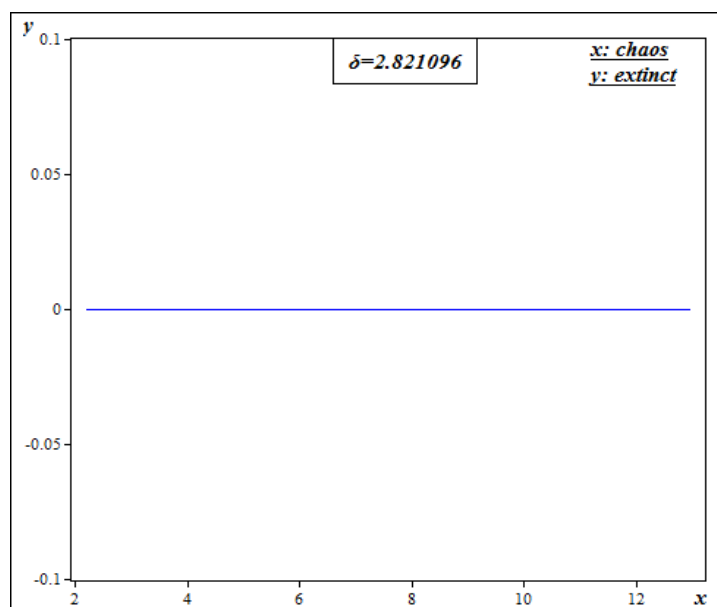
(στ)



(ζ)



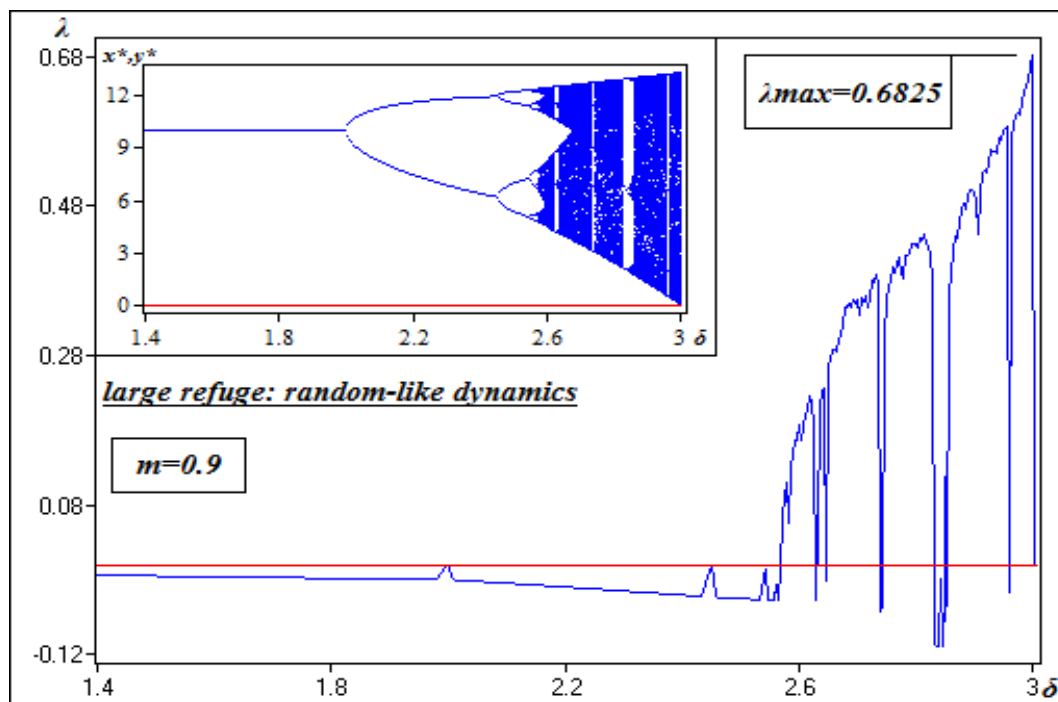
(η)



(θ)

Σχήμα 8.8. Γραφήματα φάσεων για $m=0, \delta, \delta$

Τέλος θα μελετήσουμε το διάγραμμα Lyapunov για την τιμή $m = 0,9$, δηλαδή για μεγάλες τιμές του καταφυγίου, καθώς το δ αυξάνεται από 1,4 σε 3,0.



Σχήμα 8.9. Διάγραμμα Lyapunov για $m = 0,9$.

Από το παραπάνω διάγραμμα (Σχ. 8.9), παρατηρούμε ότι για την τιμή του $\delta = 2,9995$ έχουμε την μέγιστη τιμή του εκθέτη, που είναι $\lambda_{max} = 0,6825$. Για τόσο υψηλή δυνατότητα προστασίας μόνο ο πληθυσμός των θηραμάτων επιβιώνει και η αύξηση του πληθυσμού θηράματος περιγράφεται από το λογιστικό μοντέλο. Η περιορισμένη διαθέσιμη τροφή για τον πληθυσμό των θηραμάτων μαζί με τον μεγάλο αριθμό θηραμάτων – λόγω της μεγάλης συχνότητας γεννήσεων, ανταγωνίζονται μεταξύ τους οδηγώντας σε σχεδόν τυχαία δυναμική συμπεριφορά. Το σύστημα εμφανίζεται εξαιρετικά χαοτικό, ο πληθυσμός των θηραμάτων εμφανίζει πληθυσμιακές εκρήξεις και είναι σχεδόν αδύνατον να προβλεφθεί.

8.2 Συμπεράσματα

Μελετώντας το σύστημα σε διακριτό χρόνο είδαμε ότι το καταφύγιο θηράματος δεν έχει πλέον σταθεροποιητική επίπτωση στην αλληλεπίδραση μεταξύ θηρευτή – θηράματος. Παρατηρήσαμε ότι μέτρια δυνατότητα προστασίας του θηράματος οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά και στους δυο πληθυσμούς, με την εμφάνιση ενός παράξενου ελκυστή. Ενώ μεγάλη δυνατότητα προστασίας οδηγεί σε τυχαία δυναμική συμπεριφορά στο πληθυσμό των θηραμάτων.

Η συνάρτηση τύπου Holling – III, όπως είδαμε και παραπάνω, αναφέρεται σε πολυφάγα σπονδυλωτά αρπακτικά, όπως για παράδειγμα τα πουλιά. Πολλά είδη πουλιών τρέφονται με έντομα τα οποία είναι πολύ επικίνδυνα και βλαβερά για τον άνθρωπο. Για το λόγο αυτό τα

πουλιά είναι πολύ ωφέλημα για το οικοσύστημα και για τον άνθρωπο (Reid, 2006). Γνωρίζουμε ότι αρκετά είδη πουλιών τρέφονται μεταξύ άλλων και με ακρίδες. Εδώ και πολλά χρόνια είναι γνωστό ότι οι ακρίδες μπορούν να εμφανίσουν πληθυσμιακές εκρήξεις. Ένα επικίνδυνο είδος ακρίδας είναι συγκεκριμένα η ακρίδα της ερήμου, η οποία γενικά είναι πολύ βλαβερή. Σε περιόδους βροχοπτώσεων τα θηλυκά γεννάνε και λόγω της παράλληλης αυξανόμενης βλάστησης οι πληθυσμιακές εκρήξεις ακρίδων εξαφανίζουν ολόκληρες σοδειές. Η σημαντική αυτή απώλεια σοδειάς δημιουργεί προβλήματα στην αποθήκευση τροφής και αποτελεί απειλή για την κατάσταση σιτισμού σε διάφορες χώρες (Pollocks, 1993).



Οι απώλειες σε σοδειά, από την πληθυσμιακή έκρηξη του 2004 στην Αφρική ανήλθαν στα 2,5 δις δολάρια. Το φαινόμενο της πληθυσμιακής έκρηξης είχε γίνει αισθητό μέχρι και την Κρήτη (FAO, 2004). Τον

τελευταίο καιρό παρατηρήθηκε πληθυσμιακή έκρηξη ακρίδων σε περιοχή κοντά στη Λάρισα (Thessalianews, 2012).



ΓΕΝΙΚΑ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Αναφορικά με τη μελέτη των πληθυσμιακών μοντέλων, η ιστορική διάσταση αποδεικνύεται από μια απλή περιήγηση στην ιστορία και ιδιαίτερα στην ιστορία των μελετητών του πληθυσμού. Με αφετηρία το μεγάλο μελετητή του πληθυσμού Malthus, φτάνουμε μέχρι και τους Lotka- Volterra. Οι βελτιώσεις του μοντέλου Lotka – Volterra οδήγησαν στην ενσωμάτωση της λειτουργικής απόκρισης των θηρευτών από τον Holling με τρεις διαφορετικούς τύπους.

Αναλύοντας το μοντέλο θηρευτή-θηράματος τύπου Holling – I, καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι παρουσιάζει σύνθετη δυναμική. Το μοντέλο τύπου Holling – II που μελετήσαμε είδαμε ότι παρουσιάζει έντονη χαοτική δυναμική, ενώ σε συνεχές μοντέλο τύπου Holling – III παρατηρούμε ότι με την ενσωμάτωση ενός μικρού αριθμού καταφυγίων θηράματος τα αποτελέσματα που πήραμε, υποδεικνύουν ότι το καταφύγιο θηράματος παρουσιάζει ένα σταθεροποιητικό αποτέλεσμα στην αλληλεπίδραση θηρευτή – θηράματος.

Αντίθετα μελετώντας το σύστημα σε διακριτό χρόνο παρατηρούμε ότι το καταφύγιο θηράματος δεν έχει πλέον σταθεροποιητική επίπτωση στην αλληλεπίδραση μεταξύ θηρευτή – θηράματος. Παρατηρήσαμε ότι μέτρια δυνατότητα προστασίας του θηράματος οδηγεί σε χαοτική συμπεριφορά και στους δυο πληθυσμούς.

Τέλος διαπιστώσαμε, ότι σύμφωνα με τα αποτελέσματα τα διακριτού χρόνου μοντέλα δείχνουν πολύ πιο πλούσια δυναμική σε σχέση με τα μοντέλα σε συνεχή χρόνο.



ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- [1] H. N. Agiza, E.M. ELabbasy, H. EL-Metwally, A. A. Elsadamy, “Chaotic dynamics of a discrete prey-predator model with Holling type II”, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 10, 116-129, 2009.
- [2] C. R. Darwin, «*On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*». First Edition London: John Murray, 1859.
- [3] C. Diks, C. Hommes, V. Panchenko, & R. van der Weide, “E&F Chaos: A user-friendly software package for nonlinear economic dynamics”, *Computational Economics*, vol. 32, no. 1-2, pp. 221–244, 2008.
- [4] W. Godwin, “*An Inquiry Concerning Political Justice and its Influence on Morals and Happiness*”, Toronto, University of Toronto Press, 1946.
- [5] Z. He & X. Lai, “Bifurcation and chaotic behavior of a discrete-time predator-prey system”, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 12, 403-417, 2011.
- [6] C. S. Holling, “The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation”, *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 45, 1-60, 1965.
- [7] Y. Huang, F. Chen & L. Zhong, “Stability analysis of a prey-predator model with Holling type III response function incorporating a prey refuge”, *Applied Mathematics and Computation*, 182, 672-683, 2006.
- [8] A. Huxley, “*Brave New World Revisited*”, Traid Grafton Books, London, 1983.
- [9] T. K. Kar, “Stability analysis of a prey-predator model incorporation a prey refuge”, *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.*, 10, 681-691, 2005.
- [10] X. Liu & D. Xiao, “Complex dynamic behaviors of a discrete-time predator-prey system”, *Chaos, Solitons & Fractals*, 32, 80-94, 2007.
- [11] A. J. Lotka, “*Elements of physical biology*”, Williams and Wilkings, Baltimore, 1925
- [12] T. R. Malthus, “*Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society*”, Ward, Lock, London, 1798.
- [13] R. M. May, “Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos”, *Science*, 186, 645-7, 1974.
- [14] R. M. May, “Simple Mathematical models with very complicated dynamics”, *Nature*, 261, 459-67, 1976.
- [15] S. J. Maynard, “*Models in ecology*”, Cambridge University Press, 1974.
- [16] J. S. Mill, “*Principles of Political Economy*”, Appleton, New York, 1862.



- [17] R. Pearl & L. J. Reed, “On the rate of growth of the population of the United states since 1790 and its mathematical representation”, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 6, 275-88, 1920.
- [18] S. Pollock, “*A Dorling Kindersley book: Ecology*”, DK CHILDREN, 1993.
- [19] N. Reid, “*Birds on New England wool properties – A wool grower guide*”, Land, Water & Wool Northern Table lands Property Fact Sheet, Australian Government- Land and Water Australian, 2006.
- [20] R. Shone, “*Economic Dynamics: Phase Diagrams and their Economic Application*”, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 2002.
- [21] P. F. Verhulst, “Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement”, *Corr. Math. Phys.*, 10, 113-21, 1838.
- [22] V. Volterra, “*Animal Ecology*”, McGraw-Hill, New York, 1926.
- [23] R. Wallace, “*Various Prospects of Mankind*”, *Nature and Providence*, London: A. Millar, 1976.
- [24] Internet: Wikipedia, <http://www.wikipedia.org/>
- [25] Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations, “*Desert Locusts cause severe crop damage in Mauritania: Limited losses in other Sahel countries*”, 2004.
<http://www.fao.org/newsroom/en/news/2004/51403/index.html>
- [26] Thessalianews, “Ακριδόπληκτη περιοχή η Λάρισα”, 2012.
http://www.thessalianews.gr/index.php?option=com_content&view=article&id=8418:akridew-larisa