

3.2. Primena nelinearnih DS u ravni

Matematički modeli predstavljaju korisno sredstvo za opisivanje dinamike složenih ekoloških sistema u biologiji (ekologiji). Populacija je grupa jedinki iste vrste koja naseljava određeni prostor i mogu međusobno da se razmnožavaju dajući potomstvo. Populaciju čine sve jedinke jedne vrste, koje naseljavaju jedno stanište, uspostavljaju određene međusobne odnose i odnose sa spoljašnjom sredinom. Sve biološke vrste postoje u prirodi u obliku populacija, pri čemu je svaka vrsta predstavljena određenim brojem populacija. Veličinu populacije određuje broj jedinki populacije.

Najznačajniji ekološki odnosi između različitih vrsta u nekom ekosistemu koji regulišu veličinu populacije (tj. utiču na rast populacije i njeno preživljavanje) su:

- **predatorstvo**, koje predstavlja odnos ishrane između predadora i plena kojim se predator hrani;
- **kompeticija** se događa kada dve ili više vrsta koriste zajedničke resurse (hrana, voda, svetlost, prostor) čija je količina ograničena. Kada dva ili više konzumenta koriste isti resurs (raspoloživa količina resursa zavisi od stope konzumacije), a količina resursa utiče na stope rasta i umiranja konzumenata, tada se može kazati da su oni u kompeticiji.

Kompeticija i predatorstvo smanjuju stopu rasta populacije, ali to ne znači da je to štetno za nju sa stanovišta dugoročnog preživljavanja i evolutivnog stanovišta. Zapravo, negativne interakcije mogu povećati stopu prirodne selekcije što kao rezultat ima nove adaptacije. Predatori često mogu biti od koristi populacijama kojima nedostaje samoregulacija u smislu prenamnožavanja koje može ugroziti opstanak populacije. Takođe u ekologiji je poznat "princip kompetitivnog isključivanja" da dve ili više vrsta sa istim ili sličnim navikama i zahtevima u pogledu životne sredine (čime se hrane, kako raspodeljuju resurse, kako se ponašaju u datoј sredini, itd.) ne mogu koegzistirati - kao rezultat kompeticije dolazi do isključivanja jedne populacije od strane druge, odnosno do njihovog ekološkog razdvajanja. Naravno može doći i do koegzistencije dve vrste u kompeticiji, ali u tom slučaju jedinke koriste različitu hranu ili su aktivne u potrazi za hranom u različito vreme, odnosno dolazi do selektivne adaptacije vrste koja će omogućiti koegzistenciju vrsta.

U nastavku biće formirana i detaljno ispitana dinamika dva deterministička populaciona modela sa dve vrste, tzv. modeli tipa Lotka-Voltra, u kojima se pojavljuje interakcija dve populacije:

- model predator-plen
- model dve populacije u takmičenju (kompeticiji).

MODEL PREDATOR–PLEN

MODEL PREDATOR–PLEN (engl. *Predator-Pray Model*) je nelinearan dinamički sistem koji se koristi za opisivanje dinamike ekosistema u okviru kojeg žive dve populacije od kojih je jedna PREDATOR, a druga PLEN (lisica-zec, lav-zebra, vuk-lbos, ajkula-foka, orao-riba, grizli-riba, pauk-muva)

$$(1) \quad \frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy, \quad \frac{dy}{dt} = \beta \delta^* xy - \gamma y, \quad \alpha, \beta, \gamma, \delta^* \in \mathbb{R}^+.$$



Slika 1: Predator-plen odnos dve populacije

Model su nezavisno jedan od drugog postavili Alfred Lotka (1880-1949, Američki matematičar i biofizičar) i Vito Volterra (1860-1940, Italijanski matematičar i fizičar) dvadesetih godina XX veka.



Slika 2: Predator-plen odnos dve populacije

Ovaj model je formulisan na osnovu niza pretpostavki o životnoj sredini i evoluciji dve populacije:

- * ne postoji ni jedan drugi faktor koji utiče na stopu smrtnosti populacije plena izuzev lova (npr. jedinke u populaciji plena nalaze dovoljno hrane sve vreme, ne umiru zbog bolesti, itd.)
- * predatori love svoj plen, i na taj način smanjuju brojnost populacije plena
- * veličina populacije plena raste eksponencijalno ako nema predatora;
- * veličina populacije predatara opada eksponencijalno ako nema plena;
- * predatori se hrane isključivo plenom i imaju neograničen apetit;
- * reprodukcija predatara je direktno proporcionalna broju jedinki plena koji pojedu (određeni broj jedinki plena koji je ulovljen rezultiraće povećenjem broja predatara za jedan);
- * životna sredina se ne menja u korist ma koje od populacija i genetske promene populacija su suviše spore da bi uticale na rast (pad) populacije

OZNAKE I PARAMETRI:

- $x(t)$ – veličina populacije plena u vremenskom trenutku $t \geq 0$;
- $y(t)$ – veličina populacije predatara u vremenskom trenutku $t \geq 0$;
- α – stopa rasta populacije plena, $\alpha = \mu - \nu$, μ je stopa nataliteta plena, ν je stopa smrtnosti plena
- β – koeficijent efikasnosti predatorstva - koeficijent efikasnosti predatara da pronadju i ulove plen
- γ – stopa smrtnosti (mortaliteta) predatara
- δ^* – stopa efikasnosti u pretvaranju hrane (određenog broja jedinki populacije plena) u populacioni rast predatara
- $\delta = \delta^* \beta$ – stopa rasta populacije predatara (tkz. produktivnost predatara)

BIOLOŠKI SMISAO SABIRAKA NA DESNOJ STRANI JEDNAČINA:

⊗ Izraz αx : u odsustvu predatara ($y = 0$) rast populacije plena proporcionalan je veličini populacije, odnosno rast populacije plena je eksponencijalan; rast populacije predatara nema uticaja na natalitet u populaciji plena, pa u prvom sabirku koji opisuje rast populacije plena ne postoji y

⊗ Izrazi $-\beta xy$ i δxy predstavljaju uzajamno dejstvo populacija. Pri međusobnim susretima broj jedinki populacije plena se smanjuje (negativan sabirak $-\beta xy$), dok se broj jedinki populacije predatara povećava (pozitivan sabirak δxy).

Konstante β i δ su u opštem slučaju različite, jer je $\delta = \beta \cdot \delta^*$ tj. na stopu rasta populacije predatora utiče stopa efikasnosti predatorstva β , ali i stopa efikasnosti reprodukcije predatora δ^* ;

- $-\beta xy$ negativan sabirak - pri interakciji predatora i plena broj jedinki populacije plena se smanjuje;
 - ✓ što je veća populacija plena to je lovcima lakše da nadju žrtvu;
 - ✓ što je veća populacija predatora to je populaciji plena više ugrožen opstanak;

Broj jedinki plena koju ulovi jedan predator u jedinici vremena je proporcionalan veličini populacije plena x (koeficijent proporcionalnosti β), pa je ukupan broj ulovljenog plena jednak βxy .

- $+\delta xy$ pozitivan sabirak - pri interakciji predatora i plena broj jedinki populacije predatora se povećava; populacija predatora hrani se isključivo plenom, pa je reprodukcija predatora direktno proporcionalna broju plena koji pojedu (određeni broj ulovljenog plena rezultiraće povećanjem broja predatora za jedan).

⊗ Izraz $-\gamma y$ prikazuje stopu mortaliteta u populaciji predatora u nedostatku hrane (plena) tj. za $x = 0$.

Eksperimentalni uslovi i neki primeri iz prirode ukazuju na cikličnu dinamiku populacija uslovljenu predatorstvom. Predator loveći plen smanjuje njegovu brojnost. Kao posledica toga, predatori postaju gladni zbog prethodno proredjene populacije plena, pa zato i njihova brojnost počinje da opada. Ostatak populacije plena zbog smanjenog broja jedinki predatora počinje da se uvećava. Sa povećanjem broja jedinki plena, predatorima se uvećava kapacitet sredine u smislu izvora hrane, i njihov broj takođe počinje da raste. Promene veličina populacija predatora i plena u toku određenog vremena su periodične (videti Sliku 6).

WOLFRAM DEMONSTRATIONS PROJECT: Predator-Prey Equations

KVALITATIVNA ANALIZA MODELA (1): PR su $O(0, 0)$ i $P(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$.

Primetimo da iz oblika drugog PR P možemo zaključiti da stacionarno stanje populacije plena ne zavisi od sopstvene stope nataliteta ili stope mortaliteta, već isključivo od karakteristika populacije predatora (stope smrtnosti i stope rasta populacije predatora - konstanti γ i δ).

Stabilnost koordinatnog početka može se odrediti linearizacijom sistema. Jako-bijan je

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & \delta x - \gamma \end{pmatrix}$$

Sopstvene vrednosti matrice linearizovanog sistema za PR $(0, 0)$

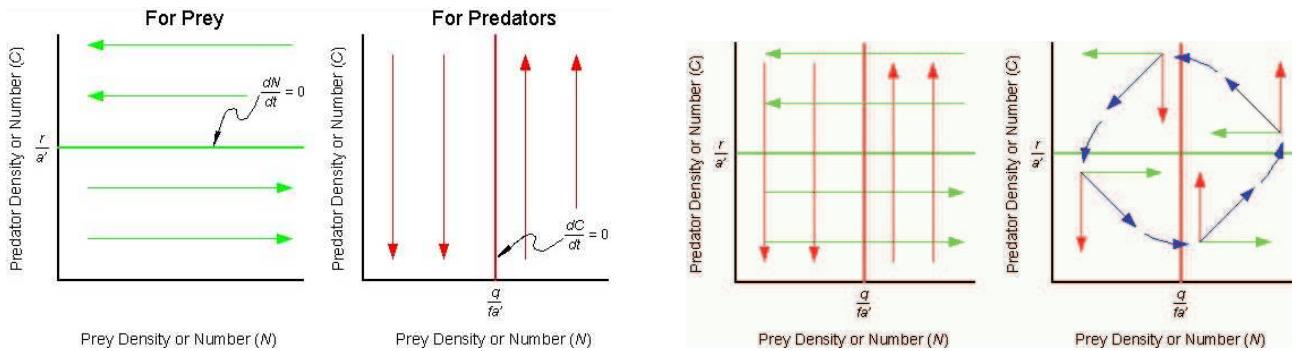
$$(2) \quad J(0, 0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}$$

su $\lambda_1 = \alpha > 0 > \lambda_2 = -\gamma$. Dakle, $(0, 0)$ je SEDLO.

Za drugi PR P sopstvene vrednosti matrice

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta} & 0 \end{pmatrix}$$

su $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha\gamma}$. Dakle, PR P je *nehiperbolični*, pa se do zaključka o stabilnosti PR ne može doći linearizacijom, odnosno primenom Teorema Hartman-Grobmana.



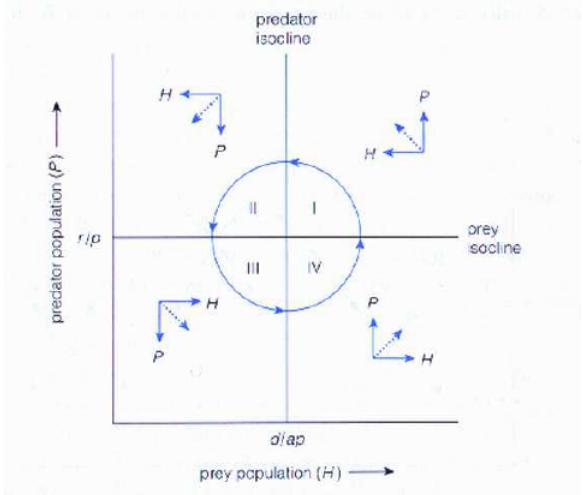
Slika 3: Nula-izokline i vektorsko polje modela predator-plen sa eksponencijalnim rastom populacije plena

Na Slici 3 i 4 skicirane su nula-izokline i vektorsko polje DS (1). x -nula izokline (na slici "prey isocline") su $x = 0$ i $y = \alpha/\beta$, a y -nula izokline (na slici "predator isocline") su $y = 0$ i $x = \gamma/\delta$. Populacija plena raste u tačkama ispod prave $y = \frac{\alpha}{\beta}$, jer je

$$x' = y\delta(\alpha - y\beta) > 0 \quad \text{ako je } y < \frac{\alpha}{\beta},$$

dok sa druge strane, populacija predavatora raste u tačkama desno od prave $x = \frac{\gamma}{\delta}$, jer je

$$y' = x(\delta x - \gamma) > 0 \quad \text{ako je } x > \frac{\gamma}{\delta}.$$



Slika 4: Nula-izokline i vektorsko polje modela predator-plen sa eksponencijalnim rastom populacije plena

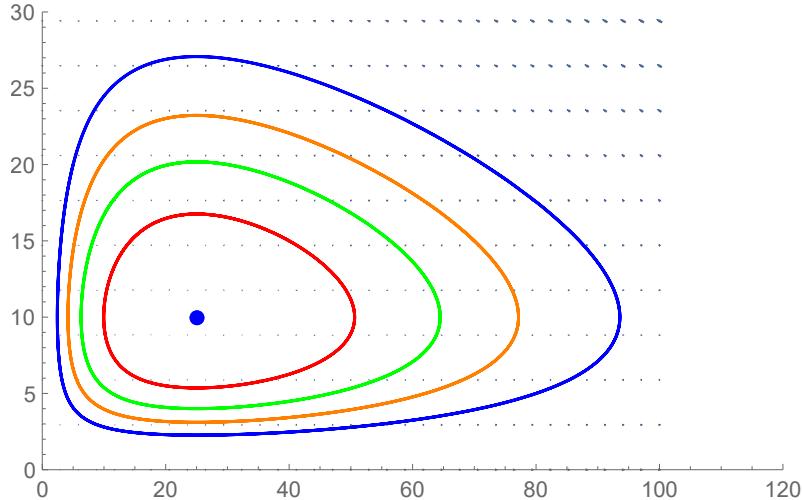
Fazne trajektorije određujemo iz DJ koja razdvaja promenljive

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(\alpha - \beta y)}{y(\delta x - \gamma)} \Rightarrow \int \left(\frac{\alpha}{y} - \beta \right) dy = \int \left(\delta - \frac{\gamma}{x} \right) dx$$

$$\ln y^\alpha + \ln e^{-\beta y} = \ln e^{\delta x} + \ln x^{-\gamma} + C \Rightarrow x^\gamma y^\alpha e^{-\beta y - \delta x} = K = \text{const.}$$

↓

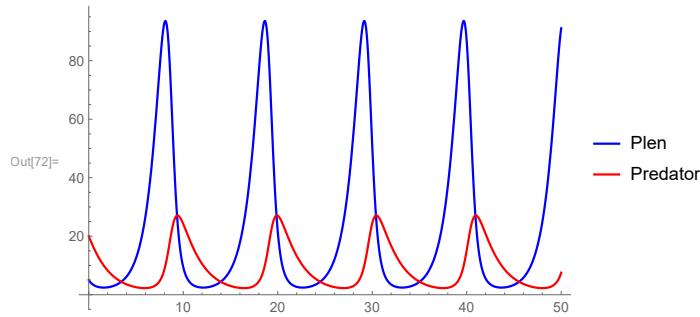
fazne trajektorije su zatvorene krive oko PR P
položaj ravnoteže P je CENTAR



Slika 5: Dinamika modela predator-plen sa eksponencijalnim rastom populacije plena

Na Slici 5 prikazan je fazni portret DS (1) za $\alpha = 1$, $\beta = 0.1$, $\gamma = 0.5$, $\delta = 0.02$, dok su integralne krive veličina populacije plena $x(t)$ i populacije predavata $y(t)$,

sa početnim uslovima $x(0) = 5$, $y(0) = 20$, prikazane na Slici 6. PR za date vrednosti parametra je $P(25, 10)$. Fazne trajektorije su date za različite vrednosti početnih uslova $(40, 15)$, $(30, 20)$, $(70, 15)$, $(5, 20)$. Dakle, cikličnost odnosno periodičnost (u broju jedinki obe populacije) je tipična dinamika sistema (1). Period integralnih krivih je jednak $2\pi(\sqrt{\alpha\gamma})^{-1}$ (određen je imaginarnim delom kompleksne sopstvene vrednosti matrice linearizovanog sistema). Dakle, što je veća stopa rasta populacije plena α ili što je veća stopa mortaliteta populacije predatora γ , period je manji, odnosno dolazi do brže oscilatornosti u broju jedinki populacije plena i predatora.



Slika 6: Integralne krive $x(t)$, $y(t)$ DS (1) sa početnim uslovima $x(0) = 5$, $y(0) = 20$;

WOLFRAM DEMONSTRATIONS PROJECT: Predator-Prey Model

Kao što je dobro poznato, u ekosistemima sa jednom populacijom, eksponencijalnim modelom rasta populacije (kada je stopa rasta populacije proporcionalna veličini populacije) nije realno opisan rast populacije. Model koji mnogo realnije opisuje dinamiku rasta populacije je logistički model. Jednodimenzionalna DJ kojom se opisuje logistički rast populacije je

$$P'(t) = kP \left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

gde je $k = \mu - \nu$ stopa rasta populacije, μ je stopa nataliteta, ν je stopa smrtnosti, a K je maksimalni kapacitet sredine - *nosivi kapacitet populacije* u datom okruženju definisan kao maksimalni broj jedinki populacije koji se u životnoj sredini može zadržati na neodređeno vreme. Veličina populacije $P(t)$ u početku raste eksponentijalno sa stopom rasta k , ali se taj rast smanjuje kako se veličina populacija približava maksimalnom kapacitetu K . Kada populacija postane dovoljno velika dolazi do kompeticije za resurse zbog čega stopa radjanja s vremenom počinje opadati, a stopa smrtnosti raste. Zato je Verhulst predložio zavisnost stope nataliteta od same veličine populacije (ali ne i od vremena t), odnosno da je $\mu = \mu(P)$, pri čemu je funkcija $\mu(P)$ opadajuća po P . Ovo je prepostavka koju nameću

sami prirodni sistemi, jer kako veličina populacije raste, manje je poželjna dalja reprodukcija jedinki te populacije jer se prirodni resursi smanjuju, što ukazuje na smanjenja stope nataliteta sa porastom veličine same populacije.

Najjednostavnija opadajuća funkcija koju možemo koristiti za ovaj model je linearna funkcija oblika $\mu(P) = \mu_0 - \mu_1 P$, gde su μ_0, μ_1 pozitivne konstane.

$$\text{STOPA SMRTNOSTI KONSTANTNA: } \nu = \nu_0,$$

STOPA NATALITETA LINEARNO OPADA SA VELIČINOM POPULACIJOM P :

$$\mu = \mu_0 - \mu_1 P.$$

Tako dolazimo do DJ:

$$P' = (\mu_0 - \mu_1 P - \nu)P = (\mu_0 - \nu)P \left(1 - \frac{\mu_1}{\mu_0 - \nu} P\right)$$

↓

$$(L) \quad P'(t) = kP(t) \left(1 - \frac{P(t)}{K}\right) = \frac{k}{K} P(t) (K - P(t)) \rightarrow \text{LOGISTIČKA DJ}$$

Ako je početni broj jedinki populacije mali, $P(t)/K$ je u početku malo, tako da je vrednost $1 - P(t)/K$ na desnoj strani DJ (L) bliska 1 i desna strana DJ se ponaša kao $kP(t)$ - ako je $k > 0$, rast veličine populacije je prema tome na početku eksponencijalni. Međutim, kako se veličina populacija povećava, količnik $P(t)/K$ se povećava. Sve dok je broj jedinki populacije manji od K , količnik $P(t)/K$ je manji od 1, tj. $1 - P(t)/K > 0$. Prema tome, desna strana DJ je pozitivna, ali se vrednost u zagradi smanjuje, tako da brzina rasta veličine populacije opada. Veličina populacije sve vreme raste prema svom maksimalnom kapacitet u datom okruženju K , ali nikad ne dostiže tu vrednost, već $P(t) \rightarrow K$ kada $t \rightarrow \infty$. Ako je $P(t) = K$, desna strana DJ je jednaka nuli, pa se broj jedinki populacije ne menja.

U dvodimenzionalnom slučaju, Lotka-Voltera predator-plen model u kome se pretpostavlja da populacija plena raste po logističkom modelu je oblika:

$$x' = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - bxy$$

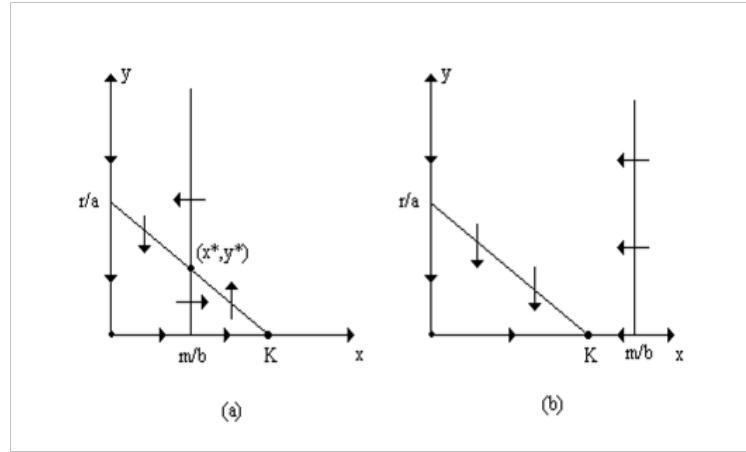
(3)

$$y' = cxy - dy$$

gde je a stopa rasta populacije plena, K je maksimalni kapacitet sredine koji predstavlja maksimalan broj jedinki u populaciji koji može opstati na određenom

prostoru, uzimajući u obzir veličinu samog prostora kao i odgovarajućih resursa (hrane, svetlosti), b je koeficijent efikasnosti predatorstva, c je stopa rasta populacije predatora i d je stopa smrtnosti predatora.

KVALITATIVNA ANALIZA MODELA (3): Analizirajmo najpre model grafički skicirajući nula-izokline i odgovarajuće polje pravaca (Slika 7). Iz jednačine $x' = 0$ nalazimo x -nula izokline: y -osa ($x = 0$) i prava $y = \frac{a}{b} - \frac{a}{K}x$. Populacija plena raste u tačkama ispod ove prave (jer je $x' > 0$ ako je $y < \frac{a}{b} - \frac{a}{K}x$). Iz jednačine $y' = 0$ nalazimo y -nula izokline: x -osa ($y = 0$) i prava $x = \frac{d}{c}$. Populacija predatora raste desno od ove prave (jer je $y' > 0$ ako je $x > \frac{d}{c}$).



Slika 7: Nula-izokline i polja pravaca modela predator-žrtva sa logističkim rastom populacije plena

Od interesa su samo PR (x^*, y^*) koji pripadaju prvom kvadrantu, odnosno za koje je $x^* \geq 0$ i $y^* \geq 0$. PR (x^*, y^*) za koji je $x^* > 0$ i $y^* > 0$ naziva se unutrašnji PR. Za $K > d/c$ sistem ima tri PR

$$O(0, 0), \quad Q(K, 0), \quad R\left(\frac{d}{c}, \frac{(cK - d)a}{bcK}\right) \rightarrow R(x_R, y_R),$$

dok za $K < d/c$ sistem ima samo dva PR O i Q , dok R više nije PR od biološkog interesa. Smer vektora ukazuje da je treći PR $R(x_R, y_R)$ fokus, ali bez detaljnog ispitivanja ne možemo zaključiti da li je stabilan ili nestabilan.

Jakobijan je

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} a - \frac{2a}{K}x - by & -bx \\ cy & cx - d \end{pmatrix}$$

- (i) Koordinatni početak je sedlo, jer je i u ovom slučaju $J(0, 0)$ dato sa (2).
- (ii) Drugi PR $Q(K, 0)$ je ravnotežno stanje samo za populaciju plena koja dostiže svoju maksimalnu vrednost, dok je populacija predatora u izumiranju.

Sopstvene vrednosti matrice

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & -bK \\ 0 & cK - d \end{pmatrix}$$

su realne $\lambda_1 = -a$, $\lambda_2 = cK - d$.

- za $K < K_p = \frac{d}{c}$ obe sopstvene vrednosti su negativne $\rightarrow Q$ je STABILAN ČVOR
- za $K > K_p = \frac{d}{c}$ sopstvene vrednosti su različitiog znaka $\rightarrow Q$ je SEDLO

KRITIČAN NIVO ZASIĆENOSTI POPULACIJE PLENA K_p jednak je ravnotežnom stanju populacije plena u unutrašnjem PR R . Za $K < K_p$, PR R nije od biološkog značaja, jer je tada ravnotežni položaj populacije predatora negativan. Drugim rečima, ako je broj jedinki populacije plena manji od potrebnog za preživljavanje predatora, ravnotežno stanje populacije predatora u unutrašnjem PR (PR_R) je negativno, te samim tim beznačajno u ekologiji. Za $K < K_p$ ravnotežno stanje populacije plena Q je stabilno i konačno će biti postignuto bez obzira na početne vrednosti modela. Čim ravnotežno stanje populacije predatora u unutrašnjem PR (PR_R) postane pozitivno (za $K > K_p$), samim tim biološki značajno, PR Q postaje nestabilan PR, odnosno sedlo.

(iii) Za unutrašnji PR R matrica linearizovanog sistema je

$$J_R = J\left(\frac{d}{c}, \frac{(cK-d)a}{bcK}\right) = \begin{pmatrix} -\frac{ad}{cK} & -\frac{bd}{c} \\ \frac{a}{b} \left(c - \frac{d}{K}\right) & 0 \end{pmatrix}$$

$$q = \det J_R = \frac{ad}{c} \left(c - \frac{d}{K}\right), \quad p = \text{tr } J_R = -\frac{ad}{cK} < 0$$

Za $K > K_p = d/c$ kada je PR R od biološkog interesa je $\det J_R > 0$ i $\text{tr } J_R < 0$. Dakle, PR R je **stabilan PR**. Da bi ispitali da li je PR stabilan fokus ili stabilan čvor, ispitujemo znak za

$$\Delta = p^2 - 4q = \left(\frac{ad}{cK}\right)^2 - 4\frac{ad}{c} \left(c - \frac{d}{K}\right) = \left(\frac{ad}{cK}\right)^2 - 4d \left(a - \frac{ad}{cK}\right).$$

Ako posmatramo Δ kao funkciju $\Delta(ad/cK)$ imamo $\Delta(u) = u^2 + 4du - 4ad$. Nule funkcije $\Delta(u)$ su $u_{\pm} = -2d \pm 2\sqrt{d^2 + ad}$. Zato je $\Delta(u) > 0$ za

$$\frac{ad}{cK} = u > u_+ = 2d \left(\sqrt{1 + \frac{a}{d}} - 1 \right),$$

odnosno zaključujemo da je Δ pozitivno za

$$K < \frac{d}{2c} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{a}{d}} \right) := K_s.$$

K_s je KRITIČAN NIVO ZASIĆENOSTI POPULACIJE PLENA, ispod koje je vrednost Δ pozitivna, odnosno obe sopstvene vrednosti su realne i negativne. Dakle, za $K < K_s$ položaj ravnoteže R je STABILAN ČVOR. S druge strane, za $K > K_s$ je $\Delta < 0$, tako da su sopstvene vrednosti konjugovano-kompleksne. Njihov realni deo je negativan, pa zaključujemo da je položaj ravnoteže R STABILAN FOKUS. Takođe, kako je $1 + a/d > 1$, imamo da je

$$1 + \sqrt{1 + \frac{a}{d}} > 2 \Rightarrow K_s = \frac{d}{2c} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{a}{d}} \right) > K_p = \frac{d}{c}$$

Iz svega navedenog izvodimo sledeće zaključke o dinamici modela predator-plen sa logističkim rastom populacije plena:

- za $K < K_p$: maksimalan broj jedinki populacije plena je nedovoljan da obezbedi opstanak predavatora i dolazi do odumiranja populacije predavatora dok broj jedinki populacije plena teži ka svom maksimalnom kapacitetu.

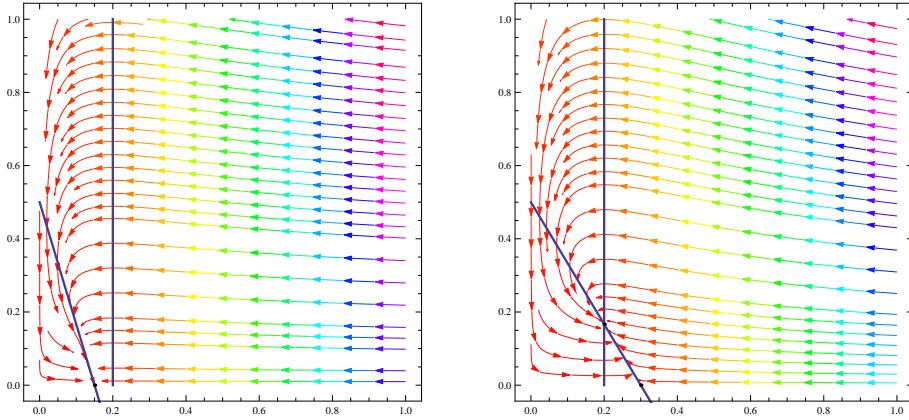
Ravnotežno stanje populacije predavatora u unutrašnjem PR R je negativno, i samim tim beznačajno u ekologiji. PR Q koji je ravnotežno stanje samo za populaciju plena je stabilan čvor.

- za $K_p < K < K_s$: maksimalan broj jedinki populacije plena je dovoljan da obezbedi opstanak predavatora i broj jedinki obe populacije se približava ka svom stacionarnom broju, $x(t)$ ka $x_R > 0$ i $y(t)$ ka $y_R > 0$.

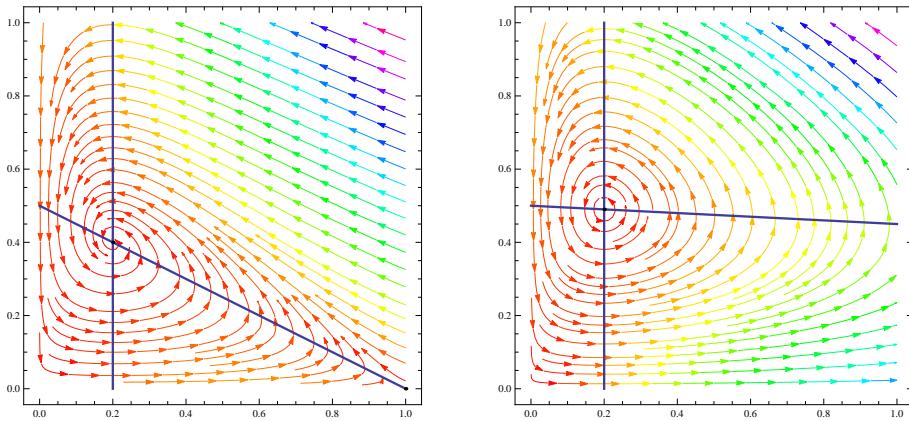
PR $R(x_R, y_R)$ je ekološki ostvarljiv i predstavlja stabilan čvor. PR Q - ravnotežno stanje populacije plena je sedlo, dakle nestabilan PR.

- za $K > K_s$: maksimalan broj jedinki populacije plena je dovoljan da obezbedi opstanak predavatora i promene veličina populacija predavatora i plena u toku određenog vremena su periodične, pri čemu se broj jedinki obe populacije periodično približava ka svom stacionarnom broju, $x(t)$ ka $x_R > 0$ i $y(t)$ ka $y_R > 0$.

PR $R(x_R, y_R)$ je još uvek biološki ostvarljiv i stabilan PR, ali postaje stabilan fokus. PR Q je sedlo - ravnotežno stanje populacije plena je nestabilno



Slika 8: Dinamika modela predator-plen sa logističkim rastom populacije plena za (a) $K < K_p$; (b) $K_p < K < K_s$



Slika 9: Dinamika modela predator-plen sa logističkim rastom populacije plena za $K > K_s$

Na Slici 8 i 9 prikazani su fazni portreti modela Lotka-Voltera (3) za $a = 0.5$, $b = 1$, $c = 0.5$, $d = 0.1$, pri čemu je $K_p = 0.2$ i $K_s = 0.345$.

- *slika 8-levo* $K = 0.15$: R nije PR u I kvadrantu, PR Q je stabilan čvor
- *slika 8-desno* $K = 0.3$: PR R je stabilan čvor, PR Q je sedlo
- *slika 9-levo* $K = 1$: PR R je stabilan fokus
- *slika 9-desno* $K = 10$: PR R je stabilan fokus

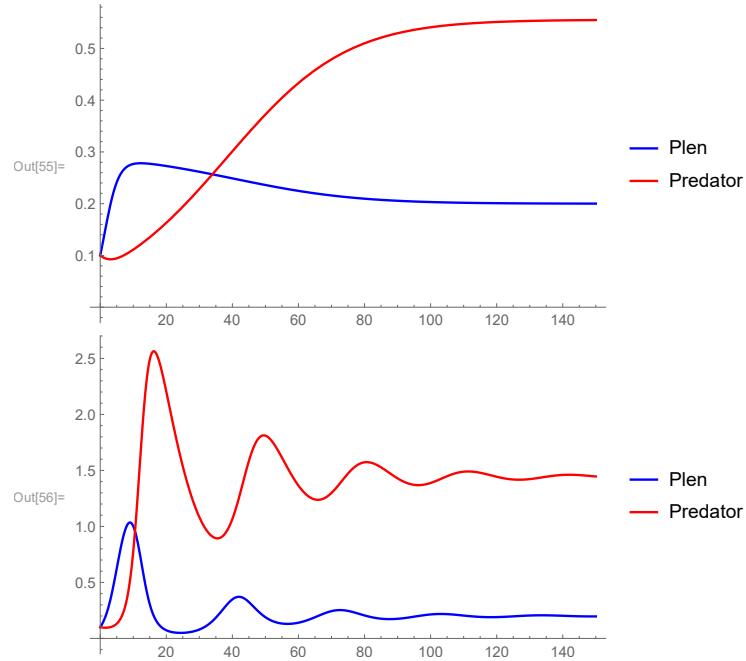
Na Slici 10 prikazane su veličine obe populacije u vremenskom periodu $t \in [0, T]$, $T = 150$, za parametre $a = 0.5$, $b = 0.3$, $c = 0.5$, $d = 0.1$, pri čemu je $K_p = 0.2$, $K_s = 0.345$ i za početne vrednosti $x(0) = x_0 = y(0) = y_0 = 0.1$.

Na Slici 10-gore je $K = 0.3 \in (K_p, K_s)$ i sa povećanjem t broj jedinki obe populacije približava se asimptotski svom ravnotežnom stanju

$$x(t) \rightarrow 0.2 = x_R, \quad y(t) \rightarrow 0.56 = y_R, \quad R(x_R, y_R) \text{ je stabilan čvor}$$

Na Slici 10-dole je $K = 1.5 > K_s$ i sa povećanjem t broj jedinki obe populacije približava se periodično svom ravnotežnom stanju

$$x(t) \rightarrow 0.2 = x_R, \quad y(t) \rightarrow 1.44 = y_R, \quad R(x_R, y_R) \text{ je stabilan fokus}$$



Slika 10: Veličine populacija u modelu predator-plen (3) za početne vrednosti $x_0 = y_0 = 0.1$, pri čemu je (a) $K = 0.3 \in (K_p, K_s)$; (b) $K = 1.5 > K_s$.

MODEL DVE POPULACIJE U TAKMIČENJU

MODEL DVE POPULACIJE U TAKMIČENJU (engl. *Lotka-Volterra model of competition*) je nelinearan DS koji se koristi za opisivanje dinamike bioloških sistema u okviru kojeg žive dve vrste koje se takmiče za istu hranu na istom prostoru - dolazi do kompetitivne interakcije između populacije dve vrste koja utiče na njihov rast i preživljavanje. Kompeticija, kao i predatorstvo, jedan je od mehanizama prirodne selekcije. Usled kompeticije veličine obe populacije se smanjuju, za razliku od predatorstva kada se smanjuje samo veličina populacije plena, ali u oba slučaja ne znači da je to štetno sa stanovišta dugoročnog preživljavanja tih populacija. Zapravo negativne interakcije mogu povećati stopu prirodne selekcije. Analiza odgovarajućeg matematičkog modela pokazaće da kompeticija kao rezultat može imati ravnotežnu brojnost dve populacije ili pak isključivanje jedne populacije od strane druge (dolazi do ekološkog razdvajanja populacija).



Slika 11: Kompeticija dve populacije medved-vuk i lav-hijena

Neka je $x_1(t)$ veličina populacije medveda u vremenskom trenutku t i $x_2(t)$ veličina populacije vukova u vremenskom trenutku t . Prepostavlja se da je količina hrane ograničena, jer ako se dve vrste u potpunosti preklapaju pri korišćenju zajedničke hrane na određenom prostoru, do kompeticije neće doći ukoliko količina resursa nije ograničavajuća za preživljavanje za obe populacije. Postoje dva osnovna faktora koja ćemo razmotriti:

1. Svaka od dve populacije raste do svog nivoa zasićenosti (kapaciteta sredine) u odsustvu one druge populacije, odnosno veličina svake od populacija ima logistički rast.
2. Kada dolazi do kompeticije izmedju jedinki dve populacije, vukova i medveda, u potrazi za hranom, nekada vukovi dolaze do hrane, ali mnogo češće u

borbi za hranom pobedjuju medvedi. Usled borbe za hranom, broj jedinki obe populacije se smanjuje, pri čemu se broj jedinki jedne populacije više smanjuje u odnosu na broj jedinki druge populacije. Pretpostavlja se da se veličina populacije smanjuje za broj jedinki koji je proporcionalan veličini svake od populacija (ako ima duplo više medveda, šanse da se sretnu sa vukovima su duplo veće). Koeficijentima kompeticije iskazan je uticaj koji jedna populacija ima na smanjenje druge populacije, usled borbe za hranom.

Dinamički sistem Lotka-Voltera modela dve populacije u takmičenju je

$$(4) \quad \begin{aligned} x'_1 &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \frac{r_1}{K_1} \alpha_{12} x_1 x_2 = \frac{r_1 x_1 (K_1 - x_1 - \alpha_{12} x_2)}{K_1} \\ x'_2 &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \frac{r_2}{K_2} \alpha_{21} x_1 x_2 = \frac{r_2 x_2 (K_2 - x_2 - \alpha_{21} x_1)}{K_2} \end{aligned}$$

r_1 : stopa rasta populacije 1 (medved)

r_2 : stopa rasta populacije 2 (vuk)

K_1 : kapacitet sredine populacije 1

K_2 : kapacitetu sredine populacije 2

α_{12} : koeficijent kompeticije koji pokazuje inhibitorni efekat populacije 2 na populaciju 1

α_{21} : koeficijent kompeticije koji pokazuje inhibitorni efekat populacije 1 na populaciju 2

Postavljaju se dva osnovna pitanja:

1. pod kojim uslovima dve populacije mogu da koegzistiraju?
2. pod kojim uslovima jedna populacija "istiskuje" drugu odnosno pod kojim uslovima dolazi do kompetitivnog isključivanja ?

Na slici 12 prikazani su "*Tribolium confusum* & *Tribolium castaneum*" - dve vrste brašnenih moljaca, a u tabeli 13 pokazan je rezultat "*Tribolium Confusum* & *Tribolium Castaneum*" modela kompeticije, na osnovu eksperimenta učinjenog na Univerzitetu Čikago, koji kao ishod ima isključenje i koegzistenciju ove dve populacije u zavisnosti od različitih klimatskih uslova - vlažnosti i temperature.



Slika 12: *Tribolium Confusum* & *Tribolium Castaneum* - vrste brašnenih moljaca

| | | | REZULTAT KOMPETICIJE (%) | |
|-----------------|------------|-----------|-------------------------------------|------------------------------------|
| KLIMATSKI REŽIM | TEMP. (°C) | VLAŽ. (%) | <i>Tribolium castaneum</i> pobeduje | <i>Tribolium confusum</i> pobeduje |
| vruće – vlažno | 34 | 70 | 100 | 0 |
| vruće – suvo | 34 | 30 | 10 | 90 |
| toplo – vlažno | 29 | 70 | 86 | 14 |
| toplo – suvo | 29 | 30 | 13 | 87 |
| hladno – vlažno | 24 | 70 | 31 | 69 |
| hladno – suvo | 24 | 30 | 0 | 100 |

Slika 13: "Tribolium Confusum & Tribolium Castaneum" model kompeticije

KVALITATIVNA ANALIZA MODELAA (4): Sistem (4) uvek ima tri položaja ravnoteže:

$$P_0(0, 0), \quad P_1(K_1, 0), \quad P_2(0, K_2).$$

Kao rešenje sistema dobija se i

$$x_{13} = \frac{K_1 - K_2\alpha_{12}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \quad x_{23} = \frac{K_2 - K_1\alpha_{21}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}},$$

ali

$$P_3 \left(\frac{K_1 - K_2\alpha_{12}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \frac{K_2 - K_1\alpha_{21}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \right)$$

je PR od biološkog značaja samo ako je $x_{13} > 0$ i $x_{23} > 0$. Dakle, P_3 je unutrašnji PR za $\alpha_{12}\alpha_{21} < 1$ ako je $\alpha_{12} < K_1/K_2 < 1/\alpha_{21}$, dok je za $\alpha_{12}\alpha_{21} > 1$ P_3 unutrašnji PR ako je $1/\alpha_{21} < K_1/K_2 < \alpha_{12}$.

Jakobijan je

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{r_1}{K_1}(K_1 - 2x - \alpha_{12}y) & -\frac{r_1}{K_1}\alpha_{12}x \\ -\frac{r_2}{K_2}\alpha_{21}y & \frac{r_2}{K_2}(K_2 - \alpha_{21}x - 2y) \end{pmatrix}$$

(I) Za PR $P_0(0, 0)$ sopstvene vrednosti matrice

$$J_0 = J(0, 0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}$$

su $\lambda_1 = r_1 > 0$, $\lambda_2 = r_2 > 0$. Dakle, PR P_0 je nestabilan čvor.

(II) Za PR $P_1(K_1, 0)$ sopstvene vrednosti matrice

$$J_1 = J(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & -\alpha_{12}r_1 \\ 0 & \frac{r_2}{K_2}(K_2 - \alpha_{21}K_1) \end{pmatrix}$$

su $\lambda_1 = -r_1$, $\lambda_2 = \frac{r_2}{K_2}(K_2 - \alpha_{21}K_1)$.

- za $K_2 - \alpha_{21}K_1 < 0 \Leftrightarrow \frac{K_1}{K_2} > \frac{1}{\alpha_{21}}$ je $\lambda_1 < 0$ i $\lambda_2 < 0$. Dakle, PR P_1 je stabilan čvor
- za $K_2 - \alpha_{21}K_1 > 0 \Leftrightarrow \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\alpha_{21}}$ je $\lambda_1 < 0$ i $\lambda_2 > 0$. Dakle, PR P_1 je sedlo

(III) Za PR $P_2(0, K_2)$ sopstvene vrednosti matrice

$$J_2 = J(0, K_2) = \begin{pmatrix} \frac{r_1}{K_1}(K_1 - \alpha_{12}K_2) & 0 \\ -\alpha_{21}r_2 & -r_2 \end{pmatrix}$$

su $\lambda_1 = \frac{r_1}{K_1}(K_1 - \alpha_{12}K_2)$, $\lambda_2 = -r_2$.

- za $K_1 - \alpha_{12}K_2 > 0 \Leftrightarrow \frac{K_1}{K_2} > \alpha_{12}$ je $\lambda_1 > 0$ i $\lambda_2 < 0$. Dakle, PR P_2 je sedlo.
- za $K_1 - \alpha_{12}K_2 < 0 \Leftrightarrow \frac{K_1}{K_2} < \alpha_{12}$ je $\lambda_1 < 0$ i $\lambda_2 < 0$. Dakle, PR P_2 je stabilan čvor.

(IV) Za PR $P_3(x_{13}, x_{23})$ je

$$J_3 = J(x_{13}, x_{23}) = \begin{pmatrix} \frac{r_1(K_1 - \alpha_{12}K_2)}{K_1(\alpha_{12}\alpha_{21} - 1)} & \frac{\alpha_{12}r_1(K_1 - \alpha_{12}K_2)}{K_1(\alpha_{12}\alpha_{21} - 1)} \\ \frac{\alpha_{21}r_2(K_2 - \alpha_{21}K_1)}{K_2(\alpha_{12}\alpha_{21} - 1)} & \frac{r_2(K_2 - \alpha_{21}K_1)}{K_2(\alpha_{12}\alpha_{21} - 1)} \end{pmatrix}$$

$$(5) \quad q = \det J_3 = \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} \frac{(K_1 - \alpha_{12} K_2)(K_2 - \alpha_{21} K_1)}{1 - \alpha_{12} \alpha_{21}},$$

$$p = \text{tr } J_3 = \frac{1}{\alpha_{12} \alpha_{21} - 1} \left(\frac{r_1(K_1 - \alpha_{12} K_2)}{K_1} + \frac{r_2(K_2 - \alpha_{21} K_1)}{K_2} \right)$$

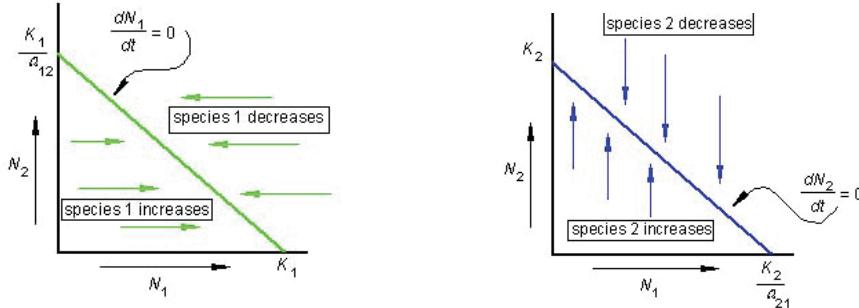
Analizirajmo model grafički skicirajući nula-izokline i odgovarajuća polja prava. Iz jednačine $x'_1 = 0$ nalazimo x_1 -nula izokline: $x_1 = 0$ i prava $x_1 + \alpha_{12}x_2 = K_1$ (Slika 14-(a)). Iz jednačine $x'_2 = 0$ nalazimo x_2 -nula izokline: $x_2 = 0$ i prava $x_2 + \alpha_{21}x_1 = K_2$ (Slika 14-(b)). Prava $x_1 + \alpha_{12}x_2 = K_1$ seče x_1 -osu u tački $(K_1, 0)$ i x_2 -osu u tački $(0, K_1/\alpha_{12})$. Prava $x_2 + \alpha_{21}x_1 = K_2$ seče x_1 -osu u tački $(K_2/\alpha_{21}, 0)$ i x_2 -osu u tački $(K_2, 0)$.

Veličina populacija prve vrste raste u tačkama levo od prave $x_1 + \alpha_{12}x_2 = K_1$, jer je

$$x'_1 > 0 \quad \text{ako je } x_1 + \alpha_{12}x_2 < K_1,$$

dok sa druge strane, veličina populacija druge vrste raste u tačkama ispod prave $x_2 + \alpha_{21}x_1 = K_2$, jer je

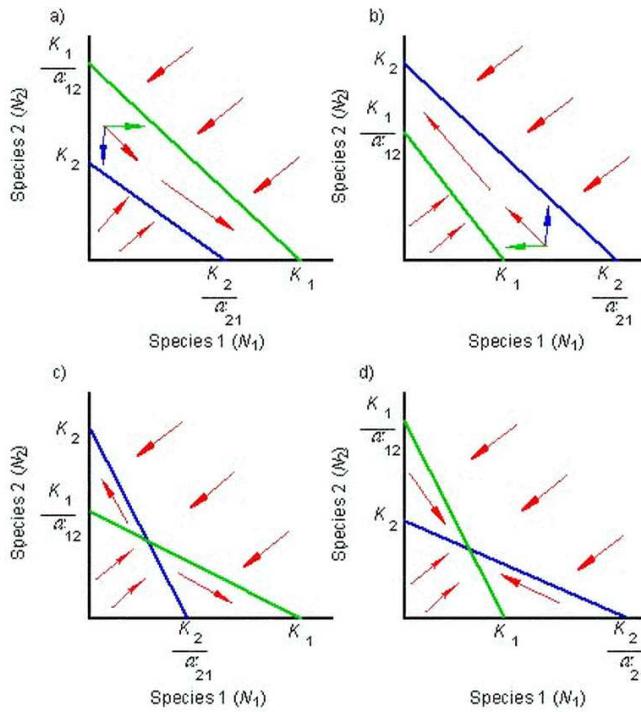
$$x'_2 > 0 \quad \text{ako je } x_2 + \alpha_{21}x_1 < K_2.$$



Slika 14: x_1 -nulaizokline i x_2 -nulaizokline

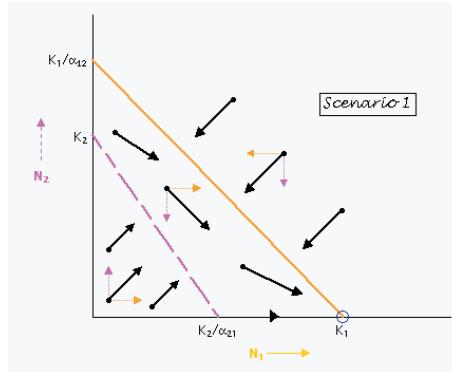
Slika 15, prikazuje međusobne odnose obe nula-izokline, opisujući moguće ishode. Imamo četiri scenarija sa dva ishoda : isključivanje jedne populacije od strane druge (odnosno njihovog ekološkog razdvajanja) ili koegzistencija dve populacije.

- x_1 -izoklina iznad i desno od x_2 -izokline ;
- x_1 -izoklina ispod i levo od x_2 -izokline;
- izokline se seku u I kvadrantu u položaju ravnoteže P_3 , pri čemu je udesno od tog PR x_1 -izoklina iznad x_2 -izokline, dok je ulevo od tog PR x_2 -izoklina iznad x_1 -izokline;



Slika 15: Izokline i položaji ravnoteže modela dve populacije u takmičenju (4)

- izokline se seku u I kvadrantu u položaju ravnoteže P_3 , pri čemu je udesno od tog PR x_2 -izoklina iznad x_1 -izoklina, dok je ulevo od tog PR x_1 -izoklina iznad x_2 -izoklina.



Slika 16: Scenario 1 – isključivanje populacije 2 od strane populacije 1

SCENARIO 1 - ISKLJUČIVANJE POPULACIJE 2 OD STRANE POPULACIJE 1 :
 Prvi scenario je onaj u kome se izokline ne seku u prvom kvadrantu i u kome je x_1 -izoklina iznad i desno od x_2 -izoklina (Slika 15-(a) i Slika 16), što važi kada je

$$(6) \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}} \text{ i } K_2 < \frac{K_1}{\alpha_{12}} \Leftrightarrow \frac{K_1}{K_2} > \max \left\{ \alpha_{12}, \frac{1}{\alpha_{21}} \right\} .$$

PR $P_1(K_1, 0)$ je stabilan - stabilan nelinearan čvor, a PR $P_2(0, K_2)$ je nestabilan - nelinearno sedlo. Otvoren kružić u položaju ravnoteže P_1 označava da je stabilan PR.

Sve trajektorije koje polaze iz prvog kvadranta fazne ravni približavaju se stabilnom PR $P_1(K_1, 0)$.

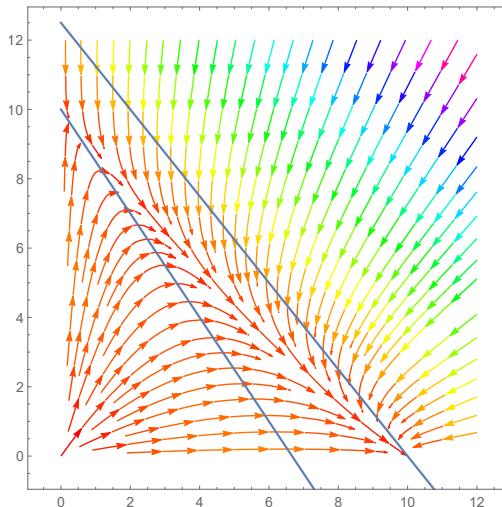
ISHOD 1: Populacija 1 istiskuje populaciju 2 i veličina populacije 1 raste ka svom kapacitetu sredine K_1 .

Na Slici 17 prikazan je fazni portret modela dve populacije u takmičenju (4) za vrednosti parametra

$$(7) \quad r_1 = r_2 = 0.7, \quad K_1 = K_2 = 10, \quad \alpha_{12} = 0.8, \alpha_{21} = 1.5,$$

tako da je

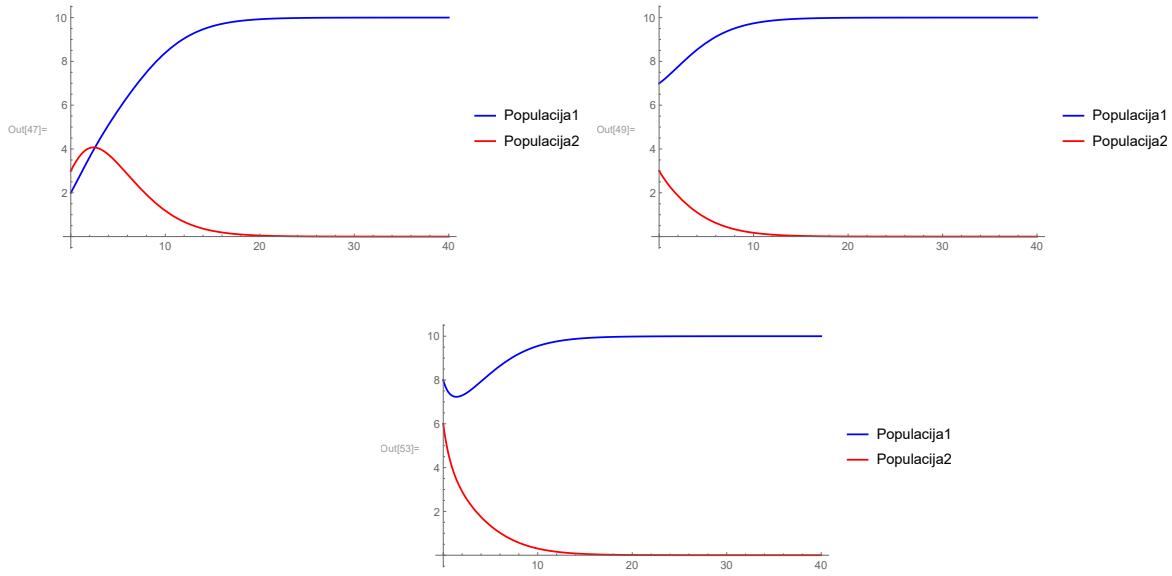
$$\frac{K_1}{K_2} = 1 > \max \left\{ \alpha_{12}, \frac{1}{\alpha_{21}} \right\} = 0.8$$



Slika 17: Fazni portret modela dve populacije u takmičenju (4) za parametre (7)

- Za bilo koju tačku (x_{10}, x_{20}) fazne ravni ispod x_2 -izokline (videti Sliku 18-a):

- veličina populacije $x_1(t)$ sa početnom vrednosti $x_1(t_0) = x_{10}$ se povećava sve vreme približavajući se svom kapacitetu sredine K_1
- veličina populacije $x_2(t)$ sa početnom vrednosti $x_2(t_0) = x_{20}$ raste u početku, ali zatim opada ka nuli;



Slika 18: Veličine populacija u modelu dve populacije u takmičenju (4) za parametre (7) i za početne vrednosti: (a) $x_{10} = 2, x_{20} = 3$; (b) $x_{10} = 7, x_{20} = 3$; (c) $x_{10} = 8, x_{20} = 6$

2. Za bilo koju tačku (x_{10}, x_{20}) fazne ravni između dve izokline (videti Sliku 18-(b)):

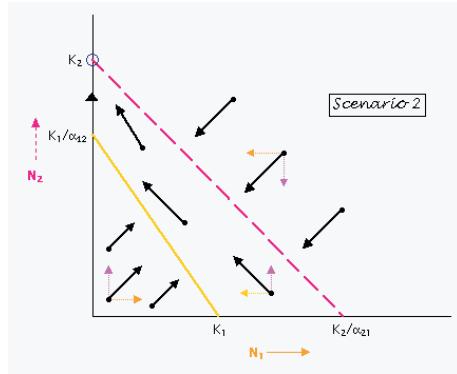
- veličina populacije $x_1(t)$ sa početnom vrednosti $x_1(t_0) = x_{10}$ se povećava sve vreme približavajući se svom kapacitetu sredine K_1 ;
- veličina populacije $x_2(t)$ sa početnom vrednosti $x_2(t_0) = x_{20}$ opada sve vreme ka nuli;

3. Za bilo koju tačku (x_{10}, x_{20}) fazne ravni iznad x_1 -izokline (videti Sliku 18-(c)):

- veličina populacije $x_1(t)$ sa početnom vrednosti $x_1(t_0) = x_{10}$ opada neko vreme, ali zatim se povećava približavajući se svom kapacitetu sredine K_1 ;
- veličina populacije $x_2(t)$ sa početnom vrednosti $x_2(t_0) = x_{20}$ opada sve vreme ka nuli;

SCENARIO 2 - ISKLJUČIVANJE POPULACIJE 1 OD STRANE POPULACIJE 2 : Drugi scenario je onaj suprotan Scenariju 1, u kome se izokline takođe ne seku u prvom kvadrantu, ali u kome je x_1 -izoklina ispod i levo od x_2 -izokline (Slika 15-(b) i Slika 19), što važi kada je

$$(8) \quad K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad \text{i} \quad K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad \Leftrightarrow \quad \frac{K_1}{K_2} < \min \left\{ \alpha_{12}, \frac{1}{\alpha_{21}} \right\}.$$

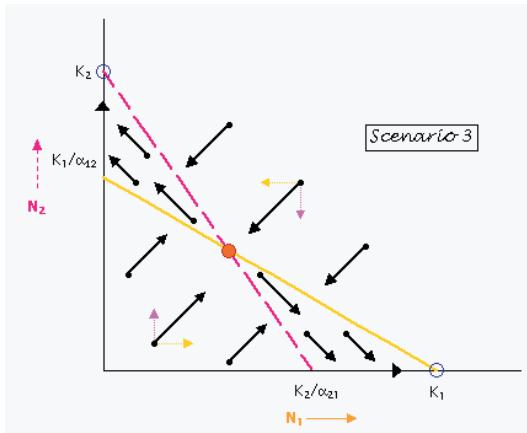


Slika 19: Scenario 2 – isključivanje populacije 1 od strane populacije 2

Otvoren kružić u položaju ravnoteže $P_2(0, K_2)$ označava da je stabilan položaj ravnoteže - stabilan nelinearan čvor. PR $P_1(K_1, 0)$ je u ovom slučaju nestabilan - nelinearno sedlo.

Sve trajektorije koje polaze iz prvog kvadranta fazne ravni približavaju se stabilnom PR $P_2(0, K_2)$.

ISHOD 2: Populacija 2 istiskuje populaciju 1 i veličina populacije 2 raste ka svom kapacitetu sredine K_2 .



Slika 20: Uslovno isključivanje jedne populacije od strane druge

SCENARIO 3 - USLOVNO ISKLJUČIVANJE JEDNE POPULACIJE OD STRANE DRUGE: Treći scenario je onaj u kome se dve izokline seku u položaju ravnoteže P_3 koji pripada prvom kvadrantu, pri čemu je udesno od tog PR x_1 -izoklina iznad x_2 -izokline, dok je uлево od tog PR x_2 -izoklina iznad x_1 -izokline, (Slika 15-

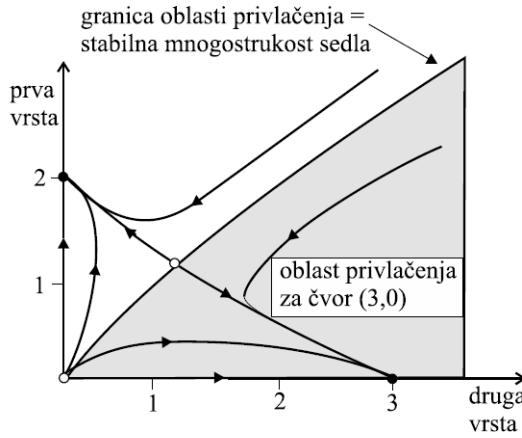
(c) i Slika 20), što važi kada je

$$(9) \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}} \text{ i } K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \Leftrightarrow \frac{1}{\alpha_{21}} < \frac{K_1}{K_2} < \alpha_{12} \Rightarrow \alpha_{12}\alpha_{21} > 1.$$

PR $P_1(K_1, 0)$ i $P_2(0, K_2)$ su stabilni (obeleženi na slici 20 otvorenim kružićima) - stabilni nelinearni čvorovi. Pri uslovima (9) PR P_3 je od biološkog interesa, odnosno $x_{13} > 0$ i $x_{23} > 0$. Iz (9), zaključujemo da je

$$K_1 - \alpha_{12}K_2 < 0, \quad K_2 - \alpha_{21}K_1 < 0, \quad 1 - \alpha_{12}\alpha_{21} < 0$$

odakle je na osnovu (5), $q = \det J_3 < 0$, pa je PR P_3 nelinearno sedlo, odnosno nestabilan PR (obeležen na slici 20 punim crvenim kružićem).

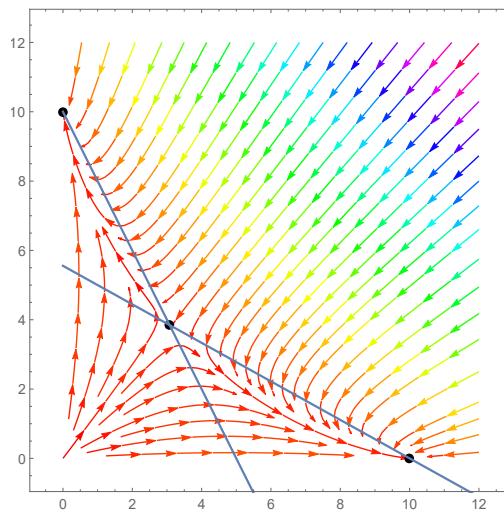


Slika 21: Fazni portret modela dve populacije u takmičenju $x'_1 = x_1(3 - x_1 - 2x_2)$, $x'_2 = x_2(2 - x_1 - x_2)$; $P_1(3, 0)$ i $P_2(0, 2)$ su stabilni čvorovi, $P_3(1, 1)$ je sedlo..

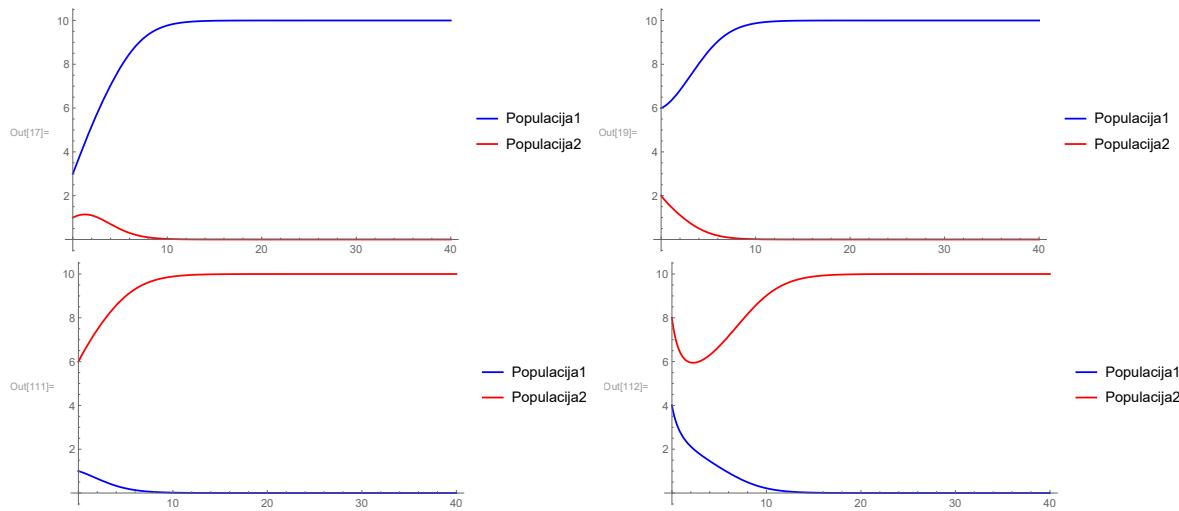
Dati DS ima dva stabilna PR P_1, P_2 . Takvu karakteristiku DS nazivano *bistabilnost* DS. U slučaju bistabilnosti DS od posebnog interesa je odrediti *oblasti privlačnosti* $\mathcal{B}(P_i)$, $i = 1, 2$, za dva stabilna PR. Oblast privlačnosti stabilnog PR sadrže sve tačke fazne ravni za koje važi da trajektorija koja polazi iz te tačke se približava PR kada $t \rightarrow \infty$. Neka su $\mathcal{W}_{\nearrow}^s, \mathcal{W}_{\nearrow}^u$ stabilne mnogostrukosti sedla P_3 , a $\mathcal{W}_{\nwarrow}^u, \mathcal{W}_{\nwarrow}^u$ nestabilne mnogostrukosti sedla. Fazne trajektorije koje polaze iz tačke fazne ravni koja se nalazi ispod stabilne mnogostrukosti sedla P_3 (u delu I kvadranta fazne ravni između $\mathcal{W}_{\nearrow}^s, \mathcal{W}_{\nearrow}^u$ i x_1 -ose, kao i između \mathcal{W}_{\nwarrow}^s i \mathcal{W}_{\nwarrow}^u) približavaju se stabilnom PR $P_1(K_1, 0) \rightarrow$ ishod je kao u Scenariju 1 : istiskivanje populacije 2 od strane populacije 1. Fazne trajektorije koje polaze iz tačke fazne ravni koja se nalazi iznad stabilne mnogostrukosti sedla P_3 (u delu I kvadranta fazne ravni između $\mathcal{W}_{\nearrow}^s, \mathcal{W}_{\nearrow}^u$ i x_2 -ose, kao i između \mathcal{W}_{\nwarrow}^s i \mathcal{W}_{\nwarrow}^u) približavaju se stabilnom PR $P_2(0, K_2) \rightarrow$ ishod je kao u Scenariju 2 : istiskivanje populacije

1 od strane populacije 2. Dakle, stabilna mnogostruktost sedla P_3 predstavlja u ovom slučaju granicu oblasti privlačenja $\mathcal{B}(P_1)$ i $\mathcal{B}(P_2)$ stabilnih PR $P_1(K_1, 0)$ i $P_2(0, K_2)$.

ISHOD 3: Ishod zavisi od početnih vrednosti veličina populacija - populacija sa dovoljnom početnom prednošću u broju pobeđuje u kompeticiji i istiskuje konkurentnu populaciju.



Slika 22: Fazni portret modela dve populacije u takmičenju (4) za parametre (10)



Slika 23: Veličine populacija u modelu dve populacije u takmičenju (4) za parametre (10) i za početne vrednosti: (a) $x_{10} = 3$, $x_{20} = 1$; (b) $x_{10} = 6$, $x_{20} = 2$; (c) $x_{10} = 1$, $x_{20} = 6$; (d) $x_{10} = 4$, $x_{20} = 8$.

Na Slici 22 prikazan je fazni portret modela dve populacije u takmičenju (4)

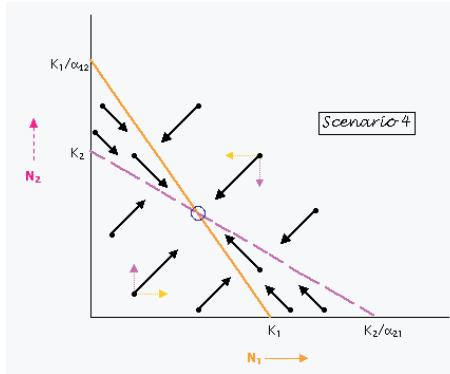
za vrednosti parametra

$$(10) \quad r_1 = r_2 = 0.7, \quad K_1 = K_2 = 10, \quad \alpha_{12} = 1.8, \quad \alpha_{21} = 2,$$

tako da je

$$0.5 = \frac{1}{\alpha_{21}} < \frac{K_1}{K_2} = 1 < \alpha_{12} = 1.8 \quad \text{i PR je } P_3(3.08, 3.85).$$

Na Slici 23 vidimo da za početne vrednosti (a) $x_{10} = 3, x_{20} = 1$ i (b) $x_{10} = 6, x_{20} = 2$ za veličine populacije važi $x_1(t) \rightarrow K_1, x_2(t) \rightarrow 0, t \rightarrow \infty$, dok za početne vrednosti (c) $x_{10} = 1, x_{20} = 6$ i (d) $x_{10} = 4, x_{20} = 8$ za veličine populacije važi $x_1(t) \rightarrow 0, x_2(t) \rightarrow K_2, t \rightarrow \infty$.



Slika 24: Koegzistencija obe populacije

SCENARIO 4 - KOEGZISTENCIJA OBE POPULACIJE: I u ovom scenariju se dve izokline seku u položaju ravnoteže P_3 koji pripada prvom kvandrantu, pri čemu je udesno od tog PR x_2 -izoklina iznad x_1 -izokline, dok je uлево od tog PR x_1 -izoklina iznad x_2 -izokline (Slika 15-(d) i Slika 24), što važi kada je

$$(11) \quad K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad \text{i} \quad K_2 < \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad \Leftrightarrow \quad \alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\alpha_{21}} \quad \Rightarrow \quad \alpha_{12}\alpha_{21} < 1.$$

PR $P_1(K_1, 0)$ i $P_2(0, K_2)$ su nelinearna sedla - dakle nestabilni PR. Pri uslovima (11) PR P_3 je od biološkog interesa, odnosno $x_{13} > 0$ i $x_{23} > 0$. Iz (11), zaključujemo da je

$$K_1 - \alpha_{12}K_2 > 0, \quad K_2 - \alpha_{21}K_1 > 0, \quad 1 - \alpha_{12}\alpha_{21} > 0$$

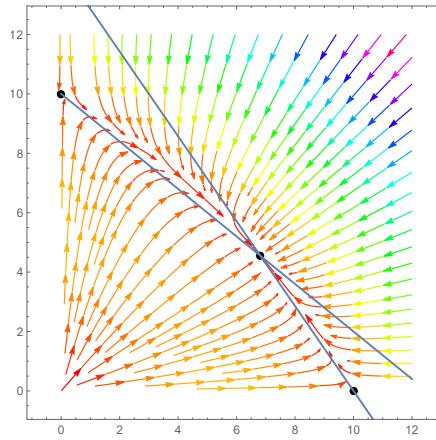
odakle je na osnovu (5), $q = \det J_3 > 0$ i $p = \text{tr } J_3 < 0$, pa je PR P_3 stabilan PR (može se pokazati da je stabilan čvor).

Obe vrste koegzistiraju u položaju ravnoteže $P_3(x_{13}, x_{23})$ koji je stabilan (obeleženi na slici 24 otvorenim kružićem), odnosno

$$x_1(t) \rightarrow x_{13}, \quad x_2(t) \rightarrow x_{23}, \quad t \rightarrow \infty.$$

Sve trajektorije koje polaze iz bilo koje tačke u prvom kvadrantu fazne ravnine približavaju se stabilnom PR $P_3(x_{13}, x_{23})$.

ISHOD 4: Ishod je koegzistencija obe populacije, bez obzira na početne vrednosti veličina obe populacije.



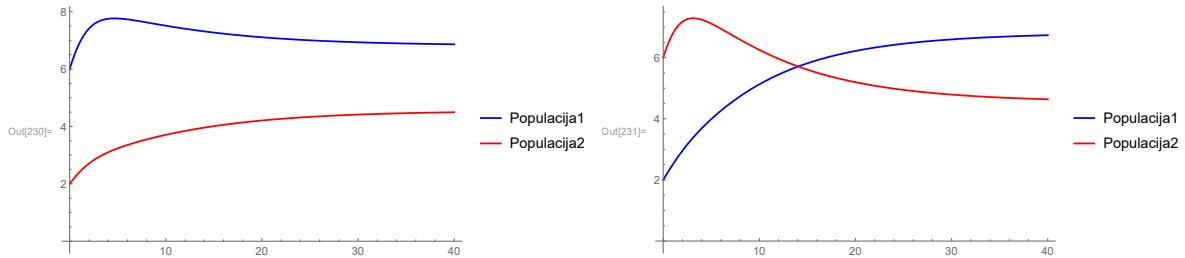
Slika 25: Fazni portret modela dve populacije u takmičenju (4) za parametre (12)

Na Slici 25 prikazan je fazni portret modela dve populacije u takmičenju (4) za vrednosti parametra

$$(12) \quad r_1 = r_2 = 0.7, \quad K_1 = K_2 = 10, \quad \alpha_{12} = 0.7, \alpha_{21} = 0.8,$$

tako da je

$$0.7 = \alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2} = 1 < \frac{1}{\alpha_{21}} = 1.25 \quad \text{i PR je } P_3(6.82, 4.54).$$



Slika 26: Veličine populacija u modelu dve populacije u takmičenju (4) za parametre (12) i za početne vrednosti: (a) $x_{10} = 6, x_{20} = 2$; (b) $x_{10} = 2, x_{20} = 6$

Na Slici 26 vidimo da se veličine obe populacije, bez obzira na početne vrednosti, približavaju svom ravnotežnom stanju $x_1(t) \rightarrow 6.82$ i $x_2(t) \rightarrow 4.54$ sa povećanjem t .

WOLFRAM DEMONSTRATIONS PROJECT:
Population Dynamics with Two Competing Species

WOLFRAM DEMONSTRATIONS PROJECT:
The Lotka-Volterra Equations for Competition between Two Species