



UNIVERZITET U NOVOM SADU  
PRIRODNO-MATEMATIČKI  
FAKULTET  
DEPARTMAN ZA MATEMATIKU I  
INFORMATIKU



# Modeli dinamike populacije

-Master rad-

Mentor:

Prof. dr Dora Seleši

Student:

Zorana Vukojević 406m/14

Novi Sad, 2019.

# Sadržaj

---

<b>1. UVOD</b>	<b>2</b>
<b>2. MODELI JEDNE POPULACIJE</b>	<b>5</b>
<b>2.1 ANALIZA MODELA JEDNE POPULACIJE</b>	<b>5</b>
<b>2.2 MALTUSOV MODEL</b>	<b>5</b>
<b>2.2.1 DISKRETNI MALTUSOV MODEL</b>	<b>6</b>
<b>2.2.2 NEPREKIDNI MALTUSOV MODEL</b>	<b>7</b>
<b>2.3 VERHULSTOV MODEL</b>	<b>10</b>
<b>2.3.1 DISKRETNI VERHULSTOV MODEL</b>	<b>11</b>
<b>2.3.2 NEPREKIDNI VERHULSTOV MODEL</b>	<b>11</b>
<b>3. MODELI ZA DVE I VIŠE POPULACIJA</b>	<b>14</b>
<b>3.1 ANALIZA MODELA ZA DVE I VIŠE POPULACIJA</b>	<b>15</b>
<b>3.2 LOTKA-VOLTERA PREDATOR PLEN MODEL</b>	<b>20</b>
<b>3.2.1 UKLJUČIVANJE LOGISTIČKOG RASTA POPULACIJE PLENA</b>	<b>24</b>
<b>3.3 MODELI DVE VRSTE U TAKMIČENJU</b>	<b>27</b>
<b>3.4 MUTUALIZAM</b>	<b>34</b>
<b>3.5 KOLMOGOROVLJEVI MODELI</b>	<b>38</b>
<b>3.6 MODELI SA VIŠE VRSTA</b>	<b>41</b>
<b>4. MODELI SA ŽETVOM</b>	<b>48</b>
<b>4.1 MODELI POPULACIJE SA KONSTANTNOM ŽETVOM</b>	<b>48</b>
<b>4.2 MODELI POPULACIJE SA PROMENLJIVOM ŽETVOM</b>	<b>48</b>
<b>4.3 ŽETVA U MODELIMA DVE POPULACIJE U TAKMIČENJU</b>	<b>49</b>
<b>5. MODELI SA KAŠNJENJEM</b>	<b>51</b>
<b>5.1 LOGISTIČKA JEDNAČINA SA KAŠNJENJEM</b>	<b>51</b>
<b>5.2 LOGISTIČKA JEDNAČINA SA DISTRIBUIRANIM KAŠNJENJEM</b>	<b>54</b>
<b>6. STOHASTIČKI MODELI POPULACIJE</b>	<b>59</b>
<b>6.1 MOTIVACIJA I TEORIJSKA OSNOVA</b>	<b>59</b>
<b>6.2 MATLUSOV MODEL U STOHASTIČKOM OBLIKU</b>	<b>62</b>
<b>6.3 VERHULSTOV MODEL U STOHASTIČKOM OBLIKU</b>	<b>63</b>

<u>7. ZAKLJUČAK</u>	<u>65</u>
<u>LITERATURA</u>	<u>66</u>
<u>MATLAB KODOVI</u>	<u>68</u>
<u>LISTA GRAFIKA</u>	<u>71</u>
<u>BIOGRAFIJA</u>	<u>73</u>

## 1. Uvod

---

Cilj rada jeste upoznavanje sa modelima dinamike populacije, pre svega determinističkim sa kratkim uvodom u stohastičke modele na kraju rada. Razlika između determinističkih i stohastičkih modela jeste u tome što kod stohastičkih imamo pojavu slučajne promenljive i pojma slučajnosti što nam u opisivanju dinamike modela populacije omogućava korak bliže realnijem modelu, modelu koji bliže opisuje stvarnost. Modeliranjem matematika pokušava da se što više približi stvarnosti međutim postavlja se pitanje koliko je to tehnički izvodljivo. Model treba da bude dovoljno jednostavan da bi se mogao koristiti uopšte, ali sa druge strane i dovoljno komplikovan da bi bio što realniji. Daćemo matematičku potporu za analiziranje modela kako jedne tako i modela sa više vrsta, i pored toga pokušaćemo da sa biološke strane interpretiramo dobijena rešenja i njihovo ponašanje.

Populacija predstavlja jedan dinamičan sistem jer doživljava stalne promene kako u prostoru tako i u vremenu. Zato možemo govoriti o dinamici populacije, pri kojoj se uticajem spoljašnjih i unutrašnjih faktora menjaju mnoge bitne osobine populacije. Dinamika populacije razmatra problem kako se veličina grupe živih bića, vrste ili sistema vrsta koji dele zajedničko stanište menja tokom vremena. Živa stvorenja se rađaju, reprodukuju i umiru po određenim stopama koje zavise od okolnosti, količini dostupne hrane, sopstvene gustine, uključujući i njihove specifične genetički utvrđene osobine, a u slučaju zajedničkog staništa i od osobina vrsta sa kojima žive.

**Definicija:** Populacija je prostorno i vremenski integrisana grupa jedinki iste vrste koja raspolaže zajedničkim skupom naslednih faktora (genofondom), naseljava određeni prostor, pripada određenom ekosistemu, i u okviru koje su jedinke povezane međusobnim odnosima, a pre svega odnosima reprodukcije.

Populacija ima sledeće atributе: veličinu, disperziju i prostorni raspored, natalitet (i stope nataliteta), mortalitet (i stope mortaliteta, preživljavanje), morbilitet (i stope morbiliteta), socijalno i teritorijalno ponašanje, socijalnu strukturu, karakteristike rasta populacije (stope rasta), biotički potencijal, uzrasna i polna struktura.

Matematički simboli predstavljaju korisno sredstvo za opisivanje složenih ekoloških sistema, a jednačine omogućavaju formalizovanje različitih tvrdnji o interakcijama komponenti ekosistema.

Proces prevođenja fizičkih ili biološkoh koncepata bilo kog sistema u set matematičkih izraza kao i manipulacija na ovakav način izvedenim matematičkim sistemima naziva se analizom sistema.

Matematički sistem nazova se modelom i predstavlja nesavršenu i apstraktну predstavu stvarnog sveta. Iako su modeli nesavršene apstrakcije stvarnih sistema, za ekologe su važni jer su mogući odgovori i predviđanja koja se tiču značajnih stvari na duže staze važniji nego precizno proučavanje nevažnih detalja.

U suštini, dinamički model stanovništva odgovara na pitanje kako će se populacija promeniti u bliskoj budućnosti s obzirom na njen trenutni status i uslove životne sredine kojima je stanovništvo izloženo. Ove promene u populaciji mogu se odnositi na promene u ukupnom broju članova populacije, ali se mogu odnositi i na promene u sastavu stanovništva, u odnosu muških i ženskih jedinki ili uzrastu pojedinaca, odnosu boja maloletnih i punoletnih. Pojedinačni organizam je osnovni entitet dinamike stanovništva, jer promene unutar populacije se mogu pojaviti samo zbog događaja koji se dešavaju pojedinačnim organizmima unutar populacije. Na primer, promene u obilju populacije su direktna posledica rađanja, smrti, imigracije i emigracije pojedinih organizama. Uslovi životne sredine kojima je stanovništvo izloženo su važni za njegovu dinamiku. Uslovi životne sredine se mogu odnositi na abiotičke i biotičke faktore, kao što su na primer temperatura, vlažnost, obilje hrane, broj predatora ili konkurenata.

Ako smatramo da je populacija skup pojedinaca koji žive na tačno definisanom području, svaka promena u broju pojedinaca unutar populacije nastaje usled reprodukcije, smrti ili migracije pojedinih organizama. Uzimajući to u obzir, možemo izraziti dinamički model populacije sledećom „jednačinom“:

$$\begin{aligned} & \text{promena veličina populacije} \\ & = \text{broj rođenih} - \text{broj umrlih} + \text{imigracija} - \text{emigracija} \end{aligned}$$

Ova jednačina izražava opštu strukturu *jednačine bilansa stanovništva*. Izraz bilansna jednačina ili jednačina bilansa odnosi se na činjenicu da su promene u veličini populacije u njoj predstavljeni kao ravnoteža između procesa koji smanjuju veličinu populacije (smrt i emigracija) i procesa koji povećavaju veličinu populacije (reprodukcijska i imigracijska).

Migracije možemo da zanemarimo u područjima koja su veoma velika u odnosu na obim populacije unutar tog područja. U tim slučajevima dinamika populacije je samo ravnoteža između broja rođenih i broja umrlih pojedinaca unutar populacije. Populacije za koje se može zanemariti imigracija i emigracija nazivaju se zatvorenim populacijama ili zatvorenim sistemima, za razliku od otvorenih populacija to jest otvorenih sistema. Primer zatvorenog sistema je jezero, dok su reke ili plimske zone na obali tipične za primere otvorenih sistema.

---

*Želela bih da iskoristim priliku da se zahvalim svom mentoru, dr Dori Seleši, na pomoći tokom izrade rada, konstruktivnim savetima i korisnim sugestijama. Želim da se zahvalim članovima komisije dr Danijeli Rajter-Ćirić i dr Ivani Vojnović na saradnji i prenetom znanju na osnovnim i master studijama.*

*Veliku zahvalnost dugujem svojim roditeljima Dragana i Nedeljki koji su me podržavali i podržavaju me u svemu što radim i bez kojih ne bih bila ono što jesam. Hvala mojim najdražim sestrama Mileni i Mirjani i mom budućem mužu Popov Dejanu na ljubavi, podršci i razumevanju. Hvala mojim prijateljima i kolegama koje nikako ne mogu da izostavim.*

*Zorana Vukojević*

## 2. Modeli jedne populacije

---

### 2.1 Analiza modela jedne populacije

Modeli dinamike za jednu populaciju su opisani autonomnom diferencijalnom jednačinom, diferencijalnom jednačinom koja sa desne strane nema nezavisnu promenljivu.

$$\frac{dP}{dt} = f(P) \quad (2.1.1)$$

Ovde  $P(t)$  predstavlja veličinu populacije koja zavisi od vremena  $t$ ,  $\frac{dP}{dt}$  jeste promena u veličini populacije, dok je desna strana  $f(P)$  neprekidno diferencijabilna funkcija koja zavisi od veličine populacije i zavisno od modela može biti u jednostavnijem ili komplikovanijem obliku. Funkcija  $f(P)$  može biti linear na Maltusovom modelu ili nelinearna u Verhulstovom modelu. Jednostavnije modele možemo rešiti analitički, dok komplikovanje ne možemo, međutim analitičko rešenje nije neophodno u populacionoj dinamici jer nam je bitnije da znamo ponašanje sistema i njegovu stabilnost, ako je uopšte dostiže.

Neka je dat početni uslov, što u našem slučaju predstavlja početnu veličinu populacije:

$$P(0) = P_0 \quad (2.1.2)$$

**Definicija 2.1:** Obična diferencijalna jednačina zajedno sa svojim početnim uslovima čini takozvani *početni ili Košijev problem*.

**Definicija 2.2:** Rešenje početnog problema je  $n$  puta diferencijabilna funkcija  $P(t)$  koja zadovoljava identitet (2.1.1) i početne uslove (2.1.2), gde  $n$  predstavlja red diferencijalne jednačine.

Geometrijski se diferencijalna jednačina predstavlja preko polja pravaca, a njen rešenje sa familijom integralnih krivih. Rešenje početnog problema jeste integralna kriva koja prolazi kroz početnu tačku.

Ravnotežna tačka modela (stacionarna tačka, tačka mirovanja, kritična tačka) jeste tačka za koju je  $\frac{dP}{dt} = 0$  odnosno  $f(P) = 0$ , označimo je sa  $P^*$ . Treba napomenuti da model može imati više ravnotežnih tačaka.

### 2.2 Maltusov model

Tomas Robert Maltus, rođen 1766. godine, studirao je matematiku na Univerzitetu u Kembrijdu, šest godina nakon diplmiranja postao je sveštenik anglikanske crkve.

Godine 1798. Maltus je anonimno objavio „Esej o principu stanovništva“ (An Essay on the Principle of Population) u kome je izneo svoje nimalo optimistično mišljenje o porastu stanovništva i ograničenim resursima. Za Maltusa, engleski loši zakoni koji su indirektno podsticali rast stanovništva kroz subvencionisano snabdevanje porodica sa velikim brojem dece hranom, nisu pomogli siromašnima već suprotno. S porastom siromaštva koji se nastavlja u daleko većem procentu od snabdevanja hranom, Maltus je predviđao društvo u kome vlada beda i glad. Nešto kasnije Maltus je izdao drugo izdanje svoje knjige ali ovaj put pod svojim imenom.

Takozvani maltuzijski model rasta populacije opisuje sledeća diferencijalna jednačina:

$$\frac{dP}{dt} = rP$$

ovde je rast broja stanovnika  $P$  regulisan parametrom  $r$ -stope intrističnog rasta, koja predstavlja razliku stope fertiliteta i stope smrtnosti  $r = n - m$ . (vidi literatura [10])

### 2.2.1 Diskretni Maltusov model

U ovom poglavlju posmatraćemo jednu izolovanu vrstu odnosno populaciju. Broj jedinki u ovoj populaciji ili veličinu populacije u trenutku  $t$  označićemo sa  $P_t$ . Prepostavka je da se populacija menja u diskretnim vremenskim trenucima, vreme se meri u diskretnim jedinicama (sekunde, časovi, godine itd) i pretpostavlja se da veličina generacije u trenutku  $t$  određuje veličinu sledeće generacije, to jest broj  $P_{t+1}$ . Drugim rečima, ovo znači da prethodne generacije utiču na veličinu generacije u trenutku  $t + 1$  samo preko generacije koja je prisutna u trenutku  $t$ . Takođe se pretpostavlja da okolnosti koje mogu uticati na reprodukciju, hranu, temperaturu itd ostaju ista, odnosno, svaka godina je kao i prethodna, uslovi za život se ne menjaju.

Stopu rasta populacije po glavi stanovnika dobijamo tako što razliku veličina populacije u trenutcima  $t + 1$  i  $t$  podelimo sa veličinom populacije u trenutku  $t$ . Najjednostavnija je prepostavka da je ova stopa konstantna. Ako je negativna onda to znači da u svakoj narednoj generaciji ima manje jedinki nego u prethodnoj, očigledna posledica je da u tom slučaju posmatrana populacija izumire brzo. Obrnuto ako je pozitivna, svaka naredna populacija je veća od prethodne i imamo neograničen rast veličine populacije:

$$r = \frac{P_{t+1} - P_t}{P_t}$$

U formuli je  $r > 0$  stopa rasta populacije po glavi stanovnika. Ova jednačina se može zapisati i na sledeći način:

$$P_{t+1} = (1 + r)P_t$$

Ako je veličinu populacije u trenutku  $t + 2$  izrazimo veličinom populacije u trenutku  $t + 1$ , a zatim redom veličinu u trenutku  $t + 3$  izrazimo veličinom u trenutku  $t + 2$  i tako dalje onda je veličina populacije u trenutku  $t + n$ :

$$P_{t+n} = (1+r)^n P_n$$

Ova diferencna jednačina se lako rešava ako znamo da populaciju u početnom trenutku  $t = 0$ , odnosno početnu populaciju. Ako je

$$P(0) = P_0,$$

onda je rešenje jednačine dato sa:

$$P_n = P_0(1+r)^n$$

### 2.2.2 Neprekidni Maltusov model

Označićemo veličinu populacije u trenutku  $t$  sa  $P(t)$  i smatrati je nenegativnom funkcijom koja se neprekidno menja u vremenu. Veoma je bitno da bi funkcija bila neprekidno diferencijabilna naglasiti da su promene unutar velike populacije za kratko vreme veoma male. Promena veličine populacije od trenutka  $t$  do trenutka  $t + \Delta t$  iznosi

$$dP = dR - dU + dM$$

U formuli su:

- $dR$  – broj rođenih članova populacije u vremenskom intervalu  $[t, t + \Delta t]$ ,
- $dU$  – broj umrlih članova populacije u vremenskom intervalu  $[t, t + \Delta t]$ ,
- $dM$  – broj članova populacije koju su migrirali u vremenskom intervalu  $[t, t + \Delta t]$ . Ako je  $dM > 0$  govorimo o imigraciji, a ako je  $dM < 0$  radi se o emigraciji. Razlozi migracije članova populacije mogu biti različiti, zavisi i o kojim populacijama govorimo, na primer hrana, razmnožavanje.

Jednačina se naziva jednačinom sačuvanja populacije. U matematičkoj biologiji veličinu

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt}$$

zovemo stopa rasta populacije. Stopa rasta populacije jeste prirast te populacije u jedinici vremena po glavi stanovnika. Slično,

- $\frac{1}{P} \frac{dR}{dt}$  je stopa rađanja (fertilite),
- $\frac{1}{P} \frac{dU}{dt}$  je stopa umiranja (mortalite),
- $\frac{1}{P} \frac{dM}{dt}$  je stopa migracija.

Krajem osamnaestog veka Maltus je objavio svoj Esej o principu populacije, prema kom je brzina rasta populacije proporcionalna veličini populacije. Za mikroorganizme koji se razmnožavaju deobom ova prepostavka je razumna. On je prepostavio da su  $dR$  i  $dU$  proporcionalni veličini populacije  $P$  i dužini vremenskog intervala  $dt$ .

$$dR = nP\Delta t, \quad dU = mP\Delta t$$

Konstante proporcionalnosti  $n$  i  $m$  su stopa nataliteta (rađanja) i mortaliteta (stopa smrtnosti), dok je njihova razlika,  $r = n - m$ , stopa rasta populacije. Ako se migracije zanemare, uz navedene pretpostavke, diferencijalnu jednačinu iz jednačine bilansa populacije dobijamo na sledeći način:

$$\begin{aligned} P(t + \Delta t) - P(t) &\approx (n - m)P(t)\Delta t \\ \frac{P(t + \Delta t) - P(t)}{\Delta t} &\approx (n - m)P(t) \end{aligned}$$

Ako pustimo  $\Delta t \rightarrow 0$

$$\frac{dP(t)}{dt} = rP(t)$$

Dobijenu jednačinu zovemo Maltusov model populacije. Ovo je jednačina prvog reda, čije rešenje se dobija veoma lako metodom odvajanja promenljivih. Ako postavimo početan uslov:

$$P_0 = P(0) > 0,$$

dobijamo partikularno rešenje na sledeći način:

$$\begin{aligned} \int_{P(0)}^{P(T)} \frac{dN}{N} &= \int_0^T r dt \\ \ln|N||_{P(0)}^{P(T)} &= rt|_0^T \end{aligned}$$

i zamenjivanjem gornje i donje granice integrala

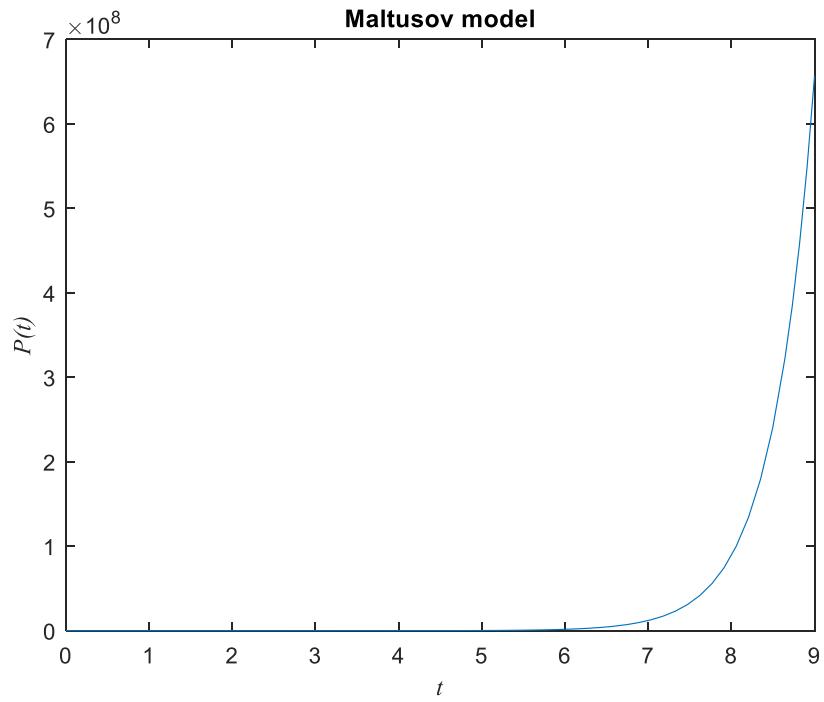
$$\ln P(T) - \ln P(0) = rT - r \cdot 0,$$

$$\ln P(T) - \ln P(0) = rT,$$

$$\frac{P(T)}{P(0)} = e^{rT}$$

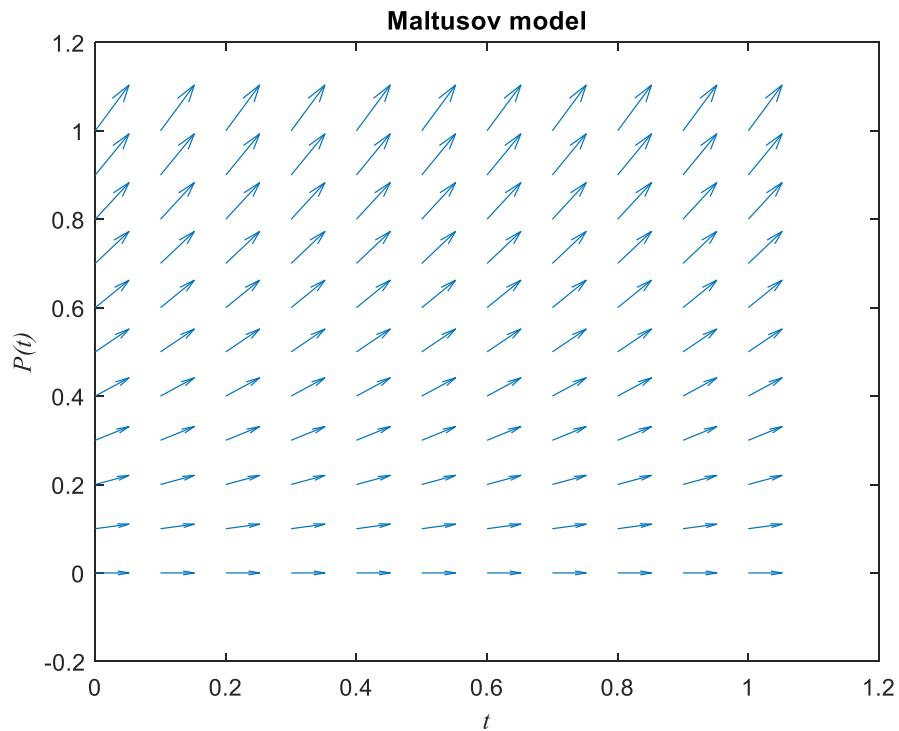
$$P(t) = P_0 e^{rt}.$$

Dakle, populacija raste eksponencijalno ako je  $r > 0$ , ne menja se s vremenom ako  $r = 0$  ili eksponencijalno izumire za  $r < 0$ .



**Slika 1:** Maltusov model gde vidimo eksponencijalni rast populacije za  $r = 2$

Na **Slici 2** vidimo da je ravnotežna tačka ovog modela nestabilna i da sve trajektorije odlaze od nje.



**Slika 2:** Vektorsko polje za Maltusov model

Maltusov model je jedan od prvih modela dinamike populacije i svakako je previše jednostavan da bi realno opisao stvarnu populaciju i uopšte bio koristan u većini slučajeva. Međutim, našao je svoju primenu za na primer procenu stope rasta parazita kada se prvi put unese u krvotok pojedinca, u proučavanju stope rasta novih slučajeva infekcije na početku epidemije, u proceni rasta stope štetočine koja je upravo napala polje ili u proceni stopе izumiranja ugroženih vrsta. Kao takav, čini sledeće pretpostavke: populacija je homogena odnosno svi članovi su identični, populacija naseljuje stanište unutar koga nema velikih promena ni za dugi vremenski period i unutar koga nisu prostorno ograničeni, rast populacije ne zavisi od njene gustine i dostupno je neograničeno mnogo hranljivih materija. U realnim okruženjima rast broja stanovnika je ograničen različitim faktorima od dostupnosti resursa do postojanja predatora ili konkurenčije unutar populacije ili izvan nje. Maltusov model može tačno opisati rast populacije u ograničenom vremenskom periodu, dok je neograničen rast na duži vremenski period nemoguć. Upravo ovim problemima pričamo u nastavku rada.

### 2.3 Verhulstov model

Pjer Francirs Verhulst je rođen 1804. godine u Briselu. Doktorirao je matematiku u dvadeset petoj godini, a 1835. godine je postao profesor matematike na novoosnovanom Slobodnom univerzitetu u Briselu. Iste godine njegov sunarodnik Adolf Kettle, statističar i matematičar, je objavio „Raspravu o čoveku i razvoju njegovih sposobnosti“. U svom delu, Kettle, je sugerisao da populacija ne može da raste geometrijski dugo vremena već da će taj rast naići na otpor koji je proporcionalan kvadratu stopе rasta. Ovaj rad je ispirisao Verhulsta i već 1838. on objavljuje „Belešku o zakonu rasta populacije“, u kome govori da je porast stanovništva ograničen veličinom i plodnošću zemljišta na kom se nalazi. (vidi literatura [10])

U prirodi nije moguće da postoji neograničen eksponencijalni rast bilo koje populacije na duži vremenski period. U prvoj polovini XIX veka Verhulst je dao svoj model populacije sa glavnim motivom da su resursi ograničeni, bilo resursi hrane ili kapacitet nosivosti naseljenog područja kao resurs prostora. Populacija raste samo dok ne dođe do zasićenosti nekog resursa i tada stopa rasta po glavi stanovnika više nije konstantna nego opadajuća funkcija veličine populacije. Najjednostavniji način jeste pretpostavka da je stopa po glavi stanovnika opadajuća linearna funkcija veličine populacije. Maksimalnu veličinu koju populacija može da dostigne označićemo sa  $K$ , ovu konstantu nazivamo nosivi kapacitet.

### 2.3.1 Diskretni Verhulstov model

Diskretni Verhulstov model jeste modifikacija diskretnog Maltusovog modela sa pretpostavkama da je unutrašnja stopa rasta populacije  $r > 0$  opadajuća funkcija veličine populacije i  $K > 0$  nosivi kapacitet:

$$\frac{P_{t+1} - P_t}{P_t} = r \left(1 - \frac{P_t}{K}\right)$$

$$P_{t+1} = P_t \left(1 + r \left(1 - \frac{P_t}{K}\right)\right)$$

Unutrašnja stopa rasta populacije  $r$  preovladava kada je veličina populacije u trenutku  $t$ ,  $P_t$ , mala. Dok je  $P_t$  manje od  $K$ , veličina sledeće generacije  $P_{t+1}$  će biti veća od prethodne  $P_t$ , odnosno populacija se povećava. U slučaju kada je  $P_t$  veće od  $K$ , veličina sledeće generacije  $P_{t+1}$  će biti manja od prethodne  $P_t$ , odnosno populacija se smanjuje. Ravnotežne tačke ovog modela su  $P = 0$  i  $P = K$ , kad je  $P_t$  jednako  $K$  i  $P_{t+1}$  ostaje jednako  $K$ . Prednost Verhulstovog modela jeste što populacija neće rasti u nedogled i zapravo u jednom trenutku dostiže konstantnu vrednost  $K$  i tu i ostaje. Problem nastaje kada se  $P_t$  zameni veoma velikim vrednostima jer tada  $P_{t+1}$  postaje negativno što ne sme da se dogodi. Ovo možemo izbeći na sledeći način:

$$\frac{P_{t+1} - P_t}{P_t} = e^{r(1 - \frac{P_t}{K})} - 1$$

$$P_{t+1} = P_t e^{r(1 - \frac{P_t}{K})}$$

U prethodnoj jednačini imamo isto ponašanje, ako je veličina populacije manja od nosivosti, sledeća generacija će biti veća od prethodne i obrnuto, veličina populacije u svakom slučaju teži veličini  $K$ . Zamenom bilo koje vrednosti za  $P_t$ ,  $P_{t+1}$  ostaje pozitivno.

### 2.3.2 Neprekidni Verhulstov model

Označimo sa  $n_0$  i  $m_0$  početne stope nataliteta i mortaliteta populacije respektivno. Oduzimanjem ovde dve veličine dobijamo početnu stopu rasta populacije  $r = n_0 - m_0$ . Verhulst je prepostavio da stopa nataliteta opada proporcionalno veličini populacije, a stopa mortaliteta raste proporcionalno veličini populacije, odnosno:

$$n = \frac{1}{P} \frac{dR}{dt} = n_0 - \alpha P, \quad m = \frac{1}{P} \frac{dU}{dt} = m_0 + \beta P$$

Konstante  $\alpha > 0$  i  $\beta > 0$  su stope po kojima stopa nataliteta opada, odnosno mortaliteta raste.

Zamenujemo u početnu jednačinu:

$$dP = dR - dU$$

$$dP = ((n_0 - \alpha P) - (m_0 + \beta P))P dt$$

$$dP = (n_0 - m_0) \left(1 - \left(\frac{\alpha + \beta}{n_0 + m_0}\right) P\right) P dt$$

$$dP = r \left(1 - \frac{P}{K}\right) P dt$$

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

Gde smo definisali novu konstantu koja će predstavljati nosivi kapacitet:

$$K = \frac{n_0 + m_0}{\alpha + \beta}$$

Dobijena jednačina je poznata kao Verhulstov ili logistički model koja se jednostavno rešava opet odvajanjem promenljivih:

$$\frac{dP}{\left(1 - \frac{P}{K}\right) P} = r dt$$

Prepostavljamo da je  $r > 0$ . Tada iz jednačine sledi da je  $dP > 0$  samo za  $P < K$ , kada veličina populacije raste i to se dešava sve dok ne stigne do nule odnosno  $dP = 0$ , kada je  $P = K$ . Što je populacija bliža nosivom kapacitetu sporije raste. Odavde zaključujemo da nosivi kapacitet predstavlja maksimalnu veličinu koju populacija može dostići.

Integraljenjem leve i desne strane dobijamo:

$$\int \frac{dP}{\left(1 - \frac{P}{K}\right) P} = \int r dt$$

$$\int \left(\frac{1}{P} + \frac{1}{K-P}\right) dP = rt + C$$

$$\ln P - \ln(K-P) = rt + C$$

$$\ln \frac{P}{K-P} = rt - \ln C$$

$$\frac{P}{K-P} = \frac{1}{C} e^{rt}.$$

Rešavanjem jednačine po  $P$  dobijamo:

$$P(t) = \frac{K}{1 + Ce^{-rt}}. \quad (2.3.2.1)$$

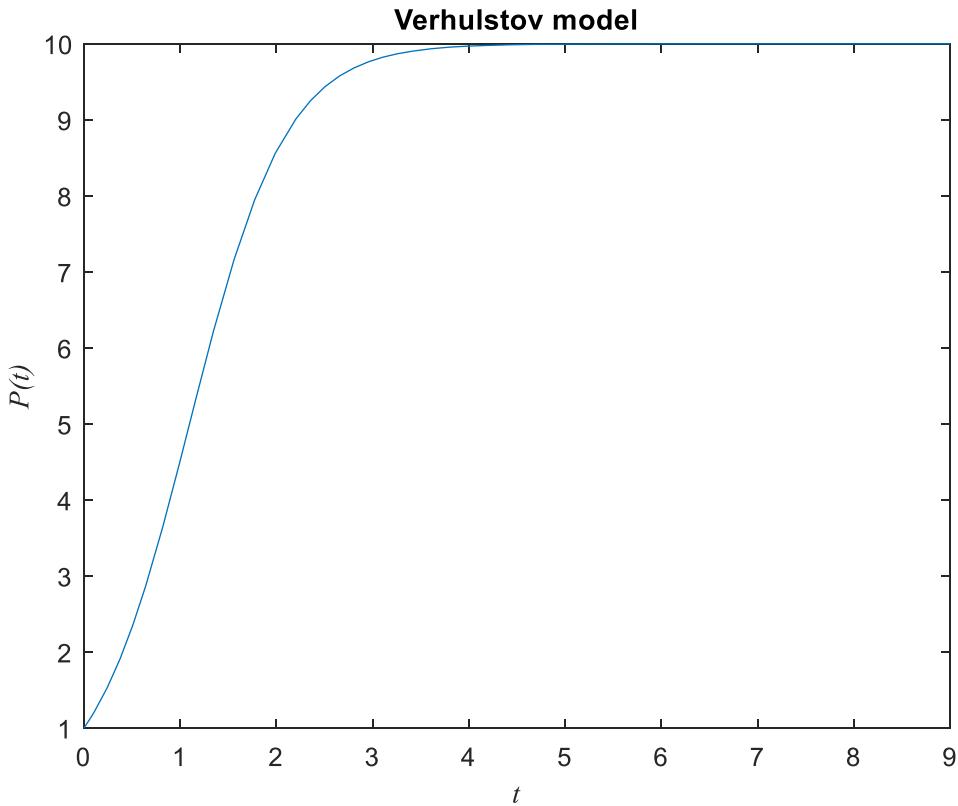
Konstantu  $C$  dobijamo iz početnog uslova:

$$C = \left(\frac{K - P_0}{P_0}\right) e^{rt_0},$$

zamenom u (2.3.2.1):

$$P(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K - P_0}{P_0}\right) e^{-r(t-t_0)}}.$$

Dobijamo analitičko rešenje logističke jednačine sa početim uslovom  $P(0) = P_0$ , koje ima smisla samo ako je  $0 < P_0 < K$ .



*Slika 3:* Verhulstov model za  $P_0 = 1, K = 10, r = 2$

Da bi nastavili sa analizom sistema tražimo ravnotežne tačke:

$$\frac{dP}{dt} = 0$$

odnosno:

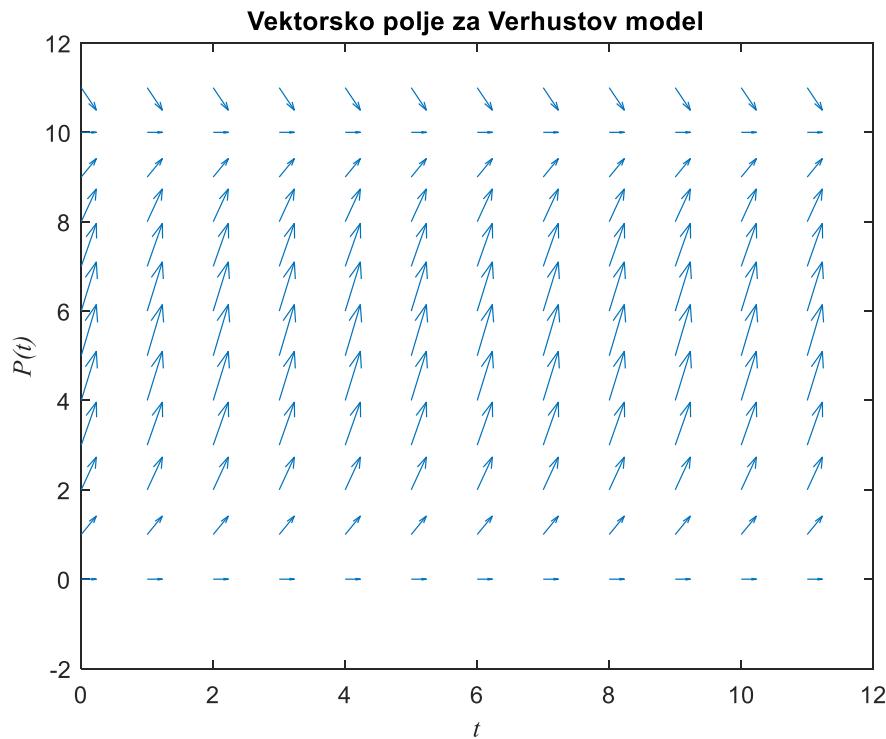
$$rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) = 0$$

Odakle dobijamo dve ravnotežne tačke:

$$\begin{aligned} P &= 0 \\ P &= K \end{aligned}$$

Grafičkom analizom sistema *Slika 4* možemo intuitivno videti da je  $P = 0$  odnosno trivijalna ravnotežna tačka nestabilna, dok je  $P = K$  stabilna. Takođe primećujemo da je rast populacije

brz za vrednosti  $P < \frac{K}{2}$ , sve dok populacija ne pređe vrednost  $P = \frac{K}{2}$  kada se rast usporava i  $P$  se asimptotski približava  $K$ . Za vrednosti veće od  $K$ , odnosno kada je  $P > K$  imamo  $\frac{dP}{dt} < 0$ , populacija se smanjuje i u ovom slučaju asimptotski teži  $K$ . Ovakvo ponašanje se slaže sa posmatranim ponašanjem mnogih populacija i zbog toga se logistički model često koristi za opisivanje veličine populacija.



*Slika 4:* Vektorsko polje Verhulstove jednačine za  $P_0 = 1, K = 10, r = 2$

### 3. Modeli za dve i više populacija

---

Do sad smo pričali o modelima jedne vrste, u narednom poglavlju ćemo se baviti sistemima koji opisuju interakciju dve vrste. Odatile prelazimo na razmatranje dvodimenzionalnih sistema, što će nam omogućiti da uzemo u obzir efekte koje dve populacije imaju jedna na drugu.

Za vreme Prvog Svetskog rata kada je Italija objavila rat Austougarskoj obe strane su zatvorile svoje morske luke što je uticalo na ulov ribe. Nakon završetka rata, očekivalo se da će ribari imati mnogo više ulova jer je bilo dovoljno vremena da se poveća fond ribe. Situacija je međutim bila suprotna.

U staništu gde zajedno živi nekoliko vrsta mi ćemo posmatrati dve koje su međusobno najvažnije jedna za drugu i zanemarićemo efekat ostatka kako bi dobili bolji uvid u njihovu interakciju.

Stanište je ekološki i geografski prepoznatljivo i dobro definisano mesto kao što je na primer šuma, jezero, ostrvo, drvo. Iako su rezultati koje dobijamo na ovaj način apstraktni i stoga mogu biti pogrešni, oni nam pomažu u daljem razvijanju modela i uopšte razumevanju dinamike populacije. Ako dve izabrane vrste nisu neutralne jedna za drugu, onda u principu postoje tri načina njihove interakcije:

- interakcija predator i plen u kojoj jedna od vrsta može poslužiti kao hrana za drugu
- konkurentni sistemi u kojima se dve vrste takmiče za iste resurse
- kooperativni sistemi u kojima dve vrste mogu pomagati jedna drugoj, zavisiti jedna od druge ili živeti u simbiozi

Poglavlje počinjemo sa interakcijom predator-plen, a nastavljamo sa pričom o konkurentnom i kooperativnom sistemu. Bitan termin koji ćemo uvesti jeste Kolmogorovljev model koji je veoma koristan pri proučavanju modela interakcije populacija.

### 3.1 Analiza modela za dve i više populacija

Modeli dinamike populacije za dve i više vrsta su opisani autonomnim sistemima diferencijalnih jednačina. Dimenzija sistema zavisi od broja vrsta odnosno populacija čiju interakciju želimo da opišemo. Ako su to u pitanju dve vrste (populacije) sistem ima sledeći oblik:

$$\begin{aligned} \frac{dP_1}{dt} &= f(P_1, P_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= g(P_1, P_2) \end{aligned} \tag{3.1.1}$$

Gde su  $P_1(t)$  i  $P_2(t)$  veličine populacija u vremenu  $t$ . U zavisnosti od izabranih funkcija  $f$  i  $g$  dobijamo različite sisteme, uglavnom su to nelinearne funkcije. U nastavku ove oblasti ćemo pričati o njima.

Analiza sistema počinje sa traženjem ravnotežnih tačaka (stacionarnih tačaka, kritičnih tačaka), a nastavlja analizom njihove stabilnosti. Definicije stabilne, nestabilne i asimptotski stabilne tačke dajemo u nastavku.

**Definicija 3.1:** Kritična tačka  $P^*$  sistema (3.1.1) je *stabilna* ako za svako  $\varepsilon > 0$  postoji  $\delta > 0$  tako da svako rešenje  $P(t)$  koje u  $t = 0$  zadovoljava  $\|P(0) - P^*\| < \delta$  zadovoljava i da je  $\|P(t) - P^*\| < \varepsilon$  za svako  $t > 0$ .

**Definicija 3.2:** Kritična tačka  $P^*$  je *nestabilna* ako nije stabilna, odnosno postoji  $\varepsilon > 0$  tako da za svako  $\delta > 0$  postoji rešenje  $P(t)$  koje u  $t = 0$  zadovoljava  $\|P(0) - P^*\| < \delta$ , ali za neko  $t_0$  zadovoljava i da je  $\|P(t) - P^*\| \geq \varepsilon$  za svako  $t > t_0$ .

**Definicija 3.3:** Kritična tačka  $P^*$  je *asimptotski stabilna* ako je stabilna i pri tome važi da postoji  $\delta_1 > 0$  tako da sva rešenja  $P(t)$  zadovoljavaju  $\|P(0) - P^*\| < \delta_1 \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} \|P(t) - P^*\| = 0$ .

Vraćamo se na naš sistem (3.1.1) i prepostavimo da je  $P^* = (P_1^*, P_2^*)$  ravnotežna tačka ovog sistema, odnosno da važi:

$$f(P_1^*, P_2^*) = g(P_1^*, P_2^*) = 0$$

Sada posmatramo rešenja u blizini ravnotežne tačke:

$$\begin{aligned} P_1(t) &= P_1^* + p_1(t) \\ P_2(t) &= P_2^* + p_2(t) \end{aligned}$$

Često ih još zovemo perturbacije stabilnog stanja. Zamenom u početni sistem dobijamo:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}(P_1^* + p_1(t)) &= f(P_1^* + p_1(t), P_2^* + p_2(t)) \\ \frac{d}{dt}(P_2^* + p_2(t)) &= g(P_1^* + p_1(t), P_2^* + p_2(t)) \end{aligned}$$

Razvijamo levu i desnu stranu, uzimajući u obzir na levoj strani da je  $\frac{dp_1}{dt} = \frac{dP_1}{dt} = 0$ . Na desnoj strani razvijamo funkcije  $f$  i  $g$  u Tejlorov polinom u okolini tačke  $P^*$ .

$$\begin{aligned} \frac{dp_1}{dt} &\approx f(P_1^*, P_2^*) + \frac{\partial f}{\partial p_1}(P_1^*, P_2^*)p_1 + \frac{\partial f}{\partial p_2}(P_1^*, P_2^*)p_2 \\ \frac{dp_2}{dt} &\approx g(P_1^*, P_2^*) + \frac{\partial g}{\partial p_1}(P_1^*, P_2^*)p_1 + \frac{\partial g}{\partial p_2}(P_1^*, P_2^*)p_2 \end{aligned}$$

Po prepostavci da je  $(P_1^*, P_2^*)$  je kritična tačka pa dobijamo linearizovan sisitem sa konstantnim koeficijentima. On je lokalna aproksimacija polaznog sistema (3.1.1) u okolini ravnotežne tačke.

$$\begin{aligned} \frac{dp_1}{dt} &= a_{11}p_1 + a_{12}p_2 \\ \frac{dp_2}{dt} &= a_{21}p_1 + a_{22}p_2 \end{aligned} \tag{3.1.2}$$

Gde je matrica koeficijenata:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial p_1} & \frac{\partial f}{\partial p_2} \\ \frac{\partial g}{\partial p_1} & \frac{\partial g}{\partial p_2} \end{pmatrix}_{(P_1^*, P_2^*)} \tag{3.1.3}$$

Jakobijan početnog sistema jednačina (3.1.1). Ova matrica se u mnogim literaturama o matematičkoj biologiji naziva matrica zajednice. Unosi ove matrice predstavljaju uticaj veličine svake populacije na brzinu rasta sebe same kao i na brzinu rasta one druge. Proces koji smo sad

izveli naziva se linearizacija sistema. Linearizaciju nelinearnih sistema vršimo radi pojednostavljanja. Orbite ravnotežnih tačaka nelinearnog sistema se slično ponašaju kao orbite linearizovanog sistema. Orientacija trajektorija ostaje ista u okolini ravnotežne tačke.

Ako napišemo sistem (3.1.2) u vektorskoj notaciji:

$$\frac{dP}{dt} = AP \quad (3.1.4)$$

Gde su  $P = \begin{pmatrix} P_1 \\ P_2 \end{pmatrix}$  i  $A$  matrica zajednice (3.1.3). Prepostavimo da su rešenja ovog sistema u obliku:

$$P(t) = \mathbf{v} e^{\lambda t}$$

Vektor  $\mathbf{v}$  ne zavisi od  $t$ . Zamenom u sistem (3.1.4) dobijamo:

$$\lambda \mathbf{v} e^{\lambda t} = A \mathbf{v} e^{\lambda t}$$

Pokratimo  $e^{\lambda t}$  i ostaje:

$$\lambda \mathbf{v} = A \mathbf{v}$$

Jednačinu možemo napisati u sledećem obliku:

$$A \mathbf{v} - \lambda \mathbf{I} \mathbf{v} = 0$$

Gde je  $\mathbf{I}$  jedinična matrica odgovarajuće dimenzije.

$$(A - \lambda \mathbf{I}) \mathbf{v} = 0$$

$$\det(A - \lambda \mathbf{I}) = 0$$

Odnosno karakteristična jednačina ima oblik:

$$\lambda^2 + \beta \lambda + \gamma = 0$$

Iz ove jednačine dobijamo karakteristične korene  $\lambda$ , a preko njih i karakteristične vektore  $\mathbf{v}$  matrice  $A$ . S obzirom da imamo sistem veličine  $2 \times 2$ , karakteristična jednačina sistema jeste kvadratna jednačina te rešavanjem dobijamo karakteristične korene predstavljene sledećim izrazom:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\beta \pm \sqrt{\delta}}{2}$$

Gde je

$$\begin{aligned}\beta &= \text{trag}A = a_{11} + a_{22} \\ \gamma &= \det A = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} \\ \delta &= \text{disc}A = \beta^2 - 4\gamma\end{aligned}$$

Odgovarajući karakteristični vektori su dati sledećim izrazom:

$$\mathbf{v}_i = \left( \frac{1}{\lambda_i - a_{11}} \right)$$

za  $a_{12} \neq 0$ . U zavisnosti od karakterističnih korena mogući oblici rešenja su:

- $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$  i  $\lambda_1 \neq \lambda_2$ :  $P(t) = C_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda_1 t} + C_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda_2 t}$
- $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$  i  $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$ 
  - $\lambda$  generiše dva linearno nezavisna karakteristična vektora:  $P(t) = C_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda t} + C_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda t}$
  - $\lambda$  generiše samo jedan karakteristični vektor, tada posmatramo i uopšteni karakteristični vektor  $\eta$ :  $P(t) = C_1 \mathbf{v} e^{\lambda t} + C_2 \eta e^{\lambda t}$
- $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$ ,  $\lambda_{1,2} = a \pm bi$ ,  $\mathbf{v} = \mathbf{v}_a \pm \mathbf{v}_b i$ :  $P(t) = C_1 e^{at} (\mathbf{v}_a \cos(bt) - \mathbf{v}_b \sin(bt)) + C_2 e^{at} (\mathbf{v}_a \sin(bt) + \mathbf{v}_b \cos(bt))$

Ravnotežna tačka sistema biće stabilna ako su oba karakteristična korena negativna  $\lambda_i < 0$ , u realnom slučaju, odnosno ako su realni delovi konjugovano kompleksnih karakterističnih korena negativni  $\operatorname{Re} \lambda_i < 0$ , u kompleksnom slučaju.

Klasifikacija ravnotežnih tačaka:

1.  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}, \gamma \neq 0, \beta^2 - 4\gamma > 0$ 
  - $\lambda_1 > 0, \lambda_2 > 0$  nestabilni čvor
  - $\lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0$  ili  $\lambda_1 < 0, \lambda_2 > 0$  sedlasta tačka
  - $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$  stabilni čvor
2.  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}, \gamma \neq 0, \beta^2 - 4\gamma < 0$ 
  - $a > 0$  nestabilna spirala
  - $a = 0$  neutralni centar
  - $a < 0$  stabilna spirala

Ako želimo da uopštimo, posmatraćemo sistem od  $n$  diferencijalnih jednačina za  $n$  vrsta:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= f_1(P_1, P_2, \dots, P_n) \\ \frac{dP_2}{dt} &= f_2(P_1, P_2, \dots, P_n) \\ &\vdots \\ \frac{dP_n}{dt} &= f_n(P_1, P_2, \dots, P_n)\end{aligned}\tag{3.1.5}$$

U vektorskom obliku sistem izgleda:

$$\frac{dP}{dt} = F(P)$$

gde je  $P = (P_1, P_2, \dots, P_n)$ ,  $F = (f_1, f_2, \dots, f_n)$ , gde svaka funkcija  $f_i, i \in \{1, 2, \dots, n\}$  zavisi od svih ili samo nekih veličina populacija  $P_i, i \in \{1, 2, \dots, n\}$ . Opet, ravnotežne tačke tražimo rešavanjem jednačine:

$$F(P) = 0$$

Ako prepostavimo da je rešavanje ove jednačine moguće dobijamo jednu ili više ravnotežnih tačaka koje ćemo označiti sa  $P^*$ . Linearizacijom sistema (3.1.5) oko ravnotežne tačke dobijamo Jakobijan funkcije  $F(P)$ :

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial p_1} & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial p_1} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial p_1} & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial p_n} \end{pmatrix}_{P^*}$$

Matrica Jakobijana je dimenzije  $n \times n$ . Karakteristični koreni zadovoljavaju:

$$\det(J - \lambda \mathbb{I}) = 0$$

Dobijamo karakterističnu jednačinu sistema reda  $n$ :

$$\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_n = 0\tag{3.1.6}$$

Rešavanje ove jednačine i dobijanje svih karakterističnih korena je komplikovano, međutim postoji više kriterijuma koji daju potreban i dovoljan uslov da ovaj polinom bude stabilan. Dajemo teoremu takozvanu Raus-Hurvic kriterijum (Routh-Hurwitz criteria) bez dokaza.

**Teorema 3.1:** Polinom (3.1.6) je stabilan, onda i samo onda, kada su svi glavni dijagonalni minori matrice:

$$H = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & \cdots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & \ddots & 0 \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ a_{2n-1} & a_{2n-2} & a_{2n-3} & \cdots & a_n \end{pmatrix}$$

gde su  $a_k = 0$  za  $k > n$ , pozitivni.

Tada svi karakteristični korenii sistema imaju negativne realne delove, pa je ravnotežna tačka  $P^*$  stabilna. Ako uzmemo na primer  $n = 2, 3, 4$  Raus-Hurvic kriterijum znači da je ravnotežna tačka stabilna ako je ispunjeno:

$$\begin{aligned} n = 2: \quad a_1 > 0, \quad a_2 > 0 \\ n = 3: \quad a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1 a_2 > a_3 \\ n = 4: \quad a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_4 > 0, \quad a_1 a_2 a_3 > a_3^2 + a_1^2 a_4 \end{aligned}$$

### 3.2 Lotka-Voltera predator plen model

Lotka je rođen u delu austrougarskog carstva koji je sad Lavov Ukrajina. Studirao je fiziku i hemiju, završio je Univerzitet Brimingham u Engleskoj. Karijeru je nastavio u Njujorku, gde je počeo raditi za General Chemical Compani. Uprkos tome što je hemičar, njegov rad je doprineo revoluciji u oblasti ekologije stanovništva. Godine 1920. objavljuje "Analitičku notu o određenim ritmičkim odnosima u organskim sistemima", pri čemu je modelirao sistem jednačina koji se koriste za opisivanje dinamike dve populacije: predatora (npr. biljojedi) i plena (npr. biljke).

Vito Voltera je rođen u Ankoni u Italiji. Završio je doktorat iz fizike 1882. godine, a potom postao profesor na Univerzitetu u Pisi. Svojim radovima je privukao pažnju u matematičkoj fizici, a u šezdesetpetoj godini započinje istraživanje ekološkog problema koji mu je predložio njegov budući zet, zoolog Umberto d'Acona. Voltera je istraživao podatke prikupljene između 1905. i 1923. godine o populacijama ajkula i raža u Jadranskom moru. D'Aconu je zainteresovao porast populacije ovih predatorskih riba tokom Prvog svetskog rata, kada je aktivnost ribolova bila relativno smanjena. Volterra je nesvesno stvorio isti matematički model kao i Lotka da bi opisao dinamiku populacije predatora (ajkula) i plena (manje ribe). (vidi u literaturi [10])

Voltera i Lotka su svojom studijama postavili kamen temeljac za teoriju o interakcijama predatora i plena. Model predator-plen Lotka-Voltera, kako je nazvan model po njima kasnije, predstavlja osnovu na kojem većina, ako ne i svi modeli takvih interakcija osnovani. Pored toga, postalo je jasno da su interakcije predatora i plena jedan od najvažnijih uzroka oscilacija u bogatstvu vrsta.

Prvi model koji posmatramo jeste najjednostavniji model koji su i Lotka-Voltera dali, gde zanemaruju nosivost životne okoline. Populacije plena i predatora prate eksponencijalni rast. Želimo da utvrdimo da li se eksponencijalni rast plena stabilizuje postojanjem predatorske

populacije koja ograničava taj rast, s druge strane da li se rast predatora stabilizuje smanjenjem njegovih resursa hrane, odnosno plena.

Označićemo sa  $P_1(t)$  veličinu populacije plena u trenutku  $t$ ,  $P_2(t)$  veličinu populacije predatora u trenutku  $t$ . Prepostavka ovog modela jeste da su stope rasta populacije predatora i plena linearne funkcije veličine obe populacije:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= f(P_1, P_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= g(P_1, P_2)\end{aligned}$$

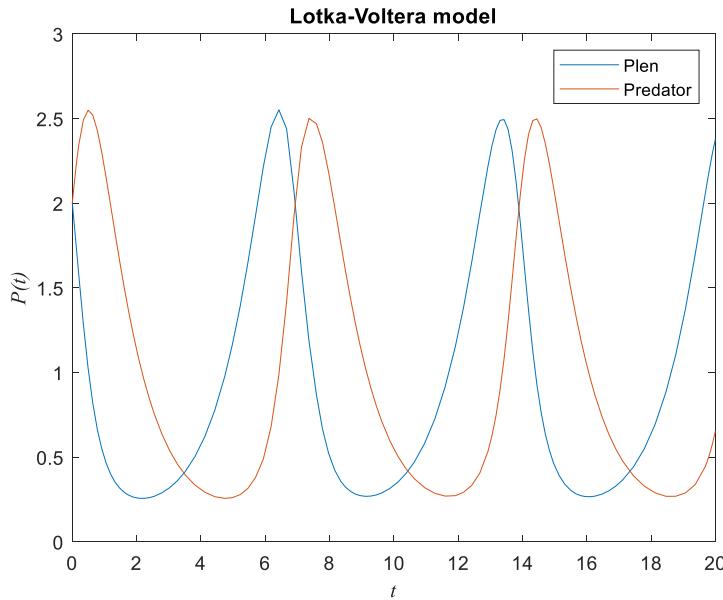
Odnosno:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= \alpha P_1 - \beta P_1 P_2 \\ \frac{dP_2}{dt} &= -\gamma P_2 + \delta P_1 P_2\end{aligned}\tag{3.2.1}$$

gde su  $\alpha, \beta, \gamma$  i  $\delta$  nenegativne konstante:

- $\alpha$  je stopa rasta populacije plena u odsustvu predatora. Prepostavka jeste da za plen ima dovoljno hrane i dovoljno veliko stanište tako da u odsustvu predatora njihova populacija može rasti eksponencijalno po Maltusovom zakonu.
- $\beta$  je stopa smrtnosti ili mortaliteta populacije plena uzrokovana pristustom populacije predatora. Broj kontakata u jedinici vremena između predatora i plena proporcionalan je proizvodu  $P_1 P_2$ , a samo pojedini kontakti će se završiti tako što plen bude ulovljen od strane predatora.
- $\gamma$  je stopa mortaliteta populacije predatora čiji uzrok ne zavisi od populacije plena.
- Stopa rasta populacije predatora proporcionalna je broju ulovljenog plena. Predator ne može svu energiju sadržanu u plenu upotrebiti za svoj rast, zbog toga je efikasnost kojom predator konzumiranu hranu pretvara u populacijski rast prikazan koeficijentom  $\delta$ .

Dobili smo sistem nelinearnih običnih diferencijalnih jednačina koji se uglavnom ne može eksplisitno rešiti. Zbog toga ćemo ovaj sistem analizirati u faznoj ravni  $P_1 P_2$  u kojoj iscrtavamo trajektorije sistema (3.2.1). Trajektorije su skupovi tačaka  $(P_1(t), P_2(t))$  u  $P_1 P_2$  ravni koje se dobijaju za sve vrednosti  $t$  iz nekog vremenskog intervala. Analiza trajektorija u faznoj ravni može nam dosta reći o ponašanju veličina tih populacija u vremenu. Vidi **Sliku 5**.



**Slika 5:** Lotka-Volterra model za  $P_1(0) = P_2(0) = 2$ ,  $\alpha = \beta = 1$ ,  $\gamma = \delta = 1$

Ravnotežne populacije (ravnotežne tačke) za ovaj sistem se dobijaju tako što rešavamo jednačine za koje važi  $\frac{dP_1}{dt} = \frac{dP_2}{dt} = 0$  po  $P_1$  i  $P_2$ . Počinjemo od rešavanja prve jednačine:

$$\frac{dP_1}{dt} = 0$$

$$\alpha P_1 - \beta P_1 P_2 = 0$$

$$P_1(\alpha - \beta P_2) = 0$$

$$P_1 = 0 \quad \text{v} \quad \alpha - \beta P_2 = 0$$

$$P_1 = 0 \quad \text{v} \quad P_2 = \frac{\alpha}{\beta}$$

Zatim druge:

$$\frac{dP_2}{dt} = 0$$

$$\delta P_1 P_2 - \gamma P_2 = 0$$

$$P_2(\delta P_1 - \gamma) = 0$$

$$P_2 = 0 \quad \text{v} \quad \delta P_1 - \gamma = 0$$

$$P_2 = 0 \quad \text{v} \quad P_1 = \frac{\gamma}{\delta}$$

Dobijamo dve ravnotežne tačke rešavanjem ovog sistema, trivijalnu  $(P_1, P_2) = (0,0)$  i unutrašnju  $(P_1, P_2) = \left(\frac{\gamma}{\sigma}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ .

Model Lotka-Voltera pravi dva predviđanja u vezi sa unutrašnjim stabilnim stanjem koja na prvi pogled nisu očigledna: Ujednačena veličina plena nezavisna je od sopstvenog rasta ili stope smrtnostim, ali je u potpunosti određena karakteristikama predatora dok su povećana stopa rasta plena ili povećana zaštita plena od predatora (niže vrednosti  $\delta$ ) samo rezultiraju većoj populaciji predatora u stabilnom stanju.

Stabilnost ove dve ravnotežne tačke ispitujemo pomoću matrice Jakobijana:

$$J = \begin{pmatrix} \alpha - \beta P_2 & -\beta P_1 \\ \delta P_2 & \delta P_1 - \gamma \end{pmatrix}$$

Zamenom vrednosti iz prvog ravnotežnog stanja  $(P_1, P_2) = (0,0)$  dobijamo:

$$J_1 = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}$$

Potom, dobijamo sledeći karakterističnu jednačinu (karakteristični polinom):

$$(\alpha - \lambda)(-\gamma - \lambda) = 0$$

Karakteristični koren i koje dobijamo rešavanjem karakteristične jednačine su sledeći:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \alpha \\ \lambda_2 &= -\gamma \end{aligned}$$

Odgovarajući karakteristični vektori za  $\lambda_1$  i  $\lambda_2$  respektivno:

$$\begin{aligned} v_1 &= \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} \\ v_2 &= \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

U jednačini Lotka-Voltera obe konstante  $\alpha$  i  $\beta$  su pozitvne iz čega zaključujemo da su karakteristični vektori  $\lambda_1 > 0$  i  $\lambda_2 < 0$ . Dakle ravnotežna tačka  $(P_1, P_2) = (0,0)$  je tačka sedla, odnosno nije stabilna tačka.

Zaključak jeste da je dobijeno ravnotežno stanje sedlasta tačka i da nije stabilna.

Zamenom  $(P_1, P_2) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$  u matricu Jakobijana dobijamo:

$$J_2 = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\delta\alpha}{\beta} & 0 \end{pmatrix}$$

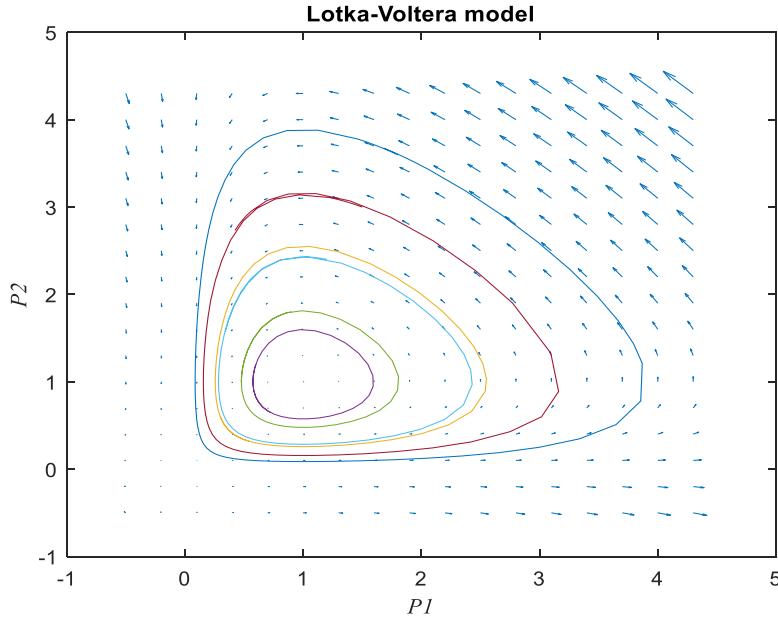
iz matrice dobijamo karakterističnu jednačinu oblika:

$$\lambda^2 + \alpha\gamma = 0$$

rešavanjem ove jednačine dobijamo sledeće karakteristične korene:

$$\lambda_{1,2} = \pm\sqrt{\alpha\gamma}i$$

S obzirom da smo dobili kompleksne karakteristične korene za sve vrednosti parametara, unutrašnje stabilno stanje je uvek neutralno stabilan centar. Neke moguće krive rešenja od zavisnosti početnog uslova vidimo na **Slici 6**.



**Slika 6:** Vektorsko polje za Lotka-Voltera model

### 3.2.1 Uključivanje logističkog rasta populacije plena

Malо realnija verzija modela predator-plen Lotka-Voltere prepostavlja da se populacija plena u odsustvu predavatora ne povećava eksponencijalno u nedogled, već da prati jednačinu logističkog rasta:

$$\begin{aligned} \frac{dP_1}{dt} &= \alpha P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K}\right) - \beta P_1 P_2 \\ \frac{dP_2}{dt} &= -\gamma P_2 + \delta P_1 P_2 \end{aligned} \quad (3.2.1.1)$$

Primetimo da je jedino što razlikuje sistem (3.2.1.1) od sistema (3.2.1) jeste  $\left(1 - \frac{P_1}{K}\right)$ , što karakteriše proces logističkog rasta plena do nosivosti  $K$  u prethodnom poglavlju.

Ravnotežna stanja tražimo na isti način kao i za prethodni sistem za  $\frac{dP_1}{dt} = \frac{dP_2}{dt} = 0$  i dobijamo:

$$\frac{dP_1}{dt} = 0 \Leftrightarrow P_1 = 0 \vee P_2 = \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{P_1}{K}\right)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = 0 \Leftrightarrow P_2 = 0 \vee P_1 = \frac{\gamma}{\delta}$$

Dobijamo tri ravnoteže tačke, trivijalnu  $(P_1, P_2) = (0,0)$ , stabilnu tačku samo za plen  $(P_1, P_2) = (K, 0)$  i unutrašnju  $(P_1, P_2) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)\right)$ .

Matrica Jakobijana za ovaj sistem:

$$J = \begin{pmatrix} \alpha - \frac{2\alpha P_1}{K} - \beta P_2 & -\beta P_1 \\ \frac{\gamma}{\delta P_2} & \delta P_1 - \gamma \end{pmatrix}$$

Zamenom trivijalne tačke ravnoteže u matricu Jakobijana dobijamo iste vrednosti kao za prethodni sistem:

$$J_1 = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}$$

Dinamičko svojstvo trivijalnog stranja nije promenjeno uvrštavanjem logističkog rasta za plen. Trivijalna tačka ravnoteže je sedlasta tačka i stoga nestabilna.

Zamenom  $(P_1, P_2) = (K, 0)$  u matricu Jakobijana dobijamo:

$$J_2 = \begin{pmatrix} -\alpha & -\beta K \\ 0 & \delta K - \gamma \end{pmatrix}$$

Odgovarajuća karakteristična jednačina:

$$(-\alpha - \lambda)(\delta K - \gamma - \lambda) = 0$$

Dinamika u okolini stacionarnog stanja samo plena određena je sa dva karakteristična korena dobijena rešavanjem prethodne jednačine:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -\alpha \\ \lambda_2 &= \delta K - \gamma \end{aligned}$$

Sve dok važi  $K < \frac{\gamma}{\delta}$ , oba korena su negativa i tačka ravnoteže je stabilan čvor. Vrednost  $\frac{\gamma}{\delta}$  nazivamo kritična vrednost nosivosti plena jer ako važi  $K > \frac{\gamma}{\delta}$ , ravnotežna tačka za plen postaje nestabilna.

Jakobijan u tački  $(P_1, P_2) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)\right)$ :

$$J_3 = \begin{pmatrix} -\frac{\alpha\gamma}{\delta K} & -\beta \frac{\gamma}{\delta} \\ \frac{\delta\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right) & 0 \end{pmatrix}$$

Dobijamo sledeću karakterističnu jednačinu:

$$-\lambda \left(-\frac{\alpha\gamma}{\delta K} - \lambda\right) + \alpha\gamma \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right) = \lambda^2 + \frac{\alpha\gamma}{\delta K} \lambda + \alpha\gamma \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right) = 0$$

Rešavanjem karakteristične jednačine dobijamo karakteristične korene:

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -\frac{1}{2} \frac{\alpha\gamma}{\delta K} - \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{\alpha\gamma}{\delta K}\right)^2 - 4\alpha\gamma \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)} \\ \lambda_2 &= -\frac{1}{2} \frac{\alpha\gamma}{\delta K} + \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{\alpha\gamma}{\delta K}\right)^2 - 4\alpha\gamma \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)}\end{aligned}\tag{3.2.1.2}$$

Uslov da imamo realne karakteristične korene jeste da potkoren izraz u (3.2.1.2) bude pozitivan:

$$\left(\frac{\alpha\gamma}{\delta K}\right)^2 - 4\alpha\gamma \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right) > 0$$

Odakle izvođenjem dobijamo kritičnu vrednost za nosivi kapacitet plena:

$$K < \left(\frac{\gamma}{\delta}\right) \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{1 + \frac{\alpha}{\gamma}} \right)\tag{3.2.1.3}$$

Za sve vrednost nosivosti  $K$  koje zadovoljavaju nejednakost (3.2.1.3) karakteristični koreni su realni i od njih  $\lambda_1$  je sigurno negativan. Da bi karakteristični koren  $\lambda_2$  bio negativan mora biti ispunjeno:

$$1 - \frac{\gamma}{\delta K} > 0$$

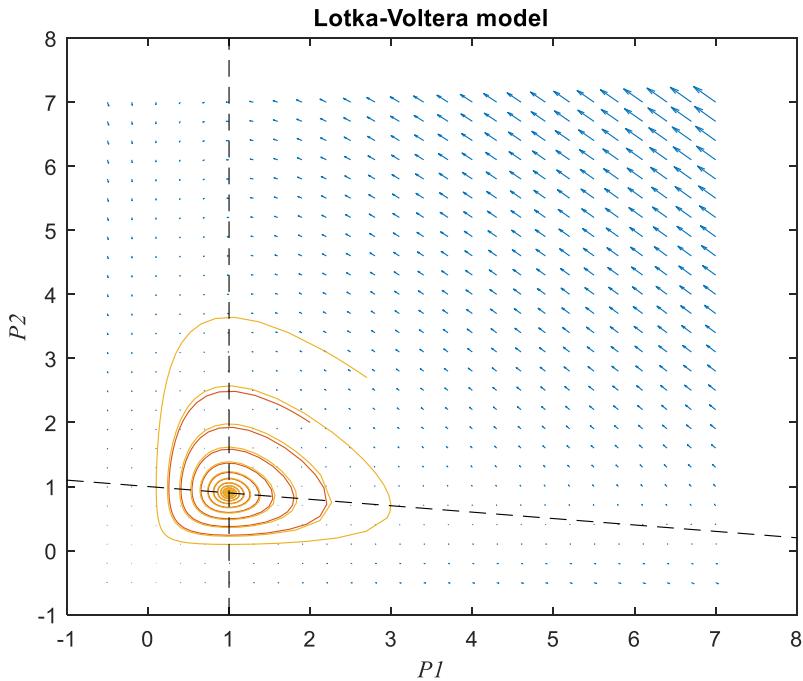
što je istinito ako  $K > \frac{\gamma}{\delta}$ . Zapravo ovaj uslov mora biti ispunjen da bi ravnotežna tačka  $(P_1, P_2) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{\delta K}\right)\right)$  bila u pozitivnom kvadrantu i da bi stanje koje posmatramo bilo biološki značajno.

Plenska populacija dobija negativne vrednosti za nosivi kapacitet koji je previše mali što utiče i na predatorsku populaciju koja mora imati dovoljno hrane kojoj je potrebna za preživljavanje. Zaključujemo da u slučaju kada važi (3.2.1.2) ravnotežna tačka je stabilni čvor.

U suprotnom

$$K > \left(\frac{\gamma}{\delta}\right) \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{1 + \frac{\alpha}{\gamma}} \right)$$

Imamo konjugovano kompleksi par karakterističnih korena od kojih oba imaju negativne realne delove što nam opet daje stabilnu ravnotežnu tačku ali u ovom slučaju stabilnu spiralu.



**Slika 7:** Vektorsko polje za Lotka-Voltera sistem sa logaritamskim rastom za plensku populaciju, isprekidanim linijama su predstavljene nulte izokrine sistema, vidimo da se rešenja spirano približavaju ravnotežnoj tački

Zaključujemo da se uvođenjem ograničenog logističkog rasta za populaciju plena model Lotka-Voltera stabilizuje i više nema oscilacije.

### 3.3 Modeli dve vrste u takmičenju

Ako se dve vrste koje dele isto stanište takmiče za resurse i pri tome zanemaruju uticaj drugih vrsta onda govorimo o dvodimenzionalnom konkurentnom sistemu. Konkurenca između dve vrste znači da povećanje broja jedinki jedne vrste negativno utiče na stopu rasta druge vrste i obrnuto. Obe populacije u odsustvu one druge prate logističku dinamiku, prepostavljamo da su stope rasta po glavi stanovnika konkurenčkih populacija linearne funkcije po veličini populacije. Prepostavljamo da ako neka od posmatranih vrsta može preživeti samostalno, odnosno u odsustvu druge vrste i da resursa kojim se hrane obe vrste ima u neograničenim količinama. Dobijamo sledeći sistem:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(r_1 - a_{11}P_1 - a_{12}P_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(r_2 - a_{21}P_1 - a_{22}P_2)\end{aligned}$$

gde su:

- $P_1$  i  $P_2$  veličine populacija u vremenu  $t$ ,
- $r_1, r_2$  pozitivne intristične stope rasta populacija  $P_1$  i  $P_2$  redom,
- koeficijenti  $a_{11}, a_{12}, a_{21}, a_{22}$  su redom pozitivni unosi matrice  $A = [a_{ik}]$ ,  $a_{11}$  i  $a_{22}$  predstavljaju jačinu konkurentskog takmičenja unutar vrste takozvane intraspecifične stope konkurenčije, dok  $a_{12}$  i  $a_{21}$  predstavljaju jačinu konkurenčije između dve vrste odnosno interspecifične stope konkurenčije. Indeksi 12 govori da je  $a_{12}$  stopa po kojoj se jedna jedinica vrste  $P_2$  smanjuje stopu rasta po glavi vrste  $P_1$ .

Prilikom analiziranja ravnotežnih tačaka i njihove stabilnosti pretpostavljamo da je  $\det A \neq 0$ . Sistem ima četiri ravnotežne tačke, prva tačka predstavlja opšti slučaj  $(0,0)$ , druga koja predstavlja slučaj ravnoteže prve vrste u odsustvu druge vrste  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$ , treća koja predstavlja situaciju u odustvu prve vrste  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$ , i četvrta koja predstavlja ravnotežu u prisustvu obe vrste  $\left(\frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A}, \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A}\right)$ . Ovde primetimo da izrazi  $\frac{r_1}{a_{11}}$  i  $\frac{r_2}{a_{22}}$  zapravo predstavljaju nosivosti populacije  $P_1$  i  $P_2$  respektivno.

Stabilnost ravnotežnih tačaka ispitujemo tako što ih kao do sad zamenjujemo u Jakobijan sistema i računamo karakteristične korene.

Jakobijan sistema:

$$J(P_1, P_2) = \begin{pmatrix} r_1 - 2a_{11}P_1 - a_{12}P_2 & -a_{12}P_1 \\ -a_{21}P_2 & r_2 - a_{21}P_1 - 2a_{22}P_2 \end{pmatrix}$$

Počinjemo od trivijalnog rešenja  $(P_1, P_2) = (0,0)$ :

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

karakteristična jednačina:

$$(r_1 - \lambda)(r_2 - \lambda) = 0$$

iz koje dobijamo sledeće karakteristične korene:

$$\lambda_1 = r_1 \text{ i } \lambda_2 = r_2$$

Po prepostavci modela  $r_1$  i  $r_2$  su pozitivni realni brojevi što nam daje da je ova tačka nestabilni čvor.

Stabilnost  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$  i  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$  ispitujemo uporedno. Jakobijani redom:

$$J\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right) = \begin{bmatrix} -r_1 & -a_{12}\frac{r_1}{a_{11}} \\ 0 & r_2 - a_{21}\frac{r_1}{a_{11}} \end{bmatrix} \quad J\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right) = \begin{bmatrix} -r_1 & -a_{12}\frac{r_1}{a_{11}} \\ 0 & r_2 - a_{21}\frac{r_1}{a_{11}} \end{bmatrix}$$

karakteristične jednačine:

$$(-r_1 - \lambda) \left( r_2 - a_{21} \frac{r_1}{a_{11}} - \lambda \right) = 0 \quad \left( r_1 - a_{21} \frac{r_2}{a_{22}} - \lambda \right) (-r_2 - \lambda) = 0$$

karakteristični korenii:

$$\lambda_1 = -r_1 \text{ i } \lambda_2 = r_2 - a_{21} \frac{r_1}{a_{11}} \quad \lambda_1 = r_1 - a_{21} \frac{r_2}{a_{22}} \text{ i } \lambda_2 = -r_2$$

Stabilnost ravnoteže  $(P_1^*, P_2^*) = \left( \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A}, \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A} \right)$  nam je ujedino i najznačajnije da odredimo jer je biološki najznačajnije znati stabilnost sistema u prisustvu obe vrste. Jakobijan:

$$J \left( \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A}, \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A} \right) =$$

$$\begin{bmatrix} r_1 - 2a_{11} \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A} - a_{12} \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A} & -a_{12} \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A} \\ -a_{21} \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A} & r_2 - a_{21} \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A} - 2a_{22} \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A} \end{bmatrix}$$

Jednostavnije nam je da posmatramo trag i determinantu Jakobijana u ovoj tački nego da određujemo karakteristične korene, što ćemo i uraditi.

Trag matrice Jakobijana:

$$\frac{(r_1 a_{22} - r_2 a_{12}) a_{11} + (r_2 a_{11} - r_1 a_{21}) a_{22}}{\det A}$$

Odnosno ako zamenimo zbog preglednosti  $P_1^* = \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A}$  i  $P_2^* = \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A}$  dobijamo:

$$-a_{11} P_1^* - a_{22} P_2^*$$

Dobijamo da je trag ove matrice negativan pod pretpostavkom modela i  $P_1^* > 0$  i  $P_2^* > 0$ .

Determinanta Jakobijana matrice je:

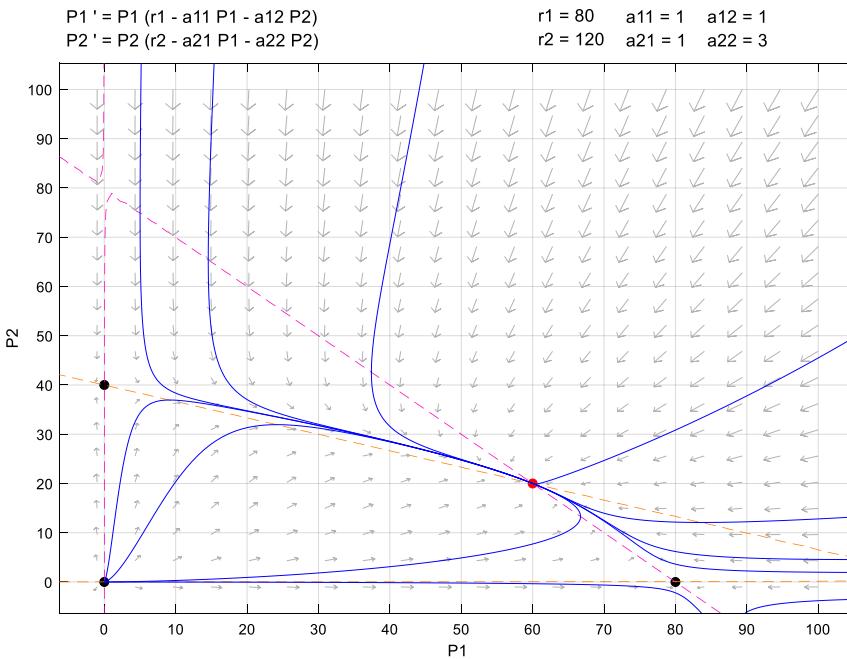
$$\frac{(r_1 a_{22} - r_2 a_{12})(r_2 a_{11} - r_1 a_{21})}{\det A}$$

Odnosno:

$$P_1^* P_2^* (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21})$$

Razlikovaćemo četiri slučaja, kojima odgovaraju četiri moguće kombinacije znakova za  $r_1a_{22} - r_2a_{12}$  i  $r_2a_{11} - r_1a_{21}$ , pri čemu prepostavljamo da su ove dve vrednosti različite od nule (što bi nam dalo trivijalnu ravnotežnu tačku čiju smo stabilnost već utvrdili). U odnosu na ova četiri slučaja ćemo tumačiti stabilnost ravnotežnih tačaka  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$ ,  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$  i  $(P_1^*, P_2^*) = \left(\frac{r_1a_{22}-r_2a_{12}}{\det A}, \frac{r_2a_{11}-r_1a_{21}}{\det A}\right)$ .

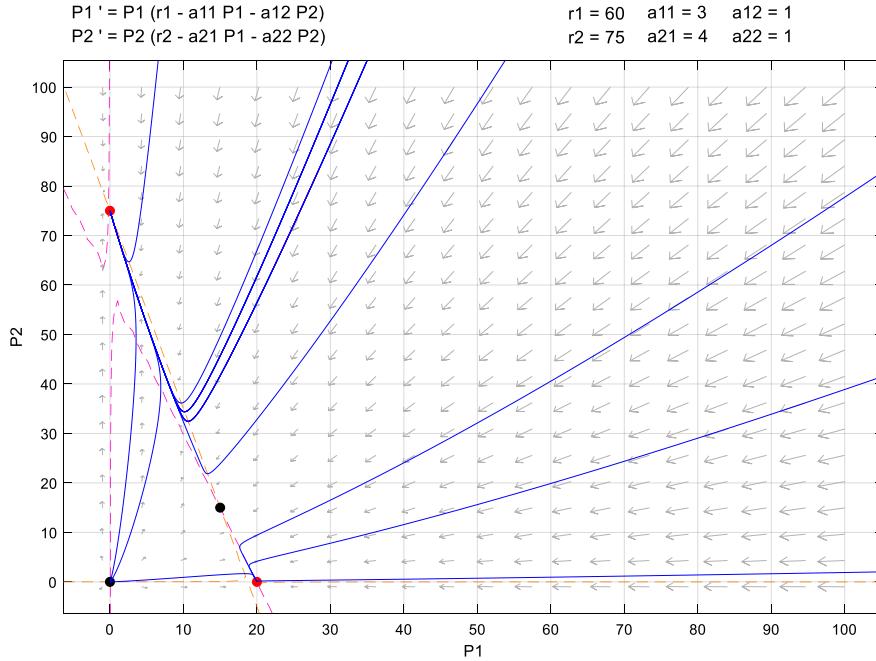
1.  $r_1a_{22} - r_2a_{12} > 0$ ,  $r_2a_{11} - r_1a_{21} > 0$  U ovom slučaju  $\frac{a_{22}}{a_{12}} > \frac{r_2}{r_1} > \frac{a_{21}}{a_{11}}$  i  $\det A > 0$ . Dakle, postoji ravnotežna tačka  $(P_1^*, P_2^*) = \left(\frac{r_1a_{22}-r_2a_{12}}{\det A}, \frac{r_2a_{11}-r_1a_{21}}{\det A}\right)$  unutar pozitivnog kvadranta fazne ravni. U ovom slučaju determinanta Jakobijana u ovoj tački je pozitivna, a trag negativan ova ravnoteža je asimptotski stabilna i mora biti asimptotski stabilan čvor. Što se tiče karakterističnih korena tačke  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$  imamo da je u ovom slučaju  $\lambda_1 < 0$ ,  $\lambda_2 > 0$  i time zaključujemo da je ova tačka sedlasta. Slično za  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$   $\lambda_1 > 0$ ,  $\lambda_2 < 0$  što takođe daje zaključak da je ovo sedlasta tačka.



**Slika 8:** Model dve populacije u takmičenju, primer koegzistencije populacija  $P_1$  i  $P_2$ , crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke

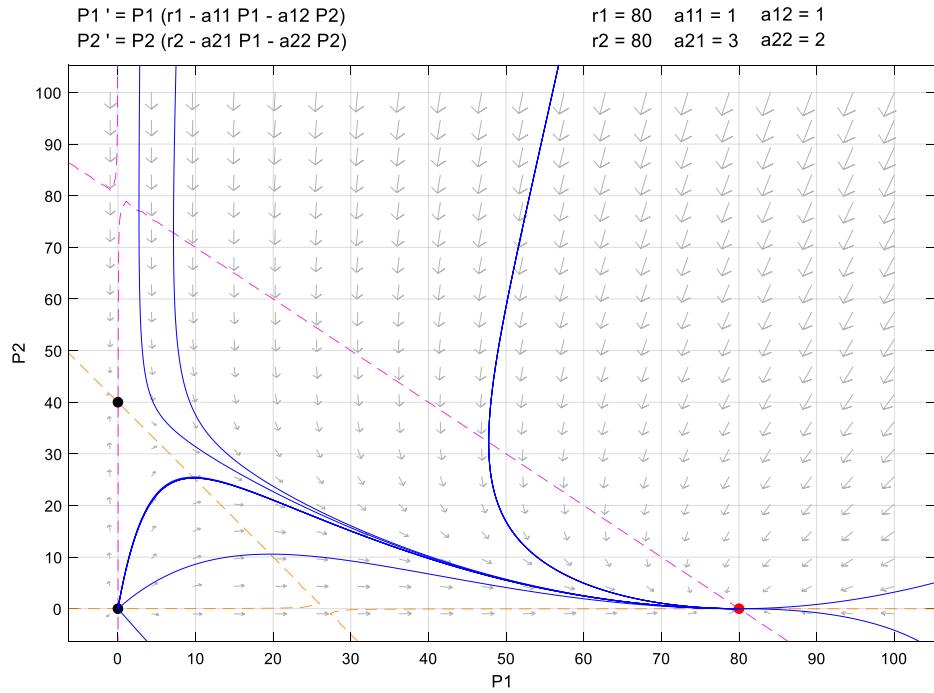
2.  $r_1a_{22} - r_2a_{12} < 0$ ,  $r_2a_{11} - r_1a_{21} < 0$  U ovom slučaju  $\frac{a_{21}}{a_{11}} > \frac{r_2}{r_1} > \frac{a_{22}}{a_{12}}$  i  $\det A < 0$ . Opet postoji ravnoteža  $(P_1^*, P_2^*) = \left(\frac{r_1a_{22}-r_2a_{12}}{\det A}, \frac{r_2a_{11}-r_1a_{21}}{\det A}\right)$  unutar pozitivnog kvadranta. Međutim pošto je u ovom slučaju determinanta Jakobijana negativna i trag negativan ova ravnoteža je sedlasta tačka. Tačke  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$  i  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$  su asimptotski stabilni čvorovi. U

ovom slučaju koegzistencija ovih vrsta je nemoguća jer u zavisnosti od počete tačke sistem teži ili istrebljenju prve ili druge populacije i jedna od njih će uvek pobediti u borbi za opstanak.



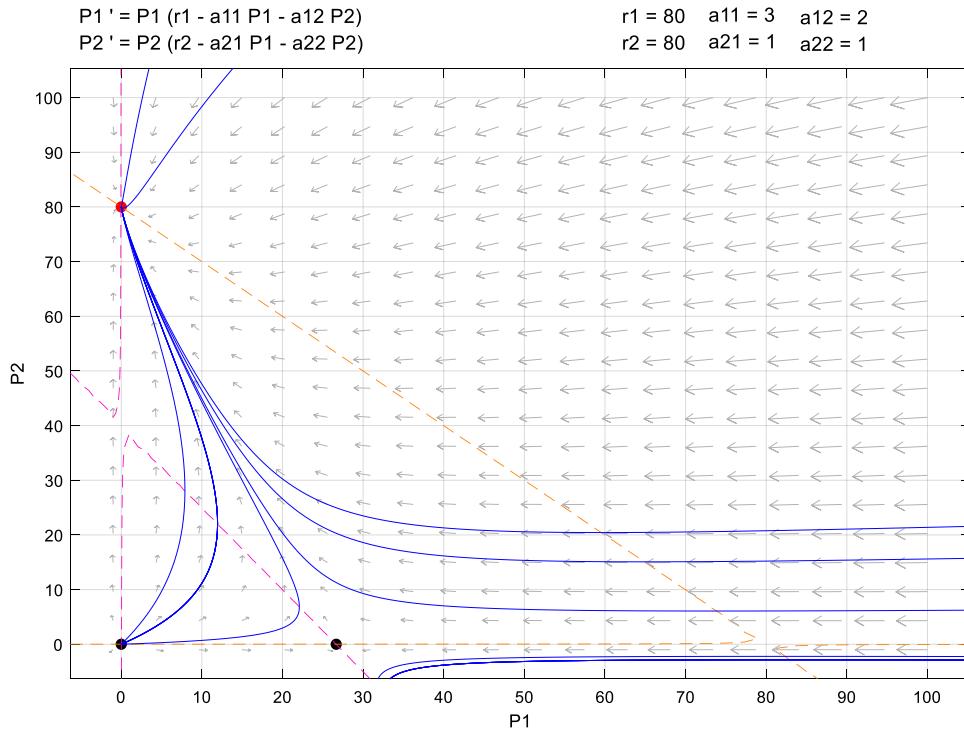
**Slika 9:** Model dve populacije u takmičenju, primer preživljavanja populacije  $P_1$  ili  $P_2$  u zavisnosti od početnih uslova, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke

3.  $r_1 a_{22} - r_2 a_{12} > 0, r_2 a_{11} - r_1 a_{21} < 0$  U ovo slučaju ne postoji ravnoteža u unutrašnjosti pozitivnog kvadranta. Lako je utvrditi da je  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$  asimptotski stabilan čvor, dok je  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$  tačka sedla. Sve orbite teže ka  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$  kad  $t \rightarrow \infty$ . Zaključak je da će prva populacija preživeti za bilo koju početnu tačku dok druga populacija izumire.



**Slika 10:** Model dve populacije u takmičenju, primer preživljavanja populacije  $P_1$ , crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke

4.  $r_1 a_{22} - r_2 a_{12} < 0, \quad r_2 a_{11} - r_1 a_{21} > 0$  U ovom slučaju ne postoji ravnoteža u unutrašnjosti prvog kvadranta. Sada je tačka  $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right)$  sedlo, dok je  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$  asimptotski stabian čvor. Sve orbite teže ka  $\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right)$  kad  $t \rightarrow \infty$ . Zaključak je da će druga populacija preživeti za bilo koju početnu tačku dok prva populacija izumire.



**Slika 11:** Model dve populacije u takmičenju, primer preživljavanja populacije  $P_2$ , crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke

Prvi slučaj podrazumeva da je  $\det A > 0$  i to nam daje da je ova tačka asimptotski stabilna. Stabilnost dobijene ravnotežne tačke nam govori o tome da dve vrste u konkurenciji čiju interakciju sistem opisuje mogu da koegzistiraju na duži vremenski period. U drugom slučaju  $\det A < 0$  ta tačka je nestabilna sedlasta tačka. Zaključak koji se izvodi jeste da u ovom slučaju vrste ne mogu da opstanu na duži vremenski period i da će jedna od njih vremenom da nestane u zavisnosti od početnih uslova. Vratimo se još jednom na uslove iz prvog i drugog slučaja, u prvom imamo  $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$ , obrnuto u drugom slučaju. Ako je intraspecifična konkurenca, konkurenckija unutar jedne vrste, jača od interspecifične konkurenca, konkurenca između vrsta, onda ove dve vrste mogu da koegzistiraju na stabilan način, u suprotim jedna od njih izumire.

Situacija je drugačija ako su dve vrste u takmičenju za jedan resurs hrane kojeg nema u neograničenim količinama. Ako stope rasta po glavi stanovnika dve populacije u konkurenciji linearno zavise od količine raspoloživog resursa i ovaj resurs može biti iscrpljen onda će od ove dve populacije preživeti ona koja je sposobnija i ima veću adaptivnu vrednost, a druga će izumreti. Ovaj zakon se zove princip konkurentске isključenosti.

### 3.4 Mutualizam

Dve vrste su u kooperativnom odnosu ako je prisustvo i povećanje prve korisno za stopu rasta druge vrste i obrnuto. Dvodimenzionalni kooperativni Lotka-Voltera sistem ima sledeći oblik:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(r_1 - a_{11}P_1 + a_{12}P_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(r_2 + a_{21}P_1 - a_{22}P_2)\end{aligned}$$

gde prepostavljamo da su konstante  $a_{11} \geq 0$  i  $a_{22} \geq 0$ , iako je sistem kooperativan može postojati konkurenca unutar populacije, a konstante  $a_{12} > 0$  i  $a_{21} > 0$  dok znak ispred njih označava pozitivni uticaj jedne populacije na drugu.

Postoje dve vrste mutualizma, fakultativna u kojoj obe vrste mogu preživeti odvojeno i pri ovoj zavisnosti stope rasta po glavi stanovnika za obe populacije su pozitivne  $r_1, r_2 > 0$ , i takozvana obavezna zavisnost pri kojoj bi svaka od populacija izumrla bez pomoći druge ovde imamo  $r_1, r_2 < 0$ . Primer fakultativne saradnje može biti između biljke i pčele, dok obavezna saradnja postoji u odnosu goveda i bakterija koje se nalaze u njihovim crevima.

U svakom od ova dva tipa interakcije postoje dve mogućnosti u zavisnosti od znaka determinante matrice A. Ako je  $\det A > 0$  (što nam govori da je zapravo  $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$  odnosno jača je konkurenca unutar jedini svake populacije zasebno nego njihova međusobna zavisnost), nagib prave  $\frac{dP_1}{dt} = 0$  je veći od nagiba prave  $\frac{dP_2}{dt} = 0$ .

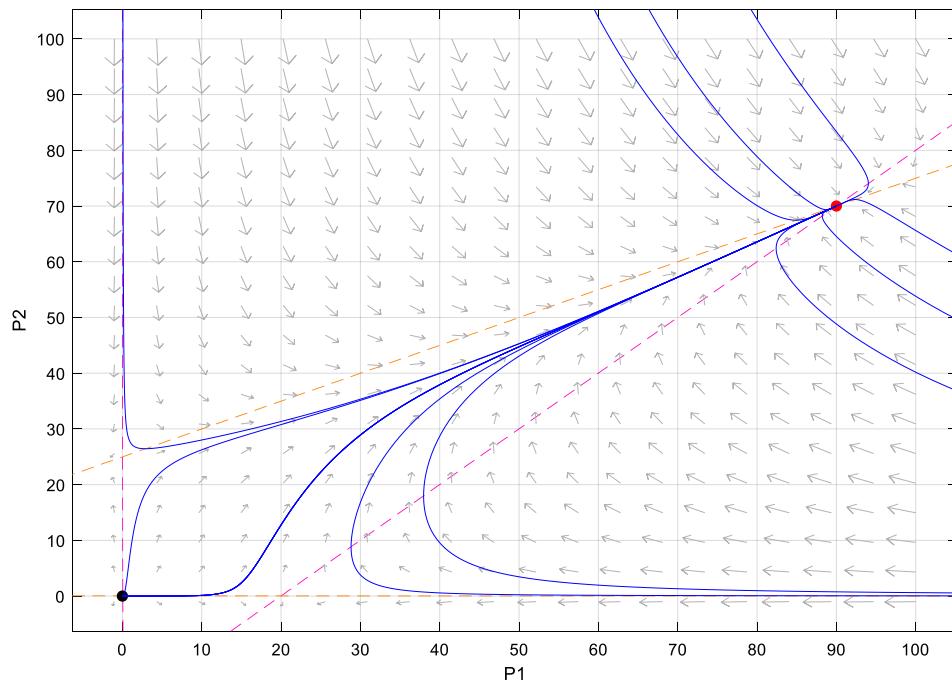
Prepostavljamo da svaka vrsta prati logističku dinamiku i može opstati sama u odsustvu druge vrste, stope rasta po glavi stanovnika obe vrste  $r_1, r_2$  su pozitivne. Ako je  $\det A > 0$  što nam govori da je zapravo  $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$  odnosno jača je konkurenca unutar jedinki svake populacije zasebno nego njihova međusobna zavisnost. Jedina ravnotežna tačka u pozitivnom kvadrantu je

$$(P_1^*, P_2^*) = \left( \frac{r_1 a_{22} - r_2 a_{12}}{\det A}, \frac{r_2 a_{11} - r_1 a_{21}}{\det A} \right)$$

$$P_1' = P_1 (r_1 - a_{11} P_1 + a_{12} P_2)$$

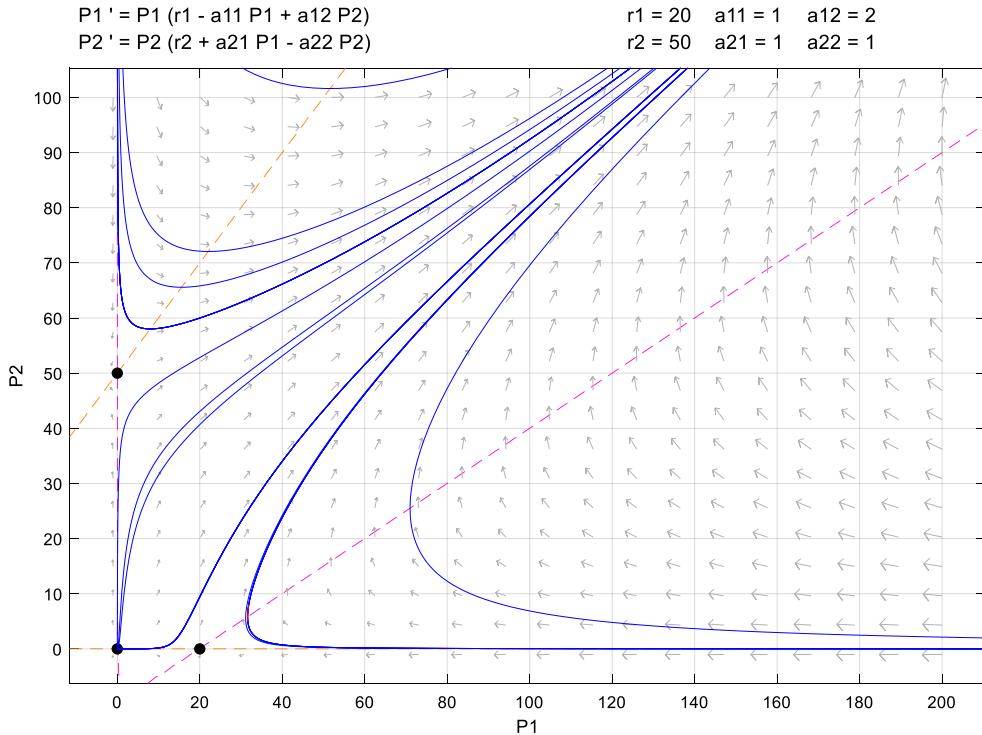
$$P_2' = P_2 (r_2 + a_{21} P_1 - a_{22} P_2)$$

$$\begin{aligned} r_1 &= 20 & a_{11} &= 1 & a_{12} &= 1 \\ r_2 &= 50 & a_{21} &= 1 & a_{22} &= 2 \end{aligned}$$



**Slika 12:** Model dve populacije u odnosu fakultativne zavisnosti  $r_1, r_2 > 0$ , imamo da je  $\det A > 0$  i da je tačka koegzistencije ovde dve vrste stabilna, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke

Na **Slici 12** vidimo da skoro sve tajektorije teže ovoj tački što nas navodi na zaključak da je tačka asimptotski stabilna. Ako je  $\det A < 0$  nemamo ravnotežnu tačku unutar pozitivnog kvadranta.

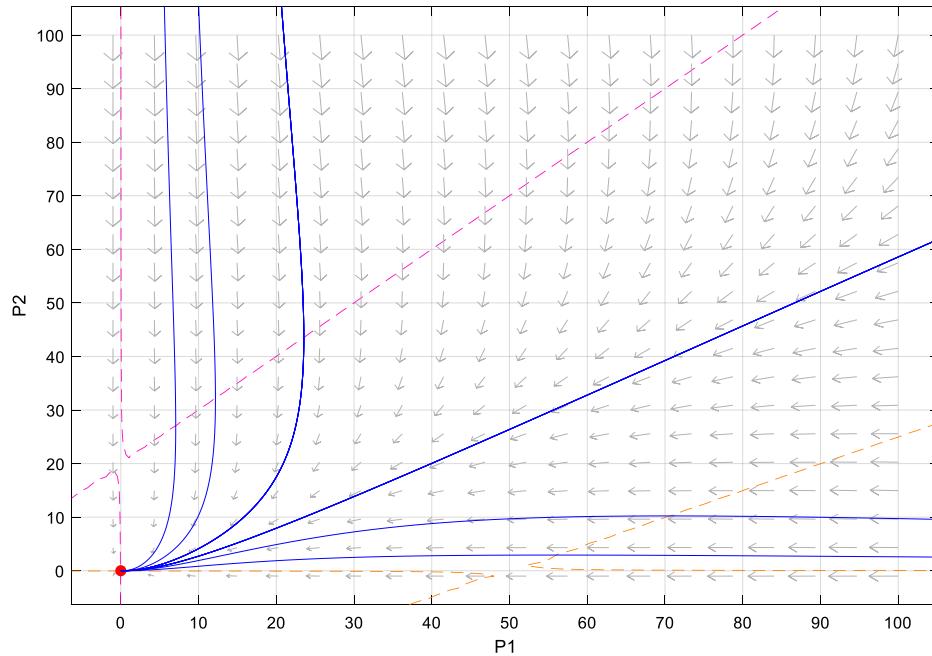


**Slika 13:** Model dve populacije u odnosu fakultativne zavisnosti  $r_1, r_2 > 0$ , imamo da je  $\det A < 0$  i da tačka koegzistencije ovde dve vrste ne postoji, sve dobijene tačke ravnoteže su nestabilne

Ako sad prepostavimo da su  $r_1, r_2 < 0$  odnosno da imamo obaveznu zavisnost populacija. Situacija će biti obrnuta, ako je  $\det A > 0$  imamo situaciju da ne postoji ravnotežna tačka unutar pozitivnog kvadranta i sve trajektorije teže početnoj tački odnosno trivijalnoj ravnotežnoj tački  $(0,0)$ . To znači da uprkos saradnji dve vrste ne mogu da koegzistiraju i obe izumiru.

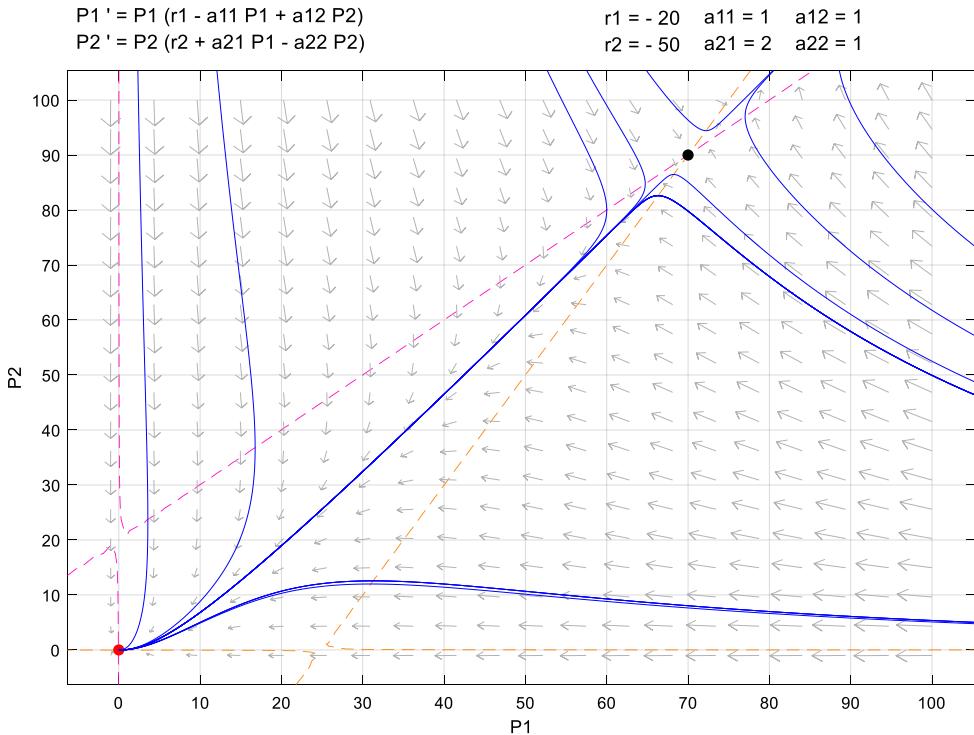
$$\begin{aligned} P1' &= P1 (r1 - a11 P1 + a12 P2) \\ P2' &= P2 (r2 + a21 P1 - a22 P2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} r1 &= -20 & a11 &= 1 & a12 &= 1 \\ r2 &= -50 & a21 &= 1 & a22 &= 2 \end{aligned}$$



**Slika 14:** Model dve populacije u odnosu obavezne zavisnosti  $r_1, r_2 < 0$ , imamo da je  $\det A > 0$  i da tačka koegzistencije ovde dve vrste ne postoji, trivijalna ravnoteža je stabilna odnosno obe vrste izumiru

U slučaju  $\det A < 0$  imamo unutrašnju ravnotežnu tačku međutim ona nije stabilna već je tačka sedla.



**Slika 15:** Model dve populacije u odnosu obavezne zavisnosti  $r_1, r_2 < 0$ , imamo da je  $\det A < 0$  i da je tačka koegzistenicije ovde dve vrste nestabilna, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke

### 3.5 Kolmogorovljevi modeli

Andrej Nikolajevič Kolmogorov je bio ruski matematičar. Godine 1933. objavio je knjigu „Temelji teorije verovatnoće”, gde je postavio temelje teorije verovatnoće i uspostavio svoju reputaciju vodećeg svetskog stručnjaka u ovoj oblasti. Dve godine kasnije postaje prvi predsednik katedre za teoriju verovatnoće na Moskovskom državnom univerzitetu. Otprilike iste godine Kolmogorov je doprineo ekološkom polju i generalizovao Lotka-Voltera model sistema predator plena.

Kratko ćemo dati ilustraciju sistema od  $n$  različitih populacija koje žive zajedno i odnosima među tim populacijama koje se mogu javiti. Označićemo veličinu svake populacije sa  $P_i$  za  $i \in \{1, 2, \dots, n\}$  i prepostavljamo da stopa rasta svake populacije zavisi upravo od njene veličine. Dinamika ovakvog sistema je regulisana Kolmogorovljevim sistemom diferencijalnih jednačina:

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i f_i(P_1, P_2, \dots, P_n), \quad i \in \{1, 2, \dots, n\} \quad (3.5.1)$$

Karakteristika ovog modela jeste da ako se početna tačka nalazi unutar pozitivnog ortanta  $\mathbb{R}_+^n = \{(P_1, P_2, \dots, P_n) \in \mathbb{R}^n | P_1 \geq 0, P_2 \geq 0, \dots, P_n \geq 0\}$ , onda odgovarajuće trajektorije ostaju u

ovom ortantu (intuitivno je jasno zašto nam je ovo bitno). Tip veze između populacije  $j$  i populacije  $k$  je određen promenom stope rasta po glavi stanovnika  $\frac{1}{P_j} \frac{dP_j}{dt}$  uzrokovanim porastom veličine populacije  $k$ ,  $P_k$ , i obrnuto. Ovu promenu ispitujemo preko znaka izvoda funkcije  $f_j$  po  $P_k$  i obrnuto  $f_k$  po  $P_j$ . Postoje tri bitna slučaja:

1. Ako za svako  $j \neq k$  u celom pozitivnom ortantu  $\frac{\partial f_j}{\partial P_k} \frac{\partial f_k}{\partial P_j} \leq 0$ , onda kažemo da sistem (3.5.1) predstavlja predator-plen sistem, ako je  $\frac{\partial f_j}{\partial P_k} < 0$  i  $\frac{\partial f_k}{\partial P_j} > 0$  onda populacija  $j$  predstavlja populaciju plena u sistemu, a populacija  $k$  populaciju predadora.
2. Ako za svako  $j \neq k$  u celom pozitivnom ortantu  $\frac{\partial f_j}{\partial P_k} < 0$ , onda kažemo da sistem (3.5.1) predstavlja konkurentni sistem.
3. Ako za svako  $j \neq k$  u celom pozitivnom ortantu  $\frac{\partial f_j}{\partial P_k} > 0$ , onda kažemo da sistem (3.5.1) predstavlja kooperativni sistem (mutualizam).

Model Lotka-Voltera, nam govori da jednostavne interakcije predator plen mogu dovesti do periodičnog ponašanja populacija. Što nije neočekivano, jer ako se populacija plena poveća, to podstiče rast populacije predadora. Međutim, više predadora troši više plena čija populacija počinje da opada. S manje hrane populacija predadora se smanjuje i kada je ona dovoljno niska, to omogućava da se populacija plena poveća i čitav ciklus počinje iznova. U zavisnosti od konkretnog sistema, takve oscilacije mogu rasti ili padati, preći u stabilni granični oscilacijski ciklus ili čak ispoljiti haotično ponašanje. Kao što je već pomenuto jedna od nerealnih prepostavki u modelima Lotka-Voltera jeste neograničen rast plena u odsustvu predadora što smo rešili uključivanjem logističkog rasta za populaciju plena. Dalje, da bi model bio realniji, stope rasta obe populacije i plena i predadora bi trebalo da zavise od obima plena i predadora. Upravo ovaj problem rešavamo korišćenjem modela tipa Kolmogorova gde stope rasta po glavi stanovnika koje nelinearno zavise od obima populacija.

Kolmogorovljevi modeli dve populacije dati su sledećim jednačinama:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1 f_1(P_1, P_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2 f_2(P_1, P_2)\end{aligned}$$

Prepostavke za predator plen model Kolmogorovog tipa (sa  $P_1$  označavamo populaciju plena, a sa  $P_2$  populaciju predadora):

$$\frac{\partial f_1}{\partial P_2}(P_1, P_2) < 0, \frac{\partial f_2}{\partial P_1}(P_1, P_2) > 0, \frac{\partial f_2}{\partial P_2}(P_1, P_2) \leq 0$$

**Primer 3.1:** Model poznat pod nazivom Rosenzveig-MacArthur<sup>1</sup>:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1g(P_1) - P_1P_2\phi(P_1) \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(cP_1\phi(P_1) - e)\end{aligned}$$

Gde:

- $P_1g(P_1)$  predstavlja stopu rasta populacije plena kad  $P_2 \equiv 0$
- izraz  $P_1P_2\phi(P_1)$  se naziva funkcionalni odgovor predatora
- $P_1\phi(P_1)$  je količina plena koju konzumira predator po jedinici vremena
- funkcija  $R(P_1)$  odgovor populacije predatora na trenutnu veličinu plena
- konstanta  $c$  efikasnost konverzije hrane odnosno plena u povećanje populacije predatora
- ceo izraz  $cP_1\phi(P_1)$  označava upravo numerički odgovor predatora
- konstanta  $e$  je stopa smrtnosti predatora

Za funkciju  $\phi(P_1)$  se daju sledeće pretpostavke:

$$\phi(P_1) \geq 0, \quad \frac{d\phi(P_1)}{dP_1} \leq 0, \quad \frac{d[P_1\phi(P_1)]}{dP_1} \geq 0$$

i da je  $P_1\phi(P_1)$  ograničeno kad  $P_1 \rightarrow \infty$ . Odnosno, sa porastom populacije plena, stopa konzumacije plena po predotoru raste, ali se smanjuje deo ulovljenog plena od ukupne veličine populacije plena po predotoru. Neki oblici ove funkcije:

$$\begin{aligned}R(P_1) &= \frac{a}{P_1 + b} \\ R(P_1) &= \frac{aP_1}{P_1^2 + b^2} \\ R(P_1) &= \frac{a(1 - e^{-aP_1})}{P_1}\end{aligned}$$

**Primer 3.2:** Ako uključimo logistički rast za obe populacije i predora i plena dobijamo sledeći model:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1 \left[ \alpha \left( 1 - \frac{P_1}{K} \right) - \frac{kP_2}{P_1 + D} \right] \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2 \left[ \gamma \left( 1 - \frac{hP_2}{P_1} \right) \right]\end{aligned}$$

Gde su  $\alpha, K, k, D, \gamma, h$  pozitivne konstante. Vidimo da je nosivi kapacitet predora direktno proporcionalan obimu populacije plena.

---

<sup>1</sup> M.L. Rosenzveig i R.H. MacArthur (1963).

Više o modelima može se naći u literaturi [1],[4].

### 3.6 Modeli sa više vrsta

Do sada smo pričali o modelima dinamike jedne vrste i interakcije dve vrste međutim u prirodi obično više vrsta koegzistiraju u jednom staništu. Nije retkost da se dve populacije predatora bore oko jedne populacije plena ili čak da jedan predator lovi dve različite populacije plena. U ovom odeljku ćemo se baviti ovim problemima.

U nastavku pričamo o modelu sa tri populacije, od kojih su dve predatori, predator takozvani  $r$ -strategist i predator  $K$ -strategist, i jedna populacija plena kojom se oba predstavnika hrane. Predator  $r$ -strategist ima visoku stopu rasta i troši više resursa za svoju obnovu (termin  $r$  povezujemo sa visokom stopom rasta koja se prati u Maltusovom modelu), a predator  $K$ -strategist troši manje resursa i ima nižu stopu rasta (termin  $K$ -strategist možemo na neki način povezati sa oznakom  $K$  za nosivost iz Verhulstovog modela). Veličine populacija plena i dva predstavnika ćemo označiti sa  $S(t)$ ,  $P_1(t)$ ,  $P_2(t)$  redom. Populacija plena je s namerom označena drugačije radi jasnijeg razlikovanja od populacija predstavnika.

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \alpha S \left(1 - \frac{S}{K}\right) - r_1 P_1 \frac{S}{a_1 + S} - r_2 P_2 \frac{S}{a_2 + S} \\ \frac{dP_1}{dt} &= r_1 P_1 \frac{S}{a_1 + S} - u_1 P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} &= r_2 P_2 \frac{S}{a_2 + S} - u_2 P_2\end{aligned}$$

Gde su  $\alpha, K, r_1, r_2, u_1, u_2, a_1, a_2 > 0$ :

- $\alpha$  predstavlja stopu rasta populacije plena po glavi stanovnika
- $K$  nosivost populacije plena
- $r_1, r_2$  maksimalne stope rađanja (nataliteta) populacija predstavnika
- $u_1, u_2$  maksimalne stope umiranja (mortaliteta) populacija predstavnika
- $a_1, a_2$  konstante polu zasićenja predstavnika, što znači da kada veličina plena  $S$  dostigne vrednost  $a_i$  ( $i = 1, 2$ ) stopa rasta populacije plena po glavi stanovnika dostiže polovinu maksimalne stope rađanja predstavnika  $r_i$ . Što je  $a_i$  ( $i = 1, 2$ ) manje, manje hrane je potrebno za predstavnika  $i$ . Pretpostavka sistema je  $a_1 > a_2$  odnosno da je populacija  $P_1$  predstavnika  $r$ -strategist, a  $P_2$   $K$ -strategist.

Stopa rasta predstavnika je jednaka nuli kada je desna strana odgovarajuće jednačine jednaka nuli:

$$r_i P_i \frac{S}{a_i + S} - u_i P_i = 0$$

odnosno:

$$S = \frac{a_i u_i}{r_i - u_i}$$

Ako je  $S$  iznad ove vrednosti stopa rasta predatora je pozitivna, međutim ako je  $S$  ispod ove vrednosti stopa rasta predatora je negativna. Posmatraćemo slučaj kada su ovde granične vrednosti jednake za obe populacije predatora. Označimo ovu vrednost sa  $\theta$ .

$$\theta := \frac{a_i u_i}{r_i - u_i} \quad i \in \{1, 2\}$$

Očigledno je da u odsustvu predatora, populacija plena prati logističku jednačinu, odnosno veličina ove populacije teži da bude ispod vrednosti  $K$ . Sa predatorima ova vrednost se smanjuje, tako da ako  $\theta \geq K$  populacije oba predatora se smanjuju. Jasno je da stopa rasta populacije plena mora biti veća od stope smrtnosti da bi i stopa rasta predatora bila pozitivna. Kako bi se postigao sistem u kojem je moguće preživljavanje populacija pretpostavljamo:

$$r_i > u_i \quad (i = 1, 2) \text{ i } 0 < \theta < K$$

Uvodimo parametar  $\beta_i = r_i - u_i > 0$  koji nam predstavlja stopu rasta populacija predatora:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= \alpha S \left(1 - \frac{S}{K}\right) - r_1 P_1 \frac{S}{a_1 + S} - r_2 P_2 \frac{S}{a_2 + S} \\ \frac{dP_1}{dt} &= \beta_1 P_1 \frac{S - \theta}{a_1 + S} \\ \frac{dP_2}{dt} &= \beta_2 P_2 \frac{S - \theta}{a_2 + S} \end{aligned}$$

Ravnotežne tačke sistema su  $(0, 0, 0)$ ,  $(K, 0, 0)$  i sve tačke pravca:

$$L = \left\{ (S, P_1, P_2) \in \mathbb{R}^3 \mid S = \theta, P_1 \geq 0, P_2 \geq 0, \frac{r_1 P_1}{a_1 + \theta} + \frac{r_2 P_2}{a_2 + \theta} = \alpha \left(1 - \frac{\theta}{K}\right) \right\}$$

Tačke  $(0, 0, 0)$  i  $(K, 0, 0)$  su nestabilne (u slučaju da je stopa rasta predatora negativa tačka  $(K, 0, 0)$  je aimptotski stabilna ali to se ne slaže sa našim pretpostavkama). Stabilnost tačaka na pravcu  $L$  ispitujemo tako što odaberemo proizvoljnu tačku koja mu pripada na primer  $(\theta, \xi_1, \xi_2)$ , linearizujemo sistem u ovoj tački i odredimo karakterističnu jednačinu (polinom):

$$\lambda \left( \lambda^2 + \lambda \theta \left( \frac{\alpha}{K} - \frac{r_1 \xi_1}{(a_1 + \theta)^2} - \frac{r_2 \xi_2}{(a_2 + \theta)^2} \right) \right) + \theta \left( \frac{\beta_1 r_1 \xi_1}{(a_1 + \theta)^2} + \frac{\beta_2 r_2 \xi_2}{(a_2 + \theta)^2} \right) = 0$$

Kvadratni polinom u zagradi je stabilan po Raus-Hurvic kriterijumu akko:

$$\frac{r_1 \xi_1}{(a_1 + \theta)^2} + \frac{r_2 \xi_2}{(a_2 + \theta)^2} < \frac{\alpha}{K} \quad (3.6.1)$$

Ako  $\theta < K < a_2 + 2\theta$  onda:

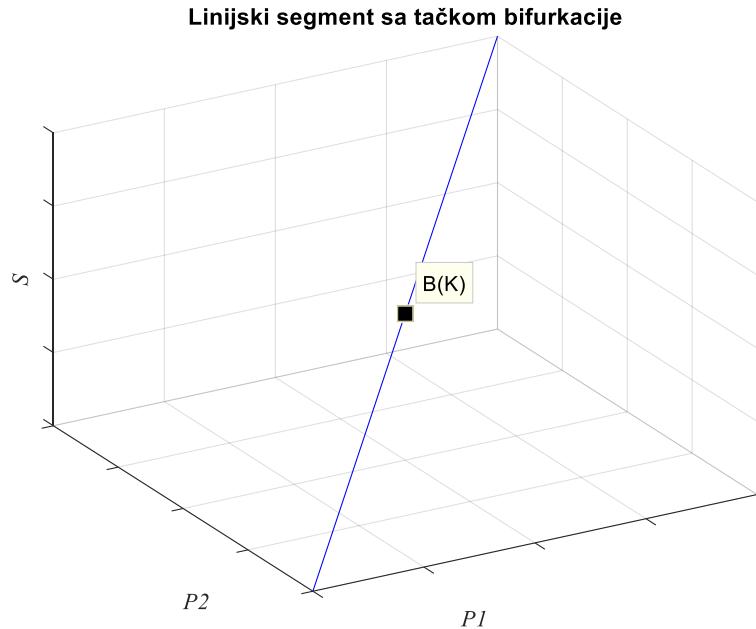
$$\frac{r_1 \xi_1}{(a_1 + \theta)^2} + \frac{r_2 \xi_2}{(a_2 + \theta)^2} \leq \frac{\frac{r_1 \xi_1}{a_1 + \theta} + \frac{r_2 \xi_2}{a_2 + \theta}}{a_2 + \theta} = \alpha \frac{1 - \frac{\theta}{K}}{a_2 + \theta} < \frac{\alpha}{K}$$

Analogno ako  $K > a_2 + 2\theta$  onda

$$\frac{r_1 \xi_1}{(a_1 + \theta)^2} + \frac{r_2 \xi_2}{(a_2 + \theta)^2} > \frac{\alpha}{K}$$

Zaključujemo da za male vrednosti nosivosti  $K, \theta < K < a_2 + 2\theta$ , svaka unutrašnja ravnotežna tačka na pravcu  $L$  ima nulu za karakteristični koren i dva karakteristična korena sa negativnim realnim delovima. Svaka ravnotežna tačka na pravcu  $L$  je stabilna u smislu Ljapunova, kažemo da je pravac  $L$  „atraktor“ sistema jer svaka trajektorija koja počinje u unutrašnjosti pozitivnog oktanta teži nekim tačkama na  $L$ . Ako je hrana oskudna obe populacije predatora mogu da žive zajedno na duži vremenski period u stabilnom stanju koje zavisi od početnih vrednosti populacija. Za velike vrednosti nosivosti  $K, K > a_2 + 2\theta$ , sve ravnotežne tačke na ovom pravcu su nestabilne.

Mogući slučaj je i da za nosivost populacije plena važi  $a_2 + 2\theta \leq K \leq a_1 + 2\theta$ . U ovom slučaju izbor proizvoljne tačke  $(\theta, \xi_1, \xi_2)$  se pomera duž pravca  $L$  ka desno od tačke  $(\theta, 0, \frac{\alpha(a_2 + \theta)(K - \theta)}{r_2 K})$  do tačke  $(\theta, \frac{\alpha(a_1 + \theta)(K - \theta)}{r_1 K}, 0)$ , vrednost leve strane nejednakosti (3.6.1) se smanjuje. Ako je  $K$  fiksirana na intervalu  $(a_2 + 2\theta, a_1 + 2\theta)$  postoji tačka  $B(K) = (\theta, \xi_1(K), \xi_2(K))$  na  $L$  u kojoj (3.6.1) postaje jednakost. Sve tačke na pravcu  $L$  levo od tačke  $B(K)$  su stabilne, dok su sve tačke desno od  $B(K)$  nestabilne **Slika 16**. Ovakva tačka se naziva tačka bifurkacije.



**Slika 16:** Prikaz tačke bifurkacije

Dalje, pokušavamo da uopštimo model tri populacije od koje su dve predatorske i jedna plenaska. Stope rasta populacija po glavi stanovnika ćemo predstaviti kao proizvoljne funkcije koje zadovoljavaju određene zahteve i intraspecifičnu konkureniju koju ćemo uključiti u ovaj model, za razliku od prethodnog. Dobijamo oblik Kolmogorovovog modela. Označavamo veličine populacije plena i dve populacije pedatora u vremenu t sa  $S(t), P_1(t), P_2(t)$ . Naš sistem izgleda ovako:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= Sf(S, P_1, P_2, K) \\ \frac{dP_1}{dt} &= P_1 g_1(S, P_1) \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2 g_2(S, P_2)\end{aligned}\tag{3.6.2}$$

Prepostavke sistema su sledeće:

- $(S - K)f(S, 0, 0, K) < 0, S \geq 0, S \neq K > 0$  (u odsustvu predatora populacija plena raste dok ne dostigne nosivost)
- $\frac{\partial f}{\partial P_i}(S, P_1, P_2, K) < 0, i \in \{1, 2\}$  (uslov za predatorstvo u modelu populacija  $P_1, P_2$ )
- $g_i(0, P_i) < 0, \frac{\partial g_i}{\partial P_i}(S, P_i) \leq 0, \frac{\partial g_1}{\partial P_1} + \frac{\partial g_2}{\partial P_2} < 0, \frac{\partial g_i}{\partial S}(S, P_i) > 0, i \in \{1, 2\}$  (predatori ne mogu da prežive bez plena, može da postoji intraspecifična konkurenija između populacija predatora, povećanje populacije plena utiče pozitivno na rast populacija predatora)

Ravnotežne tačke i njihovu stabilnost ispitaćemo geometrijskom metodom. Prepostavimo da se izokrine predatorskih populacija  $g_i(S, P_i) = 0, i \in \{1, 2\}$  sekut u nekoj krvi unutar pozitivnog dela  $(S, P_1, P_2)$  prostora i da ta kriva seče izkrinsku ravan  $f(S, P_1, P_2, K) = 0$  u tački  $E(K) = (\bar{S}(K), \bar{P}_1(K), \bar{P}_2(K))$  takođe u pozitivnom delu  $(S, P_1, P_2)$  prostora.

**Teorema 3.2:** Ako je ravnotežna tačka  $E(K)$  sistema (3.6.2) u unutrašnjosti pozitivnog dela  $(S, P_1, P_2)$  prostora i  $\frac{df}{dS}(E(K)) \leq 0$  onda je  $E(K)$  asimptotski stabilna tačka. (Farkaš 2001. u literaturi)

**Dokaz:** Ako smo linearizovali sistem u ravnoteži  $E(K)$  onda se dobija karakteristična jednačina:

$$\begin{aligned}\lambda^3 + \lambda^2 &\left( -S \frac{\partial f}{\partial S} - P_1 \frac{\partial g_1}{\partial P_1} - P_2 \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \right) \\ &+ \lambda \left( S \frac{\partial f}{\partial S} \left( P_1 \frac{\partial g_1}{\partial P_1} + P_2 \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \right) + P_1 P_2 \frac{\partial g_1}{\partial P_1} \frac{\partial g_2}{\partial P_2} - S P_1 \frac{\partial f}{\partial P_1} \frac{\partial g_1}{\partial S} - S P_2 \frac{\partial f}{\partial P_2} \frac{\partial g_2}{\partial S} \right) \\ &+ S P_1 P_2 \left( \frac{\partial f}{\partial P_1} \frac{\partial g_1}{\partial S} \frac{\partial g_2}{\partial P_2} + \frac{\partial f}{\partial P_2} \frac{\partial g_2}{\partial S} \frac{\partial g_1}{\partial P_1} - \frac{\partial f}{\partial S} \frac{\partial g_1}{\partial P_1} \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \right) = 0\end{aligned}\tag{3.6.3}$$

gde su svi izvodi funkcija u tački  $E(K) = (\bar{S}(K), \bar{P}_1(K), \bar{P}_2(K))$ . Iz prepostavki sistema i uslova teoreme sledi da su svi koeficijenti karakterističnog polinoma na levoj strani jednačine (3.6.3) su pozitivni. U Raus-Hurvic kriterijumu stabilnosti zahteva se da

$$\begin{aligned} & \left( -P_1 \frac{\partial g_1}{\partial P_1} - P_2 \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \right) \left( S^2 \left( \frac{\partial f}{\partial S} \right)^2 + P_1 P_2 \frac{\partial g_1}{\partial P_1} \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \right) + S P_1^2 \frac{\partial f}{\partial P_1} \frac{\partial g_1}{\partial S} \frac{\partial g_1}{\partial P_1} + S P_2^2 \frac{\partial f}{\partial P_2} \frac{\partial g_2}{\partial S} \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \\ & > S \frac{\partial f}{\partial S} \left( \left( P_1 \frac{\partial g_1}{\partial P_1} + P_2 \frac{\partial g_2}{\partial P_2} \right)^2 - \left( S P_1 \frac{\partial f}{\partial P_1} \frac{\partial g_1}{\partial S} + S P_2 \frac{\partial f}{\partial P_2} \frac{\partial g_2}{\partial S} \right) \right) \end{aligned} \quad (3.6.4)$$

Iz uslova imamo da je leva strana nejednakosti (3.6.4) pozitivna i iz uslova teoreme  $\frac{\partial f}{\partial S}(E(K)) \leq 0$  da je desna strana ili negativna ili nula, što dokazuje teoremu.  $\square$  (Farkaš 2001. u literaturi)

Teorema važi i u slučaju da imamo više od dva predatora u sistemu. Da bi nastavili sa generalizacijom prethodnog sistema, posmatraćemo sistem sa jednim zajedničkim plenom za  $n$  populacija predatora, analogno označavamo veličine populacija  $S(t), P_1(t), \dots, P_n(t)$ :

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= Sf(S, P_1, \dots, P_n, K) \\ \frac{dP_1}{dt} &= P_1 g_1(S, P_1) \\ &\vdots \\ \frac{dP_n}{dt} &= P_n g_n(S, P_n) \end{aligned} \quad (3.6.5)$$

Prepostavke sistema su sledeće:

- $(S - K)f(S, 0, \dots, 0, K) < 0, S \geq 0, S \neq K > 0$  (u odsustvu predatora populacija plena raste dok ne dostigne nosivost)
- $\frac{\partial f}{\partial P_i}(S, P_1, \dots, P_n, K) < 0, i \in \{1, 2\}$  (uslov za predatorstvo u modelu populacija  $P_1, \dots, P_n$ )
- $g_i(0, P_i) < 0, \frac{\partial g_i}{\partial P_i}(S, P_i) \leq 0, \frac{\partial g_i}{\partial S}(S, P_i) > 0, i \in \{1, 2\}$  (predatori ne mogu da prežive bez plena, može da postoji intraspecifična konkurencija između populacija predatora, povećanje populacije plena utiče pozitivno na rast populacija predatora).

Prepostavićemo da sistem ima ravnotežnu tačku u  $E(K) = (\bar{S}(K), \bar{P}_1(K), \dots, \bar{P}_n(K))$  u pozitivnom ortantu  $(S, P_1, \dots, P_n)$  prostora. Dajemo teoremu koja predstavlja uopštenje teoreme 3.2.

**Teorema 3.3:** Ako je ravnotežna tačka  $E(K)$  sistema (3.6.5) u unutrašnjosti pozitivnog oktanta  $(S, P_1, \dots, P_n)$  prostora i  $\frac{\partial f}{\partial S}(E(K)) \leq 0$  onda je  $E(K)$  asimptotski stabilna tačka. (Farkaš 2001. u literaturi)

**Dokaz:** Linearizacijom sistema u tački ravnoteže dobijamo  $(n+1) \times (n+1)$  matricu koeficijenata gde svi unosi uzimaju u tački  $E(K)$ :

$$\begin{pmatrix} S \frac{\partial f}{\partial S} & S \frac{\partial f}{\partial P_1} & S \frac{\partial f}{\partial P_2} & \dots & S \frac{\partial f}{\partial P_n} \\ P_1 \frac{\partial g_2}{\partial S} & P_1 \frac{\partial g_2}{\partial P_1} & 0 & \dots & 0 \\ P_2 \frac{\partial g_2}{\partial S} & 0 & P_2 \frac{\partial g_2}{\partial S} & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ P_n \frac{\partial g_n}{\partial S} & 0 & 0 & \dots & P_n \frac{\partial g_n}{\partial P_n} \end{pmatrix}$$

Po pretpostavkama prvi unos u prvom redu je nepozitivan, ostali unosi u prvom redu su negativni, dok su ostali unosi u prvoj koloni pozitivni, a ostatak unosa na glavoj dijagonalni negativni, osim onih koji mogu biti jednaki nuli. Matrica je stabilna po znakovima i to dokazuje teoremu. (Farkaš 2001. u literaturi)

Sada prelazimo na sisteme u kojima imamo više vrsta koje su plen i jednog predatora. Pretpostavljamo da između vrsta plena nema konkurenkcije. Označavamo veličine  $n$  populacija plena u vremenu  $t$  sa  $S_1(t), \dots, S_n(t)$  i veličinu populacije predatora sa  $P(t)$ :

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dt} &= Sf_1(S_1, P, K_1) \\ &\vdots \\ \frac{dS_n}{dt} &= Sf_n(S_n, P, K_n) \\ \frac{dP}{dt} &= Pg(S_1, \dots, S_n, P) \end{aligned} \tag{3.6.6}$$

Prepostavke sistema su sledeće:

- $(S_i - K_i)f_i(S_i, 0, K) < 0, S_i \geq 0, S_i \neq K_i > 0, i \in \{1, \dots, n\}$  (svaka vrsta plena može da poraste najviše do svog nosivog kapaciteta)
- $\frac{\partial f_i}{\partial P} < 0, i \in \{1, \dots, n\}$  (populacija  $P$  je predator za svih  $n$  populacija plena)
- $g(0, \dots, P) < 0, \frac{\partial g}{\partial S_i} > 0, \frac{\partial g}{\partial P} \leq 0, i \in \{1, \dots, n\}$  (predator ne može da prezivi bez plena, može da postoji konkurenčija između jedinki populacije predatora, povećanje bilo koje populacije plena utiče pozitivno na rast populacije predatora).

Analogno proslom slučaju možemo dokazati da prilično velika klasa sistema (3.6.6) ima ravnotežnu tačku  $E(K) = (\bar{S}_1(K), \dots, \bar{S}_n(K), \bar{P}(K))$  u pozitivnom ortantu  $(S_1, \dots, S_n, P)$  prostora. Linearizacijom sistema u ravnotežnoj tački i uspostavljanje stabilitetu matrice koeficijenata linearog sistema može se dokazati sledeća teorema:

**Teorema 3.4:** Ako je ravnotežna tačka  $E(K)$  sistema (3.6.6) u unutrašnjosti pozitivnog ortanta i važi  $\frac{\partial f_i}{\partial S_i}(\bar{S}_i(K), \bar{P}(K), K) \leq 0, i \in \{1, \dots, n\}$ , pri tome najviše jedan od ovih parcijalnih izvoda je nula, onda je ravnotežna tačka asimptotski stabilna. (Farkaš 2001. u literaturi)

Prethodni problem vodi do ekološki značajnog pitanja, da li bi se uvođenjem predatora moglo dovesti do koegzistencije dve vrste u konkurenciji. Problem se obično tretira u kontekstu trajnosti ekoloških sistema. Ako je sistem trajan onda vrste međusobno mogu da koegzistiraju na duži vremenski period.

**Definicija 3.4:** Kažemo da je sistem trajan ako postoji kompaktan (zatvoren i ograničen) skup  $A$  u unutrašnjosti pozitivnog oktanta faznog prostora tako da svaka početna vrednost sa svim pozitivnim koordinatama pripada vremenu  $T > 0$  tako da odgovarajuća trajektorija ulazi u  $A$  i ostaje u njemu za  $t > T$

Posmatraćemo sistem sa dva plena u konkurenciji i jednog pedatora koji se hrani sa obe populacije plena. Ovakav model se zove model stabilizacije konkurentnog sistema uvođenjem pedatora. Označavamo veličine populacije plena i populaciju pedatora sa  $S_1, S_2, P$  respektivno.

$$\begin{aligned}\frac{dS_1}{dt} &= S_1(r_1 - a_{11}S_1 - a_{12}S_2 - a_{13}P) \\ \frac{dS_2}{dt} &= S_2(r_2 - a_{21}S_1 - a_{22}S_2 - a_{23}P) \\ \frac{dP}{dt} &= P(-\alpha + \beta_1S_1 + \beta_2S_2 - a_{33}P)\end{aligned}\tag{3.6.7}$$

Gde prepostavljamo da su  $r_1, r_2, a_{11}, a_{22}, \alpha, \beta_1, \beta_2 > 0$ , a  $a_{12}, a_{21}, a_{33} \geq 0$ :

- $r_1, r_2$  su stope rasta populacija plena
- $\alpha$  stopa umiranja populacije predatora u odsustvu plena
- $\beta_1, \beta_2$  stope povećanja populacije predatora uzrokovane hranjenjem populacijama  $S_1$  i  $S_2$  plena respektivno
- $a_{11}, a_{22}, a_{33}$  koeficijenti konkurenčije jedinki unutar populacija plena  $S_1$  i  $S_2$  i populaciji predatora  $P$  respektivno

Uslovi nam govore da može postojati konkurenčija između populacija plena  $S_1$  i  $S_2$ .

**Teorema 3.5:** Prepostavimo da važe uslovi  $r_1, r_2, a_{11}, a_{22}, \alpha, \beta_1, \beta_2 > 0$ , a  $a_{12}, a_{21}, a_{33} \geq 0$  i sistem ima jedinstvenu ravnotežnu tačku u pozitivnom oktantu, ako je determinanta  $D$  matrice:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ -\beta_1 & -\beta_2 & a_{33} \end{pmatrix}$$

pozitivna i važi ili  $r_1a_{22} > r_2a_{12}$  ili  $r_2a_{11} > r_1a_{21}$  onda je sistem (3.6.7) trajan. Ako je ili  $D < 0$  ili obe prethodne nejednakosti obrnute  $r_1a_{22} < r_2a_{12}$  i  $r_2a_{11} < r_1a_{21}$  onda sistem ima asimptotski stabilnu ravnotežnu tačku i nije trajan.

## 4. Modeli sa žetvom

---

U ovom poglavlju ćemo proučavati uticaj žetve odnosno uklanjanja pripadnika populacije po određenoj stopi. U model populacije koje su modelirane diferencijalnom jednačinom oblika:

$$\frac{dP}{dt} = f(P)$$

uvodimo novi parametar koji označavamo sa  $h(t)$  (od engleske reči harvesting) koja označava stopu žetve populacije po jedinici vremena. Dobijamo model požetvovane populacije:

$$\frac{dP}{dt} = f(P) - h(t)$$

Žetva može biti neka konstanta ili funkcija od vremena, o ovim slučajevima pričamo u nastavku.

### 4.1 Modeli populacije sa konstantnom žetvom

Prepostavimo da je funkcija  $h(t)$  konstantna i da se članovi populacije uklanjuju konstantnom brzinom  $H$  po jedinici vremena. Konstantna žetva se pojavljuje kada imamo dozvoljene sezone lova u nekim državama na primer na jelene ili dozvole za ribolov u određenim rekama, jezerima gde se ograničava količina ribe koju svaki ribolovac može „poneti kući“. Posmatraćemo populaciju koja prati logistički rast i konstantnu žetvu:

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) - H$$

Očigledno je da ako važi  $H = 0$  žetve u modelu nema, s tim u veži prepostavljamo da je žetva strogo pozitivna (intuitivno je jasno da negativni slučaj nema smisla)  $H > 0$ . Ravnotežne tačke ovog modela dobijamo rešavanjem jednačine:

$$P^2 - KP - \frac{HK}{r} = 0$$
$$P_{1,2} = \frac{K \pm \sqrt{K^2 - 4 \frac{HK}{r}}}{2}$$

Pod prepostavkom da je potkorena veličina  $K^2 - 4 \frac{HK}{r} \geq 0$  nenegativna odnosno  $H \leq \frac{rK}{4}$  obe tačke su realni brojevi, u suprotnom imamo kompleksne ravnotežne tačke.

### 4.2 Modeli populacije sa promenljivom žetvom

Posmatraćemo populaciju čija veličina se modelira logističkim modelom i za razliku od prethodnog slučaja kada samo pričali o konstantnoj žetvi sada ćemo prepostaviti da žetva nije

konstantna već neka linearна функција која зависи од величине populacije  $h(t) = EP(t)$ . На primer u modeliranju ribarstva, где  $P$  predstavlja број ulovljenih riba u јединици времена, а  $E$  predstavlja napor koji se troši да bi se riba ulovila (napor može biti број štapова у једном језеру). Што је мања густина populacije односно што је мање ribe u velikom jezeru napor mora biti већи да би се riba ulovila. Model izgleda ovako:

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) - EP$$

Imamo dve ravnotežne тачке  $P_1 = 0$  која је nestabilna и  $P_2 = \frac{K(r-E)}{r}$  која је asymptotski stabilna под uslovom  $0 \leq E \leq r$ .

### 4.3 Žetva u modelima dve populacije u takmičenju

Posmatraćemo model dve populacije u takmičenju при чему је једна од њих изложена променљивој жетви, на primer прва populacija.

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(r_1 - a_{11}P_1 - a_{12}P_2) - EP_1 \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(r_2 - a_{21}P_1 - a_{22}P_2)\end{aligned}$$

Model је исти као у pogлављу 3.3 с tim што уз константу раста прве populacije  $r_1$  имамо и константу по којој се она жетвом смањује  $-E$ . Model populacija u takmičenju u odeljku 3.3 smo analizirali u односу на четири различита slučaja која су могла да се десе у modelu. Potsetimo се да у зависности од параметара modela можемо имати 1. koegzistenciju obe vrste, 2. preživljavanje једне од vrsta u зависности од почетног stanja, 3. preživljavanje прве vrste  $P_1$  i 4. preživljavanje druge vrste  $P_2$ . Uvršćavanjem жетеve u зависности од њене величине може доћи до промене исхода с tim што би се први slučaj koegzistencije могао одвести у истrebljenje прве populacije, **Primer 4.1** нам oslikava ову ситуацију. Такође slučaj 2. preživljavanja једне од vrsta u зависности од почетних uslova може доћи до preživljavanja само druge vrste и konačno slučaj 3. u кome preživljava vrsta  $P_1$  prelazi прво у koegzistenciju, а затим у preživljavanje само vrste  $P_2$ .

Ako posmatramo model dve populacije u takmičenju sa konstantном жетвом:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(r_1 - a_{11}P_1 - a_{12}P_2) - H \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(r_2 - a_{21}P_1 - a_{22}P_2)\end{aligned}$$

Nulta izokлина за populaciju  $P_1$  је у овом slučaju hiperbola чији изглед зависи од величине жетеve  $H$ . Учинак константне жетеve на овај model ћемо oslikati u **Primeru 4.2**.

**Primer 4.1:** Pokazaćemo kako dodavanje променљиве и константне жетеve за populaciju  $P_1$  utiče на model:

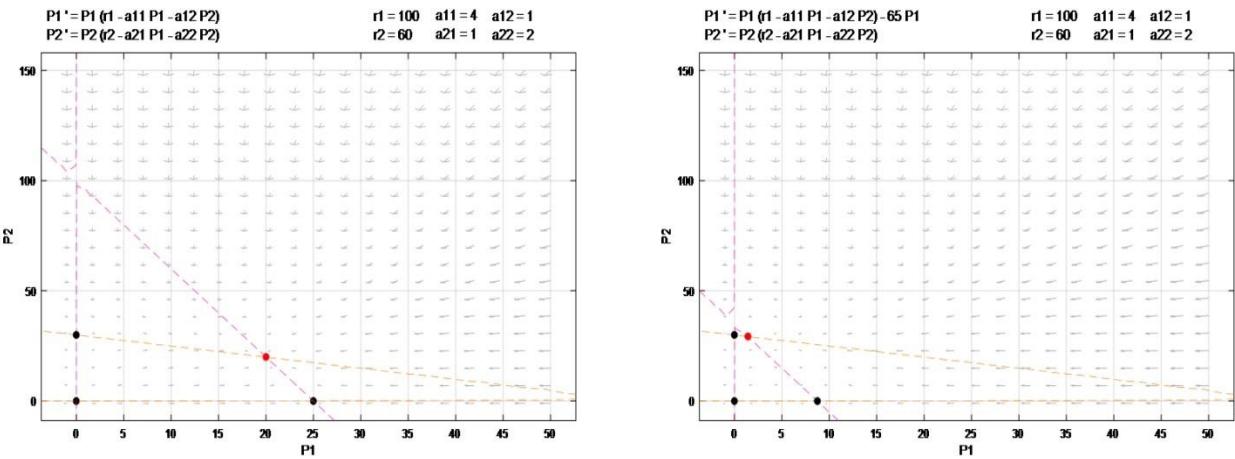
$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(100 - 4P_1 - P_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(60 - P_1 - 2P_2)\end{aligned}$$

U slučaju da nema žetve u modelu, imamo asimptotski stabilnu ravnotežnu tačku koegzistencije u  $(P_1, P_2) = (20, 20)$ .

Ako uključimo promenljivu žetvu u model izgleda ovako:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(100 - 4P_1 - P_2) - EP_1 \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(60 - P_1 - 2P_2)\end{aligned}$$

Posmatraćemo ravnotežnu tačku u kojoj su prisutne obe populacije  $(P_1, P_2) = (20 - \frac{2E}{7}, 20 + \frac{E}{7})$ . Žetva smanjuje populaciju  $P_1$ , što utiče na rast populacije  $P_2$  i čime se tačka koegzistencije povećanjem parametra  $E$  pretvara u izumiranje populacije  $P_1$  i preživljavanje populacije  $P_2$ . Na *Slici 18* vidimo uporedo slike originalnog modela i modela sa uvršćenom žetvom promenljivog tipa. Vidimo pomeranje asimptotski stabilne ravnoteže koegzistencije.

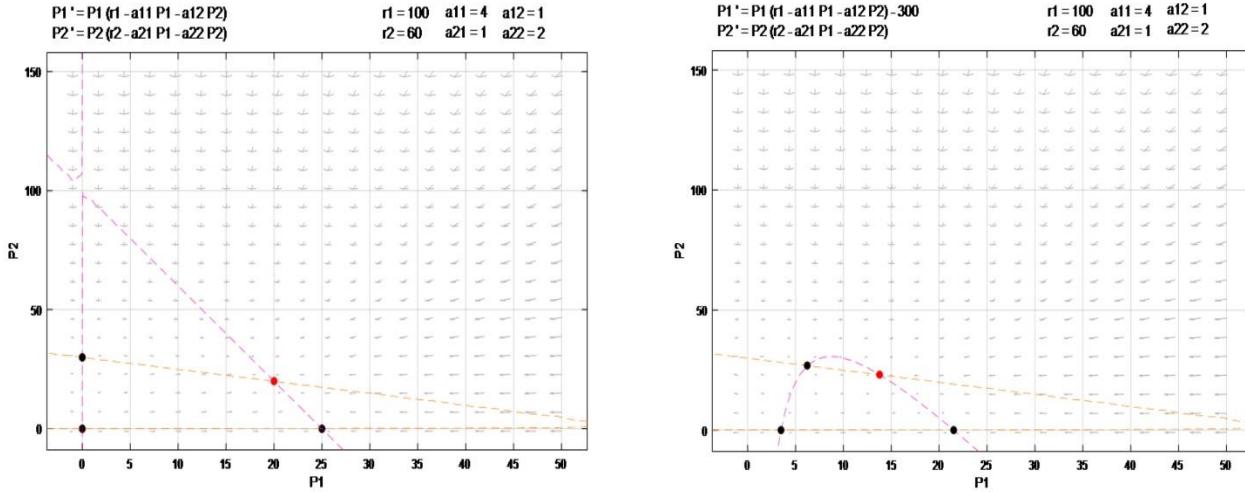


*Slika 17: Model iz primera 4.1 bez žetve i sa žetvom*

Ako uključimo konstantnu žetvu u model:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{dt} &= P_1(100 - 4P_1 - P_2) - H \\ \frac{dP_2}{dt} &= P_2(60 - P_1 - 2P_2)\end{aligned}$$

Za ravnotežnu tačku dobijamo  $(P_1, P_2) = (60 - 2P_2, 25 \pm \sqrt{100 - \frac{2H}{7}})$ . Ako odaberemo da je na primer  $H = 0$  dobijamo asimptotski stabilnu tačku u  $(20, 20)$  i tačku sedla u  $(0, 30)$  koje se povećavanjem žetve približavaju jedna drugoj i konačno se spajaju u  $(10, 25)$  za  $H = 350$ . Za  $H > 350$  dolazi do izumiranja populacije  $P_1$  za neki ograničen vremenski period i sva početna stanja. Na **Slici 19** vidimo da se ravnotežna tačka koegzistencije pomerila uлево i da se ona i nestabilna ravnoteža za drugu populaciju približavaju.



**Slika 18:** Model iz primera 4.2 bez žetve i sa žetvom

## 5. Modeli sa kašnjenjem

### 5.1 Logistička jednačina sa kašnjenjem

Uvođenje kašnjenja u modele dinamike populacije je jedan korak bliže realnijem modelu. Trenutna veličina populacije jeste posledica nekog događaja u prošlosti. Kašnjenje u reakciji populacije na promene prouzrokovane akumulacijom zagađivača u prošlosti ili promene u životnoj okolini. Takođe, kada se rode nove jedinke, poveća se populacija, međutim mora proći određeni vremenski period da bi nove jedinke dostigle zrelost i mogле da učestvuju u procesu reprodukcije. Takva kašnjenja možemo uključiti u model ako uzmemo u obzir modele diferencijalnih jednačina sa kašnjenjem:

$$\frac{dP}{dt} = f(P(t), P(t-T))$$

ovde je  $T > 0$  parametar koji označava kašnjenje. Jedan takav model je proširenje modela logističkog rasta:

$$\frac{dP}{dt} = rP(t) \left(1 - \frac{P(t-T)}{K}\right) \quad (5.1.1)$$

Ova jednačina logističkog rasta sa kašnjenjem je uvedena od strane Hutchinsona (1948). Početna vrednost ovde jednačine ne može biti data kao jedna jedinstvena vrednost već mora biti definisana kao nenegativna funkcija na intervalu:

$$P(\theta) = P_0(\theta) > 0, \quad \theta \in [-T, 0]$$

gde je  $P_0$  neprekidna funkcija na intervalu  $[-T, 0]$ .

**Definicija 5.1:** Ravnotežna tačka  $P^*$  jednačine (5.1.1) je stabilna ako za svako  $\varepsilon > 0$  postoji  $\delta > 0$  tako da za sva rešenja  $P(t)$  jednačine sa početnom vrednosti  $P_0(\theta)$ ,  $\theta \in [-T, 0]$  važi  $|P(t) - P^*| < \varepsilon$  za sve  $t \geq 0$  čim je  $|P_0(t) - P^*| \leq \delta$  na  $[-T, 0]$ .

**Definicija 5.2:** Ravnotežna tačka  $P^*$  jednačine (5.1.1) je aimptotski stabilna ako je stabilna u smislu **Definicije 5.1** i ako postoji  $\delta_0 > 0$  takvo da  $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = P^*$  čim je  $|P_0(t) - P^*| \leq \delta_0$  na  $[-T, 0]$ .

Jednačina (5.1.1) ima dve ravnotežne tačke  $P = 0$  i  $P = K$ . Malo pomeranje od  $P = 0$  zadovoljava linearnu jednčinu  $\frac{dP}{dt} = rP(t)$  što nas navodi na zaključak da je  $P = 0$  nestabilna ravnotežna tačka sa eksponencijalnim rastom. Ispitivaćemo stabilnost  $P = K$ . Neka je  $p(t) = P(t) - K$ , tada

$$\frac{dp}{dt} = rp(t-T) \left(-1 - \frac{p(t)}{K}\right)$$

Linarizacijom dobijamo

$$\frac{dp}{dt} = -rp(t-T)$$

Čije je rešenje  $p(t) = Ce^{-\lambda t}$ , C je konstanta, a  $\lambda$  karakteristični koren koji dobijamo iz karakteristične jednačine:

$$\lambda + re^{-\lambda T} = 0 \quad (5.1.2)$$

Po teoremi linearizacije, ravnotežna tačka  $P = K$  je asimptotski stabilna ako svi karakteristični koren dobijeni iz (5.1.2) imaju negativne realne delove. Rešavanje ove jednačine nije jednostavno i nama ne trebaju tačna rešenja, mi samo želimo da vidimo kad su  $Re\lambda_i < 0$ .

Prepostavimo da su karakteristični koreni oblika  $\lambda = \mu + iv$ . Odvajanjem realnog od imaginarnog dela karakteristične jednačine dobijamo:

$$\begin{aligned} \mu + re^{-\mu T} \cos vT &= 0 \\ v - re^{-\mu T} \sin vT &= 0 \end{aligned}$$

Primetimo da ako je  $T = 0$ , karakteristična jednačina (5.1.2) postaje  $\lambda + r = 0$  iz koje dobijamo karakteristični koren  $\lambda = -r < 0$  koji je negativan realan broj iz pretpostavke logističkog modela. Tražimo uslove na  $T$  koji menjaju  $Re\lambda$  iz negativnih u pozitivne, jer u tom intervalu očekujemo karakteristične korene koji ima  $Re\lambda = 0$ , odnosno čisto imaginarnе korene  $\pm i\nu_0, \nu_0 = \nu(T_0)$ . Sa  $T_0$  sibolično označavamo vrednost  $T$  u kom je  $Re\lambda = 0$ . Dobijamo:

$$\cos\nu_0 T = 0$$

Odakle,

$$\nu_0 T_k = \frac{\pi}{2} + 2k\pi, \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

Primetimo  $\nu_0 = r$

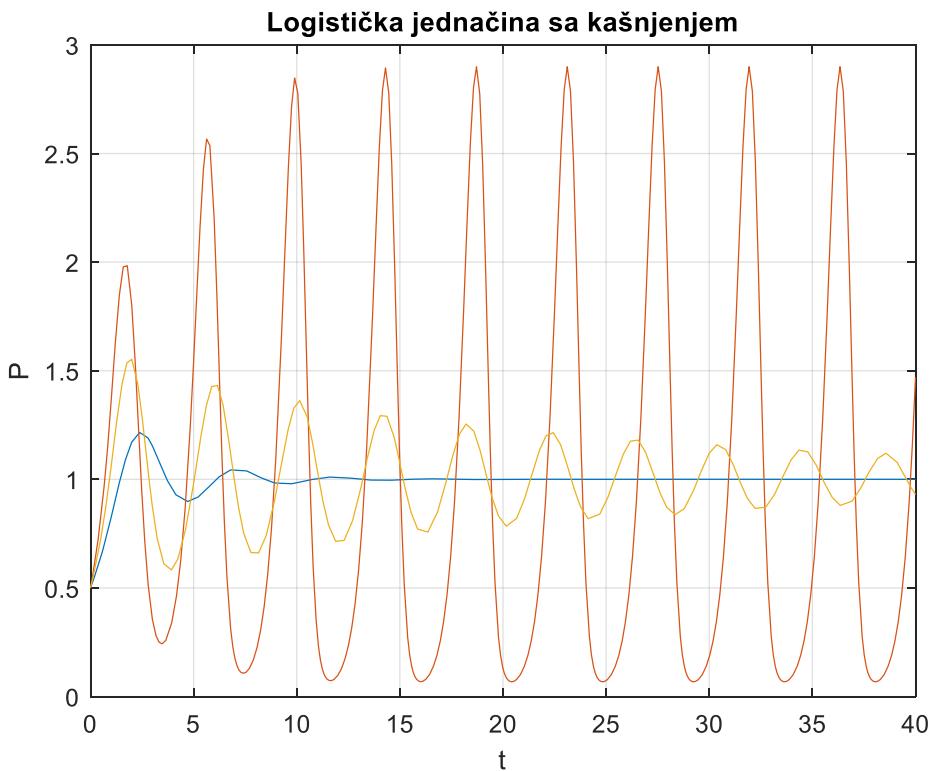
$$T_k = \frac{\pi}{2r} + \frac{2k\pi}{r}, \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

Dakle, kada je  $T = \frac{\pi}{2r}$  imamo čisto imaginarnе korene  $\pm ir$ . Kada je  $T \in \left(0, \frac{\pi}{2r}\right)$  svi karakteristični koreni imaju negativni realni deo, a za  $T > \frac{\pi}{2r}$  imaju pozitivni realni deo.

Upravo smo pokazali sledeće:

**Teorema 5.1:** Logistička jednačina sa kašnjenjem (5.1.1) ima dve ravnotežne tačke od kojih je  $P = 0$  uvek nestabilna, a  $P = K$  je asimptotski stabilna ako  $0 \leq rT < \frac{\pi}{2}$ , a nestabilna ako  $rT > \frac{\pi}{2}$ . U slučaju kada je  $rT = \frac{\pi}{2}$  imamo Hopf bifurkaciju u  $P = K$ . Periodična rešenja postoje za  $rT > \frac{\pi}{2}$  i stabilna su.

Hopf bifurkacija nastaje kada se periodična rešenja u okolini ravnotežne tačke pojavljuju ili nestaju promenom vrednosti parametara modela.



**Slika 19:** Logistička jednačina sa kašnjenjem za  $r = 1$  (plavo),  $r = 1.5$  (žuto) i  $r = 2$  (narandžasto)

## 5.2 Logistička jednačina sa distribuiranim kašnjenjem

U Hutchinsovoj jednačini ograničeni rast populacije zavisi od veličine populacije u nekom fiksiranom trenutku u prošlosti  $t - T$ . U realnijim modelima efekat kašnjenja bi trebalo biti prosečan u odnosu na prošle veličine populacije. Što nas dovodi do jednačine sa distribuiranim neprekidnim kašnjenjem. Prvi koji je uveo logističku jednačinu sa distribuiranim kašnjenjem je bio Voltera (1934). Radeći eksperimente na laboratorijskim populacijama nekih malih vrsta organizama kojima se generacije brzo smenjuju Voltera je pokušao da primeni logistički model. Međutim ovi eksperimenti su često bili neuspešni jer je populacija na kraju izumirala i nije dostizala stabilno stanje. Jedan od uzroka je bio zagadivanje zatvorenog okruženja otpadnim proizvodima iz mrtvih organizama. Tada je Voltera uveo termin distribuiranog kašnjenja kako bi ispitivao kumulativni efekat stope smrtnosti populacije u zavisnosti od populacije u svakom trenutku od početka ekperimenta. Model integralno diferencijalnih jednačina izgleda ovako:

$$\frac{dP}{dt} = rP(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t G(t-s)P(s)dP \right) \quad (5.2.1)$$

Gde je  $G(t)$  faktor koji govori koliko treba naglasiti veličinu populacije u prošlosti kako bi se odredio sadašnji efekat na raspoloživost resursa.  $G(t)$  se naziva još i jezgro kašnjenja (delay kernel). Faktor  $G(t)$  teži nuli za velike negativne i pozitivne  $t$  i ima maksimum za neko reprezentativno  $T$ . Obično je normalizovan, odnosno:

$$\int_0^\infty G(u)du = 1$$

Ovim osiguravamo da ravnotežne tačke koje smo imali kod logističke jednačine budu i ravnotežne tačke jednačine (5.2.1). Za  $G(t)$  možemo reći da je aproksimacija Dirakove funkcije  $\delta(T - t)$ :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \delta(T - s)f(s)ds = f(T)$$

Tada se jednačina (5.2.1) redukuje:

$$\frac{dP}{dt} = rP(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t \delta(t - T - s)P(s)dP \right) = rP(t) \left( 1 - \frac{P(t - T)}{K} \right)$$

Prosečno kašnjenje je definisano sa:

$$\tau = \int_0^\infty uG(u)du$$

Sledi da ako je  $G(u) = \delta(u - T)$  onda je  $\tau = T$  diskretno kašnjenje.

Dalje, ispitujemo stabilnost ovakvog sistema (5.2.1) uz početni uslov:

$$P(\theta) = P_0(\theta) > 0, \quad \theta \in (-\infty, 0] \quad (5.2.2)$$

Ovde je  $P_0(\theta)$  neprekidna na intervalu  $(-\infty, 0]$ .

**Definicija 5.3:** Ravnotežna tačka  $P^*$  jednačine (5.2.1) je stabilna ako za svako  $\varepsilon > 0$  postoji  $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$  tako da za sva rešenja  $P(t)$  jednačine sa početnom uslovom (5.2.2) važi  $|P(t) - P^*| < \varepsilon$  za sve  $t \geq 0$  čim je  $|P_0(t) - P^*| \leq \delta$  za  $t \in (-\infty, 0]$ .

**Definicija 5.4:** Ravnotežna tačka  $P^*$  jednačine (5.2.1) je asimptotski stabilna ako je stabilna u smislu **Definicije 5.3** i ako postoji  $\delta_0 > 0$  takvo da  $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = P^*$  čim je  $|P_0(t) - P^*| \leq \delta_0$  na  $(-\infty, 0]$ .

Kao što smo već rekli, ravnotežne tačke su iste kao kod jednačine logističkog rasta,  $P = 0$  i  $P = K$ , međutim nas zanima i samo ćemo ispitivati stabilnost  $P = K$ .

Ako posmatramo jednačinu (5.2.1) stabilnost ravnotežne tačke  $P = K$  ispitujemo tako što prvo uvedemo  $p = P - K$

$$\frac{dp}{dt} = rP(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t G(t - T - s)P(s)dP \right)$$

$$\frac{dp}{dt} = -r \left( \int_{-\infty}^t G(t-s)p(s)ds + p(t) \int_{-\infty}^t G(t-s)p(s)ds \right) \quad (5.2.3)$$

Linearizacijom jednačine oko  $P = K$  dobijamo:

$$\frac{dp}{dt} = -r \int_{-\infty}^t G(t-s)p(s)ds$$

Karakteristična jednačina je oblika:

$$\lambda + r \int_0^\infty G(s)e^{-\lambda s}ds = 0 \quad (5.2.4)$$

Ako svi karakteristični korenji ove jednačine imaju negativne realne delove onda je rešenje  $p = 0$  linearizacije (5.2.3) odnosno ravnoteža  $P = K$  jednačine (5.2.1) asimptotski stabilna.

**Teorema 5.2:** Ako je

$$\int_0^\infty sG(s)ds < \frac{1}{r}$$

onda je ravnotežna tačka  $P = K$  jednačine (5.2.1) asimptotski stabilna.

**Dokaz:** Označićemo levu stranu jednačine (5.2.4) kao funkciju od  $\lambda$  i tražićemo njene nule:

$$g(\lambda) = \lambda + r \int_0^\infty G(s)e^{-\lambda s}ds$$

Na ovako definisani funkciu možemo primeniti princip argumenata duž konture  $\Gamma = \Gamma(a, \xi)$  koja predstavlja granicu regije:

$$\{\lambda | \xi \leq \operatorname{Re}\lambda \leq a, -a \leq \operatorname{Im}\lambda \leq a, 0 < \xi < a\}$$

Nule  $g(\lambda)$  su izolovane pa se mogu izabrati  $a$  i  $\xi$  takvi da nijedna nula  $g(\lambda)$  ne leži na  $\Gamma$ . Princip argumenata kaže da je broj nula funkcije  $g(\lambda)$  koje se nalaze unutar oblasti sa granicom  $\Gamma$  jednak onom broju obilazaka  $g(\lambda)$  oko početne tačke dok se  $\lambda$  kreće po konturi  $\Gamma$ . Dakle, dovoljno je pokazati da za sve male  $\xi > 0$  i sve velike  $a > r$ ,  $g(\lambda)$  ne okružuje 0 dok se  $\lambda$  kreće po konturi  $\Gamma$ .

Duž dela konture  $\Gamma$  datog sa  $\lambda = a + iv$ ,  $-a \leq \mu \leq a$ , imamo

$$g(a + iv) = a + iv + r \int_0^\infty G(s)e^{-(a+iv)s}ds$$

S obzirom da je  $a > 0$ :

$$\left| \int_0^\infty G(s)e^{-(a+iv)s}ds \right| \leq \int_0^\infty G(s)ds = 1$$

Zbog  $a > r$  možemo zaključiti da svaka realna vrednost pretpostavljena sa  $g(\lambda)$  duž ovog segmenta mora biti pozitivna. Duž segmenta konture  $\Gamma$  datog sa  $\lambda = \mu + ia$ ,  $\xi \leq \mu \leq a$  imamo:

$$g(\mu + ia) = \mu + ia + r \int_0^\infty G(s)e^{-(\mu+ia)s} ds$$

Sličan argument pokazuje da nijedna realna vrednost nije prepostavljena sa  $g(\lambda)$  duž ovog segmenta. Imaginarni delo  $g(\mu + ia)$  je ovde uvek pozitivan.

Posmatramo segment koji prati  $\lambda = \xi + iv$  povećavajući se od  $\xi - ia$  do  $\xi + ia$ . Pod prepostavkom da se  $Img(\xi + iv)$  monotono povećava sa povećanjem  $v$ :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dv} Img(\xi + iv) &= \frac{d}{dv} \left( v + r \int_0^\infty G(s)e^{-\xi s} \sin(vs) ds \right) = 1 + r \int_0^\infty G(s)e^{-\xi s} \sin(vs) ds \\ &\geq 1 - r \int_0^\infty G(s) ds > 0 \end{aligned}$$

Sledi da  $g(\lambda)$  prepostavlja samo jednu realnu vrednost duž poslednjeg segmenta konture  $\Gamma$ . Požto nijedna nula  $g(\lambda)$  ne leži na  $\Gamma$ , ta realna vrednost je nenula. Ako prepostavimo da je negativna  $g(\lambda)$  bi obišla  $\Gamma$  jednom oko početne tačke, predviđajući tačno jednu nulu  $\lambda_0$   $g(\lambda)$  unutar oblasti sa granicom  $\Gamma$ . Požto su  $\alpha$  i  $G$  realni, nule  $g(\lambda)$  nastaju u konjugovano kompleksnim parovima, forsirajući  $\lambda_0$  da bude realan. Što dovodi do kontradikcije, jer pozitivnost  $\alpha$  pokazuje da  $g(\lambda)$  nema realnih pozitivnih nula. Dakle realna vrednost poredpostavljena sa  $g(\lambda)$  duž poslednjeg segmenta mora biti pozitivna. Stoga  $g(\lambda)$  ne obilazi početnu tačku.  $\square$  (Literatura [19])

Za  $G(u)$  se obično uzima Gama distribucija:

$$G(u) = \frac{\alpha^n u^{n-1} e^{-\alpha u}}{(n-1)!}, \quad n = 1, 2, 3, \dots$$

U formuli je  $\alpha > 0$  konstanta,  $n$  ceo broj, i prosečno kašnjenje  $\tau = \frac{n}{\alpha}$ . Dva specijalna slučaja za  $G(u)$  koje nazivamo slabo jezgro kašnjenja (weak delay kernel) i jako jezgro kašnjenja (strong delay kernel):

$$\begin{aligned} G(u) &= \alpha e^{-\alpha u} && \text{za } n = 1 \\ G(u) &= \alpha^2 u e^{-\alpha u} && \text{za } n = 2 \end{aligned}$$

Slabo jezgro kvantitativno ukazuje da je maksimalni odgovor stope rasta posledica trenutne gustine naseljenosti dok prošla gustina naseljenosti ima eksponencijalno opadajući uticaj. S druge strane, snažno jezgro znači da je najveći uticaj na brzinu rasta u bilo kojem trenutku  $t$  posledica gustine naseljenosti u prošlom trenutku  $t - \tau$ .

### **Slabo jezgro (weak delay kernel)**

Posmatramo jednačinu:

$$\frac{dP}{dt} = rP(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t \alpha e^{-\alpha(t-s)} P(s) ds \right)$$

Karakterističnu jednačinu dobijamo iz (5.2.4):

$$\lambda + r \int_0^\infty \alpha e^{-(\lambda+\alpha)s} s ds = \lambda + \frac{\alpha r}{\lambda + \alpha} = 0$$

Sređivanjem dobijamo:

$$\lambda^2 + \alpha\lambda + \alpha r = 0$$

Karakteristični koren:

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 - 4\alpha r}}{2}$$

Realni delovi oba karakteristična korena su manji od nule iz čega sledi da je ravnotežna tačka lokalno asimptotski stabilna.

### **Jako jezgro (strong delay kernel)**

Posmatramo jednačinu:

$$\frac{dP}{dt} = rP(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t \alpha^2(t-s) e^{-\alpha(t-s)} P(t-s) ds \right)$$

Karakterističnu jednačinu dobijamo iz (5.2.4):

$$\lambda + r \int_0^\infty \alpha^2 s e^{-(\lambda+\alpha)s} s ds = \lambda + \frac{\alpha^2 r}{(\lambda + \alpha)^2} = 0$$

Sređivanjem dobijamo:

$$\lambda^3 + 2\alpha\lambda^2 + \alpha^2\lambda + r\alpha^2 = 0 \quad (5.2.5)$$

Ako prepostavimo da polinomni oblik ove jednačine izgleda:

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0 \quad (5.2.6)$$

Kriterijum Routh-Hurwitza nam daje da svi karakteristični koren jednačine (5.2.6) imaju negativne realne delove ako i samo ako važi  $a_1 > 0, a_3 > 0, a_1 a_2 - a_3 > 0$ . S obzirom da je u (5.2.5)  $a_1 = 2\alpha > 0, a_3 = r\alpha^2 > 0$ , prva dva uslova su uvek ispunjena. Treći uslov  $2\alpha^3 - r\alpha^2 > 0$ , sređivanjem dobijamo uslov stabilnosti:

$$\alpha > \frac{r}{2} \quad (5.2.7)$$

Uvodeći prosečno kašnjenje za jako jezgro  $\tau = \frac{2}{\alpha}$  u uslov stabilnosti (5.2.7), dobijamo  $\tau < \frac{4}{r}$  iz čega možemo izvesti zaključak da je za kratko odlaganje ravnotežna tačka  $P = K$  stabilna, dok je za duže odlaganje nestabilna.

**Teorema 5.3:** Pozitivna ravnotežna tačka  $P = K$  jednačine (3.2.1) je asimptotski stabilna ako je njeno prosečno kašnjenje  $\tau = \frac{2}{\alpha} < \frac{4}{r}$ , a nestabilna ako  $\tau > \frac{4}{\alpha}$ . Kada je  $\tau = \frac{4}{\alpha}$  imamo Hopf

bifurkaciju u ovoj tački i familiju periodičnih rešenja koja idu od  $P = K$ . Period bifurkacije rešenja je  $\frac{\pi}{\nu_0} = \frac{2\pi}{r}$ , periodična rešenja postoje za  $\tau > \frac{4}{\alpha}$  i orbitalno su stabilna.

## 6. Stohastički modeli populacije

---

### 6.1 Motivacija i teorijska osnova

Do sada smo u radu koristili obične diferencijalne jednačine za opisivanje dinamike populacije, naši modeli su bili oblika:

$$\frac{dP(t)}{dt} = f(P), \quad P(t_0) = P_0$$

Možemo napisati i u sledećem obliku:

$$dP(t) = f(P)dt, \quad P(t_0) = P_0$$

Ili u integralnom obliku:

$$P(t) = P_0 + \int_{t_0}^t f(P(s))ds$$

Najprostiji oblik modela sa kojim smo počeli učenje bio je Maltusov model sa stopom rasta  $r$ . Obično je stopa rasta populacije predstavljala deterministički parametar, međutim zbog grešaka u merenju prilikom korišćenja modela, promenljivosti populacije i drugih faktora koji unose neizvesnost u model, možemo posmatrati stopu rasta kao slučanju promenljivu:

$$r(t) = r_0(t) + h(t)\xi(t, \omega) \quad (6.1.1)$$

Ovde  $r_0(t)$  predstavlja očekivanu vrednost ili srednju vrednost, a  $\xi(t, \omega)$  beli šum procesa. Ako definišemo  $dW(t, \omega) = \xi(t, \omega)dt$  gde je  $dW(t, \omega)$  diferencijalni oblik Braunovog kretanja, dobijamo opšti oblik stohastičke diferencijalne jednačine za predstavljanje modela populacije:

$$dP(t, \omega) = f(P(t, \omega), t) + g(P(t, \omega), t)dW(t, \omega) \quad (6.1.2)$$

gde je  $\omega \in \Omega$  (skup svih elementarnih događaja) i  $P = P(t, \omega)$  stohastički proces. Početni uslov ove jednačine je dat u sledećem obliku:

$$P(0, \omega) = P_0$$

Integralni oblik ovog problema:

$$P(t, \omega) = P_0 + \int_0^t f(P(s, \omega), s)ds + \int_0^t g(P(s, \omega), s)dW(s, \omega) \quad (6.1.3)$$

Uvešemo osnovnu teoriju potrebnu za razumevanje stohastičkih diferencijalnih jednačina pod pretpostavkom da čitalac ima osnovno razumevanje teorije verovatnoće i stohastičke analize.

**Definicija 6.1:** Stohastički proces u oznaci  $\{X(t, \omega)\}_{t \in I}$  ili  $X_t$  je familija slučajnih promenljivih definisanih na istom prostoru verovatnoće  $(\Omega, \mathcal{U}, \mathcal{P})$ . Gde skup  $I$  nazivamo parametarskim skupom,  $\omega \in \Omega$ , a realni prostor  $R^d (X: \Omega \rightarrow R^d)$  je skup stanja procesa.

Ako fiksiramo trenutak  $t \in [t_0, T]$  stohastički proces postaje jedna slučajna promenljiva, dok ako fiksiramo  $\omega \in \Omega$  dobijamo realnu funkciju na intervalu  $[t_0, T]$  koju nazivamo trajektorija ili realizacija stohastičkog procesa.

Braunovo kretanje jedan od važnijih termina u stohastičkoj analizi. Ime je dobijeno po škotskom botaničaru Robertu Braunu koji je 1827. posmatrao nepravilno kretanje čestica polena u kapi vode. Precizna matematička formulacija je data tek kasnije od strane Noberta Vinera 1920. zato se često naziva Vinerov proces.

**Definicija 6.2:** Realni stohastički proces  $W(t, \omega)$  se naziva Braunovo kretanje ili Vinerov proces ako su ispunjeni sledeći uslovi:

1.  $W_0 = 0$
2.  $W_t - W_s \sim \mathcal{N}(0, t - s)$ , za sve  $t > s \geq 0$
3.  $\forall 0 < t_1 < \dots < t_n$  slučajne promenljive  $W_{t_1}, W_{t_2} - W_{t_1}, \dots, W_{t_n} - W_{t_{n-1}}$  su nezavisne.

Beli šum u oznaci  $\xi(t, \omega)$  je uopšteni stohastički proces koji predstavlja izvod Braunovog kretanja:

$$\xi(t, \omega) = \frac{dW(t, \omega)}{dt}$$

Ili u integralnom obliku:

$$W(t, \omega) = \int_0^t \xi(s, \omega) ds$$

U modelu (6.1.3) nailazimo na stohastički integral, 1942. godine Kijoši Ito je dao koncept stohastičkih integrala i kreirao teoriju stohastičkih diferencijalnih jednačina.

**Definicija 6.4:** Proces  $g \in \mathbb{L}^2(0, T)$  se naziva stepenasti proces ako postoji particija  $0 = t_0 < t_1 < \dots < t_m = T$  tako da  $g_t \equiv g_k$  za  $t_k \leq t \leq t_{k+1}$ ,  $k \in \{0, 1, \dots, m-1\}$ .

**Definicija 6.3:** Neka je  $g \in \mathbb{L}^2(0, T)$  stepenasti proces. Ilov stohastički integral od  $g$  na intervalu  $[0, T]$  je dat sa:

$$\int_0^T g dW := \sum_{k=0}^{m-1} g_k (W_{t_{k+1}} - W_{t_k})$$

**Teorema 6.1 (Itova formula):** Neka  $X_t$  realan stohastički proces koji zadovoljava:

$$X_t = X_{t_0} + \int_{t_0}^t F dt + \int_{t_0}^t G dW$$

za neke  $F \in \mathbb{L}^1(0, T)$ ,  $G \in \mathbb{L}^2(0, T)$  i za sve  $0 \leq t_0 \leq t \leq T$ , odnosno koji ima stohastički diferencijal

$$dX = F dt + G dW.$$

Prepostavimo da je funkcija  $u: \mathbb{R} \times [0, T] \rightarrow \mathbb{R}$  neprekidna i da postoje neprekidni parcijalni izvodi  $\frac{\partial u}{\partial t}, \frac{\partial u}{\partial x}, \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ . Neka je

$$Y_t := u(X_t, t).$$

Tada proces  $Y$  ima stohastički diferencijal dat sa:

$$dY = \frac{\partial u}{\partial t} dt + \frac{\partial u}{\partial x} dX + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} G^2 dt = \left( \frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial x} F + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} G^2 \right) dt + \frac{\partial u}{\partial x} G dW \quad (6.1.4)$$

Za svako  $0 \leq t_0 \leq t \leq T$

$$\begin{aligned} Y_t - Y_{t_0} &= u(X_t, t) - u(X_{t_0}, t_0) \\ &= \int_{t_0}^t \left( \frac{\partial u}{\partial t}(X, s) + \frac{\partial u}{\partial x}(X, s)F + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(X, s)G^2 \right) ds + \int_{t_0}^t \frac{\partial u}{\partial x}(X, s)G dW \end{aligned}$$

**Definicija 6.4:** Jednačinu oblika

$$dX_t = f(t, X_t)dt + g(t, X_t)dW_t$$

nazivamo stohastičkom diferencijalnom jednačinom, a

$$X_{t_0} = X_0, t_0 \leq t \leq T < \infty$$

predstavlja početnu vrednost ove jednačine.

**Definicija 6.5:** Stohastički proces  $X(t, \omega)$  je rešenje stohastičke diferencijalne jednačine ako ima sledeće osobine:

1.  $X(t, \omega)$  je  $\mathcal{F}_t$ -merljiv za svako  $t \in [t_0, T]$ , odnosno  $X(t, \omega)$  je neanticipirajući proces
2. Funkcije  $f(t, X_t)$  i  $g(t, X_t)$  su neanticipirajuće i sa verovatnoćom 1 zadovoljavaju uslove

$$\int_{t_0}^T |f(s, X_s)| ds < \infty \quad \text{i} \quad \int_{t_0}^T |g(s, X_s)|^2 ds < \infty$$

3.  $X_t = X_0 + \int_{t_0}^t f(s, X_s) ds + \int_{t_0}^t g(s, X_s) dW_s$  za svako  $t \in [t_0, T]$

U determinističkim modelima ishod modela je u potpunosti određen vrednostima parametara i početnim vrednostima, dok u stohastičkim modelima zbog uključene neizvesnosti isti skup vrednosti parametara i početni uslovi mogu dovesti do razičitih ishoda. Dalje navodimo

stohastičke oblike Maltusovog i Verhlustovog modela i uz pomoć grafika oslikavamo razlike između njih i njihovih determinističkih ekvivalenta.

## 6.2 Matlusov model u stohastičkom obliku

Maltusov model čiji deterministički oblik je ranije uveden u poglavlju 2.2.2 u obliku obične diferencijalne jednačine možemo zapisati u obliku stohastičke diferencijalne jednačine tako što ćemo prepostaviti da stopa rasta populacije  $P(t, \omega)$  ima deterministički i stohastički (slučajni) deo, dobijamo:

$$dP(t, \omega) = rP(t, \omega)dt + hP(t, \omega)dW(t, \omega) \quad (6.2.5)$$

Dakle, u formuli (6.1.2) funkcija  $f(P, t) = rP(t, \omega)$  i  $g(P, t) = hP(t, \omega)$ . Možemo iskoristiti Itovu formulu (6.1.4)

$$du = \left( \frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial x} f + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} g^2 \right) dt + \frac{\partial u}{\partial x} g dW$$

Možemo uzeti za  $u(P, t) = \ln(P)$ :

$$\begin{aligned} d(\ln(P(t, \omega))) &= \left( rP(t, \omega) \frac{1}{P(t, \omega)} + \frac{1}{2} h^2 P(t, \omega)^2 \left( -\frac{1}{P(t, \omega)^2} \right) \right) dt + hP(t, \omega) \frac{1}{P(t, \omega)} dW \\ &= \left( r - \frac{h^2}{2} \right) dt + h dW(t, \omega) \end{aligned} \quad (6.2.6)$$

Ako integralimo (6.2.6) od 0 do  $t$  dobijamo:

$$\ln \left( \frac{P(t, \omega)}{P(0, \omega)} \right) = \left( r - \frac{h^2}{2} \right) t + h W(t, \omega)$$

Dobijamo rešenje stohastičkog Maltusovog modela sa početnim uslovom  $P(0, \omega) = P_0$ :

$$P(t, \omega) = P_0 e^{\left( \left( r - \frac{h^2}{2} \right) t + h W(t, \omega) \right)}.$$

Ako uzmemo integralni oblik jednačine (6.2.5) i izračunamo očekivanje:

$$E(P(t, \omega)) = E \left( \int_0^t rP(s, \omega) ds \right) + E \left( \int_0^t hP(s, \omega) dW(s, \omega) \right)$$

Znamo da je:

$$E \left( \int_a^b f dW(t, \omega) \right) = 0$$

Dobijamo:

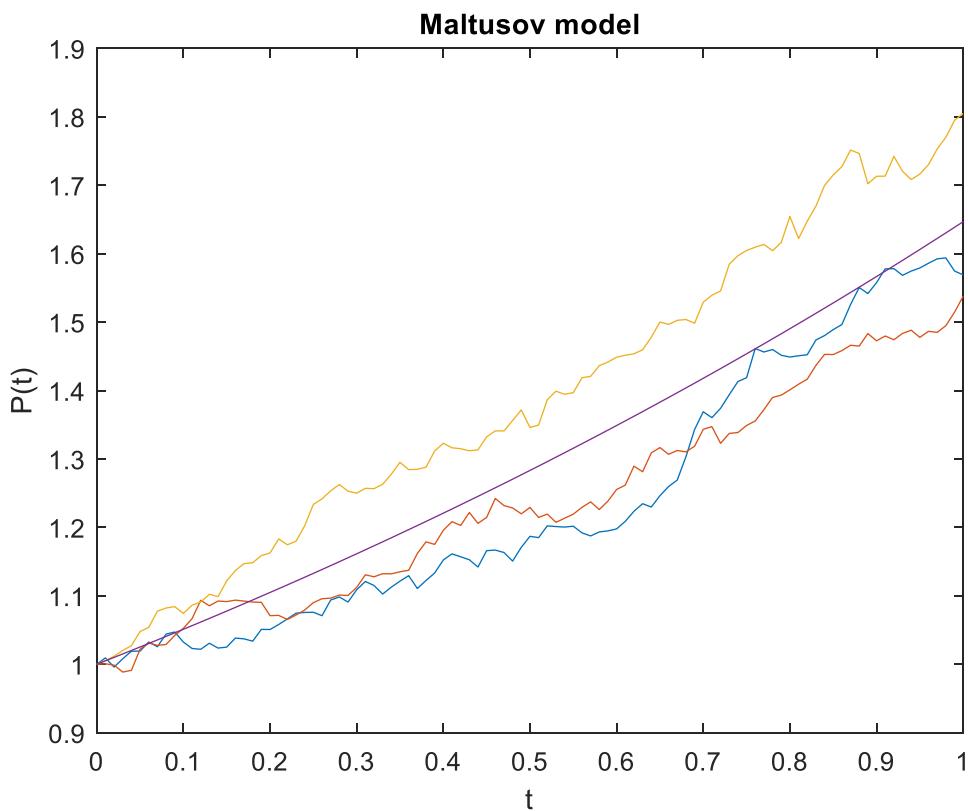
$$E(P(t, \omega)) = r \int_0^t E(P(s, \omega)) ds$$

$$\frac{E(P(t, \omega))}{dt} = rE(P(t, \omega))$$

Čije je rešenje

$$E(P(t, \omega)) = P_0 e^{rt}$$

Što je i rešenje determinističkog oblika Maltusovog rešenja.



**Slika 20:** Slučajni hod stohastičkog Maltusovog modela upoređen sa trajektorijom determinističkog Maltusovog modela (ljubičasta)

### 6.3 Verhulstov model u stohastičkom obliku

Ima više načina da predstavimo logističku jednačinu iz poglavlja 2.3 u obliku stohastičkog modela, a najjednostavnije jeste ako prepostavimo da je šum proporcionalan veličini populacije:

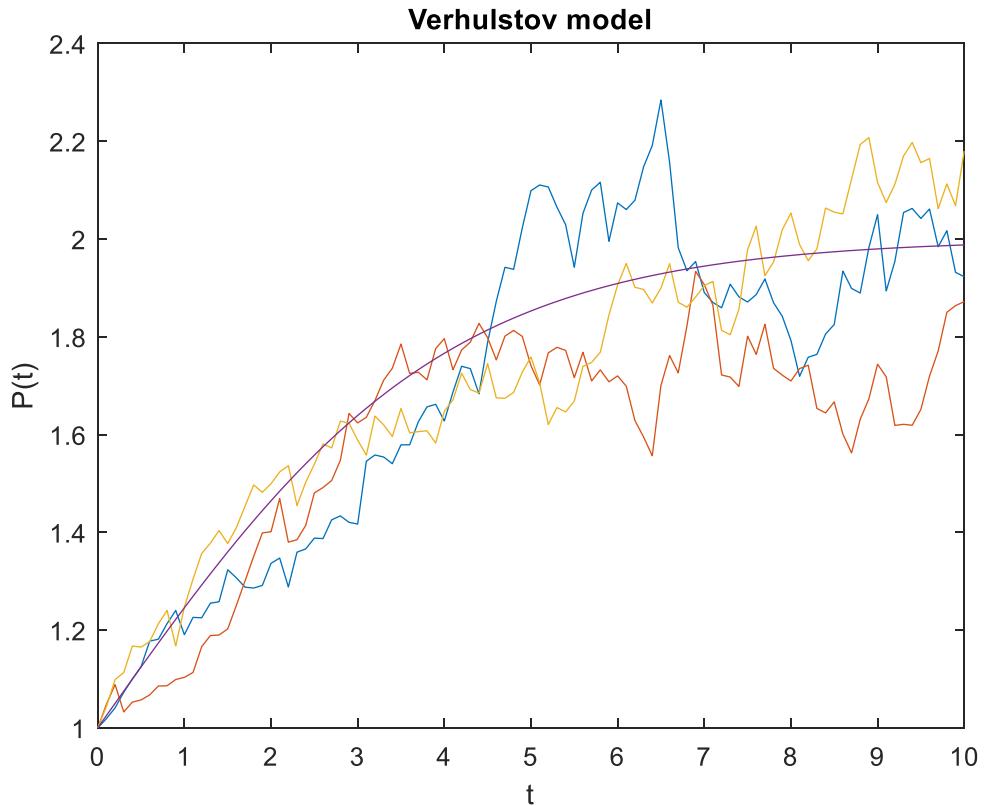
$$dP(t, \omega) = rP(t, \omega) \left(1 - \frac{P(t, \omega)}{K}\right) dt + hP(t, \omega) dW(t, \omega)$$

$$P(0, \omega) = P_0$$

Rešenje ovog modela je:

$$P(t, \omega) = \frac{e^{\left(\left(r - \frac{h^2}{2}\right)t + hW(t, \omega)\right)}}{\frac{1}{P_0} + \frac{r}{K} \int_0^t e^{\left(\left(r - \frac{h^2}{2}\right)s + hW(s, \omega)\right)} ds}.$$

Više o ovom modelu i kako se dolazi do navedenog rešenja može se pročitati u literaturi [25] i [26].



**Slika 21:** Slučajni hod stohastičkog Verhulstovog modela upoređen sa trajektorijom determinističkog Verhulstovog modela (ljubičasta)

## 7. Zaključak

---

“Svaki model je pogrešan, ali neki su korisni.”<sup>2</sup>

Zadatak modelara jeste da svojim modelom odgovori na dobro postavljeno pitanje. Ponekad i najjednostavniji model može biti u tome efikasan i koristan. Na veličinu populacije u prirodi utiče mnoštvo različitih faktora, dok matematički modeli moraju biti mogući za analizu i s tim u vezi mogu uključiti samo određene parametre. Matematički modeli za vrlo složene pojave se fokusiraju na nekoliko ključnih varijabli, dok efekte preostalih smatraju ili nevažnim ili malim uznemirenostima jednostavnijeg modela. U ovom radu smo predstavili neke modele dinamike populacije. Ceo tok rada smo se trudili da se približimo što realističnjem modelu, i da ispratimo hronološki tok nastajanja svakog od modela. Od modela jedne populacije, preko opisivanja odnosa dve i više populacija, modela sa žetvom i kašnjenjem do stohastičkih modela. Kao što se moglo videti akcenat rada jesu bili deterministički modeli, sa kratkom motivacijom i uvodom u stohastičke modele kao idejom za nastavak istraživanja. Za one koji žele više da pročitaju o pomenutim temama preporučujem navedenu literaturu.

---

<sup>2</sup> George E. P. Box (1919-2013) – britanski statističar

## Literatura

---

- [1] Fred Brauer, Carlos Castillo-Chavez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer-Verlag New York (2012)
- [2] Leah Edelstein-Keshet, *Mathematical models in biology*, Society for Industrial and Applied Mathematics (2005)
- [3] Miklós Farkas, *Dynamical models in biology*, Academic Press (2001)
- [4] James D. Murray, *Mathematical Biology 1 An Introduction*, Springer (2007)
- [5] André M. de Roos, *Modeling Population Dynamics*, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics Population Biology Section, University of Amsterdam (2014)
- [6] Linda J.S. Allen, *An Introduction to Mathematical Biology*, Pearson (2006)
- [7] Alfio Quarteroni, Fausto Saleri, Paola Gervasio, *Scientific Computing with MATLAB and Octave*, Fourth Edition, Springer (2014)
- [8] William E. Boyce, Richard C. DiPrima, *Elementary Differential Equations and Boundary Value Problems*, Wiley (2012)
- [9] J.M. Cushing, *Integrodifferential Equations and Delay models in Population Dynamics*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York (1977)
- [10] Nicolas Bacaër, *A Short History of Mathematical Population Dynamics*, Springer (2011)
- [11] Rob J. de Boer, *Modeling Population Dynamics: a Graphical Approach*, Utrecht University (2018)
- [12] Elizabeth S. Allman, John A. Rhodes, *Mathematical Models in Biology An Introduction*, Cambridge University Press (2003)
- [13] Nicholas F. Britton, *Essential Mathematical Biology*, Springer (2004)
- [14] Gerda de Vries, Thomas Hillen, Mark Lewis, Johannes Muller, Birgitt Schonfisch, *A Course in Mathematical Biology Quantitative Modeling with Mathematical and Computational Methods*, Siam, Society od Industrial and Applied Mathematics (2006)
- [15] Benaïm Michel, Mazza Christian, *Stochastic Dynamics for Systems Biology*-CRC Press (2014)
- [16] Brian Ingalls, *Mathematical Modelling in Systems Biology: An Introduction*, Applied Mathematics University of Waterloo (2012)
- [17] O. Arino, M.L. Hbid, E. Ait Dads, *Delay Differential Equations and Applications*, Springer (2002)
- [18] Dang Vu Giang, Yongwimon Lenbury, Thomas I. Seidman, *Delay effect in models of population growth*, Elsevier Inc (2004)
- [19] Shigui Ruan, *Delay differential equations in single species dynamics*, Department of Mathematics University of Miami
- [20] O. Arino, *Delay Differential Equations and Applications*, Springer Berlin (2006)

- [21] Stormy Attaway, *Matlab: A Practical Introduction to Programming and Problem Solving*, Elsevier (2009)
- [22] Dragoslav S. Mitrinović, *Predavanja o diferencijalnim jednačinama*, GK Beograd (1989)
- [23] Radoje Šćepanović, *Obične diferencijalne jednačine*, "Univerzitetska riječ" Nikšić (1992)
- [24] Vojislav Marić, Mirko Budinčević, *Diferencijalne i diferencne jednačine*, Novi Sad (2005)
- [25] David F. Anderson, *Introduction to Stochastic Processes with Applications in the Biosciences*, University of Wisconsin at Madison (2011)
- [26] Linda J. S. Allen, *An Introduction to Stochastic Processes with Applications to Biology*, Texas Tech University, CRC Press (2010)

# Matlab kodovi

---

## Slika 1:

```
function [t,p] = Maltus()
tspan = [0 9];
p0 = 10;
[t,p] = ode45( @eksp ,tspan ,p0);
plot(t,p)
disp([t,p])

function dpdt = eksp (t,p)
r=2;
dpdt = r* p;
end

xlabel({'t'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P(t)'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Maltusov model');

end
```

## Slika 2:

```
[P,t]=meshgrid(0:0.1:1,0:0.1:1);
dt = 2*t;
dP=ones(size(dt));
quiver(P,t,dP,dt);

xlabel({'t'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P(t)'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Maltusov model');
```

## Slika 3:

```
function [t,p] = Verhulst()
tspan = [0 9];
p0 = 10;
[t,p] = ode45( @log ,tspan ,p0);
plot(t,p)
disp([t,p])

function dpdt = log (t,p)
r=2; K=100;
dpdt = r* p-(r*p^2). ./K;
end

xlabel({'t'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P(t)'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Verhulstov model');
end
```

#### Slika 4

```
[P,t]=meshgrid(0:1:11,0:1:11);
dt = 2*t-0.2*t.^2;
dP=ones(size(dt));
quiver(P,t,dP,dt);
xlabel({'t'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P(t)'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Vektorsko polje za Verhustov model');
```

#### Slika 5

```
function LotkaVolterna
time_range = [0,20];
P10 = 2;
P20 = 2;
pocetnev_w = [P10;P20];
[t_values,sol_values] = ode45(@(t,w) predprey(t,w),time_range,pocetnev_w);
plot(t_values,sol_values);
xlabel({'t'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P(t)'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Lotka-Voltera model');
legend('Plen','Predator','show','Location','NorthEast');

end
function dw_vectordt = predprey(t,w_vector)
P1 = w_vector(1);
P2 = w_vector(2);
alfa=1;
beta=1;
gama=1;
delta=1;
dP1dt = alfa*P1-beta*P1*P2;
dP2dt = -gama*P2+delta*P1*P2;
dw_vectordt = [dP1dt; dP2dt];
end
```

#### Slika 6

```
[P1, P2] = meshgrid(-0.5:0.3:4.5, -0.5:0.3:4.5);
dP1dt = P1 - P2 .* P1;
dP2dt = P1 .* P2 - P2;
quiver(P1,P2,dP1dt, dP2dt)
f = @(t,P) [P(1) - P(1)*P(2); P(1)*P(2) - P(2)];
hold on
for P0=0:0.6:4
[tt, Pp] = ode45(f,[0, 8], [P0/2, P0]);
plot(Pp(:,1), Pp(:,2))
end
hold off
xlabel({'P1'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P2'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Lotka-Voltera model');
```

### Slika 7

```
[P1, P2] = meshgrid(-0.5:0.3:7, -0.5:0.3:7);
alfa=1;
beta=1;
gama=1;
delta=1;
K=10;
dP1dt = alfa*P1.* (1-P1./K)-beta*P2 .*P1;
dP2dt = delta*P1 .* P2 - gama*P2;
quiver(P1,P2,dP1dt, dP2dt)
f = @(t,P) [alfa*P(1).* (1-P(1)/K) - beta*P(1).*P(2); delta*P(1).*P(2) -
gama*P(2)];
hold on
for P0=2:0.7:3
[tt, Pp] = ode45(f,[0, 100], [P0, P0]);
plot(Pp(:,1), Pp(:,2))
end

syms P1 P2 g1(P1) %crtta nulte izokline koje su prethodno izračunate
g1(P1)=1-P1/10;
fplot(g1,[-1,8], '--k');
hold on
x=1;
y=-1:0.001:8;
plot(x*ones(size(y)), y, '--k');

xlabel({'P1'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
ylabel({'P2'},'FontAngle','italic','FontName','Times New Roman');
title('Lotka-Voltera model');
```

### Slika 19

```
sol = dde23(@h,1,0.5,[0,40]);
plot(sol.x,sol.y)
grid on
title('Logisti?ka jedna?ina sa kašnjenjem')
xlabel('t')
ylabel('P')
set(gcf, 'PaperPosition', [0,0,4,3])
set(gcf, 'PaperSize', [4,3])

hold on

function v = h(t,P,T)
v = (1.5).*P.* (1-T);

end
```

### Slika 20

```
T=1;
r=1/2;
c=0.1;
k=100;
```

```

dt=T/k;
n=4;
for j=1:n

    if j==n
        c=0;
        end
        P(1)=1;
    for i =1:k

        P(i+1)=P(i)+r*P(i)*dt+c*P(i)*sqrt(dt)*randn;

    end
z=0:dt:T;
plot(z,P);

hold on
end
title('Maltusov model');
xlabel('t');
ylabel('P(t)');

```

### Slika 21

```

T=10;
r =1/2;
b=0.1;
k=100;
K=3;
dt=T/k;
n=4;
for j=1:n
    if j==n
        b=0;
    end
P(1)=1;
    for i=1:k
        P(i+1)=P(i)+r*P(i)*(1-P(i)/K)*dt+b*P(i)*sqrt(dt)*randn;
    end
z=0:dt:T;
plot(z,P);
hold on
end
title('Verhulstov model') ;
xlabel('t');
ylabel('P(t)');

```

## Lista grafika

---

<i>Slika 1: Maltusov model gde vidimo eksponencijalni rast populacije za <math>r = 2</math> .....</i>	<b>9</b>
<i>Slika 2: Vektorsko polje za Maltusov model .....</i>	<b>9</b>
<i>Slika 3: Verhulstov model za <math>P_0 = 1, K = 10, r = 2</math>.....</i>	<b>13</b>

<i>Slika 4: Vektorsko polje Verhulstove jednačine za <math>P_0 = 1, K = 10, r = 2</math></i> .....	14
<i>Slika 5: Lotka-Voltera model za <math>P_{10} = P_{20} = 2, \alpha = \beta = 1, \gamma = \delta = 1</math></i> .....	22
<i>Slika 6: Vektorsko polje za Lotka-Voltera model</i> .....	24
<i>Slika 7: Vektorsko polje za Lotka-Voltera sistem sa logaritamskim rastom za plensku populaciju, isprekidanim linijama su predstavljene nulte izokrine sistema, vidimo da se rešenja spirano približavaju ravnotežnoj tački</i> .....	27
<i>Slika 8: Model dve populacije u takmičenju, primer koegzistencije populacija <math>P_1</math> i <math>P_2</math>, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke</i> .....	30
<i>Slika 9: Model dve populacije u takmičenju, primer preživljavanja populacije <math>P_1</math> ili <math>P_2</math> u zavisnosti od početnih uslova, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke</i> .....	31
<i>Slika 10: Model dve populacije u takmičenju, primer preživljavanja populacije <math>P_1</math>, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke</i> .....	32
<i>Slika 11: Model dve populacije u takmičenju, primer preživljavanja populacije <math>P_2</math>, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke</i> .....	33
<i>Slika 12: Model dve populacije u odnosu fakultativne zavisnosti <math>r_1, r_2 &gt; 0</math>, imamo da je <math>\det A &gt; 0</math> i da je tačka koegzistencije ovde dve vrste stabilna, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke</i> .....	35
<i>Slika 13: Model dve populacije u odnosu fakultativne zavisnosti <math>r_1, r_2 &gt; 0</math>, imamo da je <math>\det A &lt; 0</math> i da tačka koegzistencije ovde dve vrste ne postoji, sve dobijene tačke ravnoteže su nestabilne</i> .....	36
<i>Slika 14: Model dve populacije u odnosu obavezne zavisnosti <math>r_1, r_2 &lt; 0</math>, imamo da je <math>\det A &gt; 0</math> i da tačka koegzistencije ovde dve vrste ne postoji, trivijalna ravnoteža je stabilna odnosno obe vrste izumiru</i> .....	37
<i>Slika 15: Model dve populacije u odnosu obavezne zavisnosti <math>r_1, r_2 &lt; 0</math>, imamo da je <math>\det A &lt; 0</math> i da je tačka koegzistenicije ovde dve vrste nestabilna, crvenom tačkom su označene stabilne, a crnom nestabilne tačke</i> .....	38
<i>Slika 16: Prikaz tačke bifurkacije</i> .....	43
<i>Slika 17: Model iz primera 4.1 bez žetve i sa žetvom</i> .....	50
<i>Slika 18: Model iz primera 4.2 bez žetve i sa žetvom</i> .....	51
<i>Slika 19: Logistička jednačina sa kašnjenjem za <math>r = 1</math> (plavo), <math>r = 1.5</math> (žuto) i <math>r = 2</math> (narandžasto)</i> .....	54
<i>Slika 20: Slučajni hod stohastičkog Maltusovog modela upoređen sa trajektorijom determinističkog Maltusovog modela (ljubičasta)</i> .....	63
<i>Slika 21: Slučajni hod stohastičkog Verhulstovog modela upoređen sa trajektorijom determinističkog Verhulstovog modela (ljubičasta)</i> .....	64

## Biografija

---

Zorana Vukojević je rođena 5. aprila 1991. godine u Zrenjaninu. Završila je Osnovnu školu "Slavko Rodić" u Lazarevu kao đak generacije i iste godine upisala "Zrenjaninsku gimnaziju" prirodno-matematički smer. Srednju školu je kao odličan učenik završila 2010. godine. Zbog velikog interesovanja i ljubavi prema matematici upisuje osnovne studije na Prirodno-matematičkom fakultetu u Novom Sadu, smer Primjenjena matematika. Osnovne studije završava 2014. godine i odmah upisuje master studije na Prirodno-matematičkom fakultetu u Novom Sadu, smer Primjenjena matematika, modul Matematika finansija. Zaključno sa oktobarskim rokom 2016. godine, položila je sve ispite predviđene planom i programom i stekla uslov za odbranu master rada. Tokom master studija radi u Osnovnoj školi "Ivo Lola Ribar" u Sutjesci.

**UNIVERZITET U NOVOM SADU  
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET  
DEPARTMAN ZA MATEMATIKU I INFORMATIKU**

Redni broj:

**RBR**

Identifikacioni broj:

**IBR**

Tip dokumentacije:

**TD**

Monografska dokumentacija

Tip zapisa:

**TZ**

Tekstualni štampani materijal

Vrsta rada:

**VR**

Master rad

Autor:

**AU**

Zorana Vukojević

Mentor:

**MN**

dr Dora Seleši

Naslov rada:

**NR**

Modeli dinamike populacije

Jezik publikacije:

**JP**

srpski (latinica)

Jezik izvoda:

**JI**

srpski/engleski

Zemlja publikovanja:

**ZP**

Republika Srbija

Uže geografsko područje:

**UGP**

Vojvodina

Godina:

**GO**

2019.

Izdavač: <b>IZ</b>	Autorski reprint
Mesto i adresa: <b>MA</b>	Univerzitet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet, Departman za matematiku i informatiku, Trg Dositeja Obradovića 4, Novi Sad
Fizički opis rada: <b>FO</b>	(7/ 73 / 26 / 0 / 0 / 21 /0) (br. pogl. / str. / lit. / tabela / slika /grafika / priloga)
Naučna oblast: <b>NO</b>	Matematika
Naučna disciplina: <b>ND</b>	Diferencijalne jednačine
Predmetne odrednice / Ključne reči: <b>PO/UDK</b>	Obične diferencijalne jednačine, Modeliranje u ekologiji, Maltusov model, Verhulstov model, Lotka-Voltera model, Modeli sa žetvom, Modeli sa kašnjenjem, Stohastičke diferencijalne jednačine
Čuva se: <b>ČU</b>	Biblioteka Departmana za matematiku i informatiku Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Novom Sadu, Trg Dositeja Obradovića 4, Novi Sad
Važna napomena: <b>VN</b>	nema
Izvod: <b>IZ</b>	U radu su opisani modeli dinamike populacije, pre svega deterministički modeli sa kratkim uvodom u stohastičke modele. Populacija predstavlja jedan dinamičan sistem jer doživljava stalne promene kako u prostoru tako i u vremenu, zato možemo govoriti o dinamici populacije. Analizirali smo modele jedne populacije, više populacija, modele sa žetvom, modele sa kašnjenjem i dali smo stohastički oblik Maltusovog i Verhulstovog modela.
Datum prihvatanja teme od strane Nastavnog Naučnog Veća: <b>DP</b>	29.08.2019.

Datum odbrane:

**DO**

\*\*2019.

Članovi komisije:

**KO**

Predsednik: dr Danijela Rajter-Ćirić, redovni profesor, Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad

Mentor: dr Dora Seleši, redovni profesor, Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad

Član: dr Ivana Vojnović, docent, Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad

**UNIVERSITY OF NOVI SAD  
FACULTY OF SCIENCES  
DEPARTMENT OF MATHEMATICS AND INFORMATICS**

Accession number:

**ANO**

Identification number:

**INO**

Document type:

**DT**

Monographic publication

Type of record:

**TR**

Textual printed material

Content code:

**CC**

Master Thesis

Author:

**AU**

Zorana Vukojević

Mentor:

**MN**

Dr Dora Seleši

Title:

**TI**

Population dynamics models

Language of text:

**LT**

Serbian (latin)

Language of abstract:

**LA**

Serbian/English

Country of publication:

**CP**

Republic of Serbia

Locality of publication:

**LP**

Vojvodina

Publication year:

**PY**

2019.

Publisher:	Author's reprint
<b>PU</b>	
Publication place:	Faculty of Sciences, Department for Mathematics and Informatics
<b>PP</b>	Trg Dositeja Obradovića 4, Novi Sad
Physical description:	(7 / 73 / 26 / 0 / 0 / 21 / 0 ) (chapter / pages / literature / tables / picture / graphs / appendix)
<b>PD</b>	
Scientific field:	Mathematics
<b>SF</b>	
Scientific discipline:	Differential equations
<b>SD</b>	
Subject / Key word:	Ordinary Differential equations, Modeling in ecology, Maltus model, Verhulst model, Lotka-Voltera model, Models with harvest, Models with delay, Stochastic differential equations
<b>SKW/UC</b>	
Holding:	Library of the Department for Mathematics and Informatics, Faculty of Sciences, Trg Dositeja Obradovića 4, Novi Sad
<b>HD</b>	
Note:	none
<b>N</b>	
Abstract:	This paper describes population dynamics models, primarily deterministic models with a brief introduction to stochastic models. The population is a dynamic system because it experiences constant changes both in space and in time, so we can talk about population dynamics. We analyzed single population models, multiple population models, harvest models, delayed models and gave a stochastic form for the Maltus and Verhulst models.
<b>AB</b>	
Accepted by the Faculty Board on:	29.08.2019.
<b>ASB</b>	

Defended on:  
**DE**

\*\*2019.

Thesis Defense Board:  
**DB**

President: Danijela Rajter-Ćirić Ph.D., Full professor, Faculty of Sciences, University of Novi Sad

Mentor: Dora Seleši Ph.D., Full professor, Faculty of Sciences, University of Novi Sad

Member: Ivana Vojnović Ph.D., Assistant professor, Faculty of Sciences, University of Novi Sad