



Tit Turnšek

Populacijska dinamika

Novo mesto, 2024

Populacijska dinamika

Dr. Tit Turnšek

Recenzenta:

Prof. dr. Andrej Blejec

Zasl. prof. ddr. Janez Usenik

Založila: Fakulteta za organizacijske študije v Novem mestu

Copyright © 2024 po delih in v celoti avtor in Fakulteta za organizacijske študije v Novem mestu, Novo mesto.

Vse pravice pridržane. Nobenega dela tega gradiva ni dovoljeno kopirati ali reproducirati v kakršnikoli obliki, vključujoč (ne, da bi bilo omejeno na) fotokopiranje, skeniranje, snemanje, prepisovanje brez pisnega dovoljenja avtorja ali druge fizične ali pravne osebe, na katero bi avtor prenesel materialne avtorske pravice.

Naklada: 150 izv.

Tisk: Primus digitalni tisk

CIP - Kataložni zapis o publikaciji

Narodna in univerzitetna knjižnica, Ljubljana

519.87:574.3

TURNŠEK, Tit

Populacijska dinamika / Tit Turnšek. - Novo mesto : Fakulteta za organizacijske študije, 2024

ISBN 978-961-6974-82-0

COBISS.SI-ID 167705603

Kazalo vsebine

1	UVOD	13
2	DINAMIKA ENE POPULACIJE	17
2.1	Uvod	17
2.2	Zvezni populacijski modeli	18
2.2.1	Model eksponentne rasti	18
2.2.2	Malthusov model rasti	20
2.2.3	Logistična rast	22
2.2.4	Logistična rast z žetvijo	31
2.2.5	Smrekov zavijač	35
2.3	Diskretni populacijski modeli	42
2.3.1	Diskreten Malthusov model	45
2.3.2	Od velikosti populacije odvisna stopnja rasti	47
2.3.3	Diskreten logističen model	49
2.3.4	Beverton-Holtov model	55
2.3.5	Hassellov model	58
2.3.6	Rickerjev model	61
2.3.7	Grafična analiza stabilnosti	66
2.4	Modeli strukturirane populacije	70
2.4.1	Lesliejev model	70
2.4.2	Nivo-tok model starostno strukturirane populacije	78
3	INTERAKCIJE MED ORGANIZMI	125
4	PLENILEC PLEN MODELI	129
4.1	Uvod	129
4.2	Klasični Lotka-Volterra model	129
4.3	Funkcionalni odziv	135
4.3.1	Funkcionalni odziv tip I	136
4.3.2	Funkcionalni odziv tip II	137
4.3.3	Rosenzweig-MacArthurjev funkcionalni odziv	140
4.3.4	Beddington-DeAngelisov funkcionalni odziv	141
4.3.5	Crowley-Martinov funkcionalni odziv	141

4.3.6	Funkcionalni odziv tip III	142
4.4	Numerični odziv	143
4.4.1	Leslie-Gowerjev numerični odziv	145
4.5	Posplošen Lotka-Volterra model	145
4.6	Plenilec-plen model z Beddington-DeAngelisovim odzivom	146
4.7	Plenilec-plen model z Rosenzweig-MacArthurjevim odzivom	152
4.8	Plenilec-plen model zaključek	161
5	GOSTITELJ - PARAZITOID MODELI	181
5.1	Uvod	181
5.2	Thompsonov model	182
5.3	Splošen gostitelj-parazitoid model	185
5.4	Nicholson-Baileyjev model	186
5.5	Analitična metoda ugotavljanja stabilnosti ravnotežnih točk	198
5.6	Hassell-Varleyev model	200
5.7	Gostitelj- parazitoid model zaključek	208
6	MODELI ŠIRJENJA OKUŽB	227
6.1	Uvod	227
6.2	Pristop k modeliranju okužb	227
6.3	SI model	229
6.4	SIS model	230
6.5	SIR model 1	232
6.6	SIR model 2	235
6.7	Model širjenja kuge	237
	REFERENCE	250
	STVARNO – IMENSKO KAZALO	253

Recenzija prof. dr. Andreja Blejca

V delu avtor obravnava različne matematične modele dinamike bioloških populacij, ki so lahko, »prvenstveno osnova za razumevanje biološke zaščite rastlin pa tudi za uporabo na drugih področjih biologije in ekologije«.

V kratkem uvodnem poglavju razloži namen dela in bralca seznani z osnovnim pogledom na matematične modele, še posebej na modele dinamike populacij. Napove tudi uporabo računalniške programske opreme s področja sistemske dinamike: prosto dostopno aplikacijo Vensim in prav tako prosto dostopen programski paket Maxima.

Najobsežnejše je drugo poglavje z naslovom »Dinamika ene populacije«. Ti modeli so osnova za kompleksnejše modele, ki so obravnavani v nadaljevanju. V tem poglavju se bralec tudi seznani z osnovnimi koraki izgradnje modelov. Predstavljeni so tako zvezni kot tudi diskretni modeli. Modeli so sistematično predstavljeni od preproste rasti populacij ter Malthusovega modela do osnovne logistične rasti z dodatnimi specifičnimi elementi, ki vplivajo na omejitve rasti, npr. od velikosti populacije odvisno stopnjo rasti. Pri izgradnji modelov je pojasnjen vsebinski pomen parametrov, kar omogoča razumevanje rezultatov simulacij pri različnih pogojih z aplikacijo Vensim. Avtor navaja tudi rezultate uporabe na konkretnih problemih, ki se lahko nanašajo na biološko zaščito rastlin oziroma dinamiko bioloških populacij. V drugem delu tega poglavja predstavi splošne pojme diskretnih modelov, ki jih uporabi za diskreten Malthusov in logističen model ter kompleksnejša različice. Uporabnost teh modelov je podprta z rezultati uporabe modelov iz literature. V tretjem delu obravnava Modele strukturiranih populacij, npr. Lesliejev model z različicami. V tem poglavju pri vsakem modelu predstavi podroben potek analize modela npr. iskanje točk ravnotežja in analizo stabilnosti teh točk, analizo bifurkacijskega diagrama

za iskanje kvalitativno kritičnih vrednosti parametrov modela. Vse to uporablja tudi pri modelih v naslednjih poglavjih. Vsi modeli so predstavljeni v analitični obliki diferencialnih ali diferenčnih enačb kot tudi v grafični obliki (t.i. nivo-tok model), ki bralcu omogoča pregleden pogled na model in njegove parametre. Poglavju je dodanih več dodatkov, v katerem so za vsak model navedene dodatne podrobnosti, formulacija v Vensim sintaksi ali še kaka bolj tehnična posebnost (npr. v sintaksi Maxima). Detajli iz dodatkov so bili uporabljeni za simulacije v osnovnem besedilu in pripravo ilustracij ter grafov. Za to in vsa druga poglavja velja, da so poglavja sama berljiva tudi za manj veččega bralca, dodatki pa so namenjeni naprednejšim bralcem.

Tretje poglavje z naslovom »Interakcije med organizmi« uvede pojme medsebojnega delovanja organizmov, ki so obravnavani v naslednjih poglavjih.

Četrto poglavje je posvečeno modelom »plenilec-plen«. Opisan je klasični model Lotka- Volterra ter različice modelov z različnimi funkcionalnimi odzivi. Avtor navede vrsto specifičnih variant, ki so bile preizkušene in opisane v citirani literaturi za uporabo v eksperimentalnih študijah naravnih populacij. Tudi v tem poglavju avtor razloži pomen parametrov in poda načine podrobne analize točk ravnotežja, uporabo polja smeri v faznem diagramu in uporabo izoklin z ničelnimi nakloni. Tudi to poglavje ima dodatke s podrobnostmi modelov (podobno kot drugo poglavje).

Peto poglavje obravnava modele gostitelj-parazit. Po začetnem uvodu z osnovnimi pojmi so opisani različni modeli, njihova analiza in obravnava posebnosti rešitev, stabilnosti ravnotežnih točk. Dodatki so strukturirani podobno kot pri prejšnjih poglavjih.

Zadnje, šesto poglavje je posvečeno »Modelom širjenja okužb«. Po začetnem opisu pristopa modeliranja okužb (S , I , R) so postopoma

predstavljeni modeli SI, SIS in razni modeli SIR. Modeli so ilustrirani s konkretnimi modeli, npr. modelom širjenja kuge. Kot smo že vajeni, so podrobnosti in tehnične informacije predstavljene v dodatku.

Dodan je še seznam literature, ki obsega dela s področja modeliranja ali uporabe modelov na področju dinamike bioloških populacij.

Delo je napisano v konciznem, a tudi za manj poučenega bralca razumljivem stilu. Dobrodošlo je, da so vsi pojmi vsaj na kratko definirani ali opisani. Tako se v besedilu bralec vsaj okvirno seznani s pomenom izrazov s področja dinamike bioloških sistemov kot tudi z detajli matematične analize modelov. Priporočil bi premislek o slovenjenju nekaterih izrazov (npr. za »prey population« bi bilo bolje uporabiti izraz »populacija plena« in ne »plen populacija«) oziroma jezikovno recenzijo. Za zahtevnejšega bralca, ki bi poskusil modele tudi uporabiti in izvesti kako simulacijo v sistemu Vensim ali Maxima, so v dodatkih podani vsi potrebni parametri in ukazi.

Delo posega na področje modeliranja bioloških procesov, kjer besedil v slovenščini skoraj ni. V delu sta uporabljana dva, sicer manj znana, a za v delu uporabljen namen primerna sistema, Vensim in Maxima. Oba sistema sta za izobraževalne namene prosto dostopna, kar je pomembna prednost za uporabo v študijske namene.

Za samostojno branje je delo primerno za bralca, ki je že nekoliko seznanjen s tematiko. Ob dodatni razlagi lahko delo služi kot učbenik na splošnem nivoju (besedilo poglavij), pri katerem bi študent dobil pregled nad množico možnih modelov ter nekaj izkušenj za analizo modelov. Z dodatki, ki jim morda manjka nekaj povezovalnega besedila, pa lahko služi kot pripomoček za bolj specifično in napredno uporabo simulacij za bolj motivirane študente.

Recenzija zasl. prof. ddr. Janeza Usenika

Knjiga Populacijska dinamika je nastajala kar nekaj let in je nadgradnja oziroma komplementarna dopolnitev znanstvene monografije Sistemska dinamika in njena uporaba, ki jo je avtor izdal leta 2020.

Vsebino te nove knjige je avtor razdelil na 6 poglavij:

- 1 Uvod
- 2 Dinamika ene populacije
- 3 Interakcije med organizmi
- 4 Plenilec-plen modeli
- 5 Gostitelj - parazitoid modeli
- 6 Modeli širjenja okužb.

Vsa poglavja (razen uvoda) so smiselno razdeljena na več podpoglavij, kar omogoča urejen in sistematično grajen pristop k branju in razumevanja teksta, ki ni enostaven in od bralca terja veliko zbranost in osredotočenost na vsebino. V tekstu je uporabljeno zahtevno matematično orodje, ki ga mora bralec že poznati, čeprav avtor metodološko in strokovno neoporečno pojasnjuje gradnjo in funkcioniranje predstavljenih modelov. Pohvalno je dejstvo, da so v besedilu navedeni tudi angleški nazivi uporabljenih pojmov, pri čemer je marsikateri slovenski izraz avtorjev predlog za slovensko besedišče.

Ob tem bi bilo (samo v premislek) smiselno omeniti možnost kreiranja večjezikovnega slovarja uporabljenih strokovnih terminov, npr. poleg slovenskega in angleškega morda še nemški, francoski in španski izraz.

V prvem (uvodnem) poglavju avtor poudari, da tekst podaja kot bazo razumevanja biološke zaščite rastlin, kar je v sedanjem trenutku eden večjih svetovnih problemov in izzivov. Zadrži se pri pojmu »populacija«, ki je osrednji nosilec vseh kasneje predstavljenih modelov in njenem

(nez)možnosti bivanja ter rasti/napredovanja (ali nazadovanja) v zveznem ali diskretnem dinamičnem procesu. Avtor pove, da se delo opira na metodologijo sistemske dinamike in programski paket, ki omogoča analitično reševanje in analizo diferencialnih (v primeru zveznih modelov) ter diferenčnih (v primeru diskretnih modelov) enačb.

V drugem poglavju avtor vpelje pojem dinamika populacije, pri čemer se zaenkrat omejuje le na eno populacijo. Govori o zveznih in diskretnih populacijskih modelih. V okviru zveznih populacijskih modelov predstavi model eksponentne rasti, Malthusov modele rasti, logistično rast, logistično rast z žetvijo in model smrekovega zavijača. V okviru diskretnih populacijskih modelov pa predstavi diskretni Malthusov model, diskretni logistični model, od velikosti populacije odvisno stopnjo rasti, Beverton-Holtov model, Hasselov model, Rickerjev model, Lesliejev model, nivo-tok model starostno strukturirane populacije. Vse bogato in nazorno ilustrira z grafičnimi predstavitvami diferencialnih oziroma diferenčnih enačb, v dodatku poglavja pa vse modele predstavi tudi s konkretnimi primeri.

Tretje poglavje z naslovom Interakcije med organizmi bralca seznani z neprestanimi interakcijami organizma z okoljem in z ostalimi organizmi. Avtor za organizme vpelje tudi pojem akter, ki ga v nadaljevanju večkrat uporablja. Interakcije med akterji razvrsti in definira glede na učinek v sklope: tekmovalnost, škodovanje, izkoriščanje, nevtralizem, komenzalizem (commensalism) in vzajemnost.

V četrtem poglavju spoznamo modele tipa »plenilec - plen«, najprej klasični Lotka – Volterra model, nato pa funkcionalni odziv, ki odraža vedenjski odziv plenilske populacije na spreminjajočo se velikost plena. Prikazani so različni tipi funkcionalnih odzivov: tip I, tip II, tip III, Rosenzweig–MacArthurjev funkcionalni odziv, Beddington–DeAngelisov funkcionalni odziv in Crowley–Martinov funkcionalni odziv. V nadaljevanju četrtega poglavja se seznanimos še z numeričnim odzivom,

ki za razliko od funkcionalnega odraža spremembo velikosti plenilske populacije v odvisnosti od velikosti populacije plena. Avtor natanko obdela še posplošen Lotka-Volterra model, plenilec-plen model z Beddington-DeAngelis odzivom in plenilec-plen model z Rosenzweig-MacArthurjevim odzivom. Tudi četrto poglavje ima ob koncu dodatek, kjer so izpeljane enačbe in njihove rešitve posameznih modelov.

Peto poglavje z naslovom Gostitelj – parazitoid modeli bralca seznani z možnostjo parazitstva, ko parazitoidi izležejo jajčeca na ali v gostitelja, ličinke pa se potem hranijo z gostiteljem dokler se popolnoma ne razvijejo in ob koncu povzročijo smrt gostitelja. Takšne situacije so opisane z več modeli: Thompsonov model, splošen model gostitelj - parazitoid, Nickolson–Baileyjev model in Hasse–Varleyev model. V dodatku petega poglavja so, podobno kot v prejšnjih poglavjih, izpeljane enačbe in postopki reševanja, vse ilustrirano z več primeri. Posebej velja opozoriti na dodatek 2, ki opisuje analitično metodo ugotavljanja stabilnosti ravnotežnih točk.

V šestem poglavju se avtor posveti modelom širjenja okužb. Znale okužbe so npr. španska gripa, epidemija AIDSa, SARS epidemija, pa tudi epidemija Covid-19 pred nedavnim. Avtor najprej definira pojme, skupine znotraj populacije in postavi smiselne predpostavke, kar vse služi za kreiranje različnih modelov širjenja okužb. Opisani so: SI model, ki opisuje populacijo razdeljeno le v dve skupini (okuženi in neokuženi, vendar dovzetni posamezniki), SIS model, ki upošteva ozdravitev nekaterih inficiranih posameznikov (ti se nato vrnejo v skupino I), v nadaljevanju pa še SIR model 1 in SIR model 2, v katerih je populacija porazdeljena v tri skupine, saj ozdravele posameznike razvrstimo v posebno skupino R.

V tem poglavju je kot nazorna ilustracija natanko obdelan model širjenja kuge v Švici leta 1611. Šesto poglavje se zaključí s tremi dodatki.

Ob koncu je seznam uporabljenе literature.

Poudariti je potrebno, da je tekst zelo zahteven in terja poglobljeno branje. Knjige ni mogoče prebirati brez pomoči svinčnika in papirja, pa seveda tudi brez pomoči računalnika ne gre. Avtor, ki se z računalništvom ukvarja že približno 60 let, je v tekst vključil razna računalniška pomagala, s katerimi lahko nazorno razloži in ilustrira posamezne modele. Prav to daje knjigi še posebno dodatno kvaliteto.

Posebej velja izpostaviti številne primere, ki bralcu omogočajo temeljito spoznavanje in usvajanje znanj te znanstvene monografije.

Knjiga je zaradi vseh naštetih podrobnosti dobrodošla v slovenski znanstveni literaturi in menim, da je primerna za tisk.

1 UVOD

Populacijska dinamika je ena od osrednjih tematik biologije od celične biologije, epidemiologije, do ekologije. Ta tekst je prvenstveno mišljen kot osnova za razumevanje biološke zaščite rastlin in raziskav na tem področju. Je pa seveda tudi osnova za razumevanje drugih področij biologije in ekologije. Populacijska dinamiko obravnavamo sledečih poglavjih:

Poglavje 1. Uvod

Poglavje 2. Dinamika ene populacije

Poglavje 3. Interakcije med organizmi

Poglavje 4. Plenilec - plen modeli

Poglavje 5. Parazitoid - gostitelj

Poglavje 6. Modeli širjenja okužb

Kaj razumemo pod pojmom »**populacija**«? To je skupina individuumov, ki spadajo k isti vrsti in zasedajo določeno področje (Weiss, 2010, str. 6). Populacija se spreminja zaradi rojstev, smrti, **imigracij** in **emigracij** in tudi zaradi interakcij z okoljem, interakcij med individuumi iste vrste in interakcij z individuumi drugih vrst. To pa je lahko **plenjenje**, kooperacija, **medsebojnost** (angl. *mutualism*), **žetev**, **komenzalizem** (angl. *commensalism*) itd.

Populacije so regulirane. Ta regulacija pa je lahko odvisna ali pa neodvisna od gostote populacije (angl. *density independent* ali *density dependent*). Če je regulacija neodvisna od gostote, to pomeni, da sta od gostote neodvisni tako stopnja rodnosti kot tudi umrljivosti. Tak od gostote neodvisne faktor pa je lahko na primer vreme, ali pa onesnaženost okolja itd.

Proučevanje populacijske dinamike si danes brez matematičnih in računalniških modelov težko zamišljamo. **Model** je (Wiess, 2010, str. 7) »**abstrakcija realnosti**« - narave, ki loči pomembno od manj pomembnega, irelevantnega«. Modele »zgradimo« na našem poznavanju ali predpostavkah o mehanizmih, ki določajo dinamiko opazovanega sistema in vključujejo interakcije med spremenljivkami.

Konstruiranje modelov in same simulacije so samo ena od možnih načinov razvijanja teorij, so orodje. Opredeljevanja ključnih procesov, ki določajo obnašanje opazovanega sistema in njihovih medsebojnih interakcij pomenijo artikuliranje teorije. Modeli so torej na eni strani teorije v tem smislu, da vključujejo predpostavke in teoretične ideje na katerih so zasnovani. Na drugi strani pa nam pomagajo interpretirati empirično zbrane podatke.

Zanimali nas bodo **formalni modeli**, ki jih Harrison (Harrison, Lin, Carroll, Carley (2007), Macy & Willer (2002), Gilbert (2008)) opredeljuje: »kot natančne formulacije relacij med spremenljivkami, ki vključujejo tudi formulacije procesov, ki spreminjajo vrednosti spremenljivk v času in so zasnovane na teoretičnih premislekih«. Lahko jih zapišemo v matematičnem jeziku ali pa v kakem računalniškem jeziku kot izvedljive računalniške programe. Te modele imenujemo tudi simulacijske modele, ki lahko »**zaživijo**« kot izvajajoči se računalniški programi. Izvajajoč program spremlja, to se pravi vizualizira in dokumentira dogajanja v modelu. Pod pojmom simulacija bomo v nadaljnjem tekstu razumeli računalniško simulacijo (Robert Axelrod, 1997).

Matematični modeli nam pomagajo postaviti prognoze, ki jih kasneje lahko tudi preverjamo. Pomagajo nam hitreje razumevati pojave (dinamiko populacij), ki so predmet našega zanimanja. Spoznavamo vedenjske vzorce in mehanizme, ki jih povzročajo, ki pojasnjujejo biološke mehanizme.

V ozadju vseh populacijskih modelov so matematični modeli - diferenčne in diferencialne enačbe. Informacijska tehnologija je omogočila razvoj aplikacij (»software«-skih orodij), ki po eni strani olajšajo razumevanje matematičnih modelov in po drugi strani nudijo globlji vpogled v dinamiko, ki jo modeli opisujejo.

Matematični in računalniški modeli se opirajo na jasno in vidno sintakso, da se izognejo nejasnostim v določanju relacij med elementi oziroma spremenljivkami sistema. Vse predpostavke na katerih je zasnovan model oziroma teoretični premisleki, ki so v ozadju, so vidne in eksplicitno podane. Tako je jasno na osnovi česa smo prišli do določenih zaključkov. Relativno enostavno se preverja logična konsistentnost modela (Kreps, 1999).

V nadaljnjem tekstu se bomo oprli na metodologijo in orodja »sistemske dinamike«, na aplikacijo »**Vensim**«, in na programski paket »**Maxima**«, ki je namenjen analitičnemu reševanju matematičnih enačb ter omogoča učinkovito analizo diferencialnih in diferenčnih enačb.

2 DINAMIKA ENE POPULACIJE

2.1 Uvod

Populacijska dinamika ene populacije je osnova vseh ekoloških modelov. Časovno spreminjanje velikosti populacije je zajeto v pojmu »**dinamika populacije**«.

V tem poglavju se osredotočamo na eno populacijo. To se pravi, da ne zajemamo interakciji med populacijami, ki so naseljene v istem prostoru. Vplivi okolja se, kot bomo videli, odražajo le v parametrih modela.

Imamo dve vrsti populacijskih modelov: zvezne in diskretne. Pri **zveznih populacijskih procesih** je čas neprekinjen. Rojstva in odmiranja se vrše neprestano. Generacije se prekrivajo. Zvezni dinamični modeli so zasnovani na **diferencialnih enačbah**. Če pa se generacije ne prekrivajo, oziroma če se vsa rojstva dogajajo v fiksni - diskretni časovni intervali, potem bodo modeli zasnovani na **diferenčnih enačbah**.

Vzemimo kot primer potočno postrv (*Salmo trutta*). Potočne postrvi se drstijo enkrat letno v novembru ali decembru. Samice izvržejo ikre, ki jih oplodijo samci. Nov zarod se izleže po dveh ali treh mesecih. Samci dosežejo spolno zrelost lahko že v prvem letu, lahko pa tudi šele v drugem ali celo tretjem letu, odvisno od voda v katerih živijo.

Kot bomo videli je lažje analizirati diferencialne enačbe, kot pa diferenčne. Diferenčne enačbe lahko pogosto pripeljejo do zelo zapletene ali celo kaotične dinamike (Weiss, 2010).

2.2 Zvezni populacijski modeli

Kot je bilo povedano, zvezni populacijski modeli implicirajo zvezno prekrivanje generacij. Populacija se spreminja zvezno. V modelih je čas zvezna spremenljivka. V nadaljevanju predpostavimo, da je populacija **»ne strukturirana«**. To pomeni, da zanemarimo razlike med posameznimi osebki kot so: starost, spol, stopnja razvoja, bolezni, itd. Obravnavali bomo torej populacijo kot celoto, ki se s časom zvezno spreminja.

Označimo velikost populacije z $N(t)$. V nekem časovnem intervalu h se bo populacija povečala ali pa zmanjšala. Kot izhodišče lahko postavimo enačbo 2.1.

$$N(t+h) = N(t) + \text{rojstva} - \text{smrti} + \text{imigracije} - \text{emigracije}$$

(En 2.1)

Pri čemer je potrebno *»rojstva«*, *»smrti«*, *»imigracije«* in *»emigracije«* v časovnem intervalu šele določiti (Michael Olinick, 2011).

Vsaka populacija v časovnem obdobju raste, če prirastek (število rojstev in imigracije) v tem obdobju presega upad (število smrti in emigracije).

2.2.1 *Model eksponentne rasti*

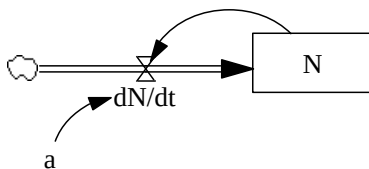
Predpostavimo, da ni umrljivosti ter da ni emigracij in tudi ne imigracij (*'imigracije' = 'emigracije' = 0*). Prav tako naj bo stopnja rasti - a , to je število rojstev na enoto populacije v časovni enoti konstantna. To se pravi, da bo rast populacije proporcionalna njeni velikosti - $N(t)$. Rast populacije izrazimo s sledečo preprosto diferencialno enačbo 2.2.

$$\frac{dN(t)}{dt} = a \cdot N(t) \quad (\text{En 2.2})$$

Velikost populacije na začetku opazovanja ($t=0$) označimo z N_0 ($N(0) = N_0$). Rešitev enačbe 2.2 (dodatek 1) podaja enačba 2.3.

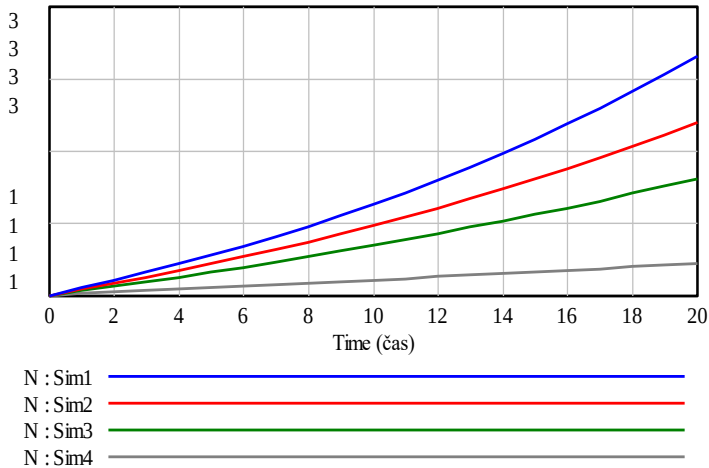
$$N(t) = N_0 \cdot e^{a \cdot t} \quad (\text{En 2.3})$$

Populacija bo naraščala eksponentno. Enačbo 2.2 preslikamo v nivo-tok model, ki je prikazan na sliki 2.1 (dodatek 1).



Slika 2.1. Eksponentna rast; nivo-tok model.

Rezultat simulacije pri različnih stopnjah rasti je prikazan na sliki 2.2



Slika 2.2. Eksponentna rast; dinamika modela; parameter a je za Sim1: 0,05, za Sim 2: 0.04, za Sim 3: 0.03 in za Sim 4: 0.01.

2.2.2 Malthusov model rasti

Eksponentni model rasti sedaj razširimo tako, da v modelu upoštevamo tudi umrljivost. **Stopnja umrljivosti** - b , to je **število smrti na enoto populacije v časovni enoti**, naj bo **konstantna**. Tako pridemo do modela, ki ga je postavil Thomas Malthus (1798). Njegov model se danes smatra kot prvi zakon s področja populacijske ekologije. Glasi pa se posplošeno takole:

Populacija se bo eksponentno povečevala ali zmanjševala, dokler bo okolje populacije ostalo nespremenjeno. Malthusov model podaja enačba 2.4:

$$\frac{dN(t)}{dt} = (a - b) \cdot N(t) \quad (\text{En 2.4})$$

Rešitev diferencialne enačbe 2.4 podaja enačba 2.5.

$$N(t) = N_0 \cdot e^{(a-b)t} \quad (\text{En 2.5})$$

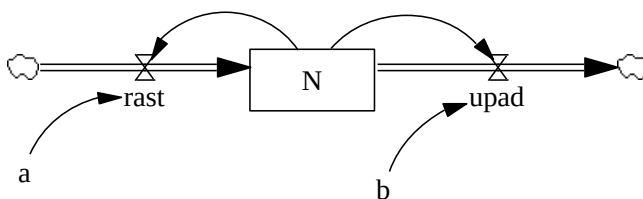
Eksponent $(a-b) = r$ imenujemo tudi »**notranja stopnja rasti**« (angl. *intrinsic growth rate*) včasih pa tudi »**neto stopnja rasti**«. Model vključuje poleg že omenjenih še sledeče predpostavke (Wiess, 2010):

Konstanti a in b se nanašata na celo populacijo (ne glede na starost, spol itd).

Reprodukcija se začne takoj po rojstvu.

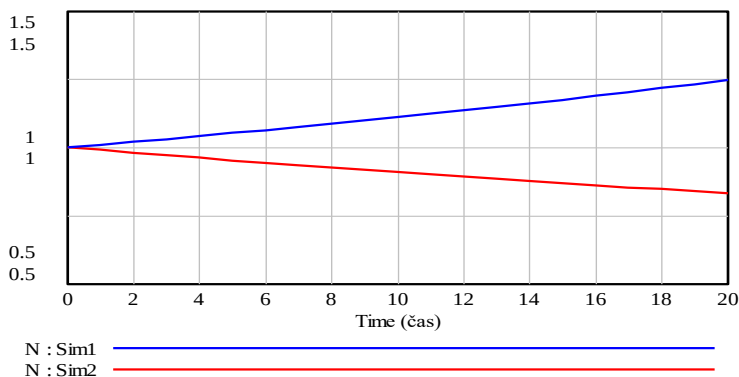
Vsi individuumi so potencialni partnerji.

Nivo-tok model Malthusovega modela je prikazan na sliki 2.3 (dodatek 2).



Slika 2.3. Malthusov model; nivo-tok model

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 2.4.



Slika 2.4. Malthusov model; dinamika model; parametri: Sim1: $a=0.05$, $b=0.04$, Sim2: $a=0.04$, $b=0.05$.

Malthusov model ponazarja rast neke vrste, na primer bakterij, v okolju brez prehranskih omejitev (Sze-Bi Hsu, 2004).

2.2.3 *Logistična rast*

Nobena populacija ne raste v neskončnost, pač pa je njena rast omejena z neko »**zgornjo mejo**«, ki je podana z okoljskimi danostmi (prenaseljenost, pomanjkanje hrane, itd). Pogosto to zgornjo mejo opredeljujemo kot »**omejitev okolja**« ali kot »**nosilno kapaciteto okolja**« (angl. *carrying capacity*). Označimo zgornjo mejo, preko katere populacija $N(t)$ ne more več rasti s K . Torej, ko je $N(t) = K$, se rast ustavi in je $\frac{dN(t)}{dt} = 0$. Temu pogoju zadosti enačba 2.6, ki jo je postavil leta 1848 Verhulst. Običajno za tako rast uporabljamo izraz »**logistična rast**« ali **S rast**«.

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (\text{En 2.6})$$

Enačba 2.6 je **avtonomna diferencialna enačba** (neodvisna spremenljiva t nastopa samo v odvodu). Parameter r predstavlja **neto stopnjo rasti**, to je razlika med stopnjo rasti in stopnjo upadanja.

Večkrat bomo naleteli na sledečo obliko enačbe 2.6 (enačba 2.7):

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N - a \cdot N^2 \quad (\text{En 2.7})$$

Ršitev enačbe 2.6 (dodatek 3) podaja enačba 2.8 ali 2.9 če je znan začetni pogoj: velikost populacije N_0 v času $t = 0$.

$$N = \frac{K}{1 + A \cdot e^{-r \cdot t}} \quad (\text{En 2.8})$$

$$N = \frac{K \cdot N_0 \cdot e^{r \cdot t}}{K - N_0 \cdot (1 - e^{r \cdot t})} = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) \cdot e^{-r \cdot t}} \quad (\text{En 2.9})$$

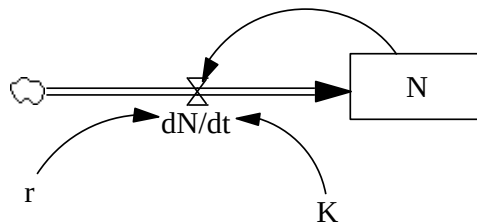
Značilnost logistične rasti je hitra rast, ki jo povzroči **pozitivna povratna povezava**, ki prevladuje na začetku. Naraščanje se bo pospeševalo, torej bo **drugi odvod pozitiven**. S časoma se rast ustavlja in se asimptotično približuje ciljni vrednosti. **Drugi odvod postane negativen**. V tem delu procesa prevladuje **negativna povratna povezava**. Gre torej za **nelinearni prehod** dominancie od pozitivne na negativno povratno povezavo. »**Točka prevoja**« (angl. *inflection point*) je tam, kjer je drugi odvod enak 0.

Smotno je, da je $K > 0$ in $r > 0$. Logistična rast je tipično model limitirane rasti, ki je relativno preprost.

Če pa se, iz kakršnega koli vzroka, vendarle zgodi, da je $N(t) > K$, potem bo populacija upadla do zgornje meje K (glej sliko 2.8).

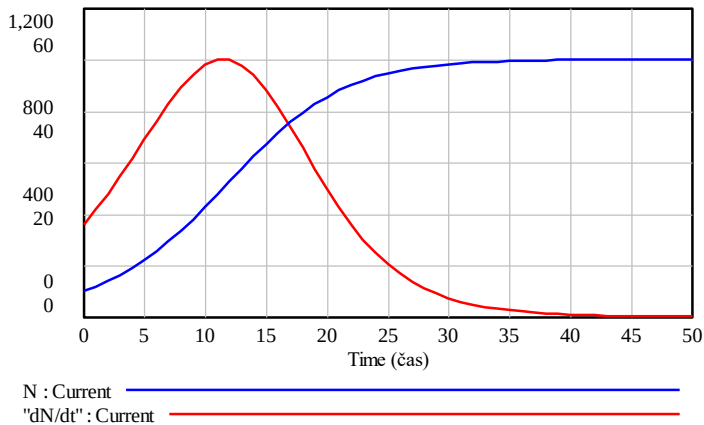
Če je $r < 0$, to pomeni, da je stopnja upadanje (umrljivost, odmiranje) večja od stopnje naraščanja, bo populacija upadala proti 0.

Nivo-tok model logistične rasti je prikazan na sliki 2.5 (dodatek 3).

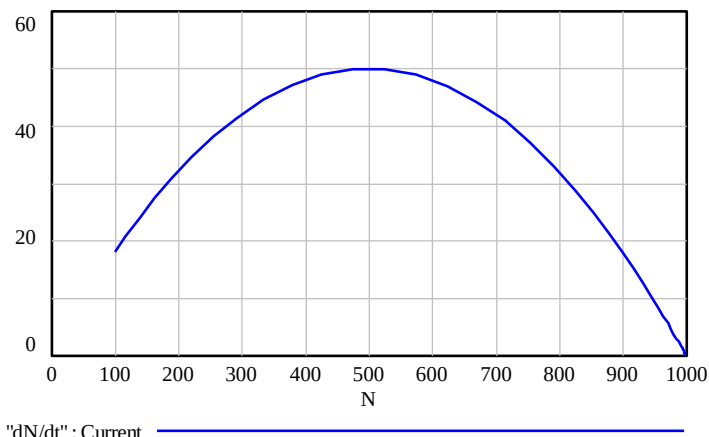


Slika 2.5. Logistična rast; nivo-tok model.

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.6 in 2.7.



Slika 2.6. Logistična rast; dinamika modela; parametri modela: $r=0.2$, $K=1000$; začetna vrednost: $N(0)=100$.

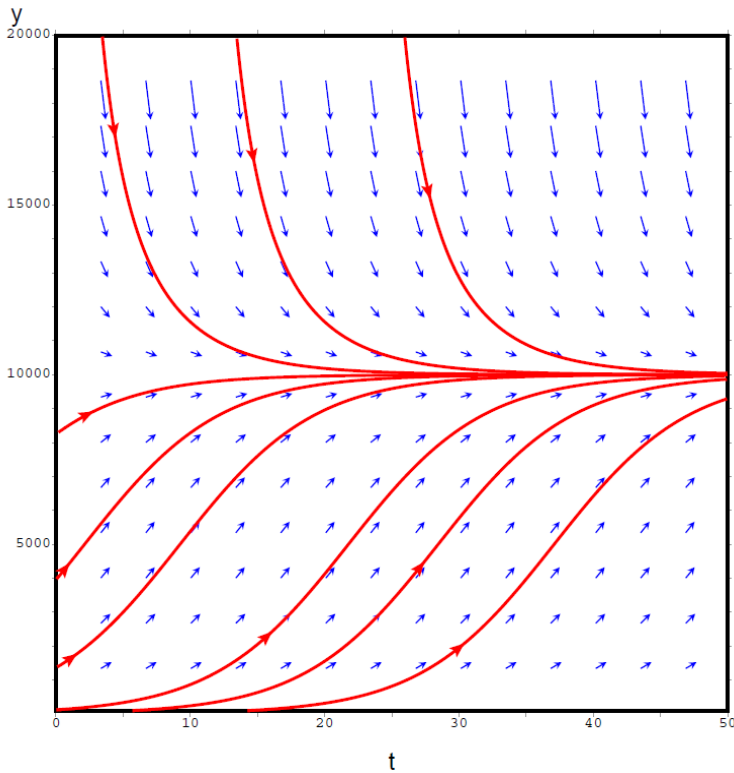


Slika 2.7. Logistična rast; dN/dt ; parametri modela: $r=0.2$, $K=1000$; začetna vrednost: $N(0)=100$.

Slika 2.7 prikazuje odvisnost stopnje spremembe populacije $\frac{dN(t)}{dt}$ od njene velikosti $N(t)$. Grafično ta odvisnost predstavlja parabolo, ki ima maksimum pri $N(t) = \frac{K}{2}$. To je »točka prevoja«, ki jo določa $\frac{d^2N(t)}{dt^2} = 0$. Toda to ni zadosten pogoj, potrebno je še, da je tretji odvod različen od 0 ($\frac{d^3N(t)}{dt^3} \neq 0$).

Populacija preneha eksponentno rasti ter se prične asimptotično približevati velikosti K .

Smerno polje z integralnimi krivuljami logistične rasti so prikazani na sliki 2.8 (dodatek 3).



Slika 2.8. Logistična rast; smerno polje z integralnimi krivuljami.

Pogosto nas zanima, pri kateri velikosti ostane populacija nespremenjena. To so tako imenovane **točke ravnotežja** (ravnotežne rešitve ali tudi **kritične točke**). V teh točkah je odvod enak 0 torej $\frac{dN(t)}{dt} = 0$.

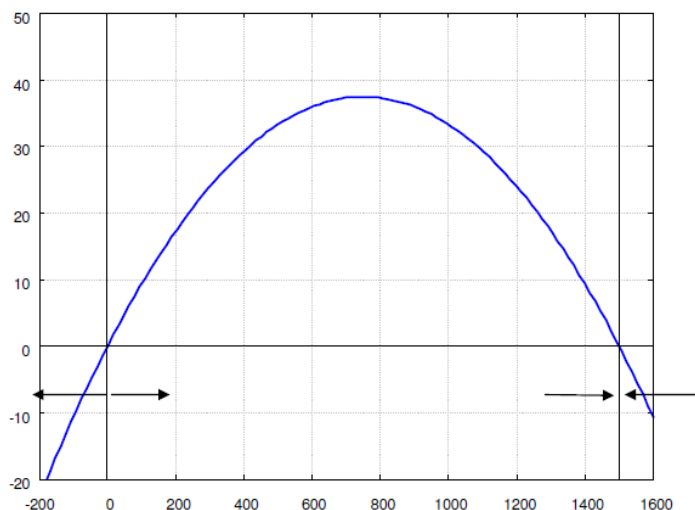
Diferencialno enačbo 2.6 lahko zapišemo:

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(N).$$

Točke ravnotežja so določene z rešitvijo enačbe $f(N) = 0$, oziroma glede na enačbo 2.6 z rešitvijo enačbe (glej sliko 2.9):

$$r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) = 0.$$

Imamo dve točki ravnotežja $N_{r1} = 0$ in $N_{r2} = K$. Naslednje vprašanje je, ali so točke ravnotežja tudi stabilne ali ne? Ali se bo pri majhnem odklonu od točke ravnotežja ponovno vzpostavilo ravnotežje ali ne? Iz slike 2.9 (dodatek 3) razberemo, da je **točka ravnotežja N_{1r} nestabilna** in **točka N_{r2} asimptotično stabilna** (to se da razbrati tudi iz slike 2.8).



Slika 2.9. Logistična rast; funkcija $f(N)$; parametri modela: $r=0.1$, $K=1500$

Diferencialno enačbo 2.6 zapišimo v bolj splošni obliki (enačba 2.10).

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N \cdot F(N(t)) \quad (\text{En 2.10})$$

Funkcija $F(N)$ modelira **vpliv okolja na rast populacije** in naj zadosti sledečim pogojem:

1. $F(0) = 1$ - ko je populacija majhna je vpliv okoljskih omejitev zanemarljiv ali majhen.
2. $F(K) = 0$ - ko populacija doseže nosilno kapaciteto okolja, se rast populacije ustavi.
3. Dokler je populacija manjša kot je nosilna kapaciteta okolja - $N(t) < K$, je $F(N(t)) > 0$ in populacija raste.
4. Če je populacija večja kot je nosilna kapaciteta okolja bo populacija upadala.

Če imamo opravka z logistično rastjo, potem je:

$$F(N(t)) = \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (\text{En 2.11})$$

2.2.3.1 Odstranjevanje parametrov

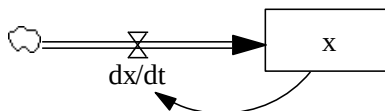
Ta odstavek je povzet po Olinick (2011). Numerična rešitev populacijskega modela je odvisna od vrednosti parametrov. Pogosto pa nas ne zanimajo toliko numerični izračuni, pač pa kvalitativno obnašanje modela. Za takšno analizo je primeren »**brez-dimenzionalni**« ali »**normiran model**« model. Z uvedbo novih spremenljivk odstranimo čim več parametrov.

Vrnimo se k logističnemu modelu (enačbo 2.6) in ga preoblikujemo v »**normiran model**« (dodatek 3), ki je podan z enačbo 2.12 (Olinick, 2011).

$$\frac{dx}{d\tau} = x \cdot (1 - x) \quad (\text{En 2.12})$$

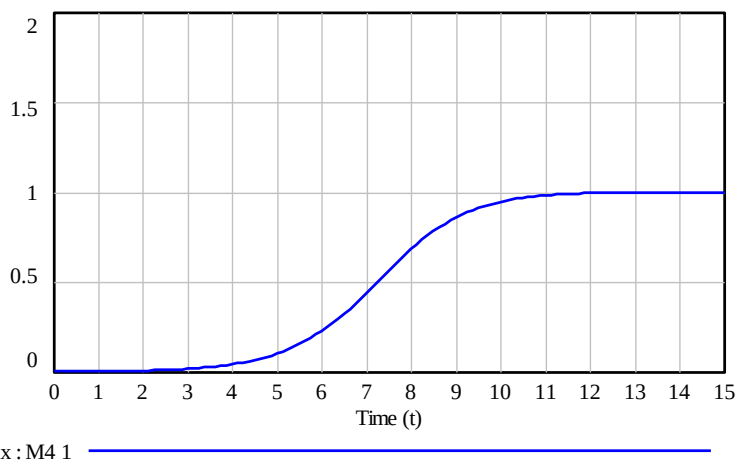
Ta model ni več odvisen od parametrov r in K . Smo pa predpostavili, da sta oba parametra pozitivna.

Nivo tok model normiranega modela logistične rasti (dodatek 3) je prikazan na sliki 2.10.

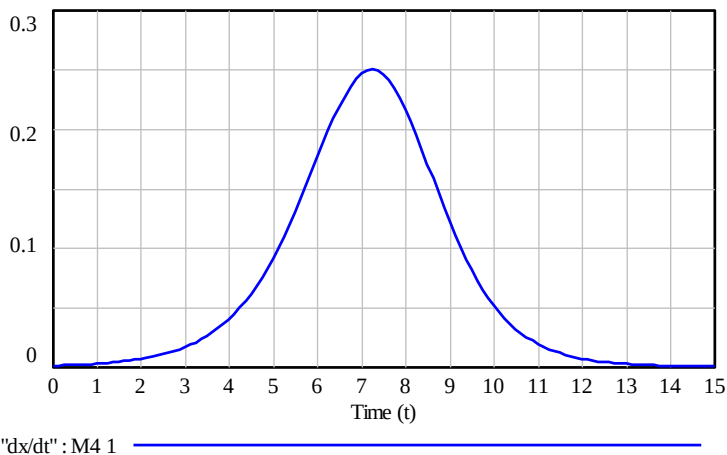


Slika 2.10. Normiran model logistične rasti; nivo-tok model.

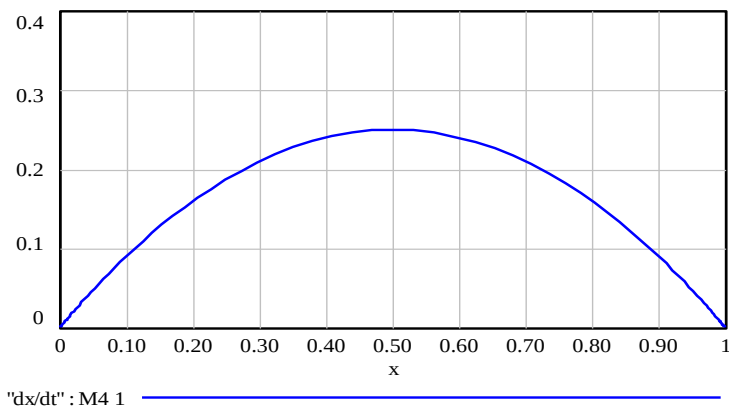
Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.11, 2.12 in 2.13.



Slika 2.11. Normiran model logistične rasti; dinamika modela; začetna vrednost $x(0)=0.001$.



Slika 2.12. Normiran model logistične rasti; dx/dt ; začetna vrednost: $x(0)=0.001$.



Slika 2.13. Normiran model logistične rasti; odvisnost dx/dt od x ; začetna vrednost $x(0)=0.001$.

Kot primer logistične rasti se pogosto navajajo kolonije bakterij in kvasovk v določenem časovnem obdobju (Weiss, 2010). Model logistične rasti lahko dobro ponazarja populacijsko dinamiko kakšne populacije v

laboratorijskem okolju, kjer so vsi okoljski pogoji nadzorovani. V naravi pa nanjo vplivajo še mnogi drugi faktorji, ki niso zajeti v modelu.

2.2.4 Logistična rast z žetvijo

V model logistične rasti vpeljimo še en člen - »žetev« (angl. *harvesting*), lahko bi rekli tudi »odstranjevanje«, ki ima lahko različne oblike, kot so lov, ribolov, ali pa plenjenje (angl. *predation*). S plenjenjem se bomo srečali pri modelih populacijskih interakcij v poglavju 2 in 3. Splošen model logistične rasti z upoštevanjem plenjenja podaja enačba 2.13.

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - g(N) \cdot P \quad (\text{En 2.13})$$

Funkcijo $g(N)$ imenujemo **funkcionalni odziv** in predstavlja **število osebkov oziroma količino plena**, ki jo upleni plenilec v časovni enoti. P predstavlja velikost **plenilske populacije**. Model predpostavlja, da je količina plena po plenilcu odvisna le od velikosti **plen populacije**.

V populacijskih modelih se pojavlja več vrst funkcionalnih odzivov. Najpreprostejši je konstanten funkcionalni odziv $g(N) = H$.

Znani so Hollingovi **funkcionalni odzivi**:

Holling Tip I.: $g(N) = H \cdot N$.

Holling Tip II.: $g(N) = \frac{A \cdot N}{B + N}$ pri tem sta konstanti $A, B > 0$. Včasih se uporabljata tudi imeni **Monodov odziv** ali **Michaelis-Mentonov odziv**.

Holling Tip III.: $g(N) = \frac{B \cdot N^2}{A^2 + N^2}$. S funkcionalnimi odzivi se bomo srečali v poglavju 2.

2.1.4.1. Logistična rast s konstantno žetvijo

Vzemimo, da je funkcionalni odziv konstanta $g(N) = H$, to se pravi, da **žetev** ni odvisna od velikosti populacije N in tudi ne od plenilske populacije P (enačba 2.14).

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - H \quad (\text{En 2.14})$$

Lahko pa izhajamo tudi iz normirane enačbe 2.12. Tako model logistične rasti s konstantno žetvijo podaja enačba 2.15.

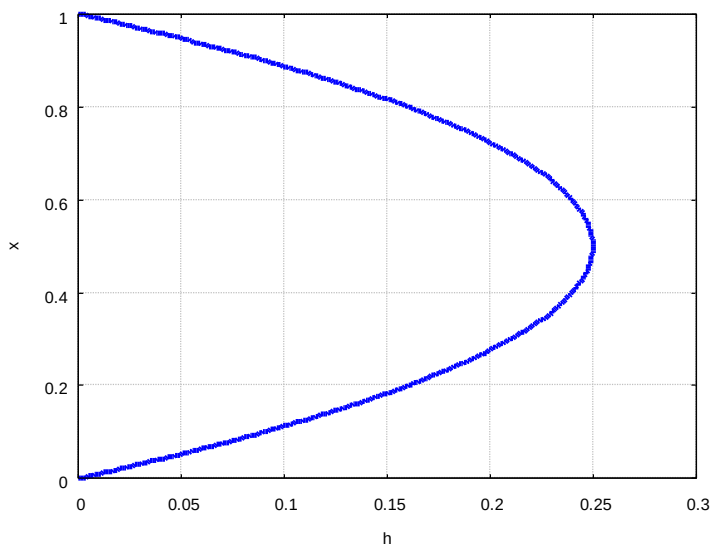
$$\frac{dx}{d\tau} = x \cdot (1 - x) - h \quad (\text{En 2.15})$$

Poglejmo, kje so **točke ravnotežja** in ali so **stabilne**. Naj bo $\frac{dx}{dt} = f(x)$.

Točke ravnotežja so odvisne od parametra h in določene z enačbo:

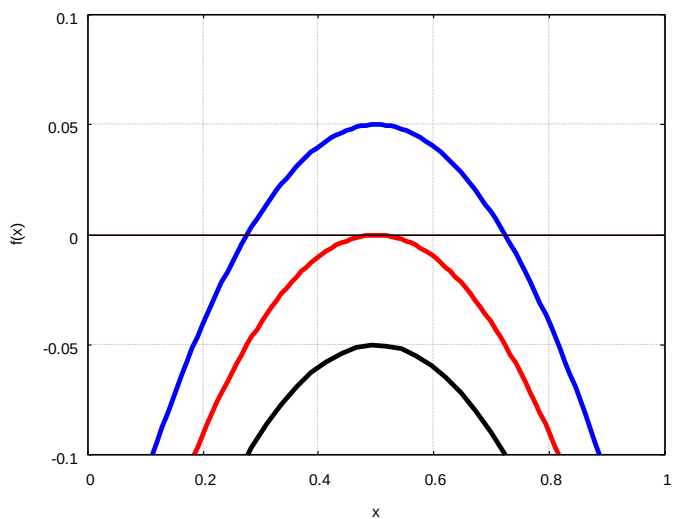
$$f(x) = x \cdot (1 - x) - h = 0$$

Bifurkacijski diagram grafično prikazuje odvisnost točk ravnotežja ($\frac{dx}{dt} = f(x) = 0$) od vrednosti parametrov. Bifurkacijski diagram za diferencialno enačbo 2.15 je prikazan na sliki 2.14 (dodatek 4). Iz slike je razvidno, da ima enačba 2.15 dve točki ravnotežja ko je $0 < h < 0,25$. **Bifurkacijska točka** je pri $h = 0,25$. V tej točki ima enačba samo eno točko ravnotežja, ki ni stabilna. Če pa je $h > 0,25$, potem enačba nima nobene točke ravnotežja.



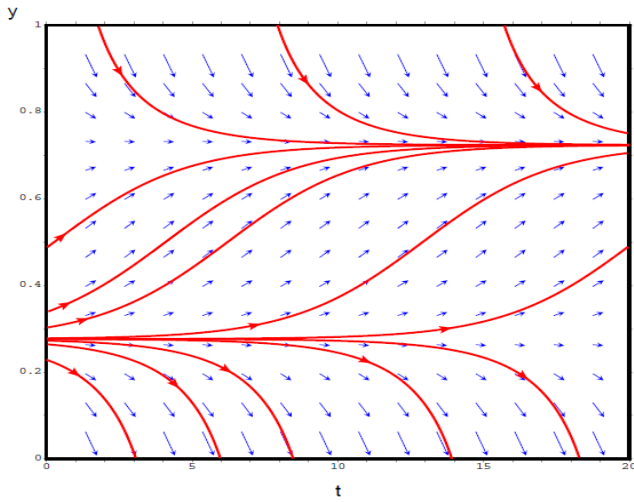
Slika 2.14. Bifurkacijski diagram; $x^*(1-x)-h=0$.

To potrjuje tudi slika 2.15 na kateri je prikazana funkcija $f(x) = x \cdot (1-x) - h$ pri različnih vrednostih parametra h .

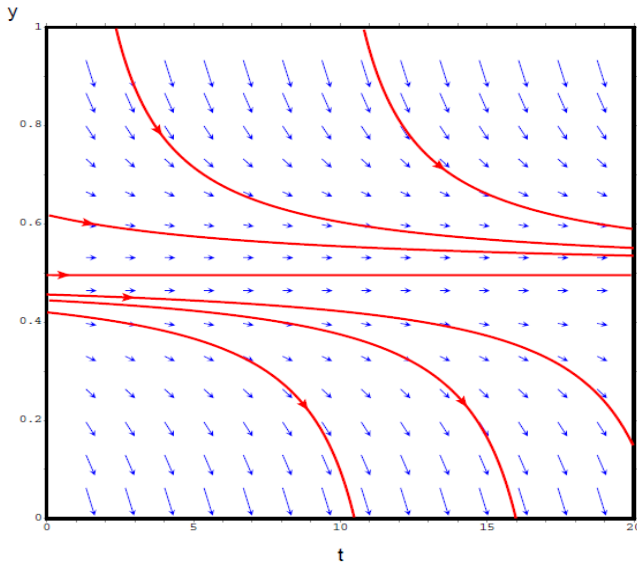


Slika 2.15. Funkcija $x^*(1-x)-h=0$; parametri: $h=0.2$ (modra), $h=0.25$ (rdeča) in $h=0.3$ (črna).

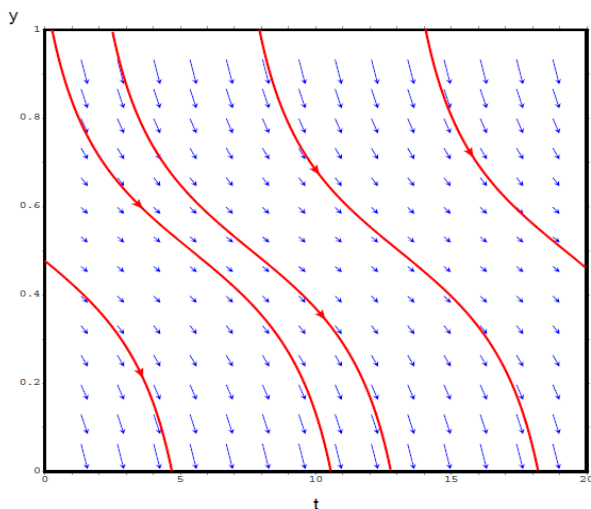
Smerno polje z integralnimi krivuljami za različne vrednosti parametra h , je prikazano na slikah 2.16, 2.17 in 2.18 (dodatek 4).



Slika 2.16. Smerno polje z integralnimi krivuljami; parameter: $h=0,2$.



Slika 2.17. Smerno polje z integralnimi krivuljami; parameter $h=0,25$.



Slika 2.18. Smerno polje z integralnimi krivuljami; parameter $h=0.3$.

Velikokrat je potrebno določiti **največji trajnostni donos** (angl. *maximum sustainable yield* - MSY). To je največja velikost žetve, ki se vrši preko daljšega nedefinirano dolgega obdobja (Weiss, 2010), da se pri tem populacija ohranja (ne upada). Izhajamo iz enačbe 2.14. Določiti moramo torej vrednosti H pri danih parametrih r in K v točki bifurkacije. Ta vrednost je (dodatek 4):

$$H = \frac{r \cdot K}{4}$$

2.2.5 Smrekov zavijač

Smrekov zavijač (*Choristoneura fumiferana*) (angl. *spruce budworm*) je škodljiv insekt, ki se pojavlja v igličastih gozdovih na vzhodu Združenih držav in v Kanadi. Smrekov zavijač se prehranjuje z iglicami dreves.

Običajno je številčnost insekta majhna, vsake toliko časa (približno na vsakih 35 do 40 let) pa nenadoma številčnost močno naraste, povzroči veliko škodo v gozdovih in nato zopet hitro upade. Smrekov zavijač

napada predvsem velika drevesa, kjer je površina iglic večja. Obstaja obsežna literatura, ki obravnava modele dinamike populacije smrekovega zavijača. Med prvimi so populacijski model celovito obdelali Ludwig in dr. (1978).

Dinamičen model populacije N je podan z diferencialno enačbo 2.16.

$$\frac{dN}{dt} = R \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) - B \cdot \frac{N^2}{A^2 + N^2} \quad (\text{En 2.16})$$

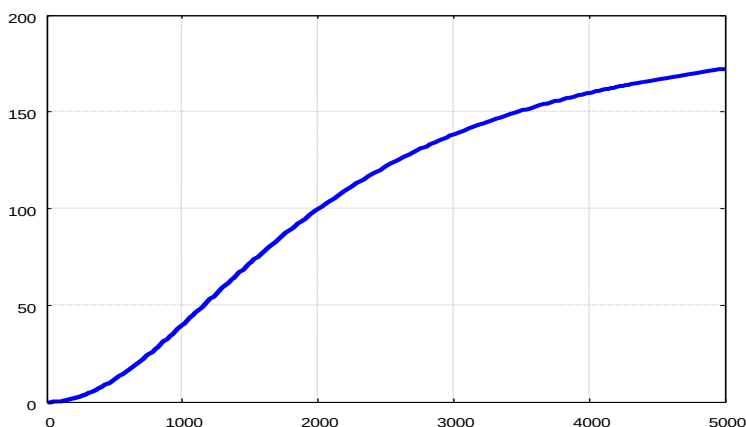
Enačba ima dva člena. Prvi člen enačbe predstavlja **logistično rast populacije**. Rast omejuje tekmovalnost za hrano (iglice). Nosilna kapaciteta okolja je podana s parametrom K in stopnja rasti s parametrom R . Enačba 2.16 predpostavlja, da je K konstanta (nivo razpoložljive hrane se ne spreminja).

Drugi člen enačbe je **Hollingov funkcionalni odziv tip III**:

$$p(N) = B \cdot \frac{N^2}{A^2 + N^2}$$

in predstavlja stopnjo plenjenja, ki je odvisna od velikosti (gostote) plen populacije. Plenilci so v tem primeru ptiči. Če je gostota plena majhna, ne vzbudi pozornosti in ptiči ne iščejo plen, pač pa uplenijo smrekove zavijače le, če nanje naletijo. Plenjenje je majhno. Ko pa gostota plen populacije dovolj naraste, vzbudi pozornost plenilca, ki se nanjo preusmeri. Plenilec je torej **generalist** in izbira (preskakuje) med različnimi plen populacijam. Parameter B predstavlja **zgornjo mejo**, ki se ji z naraščanjem plen populacije plenjenje približuje in odraža učinkovitosti plenilca in njegove gostote (številčnosti). V prikazanem modelu (enačba 2.16) se predpostavlja, da je B konstanta. Parameter A^2 določa hitrost s katero se plenjenje približuje zgornji meji. Pri majhni velikosti plena ($N \ll A$) bo $p(N) \approx B \cdot \frac{N^2}{A^2}$. Ko velikost plen populacije doseže

vrednost A ($N = A$) bo stopnja plenjenja enaka $\frac{B}{2}$. In pri veliki plen populaciji ($N \gg A$) bo $p(N) \approx B$. Včasih se parameter A imenuje tudi »vrednost preklopa« (angl. *switching value*). Več o tem kasneje, ko se bomo posvetili interakciji plenilec-plen. Funkcionalni odziv ima tipično »S« obliko, kot je prikazana na sliki 1.19 (dodatek 5).



Slika 2.19. Funkcionalni odziv tip III; $B=200$, $A=2000$.

Iz enačbe 2.16 odstranimo parametra B in A (dodatek 5). Postavimo

$x = \frac{N}{A}$ (Olinick, 2011) in pridemo do enačbe 2.17.

$$\frac{dx}{d\tau} = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x^2}{1+x^2} \quad (\text{En 2.17})$$

pri tem je: $k = \frac{K}{A}$, $\tau = \left(\frac{B}{A}\right) \cdot t$ in $r = \left(\frac{B}{A}\right)$

Enačbo 2.16 smo pretvorili v **normiran model**.

2.2.5.1 Analiza modela

Pri analizi modela (enačba 2.17) bomo ugotavljali **točke ravnotežja**, torej točke kjer je:

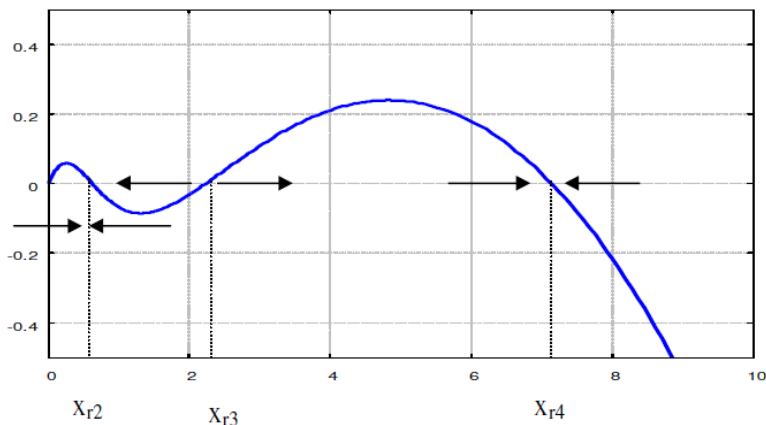
$$\frac{dx}{d\tau} = 0 \text{ in ali so te točke } \mathbf{stabilne} \text{ ali ne.}$$

$$r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x^2}{1+x^2} = 0 \quad (\text{En 2.18})$$

Prva točka ravnotežja je $x_{r1} = 0$. Ostale točke določimo iz enačbe 2.19

$$r \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x}{1+x^2} = 0 \quad (\text{En 2.19})$$

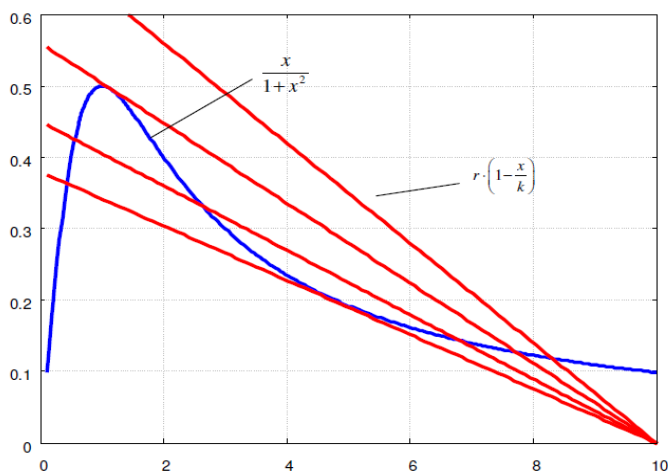
Funkcija, ki jo podaja enačba 2.19, pri vrednostih parametrov $r = 0,48$ in $k = 10$ je prikazana na sliki 2.20 (dodatek 5).



Slika 2.20. Enačba 2.19; parametri: $r=0.48$ in $k=10$.

Iz slike 2.20 razberemo, da imamo poleg $x_{r1} = 0$ še tri točke ravnotežja $x_{r2} < x_{r3} < x_{r4}$. Od tega sta x_{r2} in x_{r4} stabilni in točka x_{r3} nestabilna.

Oba člena enačbe 2.19 sta posebej prikazana na sliki 2.21 (dodatek 5). Iz slike 2.21 je razvidno, da ima model lahko eno, dve ali tri točke ravnotežja, odvisno od vrednosti parametrov k in r .



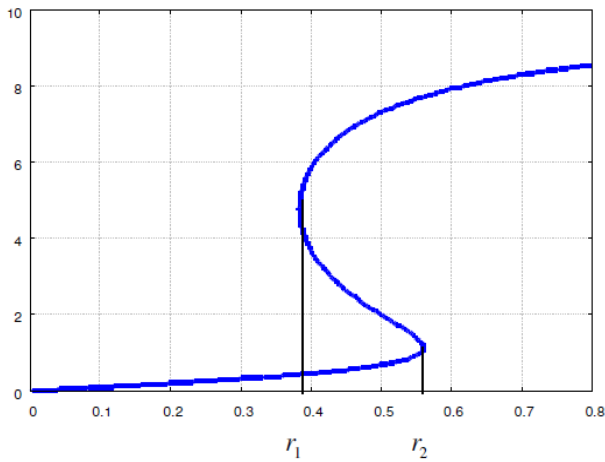
Slika 2.21. Grafično ugotavljanje točk ravnotežja; parametri: $r=0.48$ in $k=10$.

Določimo **bifurkacijski diagram** (dodatek 5), da ugotovimo odvisnost ravnotežnih točk od vrednosti parametrov, oziroma bifurkacijske točke, v katerih se kvalitativna narava rešitve bistveno spremeni.

Predpostavimo, da je k konstanta in se ne spreminja. Potem so kritične točke odvisne od parametra r torej $x_r(r)$. Vzemimo, da je $k=10$.

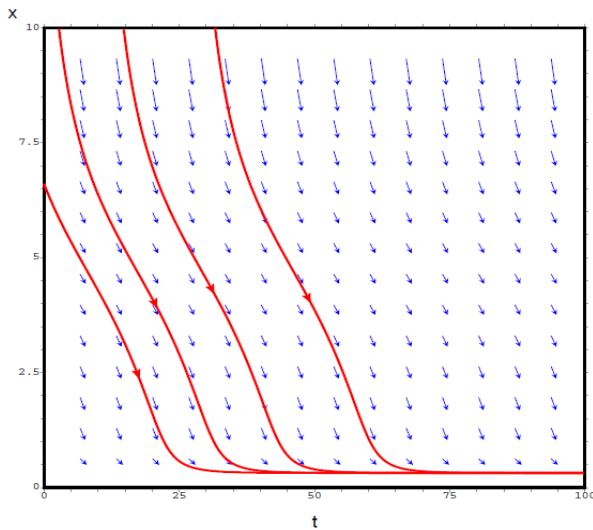
Izhajamo torej iz enačbe 2.19 : $r \cdot \left(1 - 0.1 \cdot x\right) - \frac{x}{1+x^2} = 0$. **Bifurkacijski**

diagram je prikazan na sliki 2.22. Tudi iz te slike je razvidno, da ima enačba 2.19 eno, dve ali tri stabilne točke. Prav tako lahko razberemo, da ima enačba dve bifurkacijski točki r_1 in r_2 .

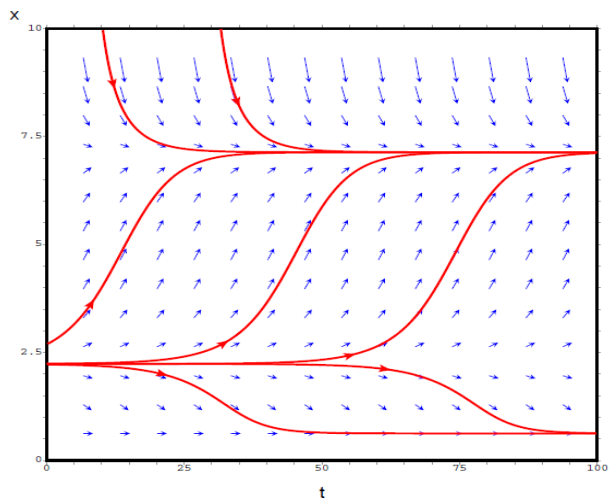


Slika 2.22. Bifurkacijski diagram $x_i(r)$, predpostavka: $k=10$ in se ne spreminja.

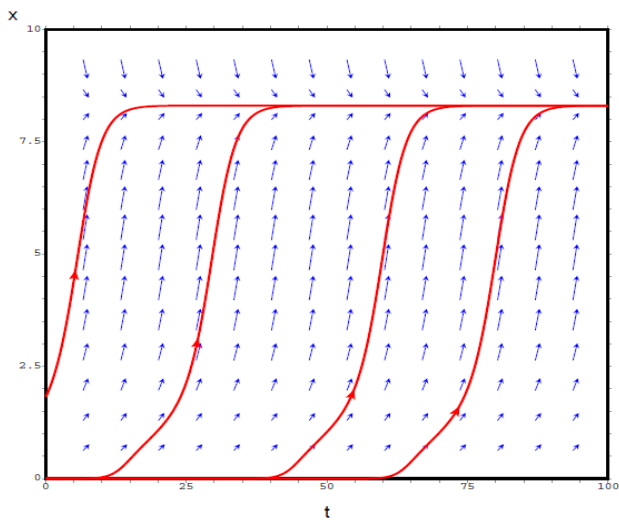
Smerna polja z integralnim krivuljami (dodatek 5) pri različnih vrednostih parametra $r(0,3, 0,48, 0,7)$ so prikazana na slikah 2.23, 2.24 in 2.25. V vseh treh primerih je parameter k konstanta. Kot smo pričakovali vidimo tri kvalitativno popolnoma različna obnašanja modela, ki ga podaja enačbe 2.19.



Slika 2.23. Smerno polje z integralnimi krivuljami; parameter: $r=0.3$ -

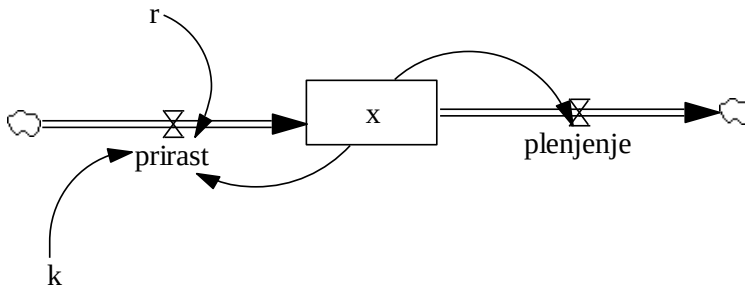


Slika 2.24. Smerno polje z integralnimi krivulja; parameter: $r=0.48$.



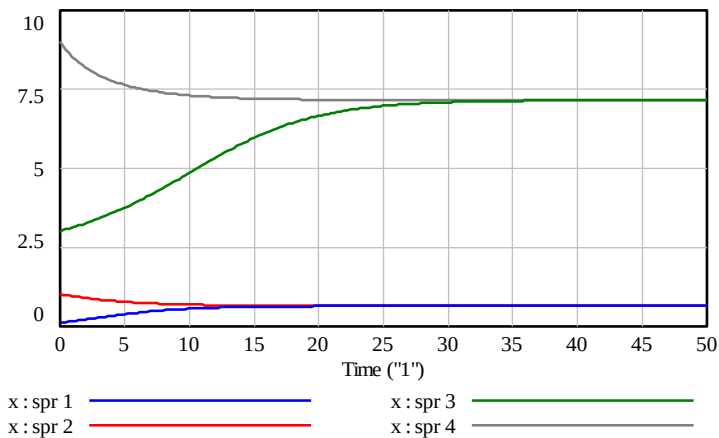
Slika 2.25. Smerno polje z integralnimi krivuljami; parameter: $r=0.7$.

Enačbo 2.17 preslikamo v nivo-tok model (slika 2.26) (dodatek 5).



Slika 2.26. Nivo tok model; enačba 2.17.

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 2.27 (dodatek 5). Rezultat simulacije se seveda ujema z integralnimi krivuljami. Simulacija pa da kot rezultat tudi numerične vrednosti spremenljivke x .



Slika 2.27. Smrekov zavijač; dinamika modela; pri različnih začetnih rednostih $x(0)$: $x(0)=0.1$ (spr 1), $x(0)=1$ (spr 2), $x(0)=3$ (spr 3) in $x(0)=9$ (spr 4).

2.3 Diskretni populacijski modeli

Veliko organizmov ima življenjski cikel v definiranih časovnih obdobjih. Tako na primer monokarpične rastline cvetijo samo enkrat in nato

odmrejo. Žuželke imajo dobro definiran življenjski cikel. Tako gre na primer **holometabolna žuželka** skozi štiri faze: **jajčece**, **ličinka**, **buba** in **odrasli osebek**. Rast mnogih populacije se razvija v diskretnih (časovnih) korakih, intervalih. Pri primitivnih organizmih so ti koraki lahko zelo kratki in je zvezni model razumen približek (Murray, 2002). Dejansko pa je velikost koraka odvisna od vrste. Časovni korak je lahko dolg od nekaj ur (celice) ali še manj (virusi) pa do enega leta, kar je za mnoge razvite vrste zelo običajno. Ko proučujemo sezonsko rast neke populacije praviloma uporabimo diskreten model. Diskretni populacijski modeli predpostavljajo, da se **generacije ne prekrivajo**. Mnoge žuželke pa tudi rastline se razmnožujejo v določenih časovnih obdobjih oziroma intervalih.

Kot časovni korak bomo vzeli 1, ki lahko pomeni uro, dan itd, ali pa tudi leto. Posamezne intervale označimo s $t = 0, 1, 2, \dots$. Tako na primer velikost populacije v tretjem časovnem intervalu označimo z N_3 in velikost populacije v začetnem intervalu (intervalu 0) z N_0 . **Velikost populacije v nekem časovnem intervalu je odvisna od velikosti populacije v predhodnem časovnem intervalu (predhodne generacije)**. Diskretni model rasti populacije N lahko splošeno zapišemo v obliki enačbe 2.20 oziroma 2.21.

$$N_{t+1} = N_t \cdot f(N_t) \quad (\text{En 2.20})$$

$$N_{t+1} = F(N_t) \quad (\text{En 2.21})$$

Funkcija $f(N_t)$ predstavlja »**stopnjo rasti populacije**« po osebku populacije ali »**neto stopnjo reprodukcije**«. Uporabljali bomo izraz: »**fitnes funkcija**« (angl. *fitness function*)

Funkcija $F(N_t)$ imenujemo **funkcija prenove** (angl. *updating function*), ki je praviloma nelinearna in ima smisel le, če je ne-negativna in $N_t \geq 0$.

Bistvo modeliranja za proučevano populacijo je, da določimo funkcijo $f(N_t)$ oziroma $F(N_t)$ in njene parametre, ki določajo dinamiko populacije.

Če je $N_r = F(N_r)$ oziroma $N_{t+1} = N_t = N_r$ ($f(N_r) = 1$) potem je N_r **točka ravnotežja** oziroma **ravnotežna točka**. Točka ravnotežja pa je **stabilna** ali pa **nestabilna**.

Funkcija prenove $F(N)$ naj bo zvezno odvedljiva funkcija v točki ravnotežja N_r .

Teorem

Brez dokazovanja povejmo, da velja:

Če je $F'(N_{ri}) > 1$, bo točka ravnotežja **nestabilna**.

Če je $0 < F'(N_{ri}) < 1$, bo točka ravnotežja **stabilna**.

Če je $-1 < F'(N_{ri}) < 0$, bo točka ravnotežja sicer **stabilna**, bo pa populacija **nihala** okoli točke ravnotežja.

Če je $F'(N_{ri}) < -1$, bo točka ravnotežja **nestabilna** in obnašanje modela nihajoče.

Enačbi 2.20 in 2.21 sta rekurzivni enačbi prvega reda in ju lahko zapišemo tudi v obliki **diferenčne enačbe** (enačba 2.22.).

$$N_{t+1} - N_t = g(N_t), \quad (\text{En 2.22})$$

2.3.1 Diskreten Malthusov model

Vrnimo se k enačbi 2.20. Predpostavimo, da je $f(N_t) = R$ konstanta.

$$N_{t+1} = R \cdot N_t \rightarrow N_t = R^t \cdot N_0 \quad (\text{En 2.23})$$

Pri tem je N_0 velikost populacije v časovnem intervalu $t = 0$.

Enačba 2.23 opisuje situacijo, ko je velikost populacije določena samo z njeno plodnostjo. Populacija eksponentno raste če je $R > 0$, oziroma upada če je $R < 0$. Enačba 2.23 je diskretna verzija Malthusovega modela.

Enačbo 2.23 včasih zapišemo (Murray, 2002, str. 45) tudi v nekoliko spremenjeni obliki

$$N_{t+1} = R \cdot N_{t,S} \rightarrow N_{t,S} = N_t^{(1-c)},$$

pri čemer mora biti c taka konstanta, da je $N_{t,S} \leq N_t$. Modifikacija upošteva **učinek prenasíčenosti** (ang. *crowding effect*). $N_{t,S}$ je del populacije, ki se je sposoben razmnoževati.

Malthusov model je zasnovan na sledečih predpostavkah:

- Vsak osebek populacije v povprečju izvali enako število potomcev in to vsako obdobje enako povprečje a . Konstanto a imenujemo **stopnja rojstev po osebk**u (angl. *per-capita birth rate*)
- Vsak osebek ima enako možnost, da preživi ali umre oziroma izgubi plodnost pred naslednjim (paritvenim) obdobjem. Verjetnost, da osebek umre ali izgubi plodnost pred naslednjim obdobjem, je b . Konstanto b imenujemo **stopnja umrljivosti po**

osebku (angl. *per-capita death rate*) in se od enega do drugega obdobja ne spreminja.

- Razmerje med samci in samicami je vsako paritveno obdobje enako.
- Starostna razlika med osebki populacije ni upoštevana.
- V prostor, na katerem živi populacija, ni imigracij in prav tako ne emigracij.

Število osebkov, ki se izleže vsako obdobje je proporcionalno velikosti populacije na začetku obdobja. Prav tako je število umrlih osebkov v zaporednih obdobji proporcionalno velikosti populacije na začetku obdobja.

Tako pridemo do enačbe 2.24.

$$N_{t+1} = N_t + a \cdot N_t - b \cdot N_t \quad (\text{En 2.24})$$

$$\rightarrow N_{t+1} = (1 + a - b) \cdot N_t$$

Ko je $b=1$, kar pomeni da celotna odrasla populacija odmre, bo $N_{t+1} = a \cdot N_t$.

Predpostavimo, da je začetna populacija $N_0 > 0$. Iz enačbe 2.23 izhaja enačba 1.24.

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = R \quad (\text{En 2.25})$$

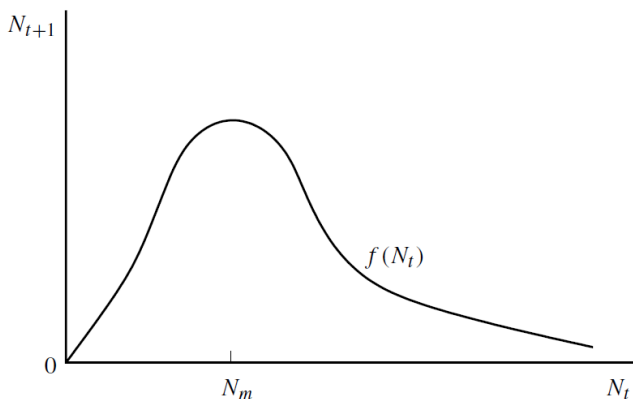
dokler je $\frac{N_{t+1}}{N_t} > 1$ bo populacija naraščala, ko je $\frac{N_{t+1}}{N_t} = 1$ se naraščanje

ustavi. Če je $\frac{N_{t+1}}{N_t} < 1$ bo populacija upadala.

2.3.2 **Od velikosti populacije odvisna stopnja rasti**

Od **velikosti populacije neodvisna stopnja rast** (angl. *density-independent growth*) je iz biološkega vidika nerealistična, ker jo v realnosti omejujejo danosti okolja (razpoložljivi viri, prostor, itd.). Poleg tega pa je rast neke populacije odvisna tudi od njene velikosti (gostote). Neka populacija ima največjo sposobnost obstanka pri neki srednji gostoti (Alleejev učinek). Ko neka populacija dovolj naraste, bodo osebkii začeli med seboj tekrovati za vire, kar zmanjša njeno rast. Predpostavka, da je razmerje starši - potomci konstantna ne vzdrži. V populacijskem modelu moramo upoštevati zmanjševanje (redukcijo) rasti. To se pravi, da se bo z naraščanjem N_t funkcija $f(N_t)$ postopoma zmanjševala. Taka rast se pogosto imenuje **od velikosti (gostote) odvisna rast** (angl. *density-dependent growth*).

Funkcija $f(N_t)$ ima, zaradi prenasíčenosti in samo-regulacije, nekje svoj maksimum N_m . Za $N_t > N_m$ bo funkcija $f(N_t)$ upadala (sliki 2.28). O tem več v naslednjem odstavku.



Slika 2.28. Funkcija $f(N_t)$ (Murray, 2002, str. 48)

V modelu dinamike populacije upoštevajmo **Alleejev učinek**.

Vsi rojeni potomci ne preživijo in se ne uvrstijo med odrasle osebkke v naslednjem obdobju. Zaznamujmo **stopnjo preživetja** (angl. *survival rate*) **potomcev** s $S(N)$, potem enačbo 2.23 lahko zapišemo (Banasaik, 2018, str. 2-5) :

$$N_{t+1} = R \cdot S(N_t) \cdot N_t \quad (\text{En 2.26})$$

Fitnes funkcijo lahko posplošeno zapišemo:

$$f(N_t) = R \cdot S(N_t)$$

Funkcija $f(N_t)$ predstavlja **stopnjo reprodukcije po osebkku** in je odvisna od velikosti populacije. Tako je rast populacije odvisna od njene gostote oziroma velikosti. Povečana populacije je **kompensirana** s povečano umrljivostjo.

$S(N)$ odraža tekmovalnost med osebki iste populacije za vire (hrano, prostor itd). V splošnem obstajajo tri možnosti:

- **Ni tekmovalnosti.** $S(N) = 1$.
- **Privilegirana tekmovalnost.** Če je $N < N_c$ kar pomeni, da je velikost populacije manjša od kritične velikosti N_c , potem je $S(N) = 1$. V nasprotnem primeru, ko je $N > N_c$, bo $S(N) = \frac{N_c}{N}$. V tem primeru preživi samo del populacije.
- **Simetrična tekmovalnost.** Če je virov dovolj glede na velikost populacije $N < N_c$ preživi celotna populacija: $S(N) = 1$. Če pa je virov premalo glede na velikost populacije $N > N_c$, ne preživi nihče. V tem primeru je $S(N) = 0$.

V realnosti ni lahko določiti ali je v igri privilegirana ali simetrična tekmovalnost. Prav tako je zelo težko določiti kritično velikost N_c . Ničelno preživetje pa je precej nerealistično. Bolj realistično je, da ocenimo asimptotično obnašanje $S(N)$ ali $f(N)$ ko gre $N \rightarrow \infty$. Glej sliko 2.28.

2.3.3 Diskreten logističen model

Zelo razširjen je **diskreten logistični model**. Predpostavke so enake kot pri zveznem logističnem modelu. V začetku, ko je populacija majhna, raste eksponentno in ko se približuje nosilni kapaciteti okolja (K), raste vedno počasneje in ko doseže nosilno kapaciteto se ustavi. Model je podan s sledečo enačbo (enačba 2.27):

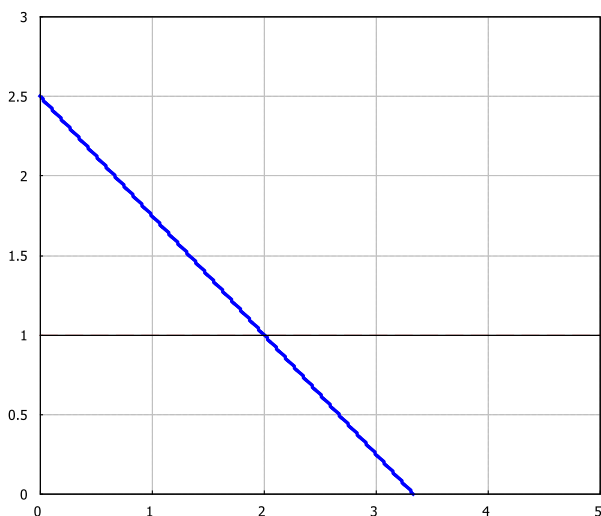
$$N_{t+1} = N_t + r \cdot N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \quad (\text{En 2.27})$$

Enačbo lahko zapišemo tudi v sledeči obliki: $N_{t+1} = N_t \cdot \left(1 + r - \frac{r}{K} N_t\right)$

Fitness funkcija je torej podana z enačbo 2.28:

$$f(N_t) = 1 + r - \frac{r}{K} N_t \quad (\text{En 2.28})$$

Fitness funkcija linearno upada z naraščanjem N_t . Prikazana je na sliki 2.29 (dodatek 6).



Slika 2.29. Fitnes funkcija $f(N_t)$; enačba 1.26; parametri: $r=1.5$, $K=2$.

Diskretni logistični model zapišimo v obliki **diferenčne enačbe**.

$$N_{t+1} = N_t + r \cdot N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \rightarrow N_{t+1} - N_t = r \cdot N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \rightarrow$$

$$\Delta N_t = N_t \cdot \frac{r}{K} (K - N_t) \quad (\text{En 2.29})$$

Poiščimo **točke ravnotežja**.

Vrnimo se k enačbi 2.27. Točka ravnotežja je podana z enačbo:

$$r \cdot N_{ri} \cdot \left(1 - \frac{N_{ri}}{K}\right) = 0,$$

od tod sledi, da je **trivialna točka ravnotežja** $N_{r1} = 0$ in **netrivialna** $N_{r2} = K$.

Poglejmo ali sta **točki ravnotežja stabilni ali ne?**

Najprej poiščimo **funkcijo prenove** $F(N_t)$ in njen odvod.

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

$$N_{t+1} = (1+r) \cdot N_t - \frac{r}{K} \cdot N_t^2$$

Funkcija prenove je (enačba 2.30):

$$F(N) = (1+r) \cdot N - \frac{r}{K} \cdot N^2 \quad (\text{En 2.30})$$

Odvod funkcije prenove je (enačba 2.31):

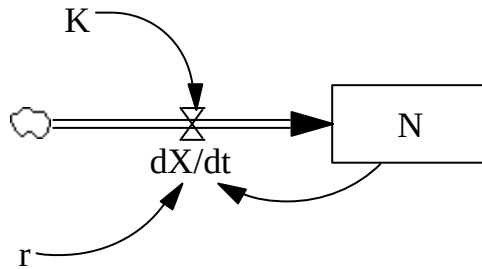
$$\frac{dF(N)}{dN} = 1 + r - 2 \cdot r \cdot \frac{N}{K} \quad (\text{En 2.31})$$

Za **trivialno točko** ravnotežja $N_{r1} = 0$ je: $\frac{dF(0)}{dN} = 1 + r > 1$, točka je **nestabilna**, ker $r > 0$.

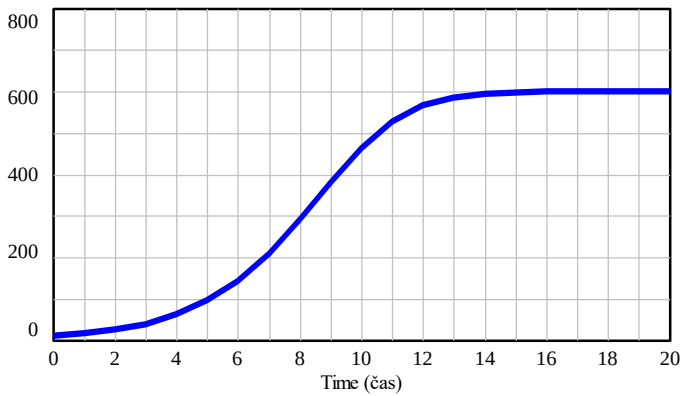
Za **netrivialno točko** ravnotežja $N_{r2} = K$ je $\frac{dF(N_{r2})}{dN} = 1 + r - 2 \cdot r$. Ali bo ta točka ravnotežja stabilna ali ne, je odvisno od parametra r . Glej **teorem** v začetku poglavja 1.2.

1. Če je $0 < r < 1$, bo **točka ravnotežja stabilna**. Populacija se bo monotono približevala točki ravnotežja $N_{r2} = K$
2. Če je $1 < r < 2$, bo **točka ravnotežja sicer stabilna**, toda populacija se bo **nihajoče** približevala točki ravnotežja.
3. Če je $2 < r < 3$, bo **točk ravnotežja nestabilna**, populacija bo nihala okoli točke ravnotežja.

Enačbo 2.29 preslikamo v nivo-tok model prikazan na sliki 2.30 (dodatek 6).



Slika 2.30. Logistična rast; nivo tok model.



N : LOG P

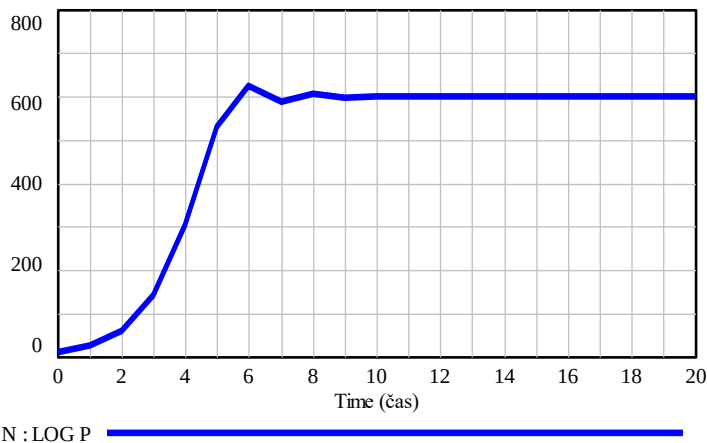
Slika 2.31. Logistična rast; dinamika modela; parametri: $r=0.6$, $K=600$; začetna vrednost: $N_0=10$

Spremenimo stopnjo rasti, ki naj bo : $r=1.5$. Ker je $1 < r < 2$, bo **točka ravnotežja še vedno stabilna**. Enačbo 2.29 lahko zapišemo:

$$N_{t+1} = N_t + \frac{1.5}{600} \cdot N_t \cdot (600 - N_t).$$

Dinamika populacije je prikazana na sliki 2.42 (dodatek 6).

Pri vrednosti parametra $r = 1,5$ populacija narašča hitreje, kot v primeru ko je $r = 0,6$ in ko populacija doseže vrednost K , okrog te vrednosti kratko zaniha. Ker je $1 < r < 2$ bo **točka ravnotežja** še vedno stabilna.

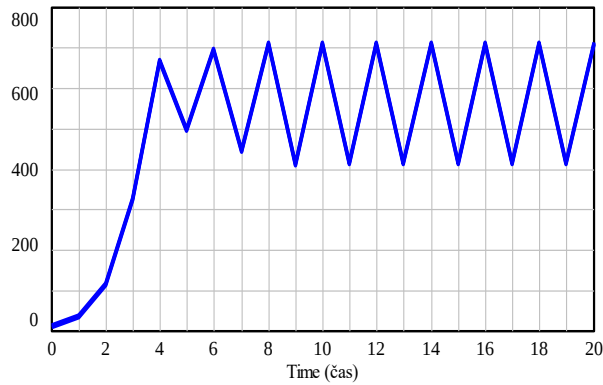


Slika 2.32. Logistična rast; dinamika modela; parametri: $r=1.5$, $K=600$; začetna vrednost: $N_0=10$.

Spremenimo stopnjo rasti, ki naj bo sedaj: $r = 2.3$. Ker je $2 < r < 3$ bo **točka ravnotežja nestabilna**. Populacija niha okoli vrednosti K . Perioda nihanja je 2 časovni enoti (angl. *limiting cycle of period 2*). Enačbo 2.29 lahko zapišemo:

$$N_{t+1} = N_t + \frac{2.3}{600} \cdot N_t \cdot (600 - N_t).$$

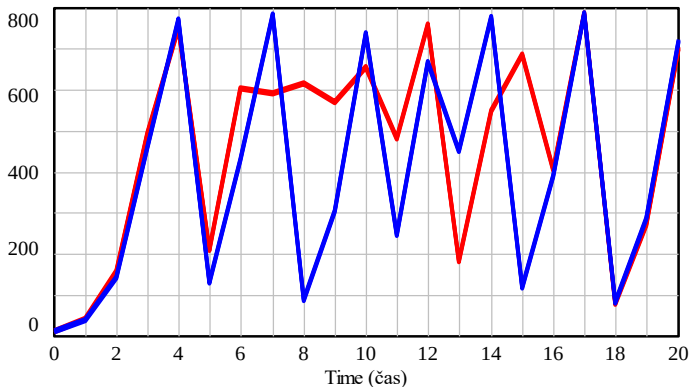
Dinamika populacije je prikazana na sliki 2.33 (dodatek 6)



N : LOG P

Slika 2.33. Logistična rast; dinamika modela; parametri: $r=2.3$, $K=600$; začetna vrednost: $N_0=10$,

Z večanjem parametra r je dinamika modela **vedno bolj nepredvidljiva**. Že majhna sprememba velikosti začetne populacije N_0 spremeni dinamiko modela, kar ilustrira slika 2.34. Naj bo $r=2.9$ in začetna vrednost N_0 enkrat 10 in drugič 11.



N : LOG P

N : LOG P1

Slika 2.34. Logistična rast; dinamika modela; parametri: $r=2.95$; začetna vrednost: $N_0=10$ (LOG P), in $N_0=11$ (LOG P1).

2.3.4 *Beverton-Holtov model*

Beverton-Holtov model podaja sledeča enačba 2.32:

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{1 + \frac{R-1}{K} \cdot N_t} \quad (\text{En 2.32})$$

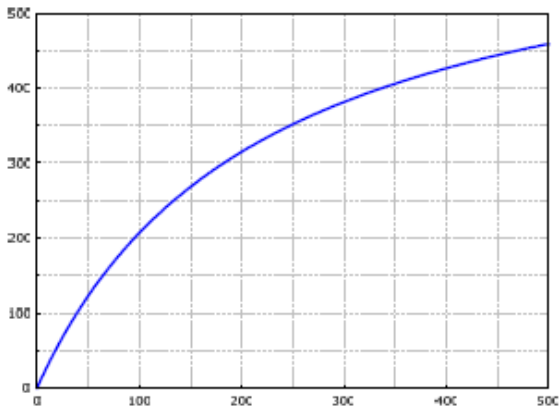
Pri tem je K nosilna kapaciteta okolja oziroma zgornja meja rasti, Ko populacija doseže zgornjo mejo $K = N_t$ neha rasti: $N_{t+1} = N_t$.

Naj bo $k = \frac{R-1}{K}$. Beverton-Holtov model lahko zapišemo v obliki, ki jo podaja enačba 2.33.

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{(1 + k \cdot N_t)} \quad (\text{En 2.33})$$

Če primerjamo enačbo 2.26 $N_{t+1} = R \cdot S(N_t) \cdot N_t$ in enačbo 2.33 potem vidimo, da je $S(N) = \frac{1}{(1 + k \cdot N)}$.

Funkcija prenove $F(N_t) = \frac{R \cdot N_t}{1 + k \cdot N_t}$ je podana na sliki 2.35.



Slika 2.35. Beverton-Holtov model; funkcija prenove; parametri: $R=3,010$, $k=0,00456$.

Poiščimo točke ravnotežja N_{ri} , torej točke kjer se populacija ne spreminja. Ena točka je trivialna, to je $N_{r1} = 0$ in druga netrivialna $N_{r2} = K$ (glej dodatek 7). Sedaj določimo še ali sta točki ravnotežja stabilni ali ne. Poiščimo odvod funkcije prenove:

$$F(N) = \frac{R \cdot N}{1 + k \cdot N}.$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = \frac{R \cdot (1 + k \cdot N) - R \cdot N \cdot k}{(1 + k \cdot N)^2} \quad \rightarrow$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = \frac{R}{(1 + k \cdot N)^2}.$$

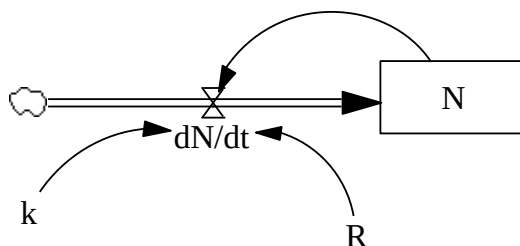
Vzemimo, da je notranja stopnja rasti $R=3.010$ in nosilna kapaciteta $K=440.8$ (Mahaffy, 2001). V tem primeru je $k=0.00456$ in

$$\frac{dF(N)}{dN} = \frac{3.010}{(1+0.00456 \cdot N)^2}$$

Za točko ravnotežja $N_{r1}=0$ je $\frac{dF(0)}{dN}=3.010>1$. Točka N_{r1} je **nestabilna**.

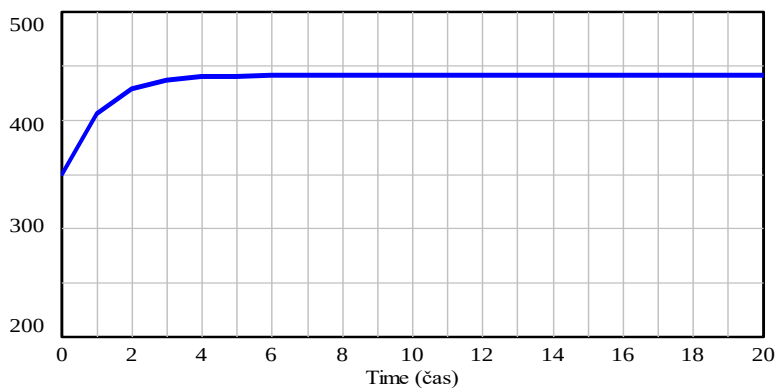
Za točko ravnotežja $N_{r2}=440.8$ je $\frac{dF(440.8)}{dN}=0.332<1$. Točka ravnotežja N_{r2} je **stabilna**.

Model, ki ga podaja enačba 2.33, preslikajmo v **nivo-tok model** (slika 2.36).



Slika 2.36. Beverton-Holtov model; nivo tok model.

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 2.37 in potrjuje, da je točka ravnotežja N_{r2} stabilna.



Slika 2.37. Beverton-Holtov model; dinamika modela; parametri: $k=0.00456$, $R=3.010$; začetna vrednost: $N_0=350$

2.3.5 *Hasselov model*

Hasselov model je velikokrat uporabljen za proučevanje populacijske dinamike žuželk. Beverton-Holtov model je samo poseben primer **Hasselovega modela**, ki vključuje »simetrično tekmovalnost« in ga predstavlja enačba 2.34.

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{(1 + k \cdot N_t)^b} \quad (\text{En 2.34})$$

Člen $R \cdot N_t$ simulira eksponentno rast. To pomeni, da bo populacija pri majhni velikosti (gostoti) rasla eksponentno, potem pa se bo z naraščanjem populacije velikosti rasti populacije zmanjševala (glej sliko 2.38).

Poiščimo **točke ravnotežja**.

$$N_r = \frac{R \cdot N_r}{(1 + k \cdot N_r)^b} \rightarrow N_r \cdot (1 + k \cdot N_r)^b = R \cdot N_r$$

Točka ravnotežja $N_{r1} = 0$ je trivialna. Druga točka ravnotežja je

$$N_{r2} = \frac{R^{\frac{1}{b}} - 1}{k} \text{ (dodatek 8).}$$

Določimo **stabilnost točk ravnotežja**. V ta namen **odvajajmo funkcijo**

prenove (dodatek 8) $F(N) = \frac{R \cdot N}{(1 + k \cdot N)^b}$ in dobimo :

$$\frac{dF(N)}{dN} = R \cdot \frac{1 + k \cdot (1 - b) \cdot N}{(1 + k \cdot N)^{b+1}} \quad (\text{En 2.35})$$

Za trivialno točko ravnotežja $N_{r1} = 0$ je $\frac{dF(N_{r1})}{dN} = R$. Ker je $R > 1$, je točka ravnotežja **nestabilna**.

Za netrivialno točko ravnotežja: $N_{r2} = \frac{R^{\frac{1}{b}} - 1}{k}$ je

$$\frac{dF(N_{r2})}{dN} = \frac{b}{R^{\frac{1}{b}}} + (1 - b) \text{ (dodatek 8)}$$

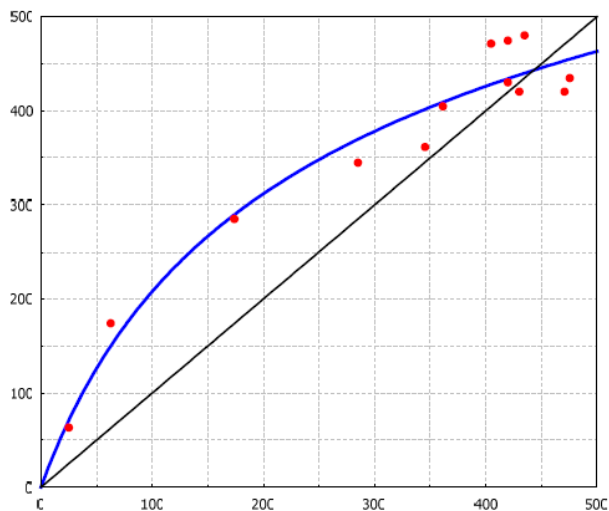
Vidimo, da je **točka ravnotežja odvisna od parametrov R in b** , ni pa odvisna od parametra k .

Crombie je leta 1946 proučeval populacije žuželk (Mahaffy, 2004). Za populacijo zobatega ščitnika (*Oryzaephilus surinamensis*) navaja dinamiko, kot jo prikazuje tabela 1. Iz zbranih podatkov so bile določene vrednosti parametrov modela: $R = 3.255$, $k = 0.0073$ in $b = 0.8178$.

Tabela 1. Dinamika populacije zobatega ščitnika

tedni	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
podatki	4	4	2	6	14	28	34	36	40	47	42	43	42	47
			5	3	7	5	5	1	5	1	0	0	0	5

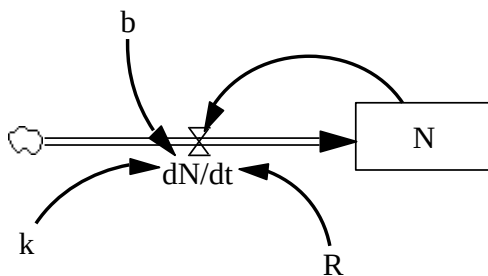
Funkcijo prenove v primerjavi z zbranimi podatki prikazuje slika 2.38.



Slika 2.38. Hassellov model; funkcija prenove; parametri: $k=0.0073$, $R=3.225$, $b=0.8178$.

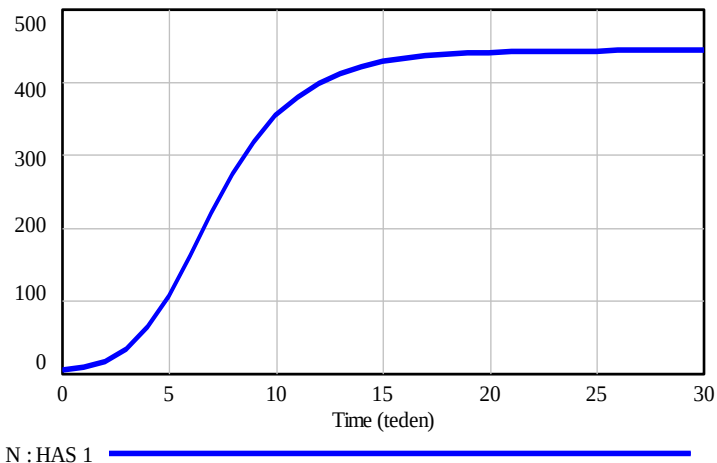
Pri tem moramo pripomniti, da je časovna enota 14 dni.

Enačbo 2.34 preslikamo v **nivo-tok model**, ki je prikazan na sliki 2.39.



Slika 2.39. Hassellov model; nivo-tok model

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 2.40 (dodatek 8)



Slika 2.40. Hassellov model; dinamika modela; parametri: $k=0.0073$, $R=3.225$, $b=0.81$; začetna vrednost: $N_0=4$; časovna enota teden.

2.3.6 Rickerjev model

Rickerjev model je bil prvotno razvit za področje ribištva. Prikazan model simulira dinamiko **Pacifiškega lososa** (*Oncorhynchus nerka*). Pacifiški losos se za razmnoževanje umakne v hladna jezera ali reke. Potem ko izležejo ikre odrasli osebki umrejo. Potomci se umaknejo v ocean in rabijo 4 do 5 let, da dozori. Odrasli osebki gredo potem ob istem času v natančno isto jezero ali reko, kjer so se izlegli, in ko izležejo ikre umrejo. Življenjski cikel pacifiškega lososa je kompleksen dinamičen model predvsem zato, ker bi moral upoštevati 4 ali 5 letno dozorevanje. Rickerjev model je poenostavljen v tem, da to razliko ignorira. V prikazanem modelu je čas dozorevanja 4 leta.

Rickerjev model je podan z enačbo 2.36.

$$N_{t+1} = a \cdot N_t \cdot e^{-b \cdot N_t} \quad (\text{En 2.36})$$

Pri tem sta a in b sta pozitivni konstanti.

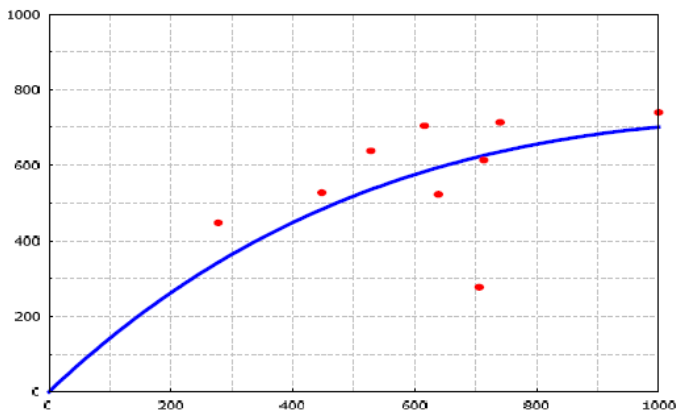
Štiri letna povprečja Pacifiškega lososa v reki Skeena so podana v tabeli 2 (podatki so v tisočih) (Mahaffy, 2004).

Tabela 2. Populacija Pacifiškega lososa v reki Skeena (štiri letna povprečja)

190	191	191	192	192	192	193	193	194	194	194
8	2	6	0	4	8	2	6	0	4	8
100	740	714	615	706	510	278	448	528	639	523
8										

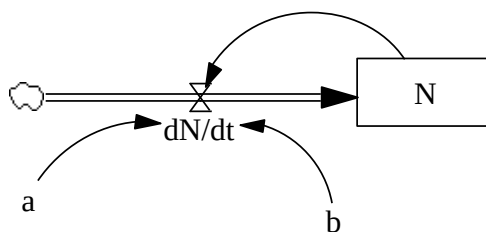
Za populacijo Pacifiškega lososa postavimo glede na zbrane podatke: $a=1.535$ in $b=0.000783$ (Mahaffy, 2004). Tako pridemo do modela, ki ga podaja enačba 2.37 in je prikazana na sliki 2.41 (dodatek 9).

$$N_{t+1} = 1.535 \cdot N_t \cdot e^{-0.000783 \cdot N_t} \quad (\text{En 2.37})$$

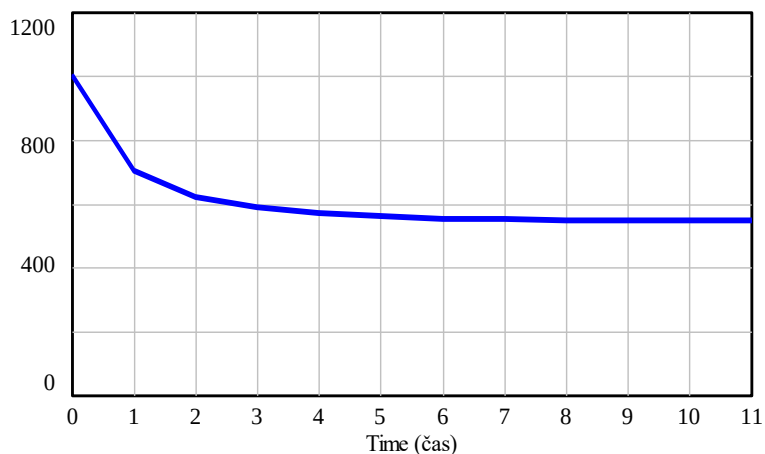


Slika 2.41. Rickerjev model; funkcija prenove.

Model (enačba 2.36) preslikamo v **nivo-tok model** (dodatek 9) slika 2.42. Dinamika modela je prikazana na sliki 2.43 (dodatek 9).



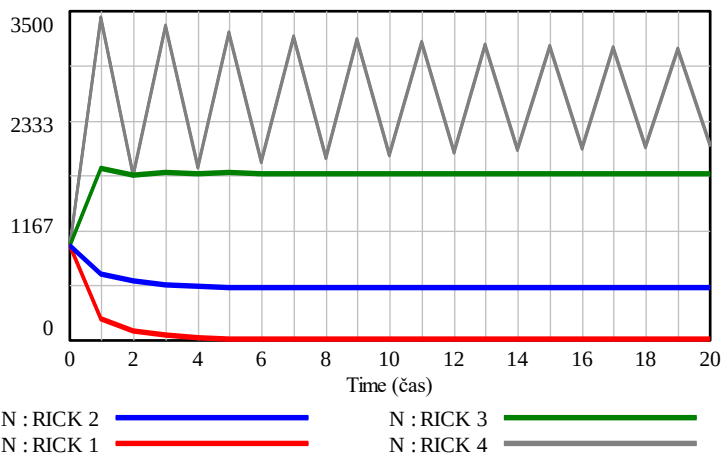
Slika 2.42. Rickerjev model; nivo-tok model.



N : RICK 1

Slika 2.43. Rickerjev model; dinamika modela; parametri: $a=1.535$, $b=0.000738$.

Opazujmo dinamiko modela pri različnih vrednostih parametra a , prikazana na sliki 2.44



Slika 2.44. Rickerjev model; dinamika modela; parametri: $a=0.5$ (RICK 1), $a=1.535$ (RICK 2), $a=4.0$ (RICK 3), $a=7.5$ (RICK 4)

Ko je vrednost parametra a manjša od 1, oziroma, ko je $0 < a < 1$ bo populacija upadala proti nič. Z naraščanjem parametra a se bo populacija s časom približevala točki stabilnosti (simulacijski tek RICK 2). Ko vrednost parametra a še naprej narašča se bo populacija okoli točke stabilnosti iznivala (simulacijski tek RICK 3)

Določimo **točke ravnotežja** N_{ri} (dodatek 9). Ravnotežna točka $N_{r1} = 0$ je trivialna. Iz enačbe 2.36 sledi:

$$N_{ri} = a \cdot N_{ri} \cdot e^{-b \cdot N_{ri}} \rightarrow N_{r2} = \frac{\ln(a)}{b} \quad \text{En (2.38)}$$

Posvetimo se še vprašanju **stabilnosti ravnotežnih točk**. Poiščimo odvod funkcije prenove:

$$F(N) = a \cdot N \cdot e^{-b \cdot N}$$

v obeh ravnotežnih točkah:

$$\frac{dF(N)}{dN} = (a \cdot N \cdot e^{-b \cdot N})' \quad \rightarrow$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = a \cdot e^{-b \cdot N} + a \cdot N \cdot (-b) \cdot e^{-b \cdot N} \rightarrow$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = a \cdot e^{-b \cdot N} \cdot (1 - b \cdot N).$$

Za trivialno točko ravnotežja $N_{r1} = 0$ je $\frac{dF(N)}{dN} = a$.

Če je $0 < a < 1$, je ravnotežna točka stabilna, populacija upada proti 0. Če pa je $a > 1$ je ravnotežna točka nestabilna in populacija narašča. To je razvidno tudi iz slike 2.44.

Za ravnotežno točko $N_{r2} = \frac{\ln(a)}{b}$ je

$$\frac{df(N_{r2})}{dN} = a \cdot e^{-\frac{b \cdot \ln(a)}{b}} \cdot \left(1 - b \cdot \frac{\ln(a)}{b}\right) \quad \rightarrow$$

$$\frac{df(N_{r2})}{dN} = a \cdot e^{-\ln(a)} \cdot (1 - \ln(a)) \rightarrow$$

$$\frac{df(N_{r2})}{dN} = 1 - \ln(a) \quad (\text{En 2.39})$$

Vrnimo se k enačbi 2.37, ki podaja model populacije Pacifiškega lososa v reki Skeena.

$N_{t+1} = 1.535 \cdot N_t \cdot e^{-0.000783 \cdot N_t}$. Točki stabilnosti sta:

$$N_{r1} = 0 \text{ in } N_{r2} = \frac{\ln(1.535)}{0.000783} = 547.293$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = 1.535 \cdot e^{-0.000783 \cdot N} \cdot (1 - 0.000783 \cdot N)$$

Za trivialno točko ravnotežja $N_{r1} = 0$ je $\frac{dF(N_{r1})}{dN} = a = 1.535 > 1$ je

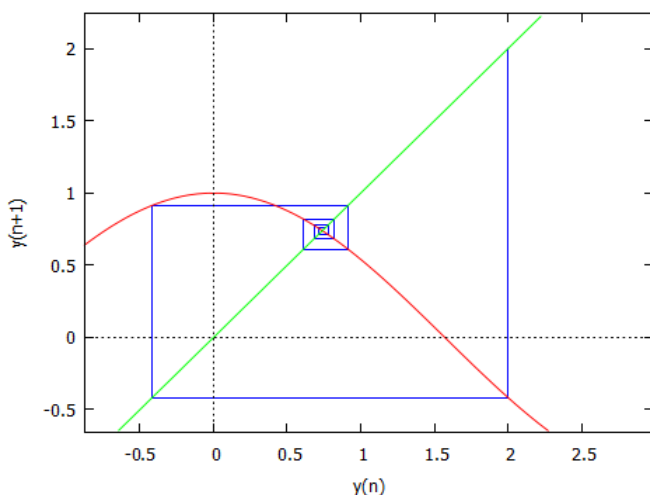
točka ravnotežja nestabilna.

Za točko ravnotežja $N_{r2} = 547.293$ je

$$\frac{dF(N_{r2})}{dN} = 1 - \ln(1.535) = 0.571 < 1, \text{ je točka ravnotežja stabilna.}$$

2.3.7 Grafična analiza stabilnosti

Stabilnost oziroma **nestabilnost** dinamičnega sistema lahko ugotavljamo tudi z **grafično analizo**. V ta namen se pogosto uporablja tako imenovani »**diagram pajčevine**« (angl. cobweb diagram). **Diagram pajčevine** prikaže grafično **funkcijo prenove** $y = F(x)$, **premico** $y = x$ ter izmenjujoče se **zaporedje horizontalnih in vertikalnih segmentov** združujoč točke (y_0, y_0) , (y_0, y_1) , (y_1, y_1) , (y_1, y_2) itd. Točke ravnotežja so na presečiščih krivulje $y = F(x)$ in premice $y = x$. Primer diagrama pajčevine prikazuje slika 2.45.


 Slika 2.45. Diagram pajčevine; $\cos(y)$; izhodiščna točka $y_0=2$.

Grafično analizo z uporabo diagrama pajčevine bomo prikazali na poenostavljenem diskretnem logističnem modelu (dodatek 10).

Vrnimo se k **diskretnemu logističnemu modelu**. Do njega pridemo tudi z naslednjim razmislekom (glej tudi enačbe 2.27 do 2.31).

Populacija N naj ima **konstantno stopnjo rasti** a in stopnjo umrljivosti **proporcionalno z velikostjo populacij**: $b \cdot N$. V intervalu n je prirastek populacije $a \cdot N_n$ osebkov in odmre $b \cdot N^2$ osebkov. V začetku intervala $n+1$ je velikost populacije:

$$N_{n+1} = N_n + a \cdot N_n - b \cdot N_n^2 \rightarrow N_{n+1} = (1+a) \cdot N_n - b \cdot N_n^2 \rightarrow$$

$$N_{n+1} = (1+a) \cdot N_n \cdot \left(1 - \frac{b}{1+a} \cdot N_n\right) \quad (\text{En 2.40})$$

Vpeljimo novo spremenljivko y_n :

$$y_n = \frac{b}{1+a} \cdot N_n \rightarrow N_n = \frac{1+a}{b} y_n$$

Enačba 2.40 dobi obliko:

$$\frac{1+a}{b} \cdot y_{n+1} = (1+a) \cdot \frac{(1+a)}{b} \cdot y_n \cdot (1-y_n) \rightarrow$$

$$y_{n+1} = (1+a) \cdot y_n \cdot (1-y_n) \quad (\text{En 2.41})$$

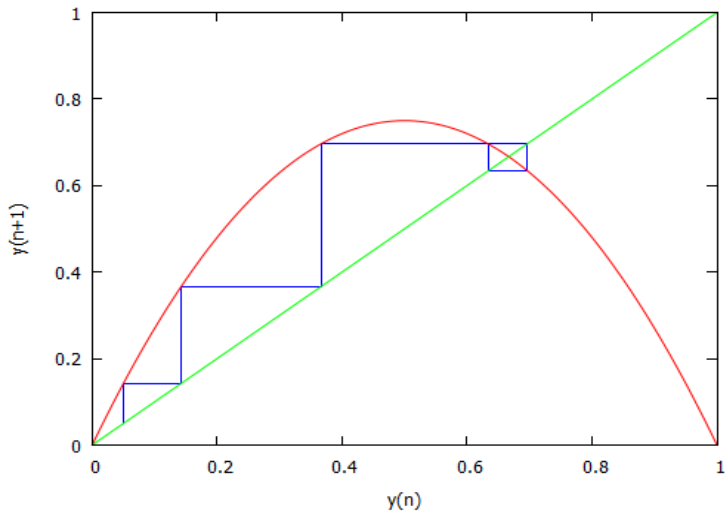
Vpeljimo še oznako: $c = (1+a)$ in pridemo do enačb:

$$y_{n+1} = c \cdot y_n \cdot (1-y_n) \quad (\text{En 2.42})$$

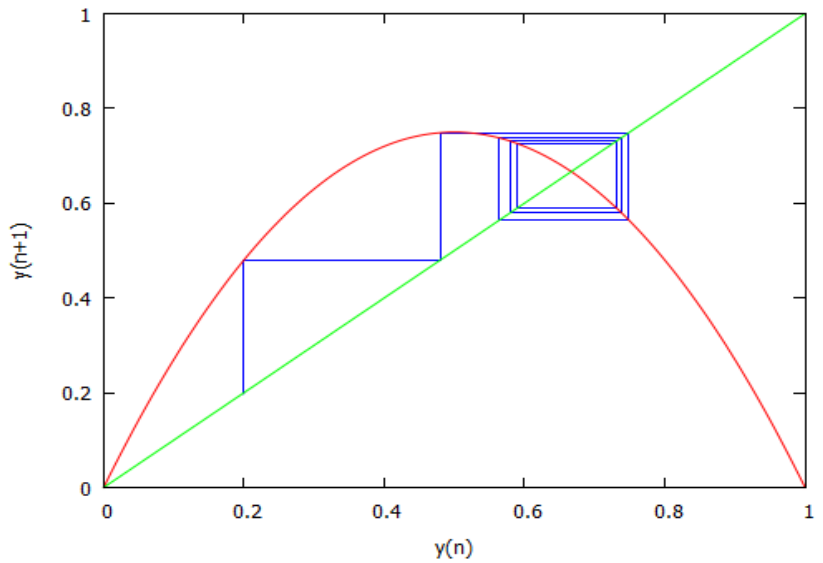
Diagrami pajčevine diskretnega logističnega modela (enačba 2.42) narisani iz različnih izhodišč so prikazani na slikah 2.46, 2.47 in 2.48 (dodatek 10). Točke ravnotežja so na presečišču krivulj, ki jih ponazarjata **funkcija prenove** $y = f(x)$ in **premica** $y_{n+1} = y_n$.

Če je v bližini točke ravnotežja x_{ri} naklon krivulje funkcije prenove manjši od naklona premice $y = x$, **potem zaporedje konvergira proti točki ravnotežja**. Torej je pogoj $\left| F(x_{ri})' \right| < 1$ zadosten za konvergentnost zaporedja pri tej točki ravnotežja.

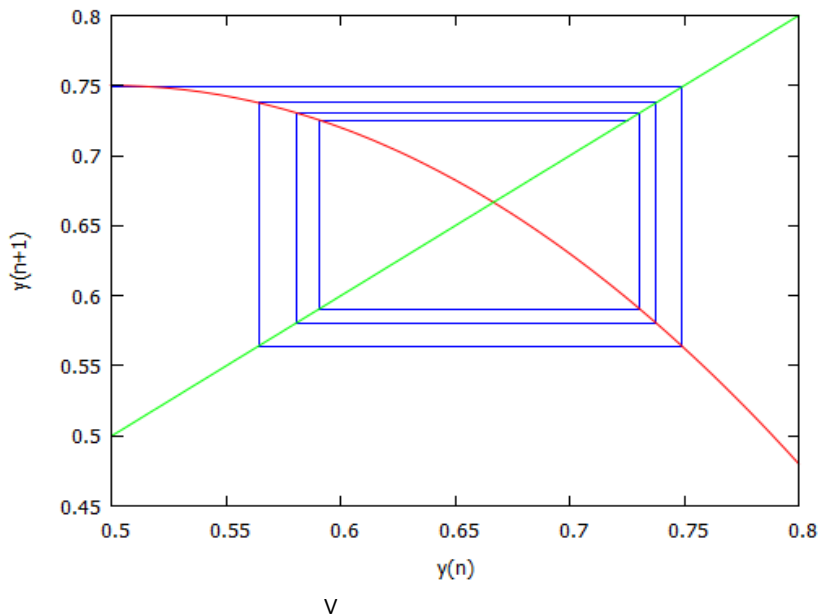
Iz slik je razvidno, da je točka ravnotežja $y_{r1} = 0$ nestabilna in $y_{r2} = \frac{2}{3}$ stabilna.



Slika 2.46. Diskreten logistični model; diagram pajčevine; parameter $c=3$; izhodiščna točka 0.05.



Slika 2.47. Diskreten logistični model; diagram pajčevine; parameter $c=3$; izhodiščna točka 0.2.



Slika 2.48. Diskreten logistični model; diagram pajčevine; parameter $c=3$; izhodiščna točka 0.5.

2.4 Modeli strukturirane populacije

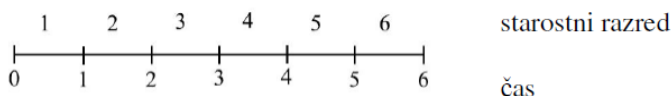
V predhodnih dveh odstavkih smo obravnavali **ne strukturirano** populacijo, to se pravi nismo upoštevali starostnih, spolnih in drugih razlik med posameznimi osebki. V tem odstavku se bomo posvetili modelom strukturirane populacije (Sharov, 1992).

2.4.1 *Lesliejev model*

Lesliejev model je **diskreten dinamični model starostno strukturirane populacije**. Model, kot bomo videli, zahteva veliko število podatkov. To so podatki o **razdelitvi populacije v starostne razrede**, podatki vezani na

preživetje osebkov v posameznih starostnih razredih in plodnost osebkov v posameznih starostnih skupinah, ki pa jo je zelo težko določiti.

Populacija N je porazdeljena v **starostne razrede** (angl. *age classes*). Čas je diskretna spremenljivka. Starostne **razrede** in **obdobja** (časovne točke oziroma časovne intervale) merimo v istih enotah. Model se (običajno) nanaša smo na samice, ker le njihovo število igra vlogo v populacijski dinamiki.



Slika 2.49. Starostni razredi v časovnih intervalih.

Vsaka starostna skupina ima specifično **reprodukcijo** in **umrljivost**. Starostni razred bomo označili z x in časovni interval s t .

$N_{x,t}$ - **število organizmov v starostnem razredu x v časovnem intervalu t** .

S_x - **stopnja preživetja** ali delež organizmov starostnega razreda x , ki doseže naslednji starostni razred $x+1$. (Na S_x lahko gledamo tudi kot verjetnost, da osebek v starostnem razredu x preživi in preide v naslednji razred.)

m_x - **povprečno število** potomcev (novih samic), ki jih da ena samica v starostnem razredu x in pridejo v starostni razred N_0 – **rodnost**.

Lesliejev model je zasnovan na enačbah 2.43, 2.44 in 2.45

$$N_{x+1,t+1} = N_{x,t} \cdot S_x \quad (\text{En 2.43})$$

Enačba 2.43 pomeni, da bo iz starostnega razreda $N_{x,t}$ prestopilo v naslednji $(x+1)$ starostni razred $N_{x,t} \cdot S_x$ osebkov (samic). Enačba se nanaša ne vse starostne razrede, razen na starostni razred $x=0$, to je razred novorojenih osebkov. Celotno populacijo v času (časovnem intervalu) t lahko zapišemo kot vektor - **populacijski vektor** $\vec{N}_t$, ki podaja porazdelitev populacije po starostnih razredih v časovnem intervalu t (enačba 2.44)

$$\vec{N}_t = (N_{0,t}, N_{1,t}, N_{2,t}, \dots, N_{s,t})^T \quad (\text{En 2.44})$$

Starostni razred N_0 bo vsota vseh novo rojenih osebkov vseh starostni razredov.

$$N_{0,t+1} = \sum_{x=0}^n N_{x,t} \cdot m_x = N_{0,t} \cdot m_0 + N_{1,t} \cdot m_1 + \dots + N_{n,t} \cdot m_n$$

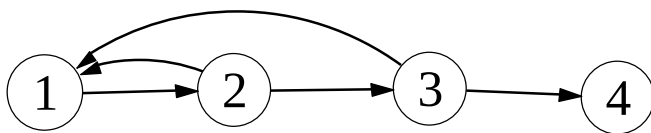
(En 2.45)

Tako pridemo do **Lesliejevega modela**, ki ga podaja enačba 2.46.

$$\vec{N}_{t+1} = A \cdot \vec{N}_t \quad (\text{En 2.46})$$

Matriko A imenujemo **Lesliejeva matrika**. Elementi matrike so pozitivna realna števila ali nič.

Življenjski cikel neke **populacije lahko** shematsko skiciramo kot je to prikazano na sliki 2.50. Kot primer vzemimo, da je celotna populacija razdeljena na štiri starostne razrede. Osebki v razredu 2 in 3 so plodni in ustvarjajo reprodukcijo. Osebki v razredu 1 so novorojeni, ki še ne ustvarjajo reprodukcijo. V razredu 4 so stari osebki, ki tudi niso več plodni in prej ali slej umrejo. Razred 4 nas ne zanima več.



Slika 2.50. Življenjski cikel starostno strukturirane populacije

Dinamiko starostno strukturirane populacije, ki jo prikazuje slika 2.50 lahko zapišemo v obliki sistema enačb 2.47.

$$N_{1,t+1} = m_2 \cdot N_{2,t} + m_3 \cdot N_{3,t}$$

$$N_{2,t+1} = S_1 N_{1,t}$$

$$N_{3,t+1} = S_2 N_{2,t} \quad (\text{En 2.47})$$

$$N_{4,t+1} = S_3 N_{3,t}$$

Sistem enačb zapišimo v matrični obliki (enačba 2.48)

$$\begin{pmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & m_2 & m_3 & 0 \\ S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_3 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \end{pmatrix} \quad (\text{En 2.48})$$

Posplošeno lahko enačbo 2.48 zapišemo (enačba 2.49):

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ \dots \\ N_{s,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_0 & m_1 & m_2 & m_3 & \dots & m_s \\ S_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_3 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & S_{s-1} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ \dots \\ N_{s,t} \end{pmatrix} \quad (\text{En 2.49})$$

Tako na primer organizmi v starostni skupini 2 ($x=2$) v naslednjem časovnem obdobju prispevajo $N_{2,t} \cdot m_2$ v starostno skupino 0 ($x=0$) in $N_{2,t} \cdot S_2$ v starostno skupino 3 ($x=3$).

$S_s = 0$, če najstarejšega razreda ne upoštevamo več v populaciji ali če vsi osebki tega razreda umrejo. Če pa najstarejši razred vključuje vse osebke, ki so prišli v ta razred, potem $S_s \neq 0$

Določanje koeficientov matrike je zasnovano na dveh funkcijah: **funkciji plodnosti** (angl. *fecundity function*) $m(x)$ in **funkciji preživetja** $l(x)$ (angl. *survival function*).

Funkcija preživetja $l(x)$ je definirana kot verjetnost, da novorojeni osebek preživi do starostnega razreda x .

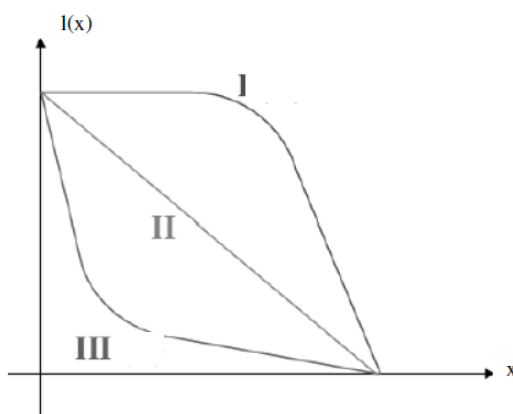
Razlikujemo 3 tipe funkcij preživetja (Gonze, 2015) (slika 2.51):

Tip I - verjetnost, da bo novorojeni osebek preživel daljše obdobje do neke starosti je velika, potem pa začne hitrost hitro upadati. Oblika funkcije preživetja je **konkavna**.

Tip III - verjetnost, da bodo novorojeni osebki preživel v začetna obdobja je majhna. Po nekem določenem obdobju pa verjetnost preživetja le počasi upada. Oblika funkcije preživetja je **konveksna**.

Tip II – verjetnost preživetja približno linearno upada.

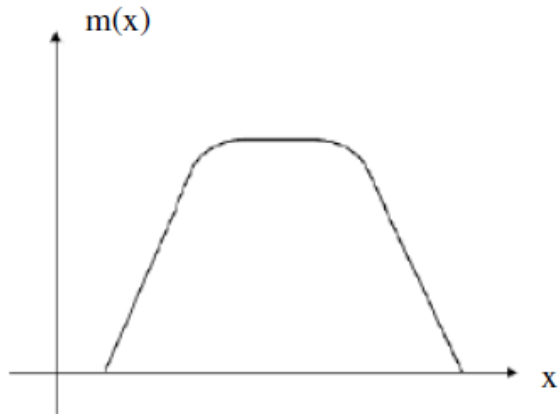
Stopnja preživetja (Gonze, 2015) : $S_i \approx \frac{l(x+1)}{l(x)}$



Slika 2.51. Funkcija preživetja (Gonze, 2015)

Funkcija plodnosti $m(x)$ je definirana kot povprečno število novorojenih osebkov, ki jih dajo osebki v enem starostnem razredu (x) v časovni enoti (slika 2.52).

Rodnost (Gonze, 2015): $m_x \approx l(1) \cdot m(x)$.



Slika 2.52. Funkcija plodnosti (Gonze, 2015).

Analiza Lesliejevega modela.

Najprej določimo **lastne vrednosti** λ_i in pripadajoče **lastne vektorje** $\vec{\eta}_i$ Lesliejeve matrike A . Izhajamo iz enačbe:

$$A \cdot \vec{\eta} = \lambda \cdot \vec{\eta} \rightarrow (A - \lambda \cdot I) \cdot \vec{\eta} = \vec{0},$$

pri tem je I **identična matrika**. Ker lastni vektor ni $\vec{0}$, mora biti matrika $(A - \lambda \cdot I) = \vec{0}$. Da bo enačba imela ne-ničelno rešitev mora biti **matrika** $(A - \lambda \cdot I)$ **singularna**. To se pravi, da je njena determinanta 0 .

$$\det(A - \lambda \cdot I) = 0 \quad (\text{En 2.50})$$

Za matriko dimenzije $s \times s$ determinanta predstavlja polinom s -te stopnje. Polinom ima splošno s korenov, to se prvi s lastnih vrednosti. Nekatere se lahko ponavljajo. Nekatere so lahko tudi kompleksne. Če je neka lastna vrednost kompleksna, je lasna vrednost tudi njena konjugirana vrednost. Vsaki lastni vrednosti λ_i , $i = 1, \dots, s$ pripada lastni vektor $\vec{\eta}^{(i)}$.

Začetni **populacijski vektor** $\vec{N}_{t=0}$ lahko zapišemo v obliki enačbe 51 (Mahaffy, 2018).

$$\vec{N}_{t=0} = \sum_{i=0}^s c_i \cdot \vec{\eta}_i^{(j)} \quad (\text{En 2.51})$$

Tako pridemo do enačbe 2.52.

$$\vec{N}_1 = A \cdot \vec{N}_0 \rightarrow \vec{N}_1 = \sum_{i=0}^s c_i \cdot \lambda_i \cdot \vec{\eta}_i \quad (\text{En 2.52})$$

Matrični model ki ga podaja enačbe 2.52. lahko ponavljamo v času, tako pridemo do modela kot ga prikazuje enačba 2.53.

$$\vec{N}_{x,t} = (A)^t \cdot \vec{N}_{x,0} = \sum_{i=0}^s c_i \cdot \lambda_i^t \cdot \vec{\eta}_i \quad (\text{En 2.53})$$

Perron-Frobeniusov teorem

Za vsako Lesliejevo matriko obstaja **realna pozitivna lastna vrednost**. Po velikosti največjo lastno vrednost imenujemo **dominantna lastna vrednost** λ_1 in njej pripadajoči lastni vektor je **realen**.

Dominantna lastna vrednost določa asimptotične lastnosti populacije. Če je:

- $\lambda_1 = 1$ je populacija stacionarna,
- $\lambda_1 > 1$ bo populacija naraščala,
- $\lambda_1 < 1$ bo populacija upadala in prej ali slej izginila.

Če je t dovolj velik je $|\lambda_1|^t \square |\lambda_i|^t$ za $i = 2, \dots, s$,

bo populacija asimptotično podana z enačbo 2.54 (Mahaffy, 2018).

$$N_t \leq c_1 \cdot \lambda_1^t \cdot \bar{\eta}_1 \quad (\text{En 2.54})$$

Slabost Lesliejevega modela je v tem, da ne upošteva nosilne kapacitete okolja, to se pravi ni omejitve rasti populacije. Tako pridemo do podobne dinamike, kot jo izkazuje Malthusov model. Da upoštevamo omejitev rasti populacije je potrebno model nekoliko spremeniti. Ena od možnosti je, da rodnost m_i v modelu ni več konstanta pač pa, da upada z naraščanjem populacije. Upadanje rodnosti naj določa funkcija $U(N)$. Modificiran Leslie model podaja enačba 2.55.

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ \dots \\ N_{s,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_0 \cdot U(N) & m_1 \cdot U(N) & \dots & m_s \cdot U(N) \\ S_0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & S_1 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & \dots & S_{s-1} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ \dots \\ N_{s,t} \end{pmatrix} \quad (\text{En 2.55})$$

Če predpostavimo, da rodnost upada eksponentno z velikostjo populacije, potem lahko funkcijo $U(N)$ zapišemo v sledeči obliki (Gonze, 2015) enačbe 2.56.

$$U(N) = r \cdot e^{-b \cdot N} \quad (\text{En 2.56})$$

2.4.2 Nivo-tok model starostno strukturirane populacije

Lesliejev model lahko preslikamo v **nivo-tok model**. Z nivo-tok modelom želimo simulirati dinamiko populacije, ki je razporejena v starostne skupine (Hannon & Ruth, 2001). Populacija je porazdeljena v n starostnih

razredov, ki jih označimo z x . Predpostavimo, da je plodnost osebkov v razredu $x = 0$ enaka 0.

Označimo:

N_x - **število osebkov** v starosti skupini x na začetku obdobja.

Na primer N_2 je število osebkov na začetku drugega leta starosti : $N_2 = 229$

S_x - **stopnja preživetja** v starostni skupini x (v obdobju x do $x+1$).

Pr_x - **število preživelih** v starostni skupini x : $Pr_x = N_x \cdot S_x = N_{x+1}$.

Na primer $N_3 = N_2 \cdot S_2 = 229 \cdot 0.433 = 99$ ($S_2 = 0.433$). V Lesliejevem modelu ni člena, ki določa število umrlih v posameznih starostnih skupinah. Pri nivo-tok modelu, ki je zasnovan na diferenčnih enačbah pa je to potrebno.

D_x - **število umrlih v starostni skupini** x (obdobju x do $x+1$) :

$$D_x = (1 - S_x) \cdot N_x ;$$

$$\text{na primer } D_2 = (1 - S_2) \cdot N_2 = (1 - 0.433) \cdot 229 = 130 ;$$

m_x - **stopnja rodnosti** v obdobju x do $x+1$.

N_0 - število novorojenih osebkov v enem časovnem obdobju.

$$N_{0,t+1} = \sum_{x=1}^n N_{x,t} \cdot m_x = N_{1,t} \cdot m_1 + N_{2,t} \cdot m_2 + ... + N_{n,t} \cdot m_n \quad (\text{En 2.57})$$

Prehod osebkov iz ene v drugo starostno skupino podaja diferenčna enačba 2.57.

$$\Delta N_x = S_{x-1} \cdot N_{x-1} - S_x \cdot N_x - (N_x - S_x \cdot N_x) \quad (\text{En 2.58})$$

$$\Delta N_x = Pr_{x-1} - Pr_x - D_x \quad (\text{En 2.59})$$

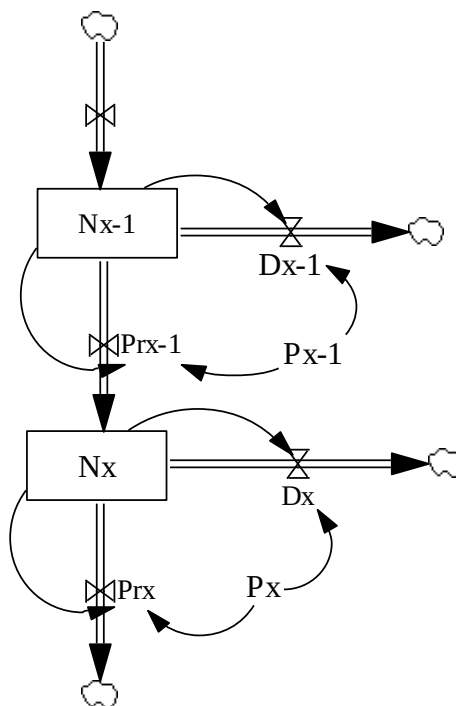
Pri tem je:

$$Pr_{x-1} = S_{x-1} \cdot N_{x-1},$$

$$Pr_x = S_x \cdot N_x$$

$$D_x = (1 - S_x) \cdot N_x$$

Nivo-tok modela prikazuje slika 2.53.



Slika 2.53. Struktura nivo-tok modela starostno strukturirane populacije.

Nivo-tok model - primer 1

Poglejmo si številčen primer. Za neko populacijo so podatki zbrani v tabeli 3. Populacija ima 4 starostne razrede.

Tabela 3. Nivo-tok model - primer

x	$N_{x,0}$	S_x	m_x
starostni razred	število osebkov	stopnja preživetja	rodnost
0	20	0.5	0.5
1	10	0.8	2.4
2	40	0.5	1.0
3	30	0.0	0
Σ	100		

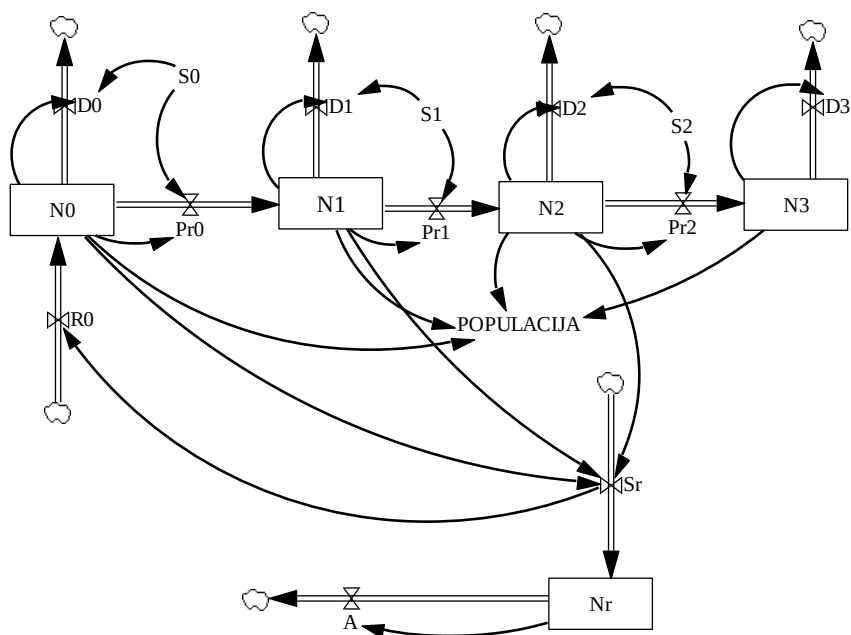
Na osnovi zbranih podatkov postavimo sledeč Lesliejev model (enačba 2.57), (dodatek 11).

$$\vec{N}_1 = (A) \cdot \vec{N}_0.$$

$$\vec{N}_{t=1} = \begin{pmatrix} 74_{0,t=1} \\ 10_{1,t=1} \\ 8_{2,t=1} \\ 20_{3,t=1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.5 & 2.4 & 1.0 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 20_{0,t=0} \\ 10_{1,t=0} \\ 40_{2,t=0} \\ 30_{3,t=0} \end{pmatrix} \quad (\text{En 2.60})$$

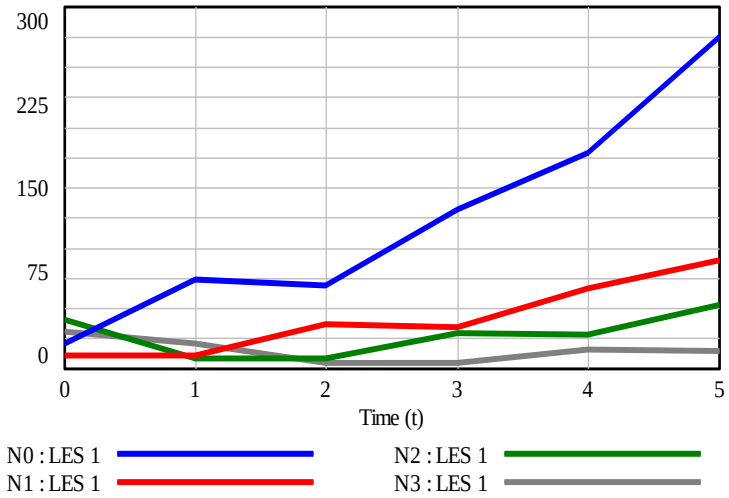
Celotno število osebkov je začetku, torej v času $t=0$, enako 100 in v času $t=1$ enako 112.

Nivo-tok model je prikazan na sliki 2.54.

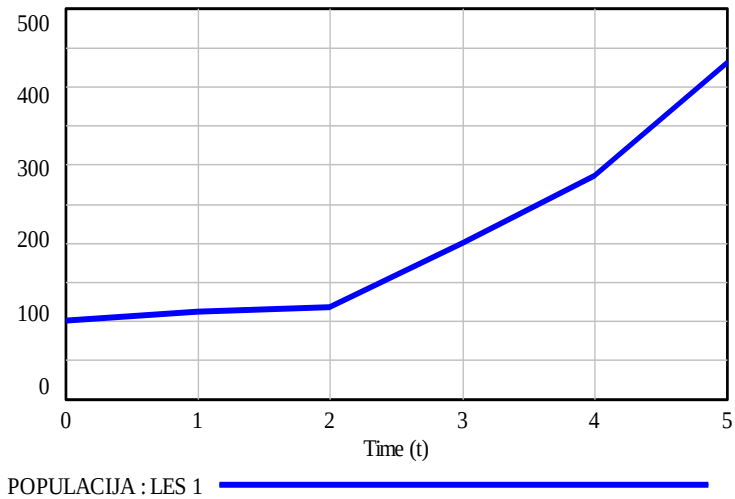


Slika 2.54. Nivo-tok model strukturirane populacije; primer 1.

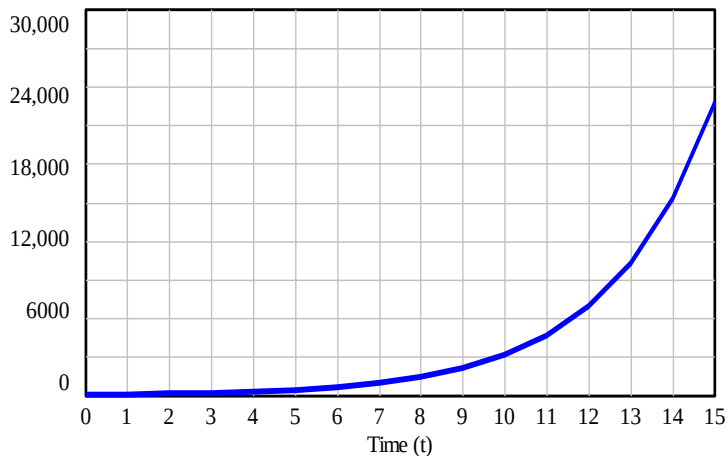
Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.55, 2.56 in 2.57.



Slika 2.55. Dinamika posameznih starostnih skupin; primer1.



Slika 2.56. Dinamika celotne populacije; prime 1.



POPULACIJA : LES 1

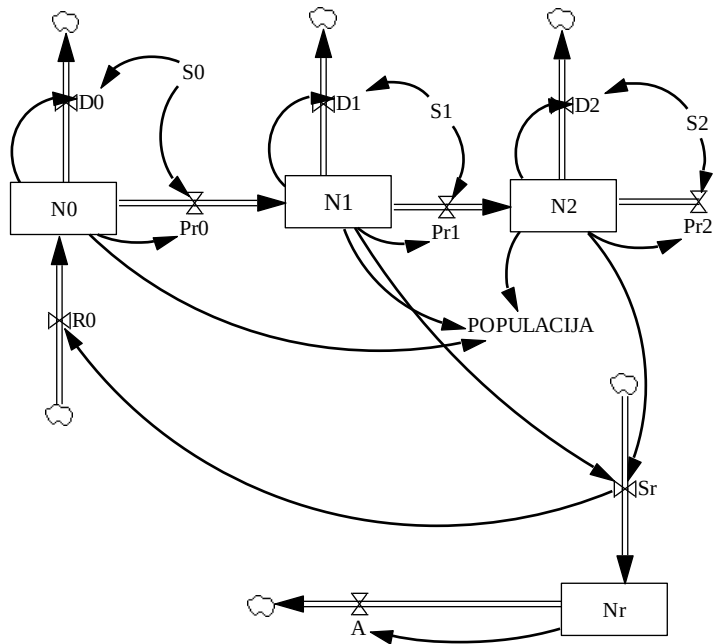
Slika 2.57. Dinamika celotne populacije; primer 1; daljše obdobje.

Nivo-tok model - primer 2

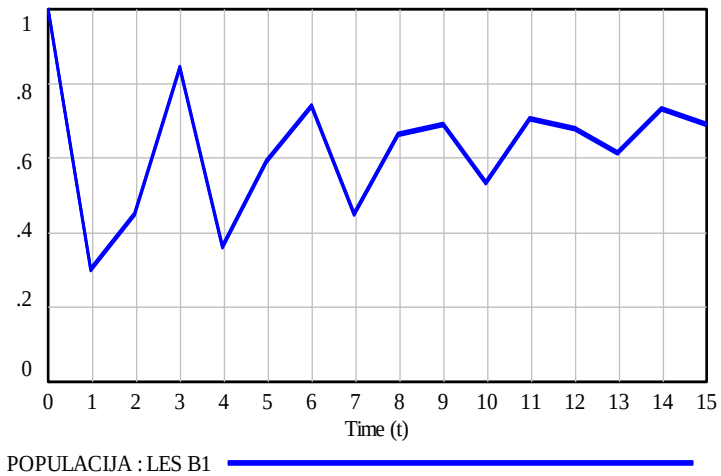
Preslikajmo Lesliejev model, ki ga podaja enačba 2.61, v nivo-tok model. (Gonze, 2015)

$$\vec{N}_{t=1} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1_{0,t=0} \\ 0_{1,t=0} \\ 0_{2,t=0} \end{pmatrix} \quad (\text{En 2.61})$$

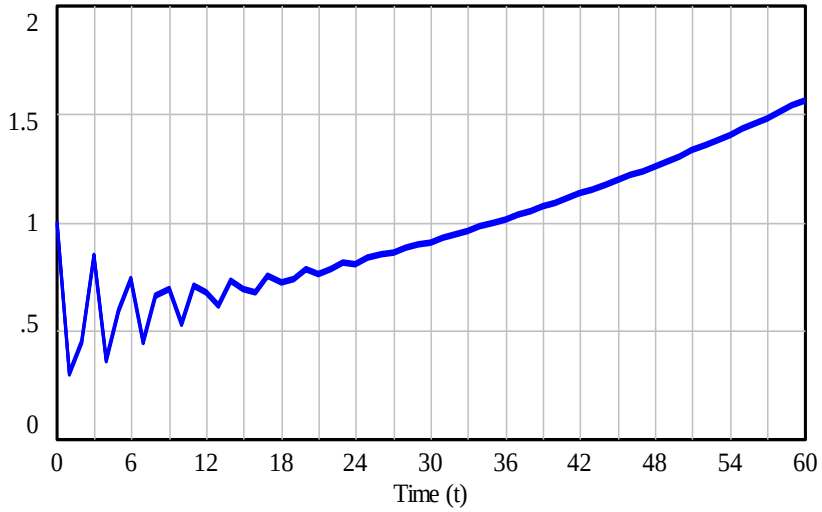
Nivo-tok model (dodatek 12) je prikaza na sliki 2.58 in rezultati simulacije na slikah 2.59, 2.60 in 2.61.



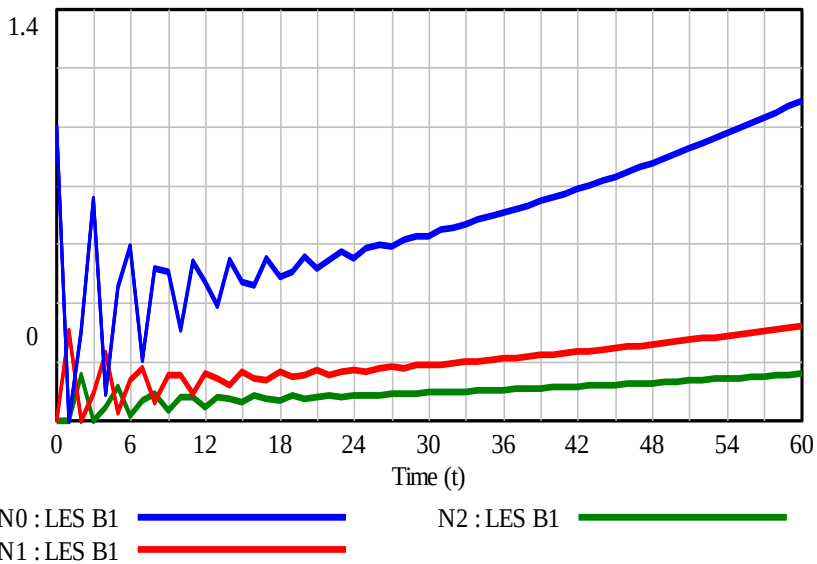
Slika 2.58. Nivo-tok model; primer 2.



Slika 2.59. Dinamika celotne populacije; primer 2.



Slika 2.60. Dinamika celotne populacije; primer 2; daljše obdobje.



Slika 2.61. Dinamika posameznih starostnih skupin; primer 2.

Dvostopenjski populacijski model - primer 3.

Model življenjskega cikla populacije neke žuželke poenostavimo v dvostopenjski populacijski model: **jajčeca** - spremenljivka J in **zreli osebki** – spremenljivka Z . Podatki, na osnovi katerih so zasnovani modeli, so običajno dobljeni v laboratorijskih raziskavah. Jajčece smatramo kot mrtvo, če se iz njega več ne more izvaliti zrel osebek.

Model je podan s sledečima enačbama 2.62 in 2.63.

$$\frac{dJ}{dt} = a \cdot Z - b \cdot J - c \cdot J \quad (\text{En 2.62})$$

$$\frac{dZ}{dt} = c \cdot J - d \cdot Z \quad (\text{En 2.63})$$

Pri term je:

a stopnja leženja jajčec - število jajčec po zrelem osebkju na dan,

b stopnja umrljivosti jajčec,

c stopnja izleganja - s katero se iz jajčec izležejo zreli osebki,

d stopnja umrljivosti zrelih osebkov,

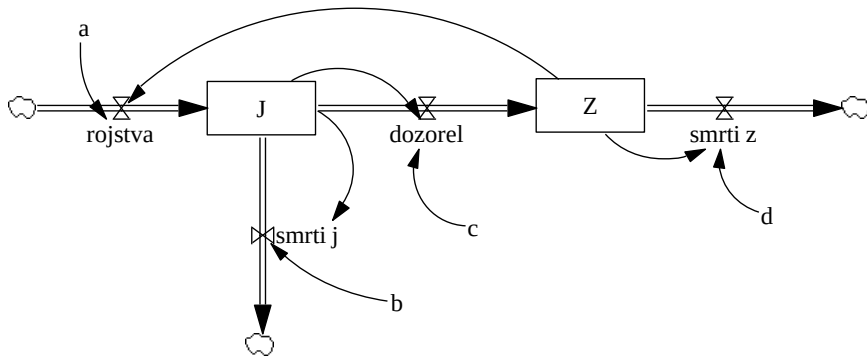
$rojstva = a \cdot Z$ število novih jajčec na dan,

$smrti = b \cdot J$ število odmrlih jajčec na dan,

$dozorel = c \cdot J$ število izleženih zrelih osebkov na dan,

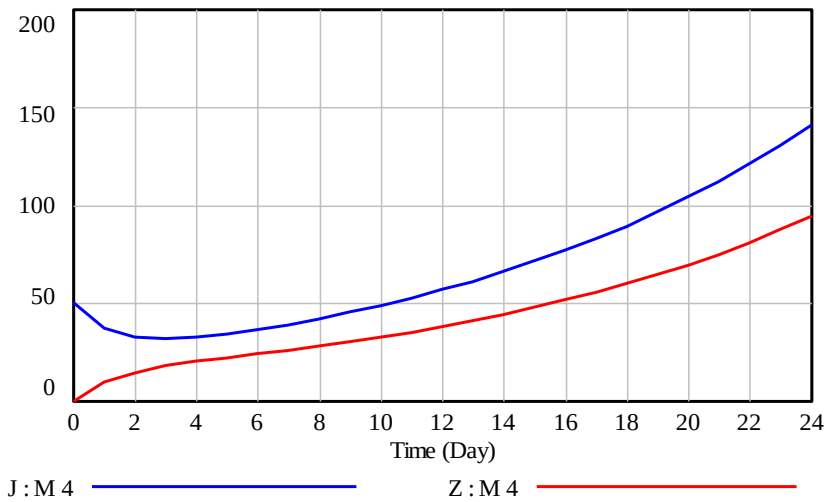
$smrti z = d \cdot Z$ število umrlih osebkov na dan,

Enačbi 2.59 in 2.60 preslikamo v nivo-tok model prikazan na sliki 2.62 (dodatek 13).

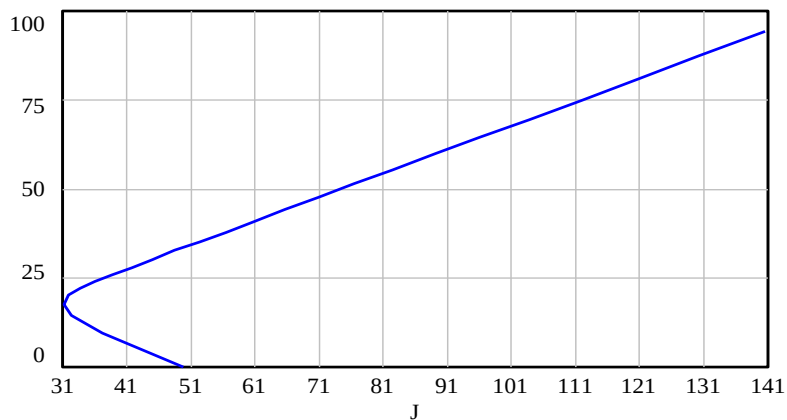


Slika 2.62. Enostaven dvostopenjski populacijski model; nivo-tok model; primer 3.

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.63 in 2.64.



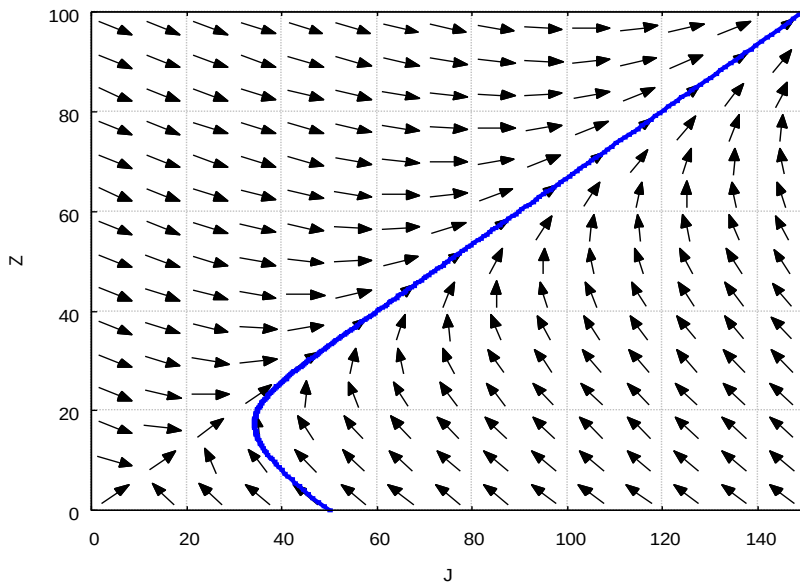
Slika 2.63. Dinamika modela;—primer 3; parametri: $a=0.5$, $b=0.0688$, $c=0.1862$, $d=0.2$.



Z : M 4

Slika 2.64. Odvisnost Z (zreli osebk) od J (jajčeca); parametrična krivulja.

Medsebojno odvisnosti spremenljivk Z - J lahko prikažemo tudi kot familijo parametričnih krivulj v smernem polju (slika 2.65 in dodatek 13).



Slika 2.65. Smerno polje in parametrična krivulja; parametri: $a=0,5$, $b=0,0688$, $c=0,1862$, $d=0,2$ začetni pogoji $J(0)=50$, $Z(0)=0$.

DODATKI K POGLAVJU 2

Dodatek 1

Model eksponentne rasti

Diferencialna enačba modela:

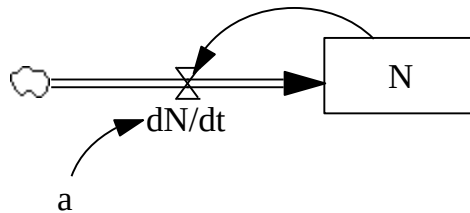
$$\frac{dN(t)}{dt} = a \cdot N(t)$$

$$\frac{dN}{N} = a \cdot dt \quad \rightarrow \quad \int \frac{dN}{N} = \int a \cdot dt + C \quad \rightarrow \quad \ln N = a \cdot t + C \quad \rightarrow$$

$$N(t) = e^{a \cdot t + C} = e^C \cdot e^{a \cdot t} \rightarrow$$

$$N(t) = N_0 \cdot e^{a \cdot t}$$

Nivo-tok model - eksponentna rast:



Enačbe modela

`a = 0.01`

`"dN/dt" = a*N`

`N = INTEG ("dN/dt", 1)`

Parametri simulacije

`INITIAL TIME = 0`

`FINAL TIME = 20`

`SAVEPER = TIME STEP`

`TIME STEP = 1`

Rezultat simulacije za različne vrednosti parametra a ($a = 0.05, 0.04, 0.03, 0.01$) je prikazan na sliki 2.2.

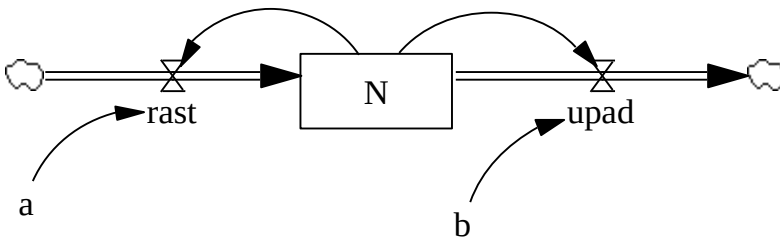
Dodatek 2

Malthusov model

Diferencialna enačba modela:

$$\frac{dN(t)}{dt} = (a - b) \cdot N(t)$$

Nivo-tok model - Malthusov model



Enačbe modela

```

a = 0.04
b = 0.05
rast = a*N
upad = b*N
N = INTEG ((rast-upad)*N, 1)
  
```

Parametri simulacije

```

INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 20
TIME STEP = 1
SAVEPER = TIME STEP
  
```

Rezultat simulacije za različne vrednosti parametrov a in b ($a = 0.05$, $b = 0.04$ in $a = 0.04$, $b = 0.05$) je prikazan na sliki 2.4

Dodatek 3

Model logistične rasti

Diferencialna enačba modela:

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

(D 3.1)

$$\frac{dN(t)}{N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)} = r \cdot dt, \quad \rightarrow$$

$$\int \frac{dN(t)}{N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)} = \int r \cdot dt = r \cdot t + C_1 \rightarrow$$

$$\frac{1}{N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)} = \frac{K}{N(t) \cdot (K - N(t))} = \frac{K - N(t) + N(t)}{N(t) \cdot (K - N(t))} = \frac{1}{N(t)} + \frac{1}{(K - N(t))}$$

$\rightarrow$

$$\int \frac{dN}{N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)} = \int \frac{dN(t)}{N(t)} + \frac{dN(t)}{K - N(t)} = \ln N(t) - \ln(K - N(t)) = \ln \frac{N(t)}{K - N(t)}$$

$$\rightarrow \ln \frac{N(t)}{K - N(t)} = r \cdot t + C_1 \rightarrow \frac{N(t)}{K - N(t)} = e^{C_1} \cdot e^{r \cdot t} = C \cdot e^{r \cdot t} \rightarrow$$

$$\rightarrow \rightarrow N(t) = C \cdot K \cdot e^{r \cdot t} - C \cdot N(t) \cdot e^{r \cdot t} \rightarrow$$

$$\rightarrow N(t) = \frac{K \cdot C \cdot e^{r \cdot t}}{1 + C \cdot e^{r \cdot t}} = \frac{K}{\frac{1}{C} \cdot e^{-r \cdot t} + 1}, \rightarrow \text{označimo } \frac{1}{C} = A$$

Splošna rešitev:

$$N = \frac{K}{1 + A \cdot e^{-r \cdot t}} \quad (\text{D 3.2})$$

Naj bo N_0 velikost populacije v času $t=0$, potem je: $N_0 = \frac{K}{1 + A} \rightarrow$

$$A = \frac{K - N_0}{N_0}.$$

Vstavimo v splošno rešitev

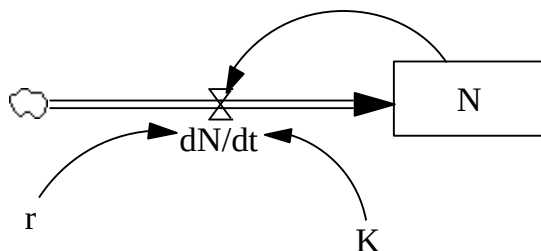
$$N = \frac{K}{1 + \frac{K - N_0}{N_0} e^{-r \cdot t}} \quad \rightarrow \quad N = \frac{K \cdot N_0 \cdot e^{r \cdot t}}{N_0 \cdot e^{r \cdot t} + K - N_0} \quad \rightarrow$$

$$N = \frac{K \cdot N_0 \cdot e^{r \cdot t}}{K - N_0 \cdot (1 - e^{r \cdot t})}$$

Partikularna rešitev:

$$N = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1 \right) \cdot e^{-r \cdot t}} \quad (\text{D 3.2})$$

Nivo-tok model - logistična rast



Enačbe modela

```

r = 0.2
K = 10000
"dN/dt" = r*N*(1-N/K)
N = INTEG ("dN/dt", 100)

```

Parametri simulacije

```

INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 100
TIME STEP = 1
SAVEPER = TIME STEP

```

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.6 in 2.7.

Maxima: Smerno polje z integralnimi krivuljami (slika 2.8).

Sprememba oznake $N \rightarrow y$

```

en1: »diff(y,t) = r*y*(1-y/K);
r: 0.2;
K: 10000;
ode2(en1,y,t);
load("plotdf");
plotdf(r*y*(1-y/K),[t,y],[y,100,20000],[t,0,50]);

```

Vrnimo se k enačbi D 3.1:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) = f(N)$$

Maxima: **grafični prikaz funkcije** (slika 2.9)

Sprememba oznake $N \rightarrow x$

r: 0.1;

K: 1500;

load(draw);

set_draw_defaults(

xrange=[-200,1600],

yrange=[-20,50],

grid=true,

line_width=2,

color=black);

draw2d (color=blue, yrange=[-20,50],

explicit (0.1·x·(1-x/1500), x,-200,1600),

color=black,line_width=1,

polygon([[0,-20],[0,0],[0,50]]), polygon([[1500,-20],[1500,0],

[1500,50]]), polygon ([-200,0],[0,0],[1600,0]))\$

Model logistične rasti pretvorimo v **normiran model**.

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right). \text{ Parameter } r \text{ ima dimenzijo } \frac{1}{\text{čas}} \text{ in}$$

$N(t)$ dimenzijo populacija. Ti dve veličini pretvorimo v brez

dimenzionalni veličini:

$$\text{označimo: } r \cdot t = \tau \rightarrow dt = \frac{d\tau}{r}, \quad \frac{N(t)}{K} = x$$

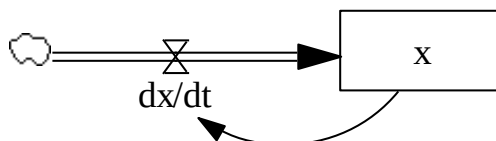
$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) : K \quad \rightarrow$$

$$\frac{1}{K} \cdot \frac{dN(t)}{dt} = r \cdot \frac{N(t)}{K} \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) : r ;$$

in dobimo:

$$\frac{1}{K} \cdot \frac{dN(t)}{d\tau} = x(1-x) \rightarrow \frac{dx}{d\tau} = x \cdot (1-x)$$

Nivo-tok model **normiranega modela logistične rasti**



Enačbe modela

"dx/dt" = x*(1-x)

x = INTEG ("dx/dt", 0.001)

Parametri simulacije

INITIAL TIME = 0

FINAL TIME = 100

SAVEPER = TIME STEP

TIME STEP = 0.125

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.11, 2.12 in 2.13.

Dodatek 4

Model logistične rasti s konstantno žetvijo

Normiran model logistične rasti s konstantno žetvijo podaja sledeča diferencialna enačba:

$$\frac{dx}{d\tau} = x \cdot (1 - x) - h = f(x)$$

Bifurkacijski diagram

Maksima: grafični prikaz funkcije $x \cdot (1 - x) - h = 0$ (slika 2.14)

Sprememba oznake: $x \rightarrow y \rightarrow y$ in $h \rightarrow x$

```
load(draw) ;
set_draw_defaults(
    xrange=[0,0.3],
    yrange=[0,1],
    grid=true,
    line_width=4,
    color=black);
draw2d(grid=true,color=blue,line_type=solid,xlabel="h",ylabel="x",
    implicit(y*(1-y)-x=0, x,0,0.3,y,0,1));
```

Maxima: graf funkcije $f(x) = x \cdot (1 - x) - h$ za različne vrednosti parametra h ($h = 0.2, 0.25, 0.3$) je prikazan na sliki 2.15.

```
load(draw) ;
set_draw_defaults(xrange=[0,1], yrange=[-0.1,0.1],
    grid=true,line_width=4,color=black);
draw2d (color=blue, yrange=[-0.1,0.1],explicit(x*(1-x)-0.2, x,0,1),
```

```

xlabel="x", ylabel="f(x)",
color=black, explicit(x*(1-x)-0.3, x, 0, 3),
color=red, explicit(x*(1-x)-0.25, x, 0, 1),
color=black, line_width=1,
polygon([[0,0],[5,0],[10,0]]);

```

Maxima: smerno polje z integralnimi krivuljami; za $h = 0.2$ slika 2.16, za $h = 0.25$ slika 2.17 in za $h = 0.3$ slika 2.18:

```

en1: »diff(y,t) = y*(1-y)-h;
h: 0.2;
load("plotdf");
plotdf([y*(1-y)-h],[t,y],[y,0,1],[t,0,20]);

```

Največji trajnostni donos

Izhodišče:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \cdot N(t) \cdot \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - H = 0 \rightarrow r \cdot N - \frac{r \cdot N^2}{K} - H = 0 \rightarrow$$

$$\frac{r \cdot N^2}{K} - r \cdot N + H = 0$$

Označimo: $a = \frac{r}{K}$ in $b = r$

$$\rightarrow a \cdot N^2 - b \cdot N + H = 0 \rightarrow N_{1,2} = \frac{b \pm \sqrt{b^2 - 4 \cdot a \cdot H}}{2 \cdot a}. \text{ V točki}$$

bifurkacije je $b^2 - 4 \cdot a \cdot H = 0 \rightarrow$ Največji trajnostni donos (žetev) je torej: $H = \frac{K \cdot r}{4}$.

Dodatek 5

Model populacijske dinamike smrekovega zavijača

Funkcijski odziv tip III (glej poglavje 4)

$$p(N) = B \cdot \frac{N^2}{A^2 + N^2}$$

Vrednosti parametrov; $B = 200$ in $A = 2000$

Maxima: funkcionalni odziv $p(N)$ (slika 2.19)

Sprememba oznake: $N \rightarrow x$

```
load(draw) ;
set_draw_defaults
  (xrange=[0,5000] ,
   yrange=[0,200] ,
   grid=true ,
   line_width=4 ,
   color=black) ;
draw2d(color=blue, yrange=[0,200] ,
  explicit(200*x^2/(2000^2+x^2) , x,0,5000)) ;
```

Model dinamike populacije **smrekovega zvijača** pretvorimo v **normiran model**.

$$\frac{dN}{dt} = R \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) - B \cdot \frac{N^2}{A^2 + N^2} .$$

Označimo: $x = \frac{N}{A} \quad \rightarrow \quad \frac{N^2}{A^2 + N^2} = \frac{x^2}{1 + x^2};$

$$\frac{dN}{A \cdot dt} = R \cdot \frac{N}{A} \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{B}{A} \cdot \frac{x^2}{1 + x^2} \rightarrow$$

$$\rightarrow \frac{dx}{dt} = R \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x \cdot A}{K}\right) - \frac{B}{A} \cdot \frac{x^2}{1 + x^2}.$$

Označimo: $k = \frac{K}{A} \rightarrow \frac{dx}{\left(\frac{B}{A}\right) \cdot dt} = \frac{R}{\left(\frac{B}{A}\right)} \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x^2}{1 + x^2}.$

Označimo $\tau = \left(\frac{B}{A}\right) \cdot t$ in $r = \frac{R}{\left(\frac{B}{A}\right)}$

Tako pridemo do **normiranega modela**:

$$\frac{dx}{d\tau} = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x^2}{1 + x^2}$$

Točke ravnotežja so podane s funkcijo $f(x) = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x^2}{1 + x^2} = 0$

Maxima: **funkcija** $f(x)$ (slika 2.20).

Vrednosti parametrov: $r = 0,48$ in $k = 10$

k: 10;

r: 0.48;

load(draw);

```
set_draw_defaults(
    xrange=[0,10],
    yrange=[-5,5],
    grid=true,
    line_width=3,
    color=black);
```

```
draw2d(color=blue, yrange=[-0.5,0.6],
        explicit(r*x*(1-x/k)-x^2/(1+x^2), x,0,10),
        color=black,line_width=2,
        polygon([[0,0],[5,0],[10,0]]));
```

Določimo vrednosti x_{ri} , ki zadostijo enačbi: $r \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x}{1+x^2} = 0$

$$\rightarrow r \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) = \frac{x}{1+x^2}. \rightarrow f_1(x) = r \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) \text{ in } f_2(x) = \frac{x}{1+x^2}.$$

Parameter $k=10$, parameter r naj ima različne vrednosti: 0,38, 0,48, 0,56 in 0,7

Maxima: funkciji $f_1(x)$ in $f_2(x)$ (slika 2.21):

```
load (draw);
set_draw_defaults (
    xrange=[0,10],
    yrange=[-5,5],
    grid=true,
    line_width=2,
    color=black);
draw2d(color=blue, yrange=[0,0.6],
        explicit(x/(1+x^2), x,0.1,10),
        color=red,
    explicit(0.38*(1-x/10), x,0,10),
    explicit(0.48*(1-x/10), x,0,10),
    explicit(0.56*(1-x/10), x,0,10),
    explicit(0.7*(1-x/10), x,0,10));
```

Bifurkacijski diagram

Izhodišče je enačba:

$$r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{x^2}{1+x^2} = 0,$$

ki določa ravnotežne točke. Iščemo funkcijo odvisnosti ravnotežnih točk od parametrov r in k . Predpostavimo, da je k konstanta in se ne spreminja. Ravnotežne točke so potem odvisne samo še od parametra r . Postavimo $k = 10$ in dobimo funkcijo:

$$x_r(r) = r \cdot x \cdot (1 - 0.1 \cdot x) - \frac{x^2}{1 + x^2} = 0$$

Maxima: funkcija $x_r(r) = 0$ (slika 2.22)

Sprememba oznak: $x \rightarrow y$ in $r \rightarrow x$:

```
load(draw);
set_draw_defaults(
    xrange=[0,0.8],
    yrange=[0,10],
    grid=true,
    line_width=4,
    color=black);
draw2d(grid=true,color=blue,line_type=solid,
    implicit(x*(1-0.1*y)=y/(1+y^2), x,0,0.8,
    y,0,10));
```

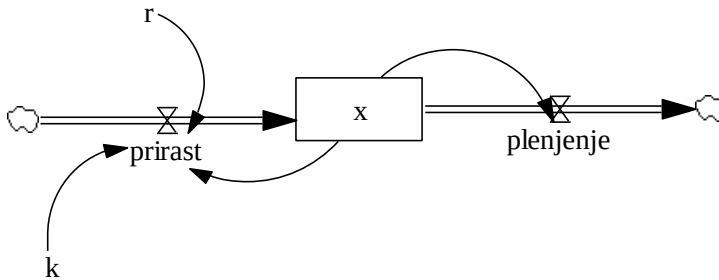
Integralne krivulje

Maxima: smerno polje z integralnimi krivuljami (slike 2.23, 2.24 in 2.25)

Spreminjamo vrednosti parametra r (0.3, 0.48, 0.7)

```
>>diff(x,t)=r*x*(1-x/k)-x^2/(1+x^2);
r: 0.7;
k:10;
load("plotdf");
plotdf([r*x*(1-x/10)-
x^2/(1+x^2)], [t,x], [t,0,100], [x,0,10]);
```

Nivo-tok model smrekovega zavijača



Enačbe modela:

```

prirast =  $r \cdot x \cdot (1 - x/k)$ 
plenjenje =  $x^2 / (1 + x^2)$ 
k = 10
r = 0.48
x = INTEG (prirast - plenjenje, 9)
  
```

Parametri simulacije:

```

FINAL TIME = 50
INITIAL TIME = 0
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 0.25
  
```

Rezultati simulacije je prikazan na sliki 2.27.

Dodatek 6

Diskreten logističen model

Enačbo modela lahko zapišemo v eni od sledečih oblik:

$$N_{t+1} = N_t + \frac{R}{K} \cdot N_t \cdot (K - N_t), \quad N_{t+1} = N_t + R \cdot N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right),$$

$$N_{t+1} = N_t + R \cdot N_t - \frac{R}{K} \cdot N_t^2$$

$$N_{t+1} = N_t \cdot \left(1 + R \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right)$$

Fitness funkcija:

$$N_{t+1} = N_t \cdot f(N_t) \quad \rightarrow \quad N_{t+1} = N_t \cdot \left(1 + R - \frac{R}{K} N_t\right) \quad \rightarrow$$

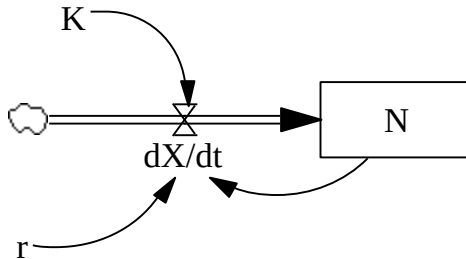
$$f(N_t) = 1 + R - \frac{R}{K} N_t$$

Maxima: **fitness funkcija** (slika 2.29)

Sprememba oznak: $f(N) \rightarrow y$, $N \rightarrow x$

```
load(draw);
r: 1.5;
K: 2;
set_draw_defaults (
    xrange=[0,5],
    yrange=[0,3],
    line_width=3,
    color=black);
draw2d( color=blue, yrange=[0,3], grid=true,
    line_width=3,
    implicit (y=1+r*(1-x/K), x,0,5, y,0,3),
    color=black, line_width=1,
    polygon([[0,1],[1,1],[5,1]]));
```

Preslikava modela $\Delta N = N_t \cdot \frac{r}{K} (K - N_t)$ (enačba 2.29) v nivo tok model.



Enačbe modela

r=2.95

K=600

dX/dt=(r/K)*N*(K-N)

N= INTEG (sprememba,10)

Parametri simulacije.

FINAL TIME = 20

INITIAL TIME = 0

SAVEPER = TIME STEP

TIME STEP = 1

Opomba: Simulacija je izvršena pri različnih vrednostih parametra *r* (0,6, 1,5, 2,3, 2,95)

Rezultati simulacije so prikazani na slikah: 2.31, 2.32, 2.33 in 2.34.

Dodatek 7

Beverton-Holtov model

Enačba modela:

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{1 + \frac{R-1}{K} \cdot N_t} \rightarrow N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{1 + k \cdot N_t},$$

N pri tem je $k = \frac{R-1}{K}$

Funkcija prenove:

$$F(N) = \frac{R \cdot N}{1 + k \cdot N}$$

Maxima model (rezultat: slika 2.35):

Sprememba oznake: $N_t \rightarrow x$

R: 3.010;

k: 0.00456;

load (draw);

set_draw_defaults (

xrange = [0, 500], yrange = [0, 500],

grid=[2, 2], line_width = 3,

color = blue);

draw2d (explicit (R·x/(1+k·x), x, 0, 500))\$

Točke ravnotežja podaja enačba: $N_{ri} = \frac{R \cdot N_{ri}}{1 + \frac{R-1}{K} \cdot N_{ri}}$. Ena točka je

trivialna: $N_{r1} = 0$.

Drugo točko poiščemo iz enačbe:

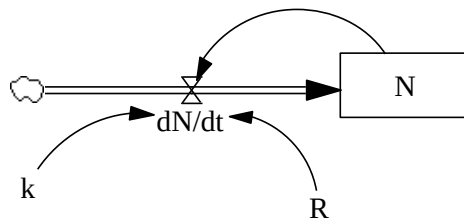
$$1 = \frac{R}{1 + \frac{R-1}{K} \cdot N_{r2}} \rightarrow 1 + \frac{R-1}{K} \cdot N_{r2} = R \rightarrow \frac{R-1}{K} \cdot N_{r2} = R-1 \rightarrow$$

$$N_{r2} = K$$

Preslikava enačbe modela v nivo-tok model.

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{1 + k \cdot N_t} \rightarrow \text{zapisano v obliko diferenčne enačbe:}$$

$$\Delta N_t = \frac{R \cdot N_t}{1 + k \cdot N_t} - N_t = N_t \cdot \left(\frac{R}{1 + k \cdot N_t} - 1 \right)$$



Enačbe modela

$$k = 0.00456$$

$$R = 3.010$$

$$\text{"dN/dt"} = N \cdot (R / (1 + k \cdot N) - 1)$$

$$N = \text{INTEG} (\text{"dN/dt"}, 350)$$

Parametri simulacije

$$\text{INITIAL TIME} = 0$$

$$\text{FINAL TIME} = 20$$

$$\text{SAVEPER} = \text{TIME STEP}$$

$$\text{TIME STEP} = 1$$

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 2.37.

Dodatek 8

Hasselov model

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{(1 + k \cdot N_t)^b}$$

Funkcija prenove: $F(N) = \frac{R \cdot N}{(1 + k \cdot N)^b}$,

Trivialna točk ravnotežja:

$$N_{r1} = 0$$

Netrivialna točka ravnotežja:

$$N_{r2} = \frac{R \cdot N_{r2}}{(1 + k \cdot N_{r2})^b} \rightarrow 1 = \frac{R}{(1 + k \cdot N_{r2})^b} \rightarrow (1 + k \cdot N_{r2})^b = R \rightarrow$$

$$N_{r2} = \frac{R^{\frac{1}{b}} - 1}{k}$$

Odvod funkcije prenove - $\frac{dF(N)}{dN} = ?$

$$\frac{dF(N)}{dN} = \frac{R \cdot (1 + k \cdot N)^b - R \cdot N \cdot b \cdot k \cdot (1 + k \cdot N)^{b-1}}{(1 + k \cdot N)^{2b}} \rightarrow$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = R \cdot (1 + k \cdot N)^{b-1} \frac{(1 + k \cdot N) - b \cdot k \cdot N}{(1 + k \cdot N)^{2b}} \rightarrow$$

$$\frac{dF(N)}{dN} = R \cdot \frac{(1 + k \cdot N) - b \cdot k \cdot N}{(1 + k \cdot N)^{b+1}}$$

$$\rightarrow \frac{dF(N)}{dN} = R \cdot \frac{1+k \cdot (1-b) \cdot N}{(1+k \cdot N)^{b+1}}$$

Za trivialno točko ravnotežja: $N_{r1} = 0$.

$$\frac{dF(N_{r1})}{dN} = R \cdot \frac{1+k \cdot (1-b) \cdot N_{r1}}{(1+k \cdot N_{r1})^{b+1}} = R$$

Za netrivialno točko ravnotežja:

$$\frac{dF(N_{r2})}{dN} = R \cdot \frac{1+(1-b) \cdot \left(R^{\frac{1}{b}} - 1\right)}{\left(1 + \left(R^{\frac{1}{b}} - 1\right)\right)^{b+1}} \rightarrow$$

$$\frac{dF(N_{r2})}{dN} = R \cdot \frac{b+(1-b) \cdot R^{\frac{1}{b}}}{R^{\frac{b+1}{b}}} \rightarrow$$

$$\frac{dF(N_{r2})}{dN} = \frac{b}{R^{\frac{1}{b}}} + (1-b)$$

Funkcija prenove in primerjava z opazovano dinamiko populacije hroščev (*Oryzaephilus surinamensis*) (Mahaffy, 2004)

Maxima model (rezultat: slika 2.38):

Sprememba oznake: $N_t \rightarrow x$

R: 3.255;

k: 0.0073;

b: 0.8178;

load (draw);

**set_draw_defaults(
xrange=[0,500],**

```

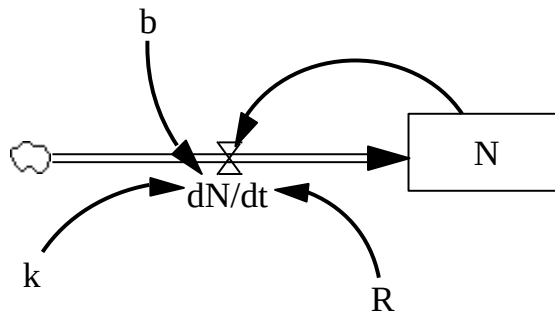
yrange=[0,500],
grid=[2,2],
line_width=3,
color=blue);
draw2d (explicit(R·x/(1+k·x)^b, x,0,500),
        line_width= -2,
        color = black,(explicit (x, x, 0, 500)),
        color=red,
        point_size =1, point_type =7, points([ [25,
        63], [63 ,174],
        [174, 285], [285, 345], [345, 361], [361,
        405], [405, 471],
        [471, 420], [420, 430],[430, 420], [420, 475
        ], [475,435],
        [435, 480]]))$

```

Preslikava funkcije

$$N_{t+1} = \frac{R \cdot N_t}{(1 + k \cdot N_t)^b}$$

v nivo-tok model:



Enačbe modela

k=0.0073

R=3.255

b=0.8178

"dN/dt"=N*(R/(1+k*N)^b-1)

N=INTEG("dN/dt", 4)

Parametri simulacije

INITIAL TIME=0

FINAL TIME=50

SAVEPER=TIME STEP

TIME STEP=1

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 2.39.

Dodatek 9

Rickerjev model

Enačba modela:

$$N_{t+1} = a \cdot N_t \cdot e^{-b \cdot N_t} ; a \text{ in } b \text{ sta pozitivni konstanti.}$$

Za $a=1.535$ in $b=0.000783$ je:

$$N_{t+1} = 1.535 \cdot N_t \cdot e^{-0.000783 \cdot N_t}$$

Funkcija prenove:

$$F(N) = a \cdot N \cdot e^{-b \cdot N}$$

Maxima model (rezultat: slika 2.41):

Sprememba oznake: $N \rightarrow x$

```

a: 1.535;
b: -0.000789;
load (draw);
set_draw_defaults (
    xrange=[0,1000],
    yrange=[0,1000],
    grid=[2,2],
    line_width=3,
    color=blue);
draw2d( explicit(a*x*e^(b*x), x,0,1000),
    color=red, point_size=1, point_type=7,
    points([
        [1000,740],[740,714],[714,615],[615,706],
        [706,278],[278,448],[448,528],[528,639],[639,
        523] ]));

```

Točki ravnotežja.

Trivialna točka ravnotežja : $N_{r1} = 0$.

Netrivialna točka ravnotežja:

$$N_{r2} = a \cdot N_{r2} \cdot e^{-b \cdot N_{r2}} \rightarrow 0 = a \cdot N_{r2} \cdot e^{-b \cdot N_{r2}} - N_{r2} \rightarrow$$

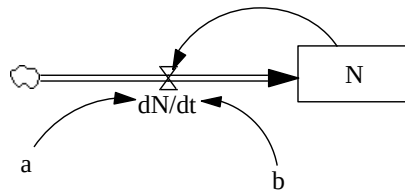
$$0 = N_{ri} \cdot (a \cdot e^{-b \cdot N_{ri}} - 1) \rightarrow$$

$$e^{-b \cdot N_{r2}} = \frac{1}{a} \rightarrow N_{r2} = \frac{\ln(a)}{b}$$

Preslikava Rickerjevega modela v nivo-tok model

$$N_{t+1} = a \cdot N_t \cdot e^{-b \cdot N_t} \rightarrow \text{zapisano v obliko diferenčne enačbe:}$$

$$\Delta N = a \cdot N \cdot e^{-b \cdot N} - N$$



Enačbe modela

$$a = 1.535$$

$$b = 0.000783$$

$$\text{"dN/dt"} = a \cdot N \cdot \text{EXP}(-b \cdot N) - N$$

$$N = \text{INTEG}(\text{"dN/dt"}, 1000)$$

Parametri simulacije

$$\text{INITIAL TIME} = 0$$

$$\text{FINAL TIME} = 30$$

$$\text{SAVEPER} = \text{TIME STEP}$$

$$\text{TIME STEP} = 1$$

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.43 in 2.44

Spreminjajmo parameter a , parameter $b = 0.000783$ ostane nespremenjen:

simulacijski tek RICK 1: $a = 0.5 \quad 0 < a < 1$

simulacijski tek RICK 2: $a = 1.535 \quad 1 < a < e = 2.7183$

simulacijski tek RICK 3: $a = 4.0 \quad e < a < e^2$

simulacijski tek RICK 4: $a = 7.5 \quad a > e^2$

Pripadajoče točke stabilnosti za $a > 1$:

$$N_{r_2} = \frac{\ln(1.535)}{b} = 547.293$$

$$N_{r_2} = \frac{\ln(4.0)}{b} = 1'770.590$$

$$N_{r_2} = \frac{\ln(7.5)}{b} = 2'573.312$$

Dodatek 10

Grafična analiza diskretnega logističnega modela

Model:

$$y_{n+1} = c \cdot y_n \cdot (1 - y_n).$$

Funkcija prenove:

$$f(y) = c \cdot y \cdot (1 - y)$$

Določimo točki ravnotežja: za $c = 3$

$$y_r = 3 \cdot y_r \cdot (1 - y_r) \rightarrow y_r \cdot (3 - 3 \cdot y_r - 1) = 0 \rightarrow$$

$$y_{r1} = 0 \text{ in } 2 - 3 \cdot y_{r2} = 0 \rightarrow y_{r2} = \frac{2}{3}$$

Izračun točk ravnotežja

Maxima model:

```
kill (y)$
load ("dynamics") $
a: logen: 3*y*(1-y);
      3*(1-y)*y
fixed: solve (logen - y);
      [y=2/3,y=0]
```

Diagram pajčevine

Maxima model (rezultat: slike 2.46, 2.47, 2.8)

```
kill (y)$
load ("dynamics") $
staircase (3*y*(1-y), 0.05, 8, [y, 0, 1]) $
staircase (3*y*(1-y), 0.2, 8, [y, 0, 1]) $
staircase (3*y*(1-y), 0.5, 8, [y, 0.5, 0.8]) $
```

Kratka obrazložitev Maxima ukaza: <staircase>

Ukaz: <staircase (f , y_0 , n , opcije >

n - število vertikalnih segmentov

$[y, 0, 1]$ – obseg grafa – velikost osi

Ukaz nariše funkcijo f (v obravnavanem primeru je to funkcija prenove in premico $y_{n+1}=y_n$). Vertikalni segment se nariše od točke (y_0, y_0) (na premici) do točke kjer se vertikala dotakne funkcije f . Od te točke se potegne horizontalni segment do točke (y_1, y_1) . Procedura se ponovi n -krat, do točke (y_n, y_n) .

Dodatek 11

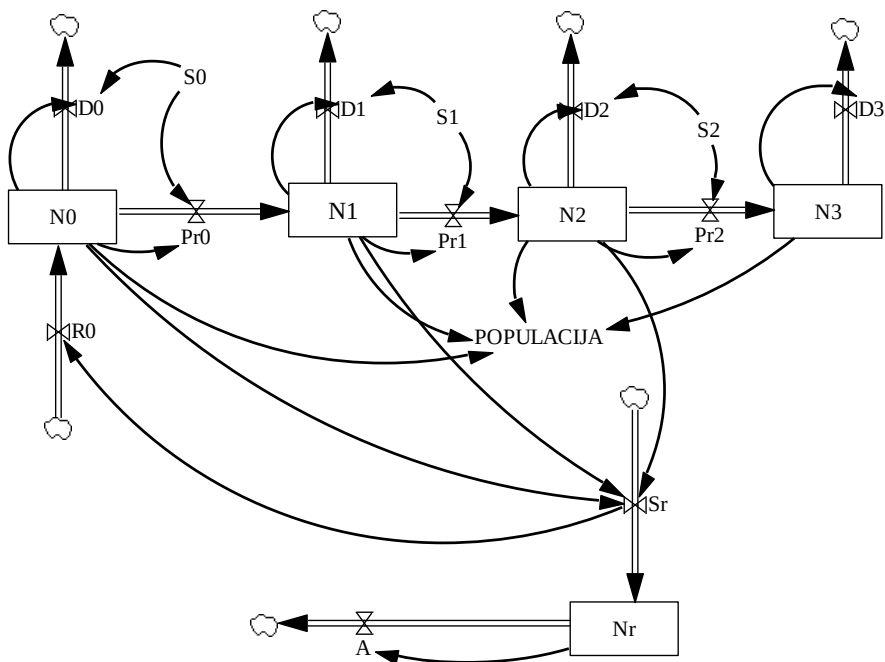
Lesliejev model - primer 1

Lesliejev model

$$\vec{N}_1 = (A) \cdot \vec{N}_0$$

$$\vec{N}_{t=1} = \begin{pmatrix} 74_{0,t=1} \\ 10_{1,t=1} \\ 8_{2,t=1} \\ 20_{3,t=1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.5 & 2.4 & 1.0 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 20_{0,t=0} \\ 10_{1,t=0} \\ 40_{2,t=0} \\ 30_{3,t=0} \end{pmatrix}$$

Nivo-tok model:



Enačbe modela

```
Sr = N0*0.5+N1*2.4+N2*1
A = Nr
Nr= INTEG (Sr-A,0)

R0 = Sr
S0 = 0.5
Pr0 = N0*S0
D0 = N0*(1-S0)
N0 = INTEG (R0-D0-Pr0,20)

S1 = 0.8
Pr1 = N1*S1
D1 = N1*(1-S1)
N1 = INTEG (Pr0-D1-Pr1,10)

S2 = 0.5
Pr2 = N2*S2
D2 = N2*(1-S2)
N2 = INTEG (Pr1-D2-Pr2,40)

D3 = N3*
N3 = INTEG (Pr2-D3,30)
POPULACIJA = N0+N1+N2+N3
```

Parametri simulacije:

```
INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 5
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 1
```

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.55, 2.56 in 2.57.

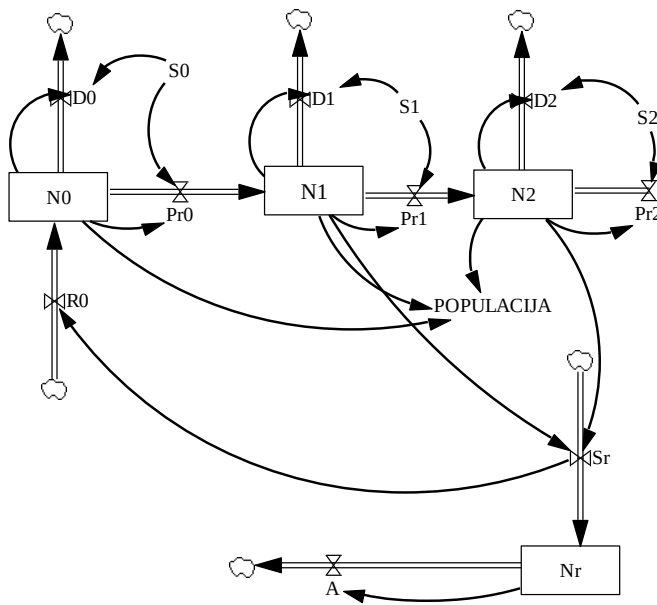
Dodatek 12

Lesliejev model – primer 2

Lesliejev model:

$$\vec{N}_{t=1} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1_{0,t=0} \\ 0_{1,t=0} \\ 0_{2,t=0} \end{pmatrix}$$

Nivo-tok model



Enačbe modela

```
A = Nr
Sr = N1*1+N2*5
Nr = INTEG (Sr-A,0)

R0 = Sr
S0 = 0.3
Pr0 = N0*S0
D0 = N0*(1-S0)
N0= INTEG (R0-D0-Pr0,1)

S1 = 0.5
Pr1 = N1*S1
D1 = N1*(1-S1)
N1= INTEG (Pr0-D1-Pr1,0)

S2 = 0
Pr2 = N2*S2
D2 = N2*(1-S2)
N2 = INTEG (Pr1-D2-Pr2,0)
POPULACIJA = N0+N1+N2
```

Parametri simulacije:

```
INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 60
INITIAL TIME = 0
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 1
```

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.59, 2.60 in 2.61.

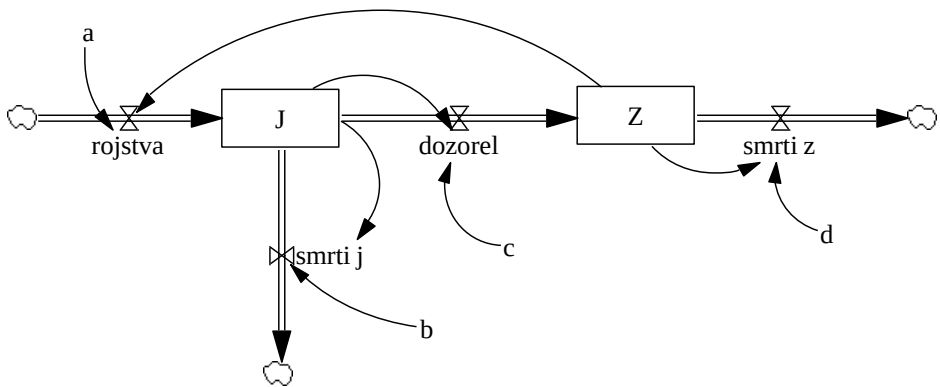
Dodatek 13

Dvostopenjski populacijski model - primer 3

$$\frac{dJ}{dt} = a \cdot Z - b \cdot J - c \cdot J$$

$$\frac{dZ}{dt} = c \cdot J - d \cdot Z$$

Nivo-tok model (rezultat: sliki 2.63 in 2.64)



Enačbe modela

```

a = 0.5
b = 0.0688
c = 0.1862
d = 0.2
rojstva=a*Z
smrti j=b*J
dozorel=c*J
smrti z = d*Z
J= INTEG (rojstva-dozorel-smrti j, 50)
Z= INTEG (dozorel-smrti z, 0)

```

Parametri simulacije:

```
INITIAL TIME=0  
FINAL TIME=24  
SAVEPER=TIME STEP  
TIME STEP=1
```

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 2.63 in 2.64.

Smerno polje in parametrična krivulja

Maxima model (rezultat: slika 2.65):

```
a: 0.5;  
b: 0.0688;  
c: 0.1862;  
d: 0.2;  
load(draw);  
load(drawdf);  
set_draw_defaults(  
    xrange=[0,150],  
    yrange=[0,100],  
    grid=true,  
    line_width=1  
    color=black);  
drawdf([a*Z-b*J-c*J, c*J-  
    d*Z], [J,0,150], [Z,0,100],  
    field_degree=1, duration=50,  
    field_grid=[15,15],  
    xlabel="J", ylabel="Z", field_grid=[15,15],  
    color=blue, line_width=3,  
    solns_at([[50,0]]));
```


3 INTERAKCIJE MED ORGANIZMI

Noben organizem ne obstaja v izolaciji. Vsak organizem je v neprestani interakciji z okoljem in drugimi organizmi. Biološke interakcije se dogajajo tako med organizmi (večkrat bomo uporabili izraz **akter**) iste vrste (angl. *intraspecies interactions*), kot tudi med organizmi različnih vrst (angl. *interspecies interactions*).

Interakcije med dvema populacijama lahko razvrstimo glede na učinek:

Tekmovalnost (angl. *competition*) je interakcija, ki koristi ali pa tudi ne koristi, eni populaciji, ali pa celo škodi obema populacijama.

Škodovanje (angl. *aensalism*) je interakcija, ki škoduje eni populaciji, druga pa od nje nima nobene koristi.

Izkoriščanje (angl. *eploitation*) je interakcija, kjer ima korist ena populacija, druga utrpí škodo, ali pa je celo uničena.

Neutralizem (angl. *neutralism*) je interakcija med dvema populacijama, ki pa ne vpliva ne na eno, ne na drugo populacijo.

Komenzalizem (angl. *commensalism*) je interakcija, od katere ima korist ena populacija, druga pa ne utrpí škode, niti nima nobene koristi

Vzajemnost (angl. *mutualism*) je interakcija med populacijami različni vrst, od katere imata korist obe populacije.

Tekmovalnost

Pojem tekmovalnost se nanaša na posamezne individuueme ali tudi širše na celotno populacijo. Tekmovalnost je rezultat velikosti (gostote) populacije, katere individuumi tekmujejo za dosegljive vire (hrana, voda,

teritorij). Tekmovalnost se lahko odvija med osebki različnih vrst (angl. *interspecific competition*) ali pa med osebki iste vrste (angl. *Intraspecific competition*).

Tekmovalnost med osebki **iste vrste** je lahko **privilegirana tekmovalnost** ali pa **simetrična tekmovalnost**.

Pri **privilegirani tekmovalnosti** (angl. *contest competition*) so zmagovalci in poraženci. Zmagovalcem so na razpolago viri, ki jih potrebujejo in poražencem, kar ostane. Zmagovalce lahko določajo: hierarhija, status, privilegiji, prednosti znotraj vrste itd.

O **Simetrični tekmovalnosti** (angl. *scramble competition*) govorimo takrat, ko so viri enako dostopni vsem tekmovalcem. Nobeden nima prednosti ali privilegijev, nima monopola nad viri. Viri so vedno omejeni in se enako porazdeljujejo med vse. Z naraščanjem populacije količina virov, ki so razpoložljivi za vsak individuum upada. Noben tekmovalec ne dobi dovolj, to vodi k pomanjkanju virov (stradanju) in posledično se rast populacije zaustavlja.

Izkoriščanje

V to vrsto interakciji se uvršča **plenjenje** (angl. *predation*), **parazitizem** (angl. *parasitism*) in **parazitoizem** (angl. *parasitoidism*). Plenilce in parazitoide vedno pogosteje uporabljamo pri biološki zaščiti rastlin.

Plenilci se hranijo s plenom, ga prebavijo, torej uničijo.

Parazitoidi so organizmi, katerih odrasli osebki parazitoizirajo različne razvojne stadije gostitelja. (Tomanovič, 2006). Del svojega življenja preživijo na ali v gostitelju in ga na koncu uničijo - povzročijo njegovo smrt.

Parazitoide srečujemo pogosto pri rodovih žuželk: *Hymenoptera* (kožekrilci) in *Diptera* (dvokrilci) ter manj pogosto pri redovih: *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Trichoptera*, *Neuroptera* ter *Strepsiptera*.

V poglavji 4 bomo posvetili pozornost predvsem **plenjenju** in **parazitoizmu**.

4 PLENILEC PLEN MODELI

4.1 Uvod

Plenilec služi plen samo kot hrana. Plenilec najde plen, ga konzumira in po določenem času zopet išče plen. Plenilec torej uničuje plen populacijo. To so običajno **mesojedi organizmi** (angl. *carnivores*), ki pa imajo lahko različne prehranske navade. Glede na to jih lahko razvrstimo v **specialiste**, ki so lahko **monofagni** (angl. *monophag*), hranijo se samo z eno **družino** organizmov ali **oligofagni** (angl. *oligophag*), hranijo se samo z eno **vrsto** organizmov. V nasprotju s specialisti se **generalisti** torej **polifagi** (angl. *polyphag*) hranijo z celo vrsto različnih organizmov. Plenici uporabljajo različne metode lovljenja plena. Prav tako pa so tudi obrambe plena zelo različne. Torej so funkcionalne reakcije med plenilsko in plen populacijo različne. Posledično obstajajo različni modeli interakcij med plenilsko in plen populacijo, ki se bolj ali manj ujemajo z opazovanimi interakcijami.

Plenilce najdemo na **prehranskih nivojih** (angl. *trophic leve*) do petega kamor uvrščamo plenilce, ki sami niso več plen (angl. *apex predators*). Zanimali nas bodo predvsem plenilci rastlinskih škodljivcev, ki so po eni strani naravni regulator rastlinskih škodljivcev (Trdan & Milivoj, 2009) in jih po drugi strani koristno uporabljamo za biološko zaščito rastlin.

4.2 Klasični Lotka-Volterra model

Prvi plenilec-plen model sta postavila neodvisno drug od drugega matematični biolog Alfred Lotka in Vito Volterra v 20-ih letih prejšnjega stoletja. Lotka je proučeval interakcijo med risi in belimi zajci v kanadskih gozdovih ob Hudsonovem zalivu. Volterra je proučeval populacijo rib roparic v Reškem zalivu med prvi svetovno vojno, ko tam ni bilo ribištva.

Lotka-Volterra model je dobro izhodišče za razvoj mnogih drugih bolj zapletenih modelov, ki modelirajo kompleksnejše situacije v ekosistemi.

Plen populacijo bomo označili z X . To je lahko rastlinska (angl. *plant population*) ali pa živalska populacija. Plenilsko populacijo bomo označili z Y . Model je v svoji prvotni obliki zasnovan na sledečih predpostavkah:

Plen populacija X (dimenzija [biomasa]) ima na razpolago neomejene vire (hrano).

Stopnja rasti plen populacije: a (dimenzija [1/čas]) je **konstanta**, tako da je **rast populacije** (spremenljivka *repro* X (dimenzija [biomasa/čas])) proporcionalna velikosti populacije: $a \cdot X$, kar bi, če nebi bilo drugih faktorjev, pomenilo eksponentno rast. (Seveda pa bi prej ali slej prišlo do zaustavitve naraščanja.)

Edina grožnja za populacijo X je **plenilska populacija** Y . Plenilci konzumirajo dele plen-populacije.

Plen populacijo **zmanjšuje le konzumiranje s strani plenilske populacije**. **Konzum** (spremenljivka: *konzum* X) je proporcionalen tako velikosti plenilske populacije, kot tudi plen populacije. Vsak plenilec upleni konstanten del (b) plen populacije X . Ali z drugimi besedami, če je populacija X dvakrat večja jo populacija Y upleni dvakrat več. In če je dvakrat večja populacija Y bo uplenjene tudi dvakrat več populacije X . To pomeni: $konzum\ X = b \cdot X \cdot Y$. Uporablja se tudi izraz »**linearna predacija**«. Parameter b je konstanta (dimenzija [1/ biomasa*čas]), in ga lahko tolmačimo tudi kot **učinkovitost srečanj med plen in plenilsko populacijo**.

Naraščanje plenilske populacije - spremenljivka *repro* Y je proporcionalno konzumu. Lahko zapišemo: $repro\ Y = c \cdot konzum\ X = c \cdot b \cdot X \cdot Y$. Pri

tem je c **stopnja konverzije plen populacije v plenilsko populacijo** (angl. *the conversion rate of prey to predator*). Predpostavimo, da je c konstanta, včasih se uporablja tudi izraz: »**faktor uspešnosti**«.

Stopnja umrljivosti plenilske populacije Y je konstantna - spremenljivka d dimenzija: $[1/\text{čas}]$). Upadanje plenilske populacije (spremenljivka *smrti* Y) je proporcionalno njeni velikosti. To pomeni: $\text{smrti } Y = d \cdot Y$ (dimenzija: $[\text{biomasa}/\text{čas}]$). Če nebi bilo drugih faktorjev, bi populacija Y eksponentno upadala.

V nadaljevanju bomo spuščali dimenzije konstant in spremenljivk.

Prvotni Lotka-Volterra model je podan z dvema diferencialnima enačbama 4.1 in 4.2.

$$\frac{dX}{dt} = a \cdot X - b \cdot X \cdot Y \quad (\text{En 4.1})$$

$$\frac{dY}{dt} = c \cdot b \cdot X \cdot Y - d \cdot Y \quad (\text{En 4.2})$$

ki tvorita avtonomni sistem in ju lahko posplošeno zapišemo v sledeči obliki:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= X'(t) = F_1(X(t), Y(t)) \\ \frac{dY}{dt} &= Y'(t) = F_2(X(t), Y(t)) \end{aligned} \quad (\text{En 4.3})$$

Stopnji spremembe $\frac{dX(t)}{dt}$ in $\frac{dY(t)}{dt}$ sta eksplicitni funkciji spremenljivk $X(t)$ in $Y(t)$.

x-nihti izoklini:

$$\frac{dX}{dt} = 0 = a \cdot X - b \cdot X \cdot Y \quad \text{iz česar sledi } X_r = 0 \quad \text{in}$$

$$Y_r = \frac{a}{b}$$

y-nihti izoklini:

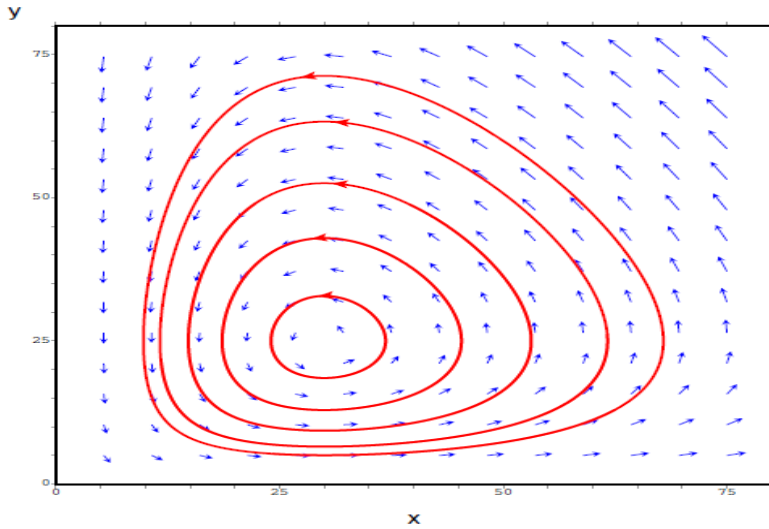
$$\frac{dY}{dt} = 0 = c \cdot b \cdot X \cdot Y - d \cdot Y \quad \text{iz česar sledi } Y_r = 0 \quad \text{in}$$

$$X_r = \frac{d}{c \cdot b}$$

Točki ravnotežja (X_r, Y_r) sta dve: $(0, 0)$ in $\left(\frac{d}{c \cdot b}, \frac{a}{b}\right)$.

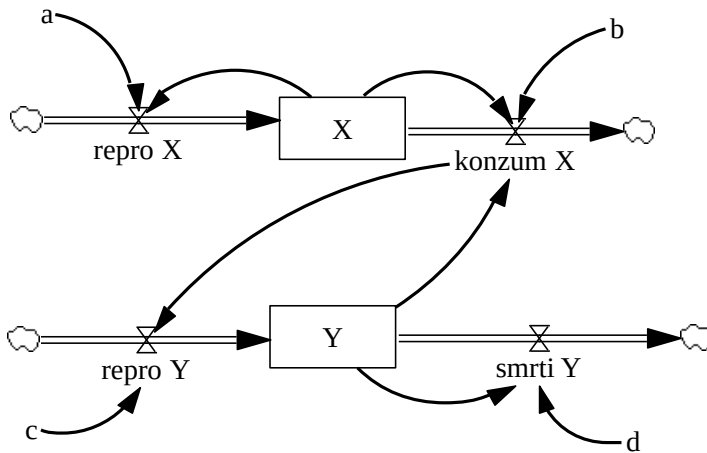
Enačbi 4.1 in 4.2 predstavimo v vektorski ravnini $x-y$. V vsaki točki **vektorskega polja** narišemo vektor $f_x(x, y) \cdot \vec{i} + f_y(x, y) \cdot \vec{j}$, ki je smer tangente na **parametrično krivuljo** v tej točki, ki jo imenujemo tudi **trajektorija** ali **integralna krivulja**. **Vektorsko polje** (splošneje vektorski prostor ali tudi fazni prostor) napolnimo s parametričnimi krivuljami in to imenujemo včasih tudi **fazni portret** (angl. *phase portrait*). Obstoja več programskih aplikacij za risanje vektorskih polj in parametričnih krivulj. V tem poglavju, tako kot v drugih uporabljamo **aplikacijo: »Maxima«**.

Iz parametričnih krivulj (slika 4.1) je razvidno, da se model obnaša ciklično (dodatek 1). Obe populaciji nihata okoli kritične točke. Vse integralne krivulje so biološko smiselne le v prvem kvadrantu ($X(t) \geq 0$ in $Y(t) \geq 0$).



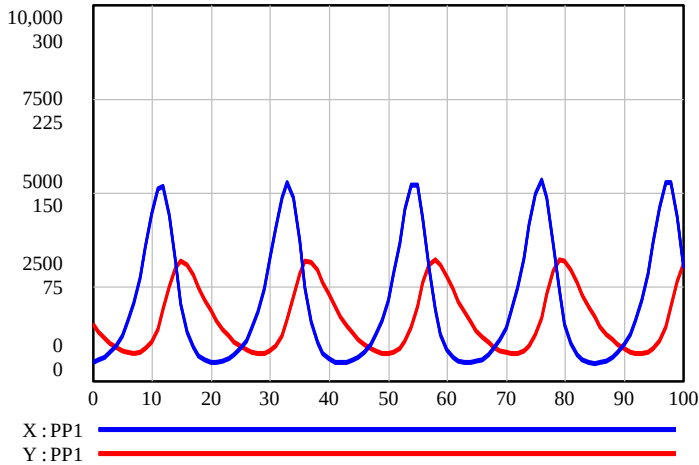
Slika 4.1. Lotka-Volterra model; vektorsko polje s parametričnimi krivuljami; parametri: $a=0.5$, $b=0.02$, $c=1.5$, $d=0.9$.

Enačbi 4.1 in 4.2 preslikamo v **nivo-tok model** (slika 4.2).

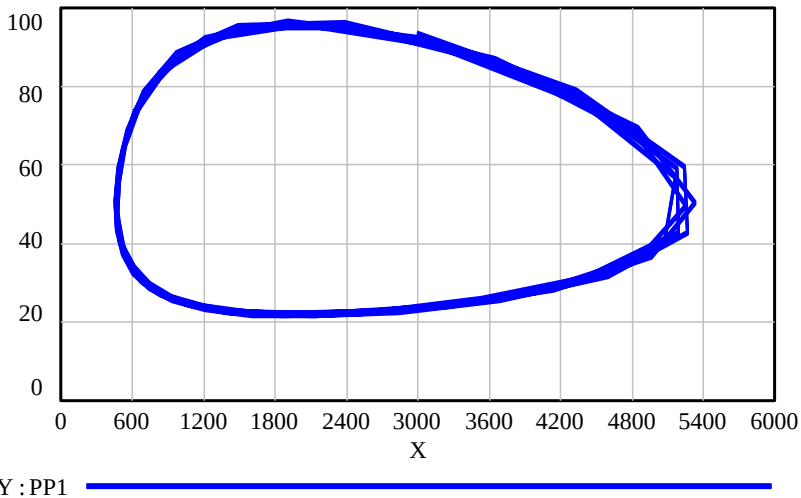


Slika 4.2. Lotka-Volterra model; nivo-tok model.

Rezultati simulacije so prikazani na slikah 4.3 in 4.4. Parametri modela so:
 $a = 0.5$, $b = 0.01$, $c = 0.01$ in $d = 0.2$; začetne vrednosti:
 $X(0) = 500$



Slika 4.3. Lotka-Volterra model; dinamika modela; parametri: $a=0.5$, $b=0.01$, $c=0.01$, $d=0.2$; začetne vrednosti: $X(0)=500$, $Y(0)=45$.



Slika 4.4. Lotka-Volterra model; parametrična krivulja; parametri: $a=0.5$, $b=0.01$, $c=0.01$, $d=0.2$; začetne vrednosti: $X(0)=500$, $Y(0)=45$.

Iz rezultatov simulacije je razvidno, da model ni stabilen. Obe populaciji nihata.

4.3 Funkcionalni odziv

Odstavek je povzet po Turnšek (2016). Lotka-Volterra modela nikakor na moremo posplošiti na vse interakcije med plenilskimi in plen populacijami. Te se med seboj razlikujejo v elementu, ki je okarakteriziran kot odzivanje ene populacije na drugo, torej v **interferenci med plenilsko in plen populacijo**. Holling (1959a, 1959b) jo je imenoval **funkcionalni odziv** in odraža vedenjski odziv plenilske populacije na spreminjajočo se velikost (gostoto) plena populacije. Ko se spremeni velikost plen populacije se spremeni tudi stopnja njene konzumacije. Bolj formalno lahko **funkcionalni odziv** definiramo, kot:

povprečno število enot plen populacije ujeta (konzumirano) po enoti plenilske populacije v časovni enoti.

Funkcionalen odziv $h(X)$ je torej odvisen od velikosti plen populacije, srečali smo ga že v poglavju 2.

Holling je zasnoval funkcionalni odziv na časih, ki jih porabi plenilec za **iskanje** in **ulov plena** (angl. *search and capture*), **obdelavo plena** (angl. *handling*), **prebavljanje plena** in **pripravo na novo iskanje plena** (angl. *digestion*).

Pri različnih interferencah plenilec-plen populacij so pomembni še drugi faktorji. Naj omenimo le: **interferenco med plenilsko populacijo** samo, stopnjo uspešnosti odkrivanja plena, sestradanost plenilca, način obrambe plen populacije itd. Posledično so tudi funkcionalni odzivi različni.

Holling (1959a, 1959b) je na osnovi laboratorijskih testiranj plenjenja in teoretičnih razmislekov postavil za živali tri tipe funkcionalnih odzivov in jih poimenoval; **tip I**, **tip II** in **tip III**.

4.3.1 Funkcionalni odziv tip I

Funkcionalni odziv tip I. smo spoznali že pri Lotka-Volterra modelu, to je **linearni funkcionalni odziv**. Tak odziv je značilen za plenilca, ki išče plen slučajnostno (Jetschke, 2016). Predpostavimo, da plenilec **v časovni enoti preišče α del habitata** in da je srečanje s plenom proporcionalno z velikostjo plena populacije, torej: $\alpha \cdot X$. **Označimo z β delež obvladanja plena na katerega naleti plenilec**, potem bo konzumirana (obvladana) količina plen $B(X)$ v nekem časovnem obdobju T podan z enačbo 4.4.

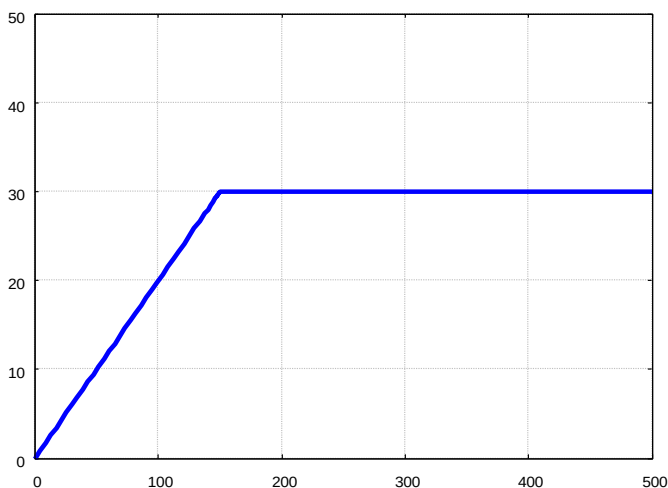
$$B(X) = \beta \cdot \alpha \cdot X \cdot T \quad (\text{En 4.4})$$

Stopnja konzumacije plena v tem obdobju, torej funkcionalni odziv:

$$h(X) = \frac{B(X)}{T} = \beta \cdot \alpha \cdot X = b \cdot X \quad (\text{En 4.5})$$

pri tem je $b = \beta \cdot \alpha$.

Kolikor več je plena, toliko več ga bo konzumiranega. Konzumiranje plena linearno narašča z velikostjo (gostoto) plen populacije. Večkrat se uporablja tudi izraz **linearno plenjenje** (linearna predacija). V realnosti tudi ta rast nekje doseže svoj prag, zgornjo mejo, kjer se naraščanje stopnje konzumacije plena (pri nespremenjeni velikosti plenilske populacije) ustavi (slika 4.5, dodatek 2). V angleški literaturi se včasih uporabi izraz: *filter feeder's functional response*.



Slika 4.5. Funkcionalni odziv tip I.

Primer takega funkcionalnega odziva je na primer **vodna bolha** (*Daphnia magna*), ki se na tak način odziva na koncentracijo glive **kvasovke** (*Saccharomyces cerevisiae*). Zgornji prag naraščanja stopnje konzuma lahko obrazložimo s časom obdelave in prebavljanja plena.

4.3.2 Funkcionalni odziv tip II

Funkcionalni odziv tip II je najpogostejši funkcionalni odziv. **Stopnja konzuma** raste z velikostjo plen populacije, toda rast potem postopoma upada, dokler stopnja konzuma ne doseže zgornjo mejo, ko ostane nespremenjena ne glede na velikost plen populacije.

Funkcionalni odziv tip II Holling (1959b) pojasnjuje s časom, ki ga vsak plenilec nameni enoti plen-populacije Z naraščanjem velikosti plen populacije postane iskanje lažje, toda preostali čas (obdelava plena, prebavljanje, počitek) se ne spremeni. Plenilec vedno večji del časa nameni obdelavi in prebavljanju najdenega plena. Več plenilec ne more

konzumirati. Naraščanje stopnje konzumiranja plen populacije se ustavi. Stopnja konzumiranja se ne spreminja več, ostane torej konstantna.

Naj bo: X velikost plen-populacije;

$\alpha \cdot X$ je **plen, ki jo plenilec ulovi v časovni enoti**.

Vzemimo nek časovni interval T , ki ga razdelimo na dva intervala: T_S in T_H .

T_S **čas iskanja** (lova) (angl. *search time*) je čas, ki ga plenilec porabi za iskanje in ulov plena;

T_H **čas, ki ga plenilec porabi za obdelavo ujetega plena** (obdelava plena, prebavljanje, počitek) (angl. *handling time*).

X_c **plen (število enot plen populacije)**, ki ga plenilec ulovi v intervalu T_S je podan z enačbo 4.6.

$$X_c = \alpha \cdot X \cdot T_S \quad (\text{En 4.6})$$

T_h **čas, ki ga plenilec porabi za obdelavo enote plen-populacije** (obdelava plena, prebavljanje, počitek) (angl. *handling time*).

$$T_H = T_h \cdot X_c$$

$$T = T_S + T_h \cdot X_c.$$

$$T_S = T - T_h \cdot X_c \quad (\text{En 4.7})$$

Enačbo 4.7 vstavimo v enačbo 4.6.

$$X_c = \alpha \cdot X \cdot (T - T_h \cdot X_c)$$

$$X_c + \alpha \cdot X \cdot X_c \cdot T_h = \alpha \cdot X \cdot T$$

in dobimo enačbo 4.8.

$$X_c = \frac{\alpha \cdot X \cdot T}{1 + \alpha \cdot X \cdot T_h} \quad (\text{En 4.8})$$

Enačba 4.8 podaja **količino plena, ki ga plenilec konzumira v časovnem intervalu T** . Predpostavka je, da plen populacija v časovnem intervalu T ostane nespremenjena. Funkcionalni odziv $h(X)$ je torej podan z enačbo 4.9.

$$h(X) = \frac{X_c}{T} = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \beta \cdot X} \quad (\text{En 4.9})$$

Parametra α in β sta pozitivni konstanti, ki podajata **učinkovitost ulova in razpoložljiv čas za obdelavo plena** ($\beta = \alpha \cdot T_h$) (Skalski & Gillman, 2002).

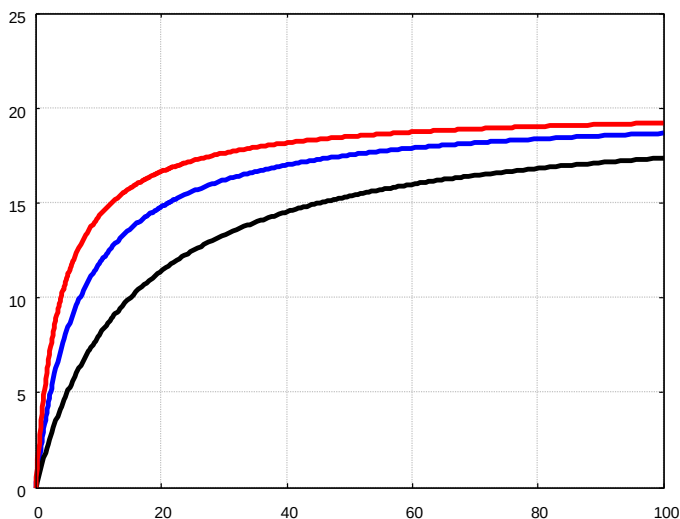
Enačbo 4.8 lahko preoblikujemo v enačbo 4.10 (Jetschke, 2015).

$$h(X) = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \alpha \cdot T_h \cdot X} = \frac{1}{T_h} \cdot \frac{X}{\frac{1}{\alpha \cdot T_h} + X} = \frac{1}{T_h} \cdot \frac{X}{M + X}$$

$$h(X)_{\max} = \lim_{X \rightarrow \infty} h(X) = T_h^{-1}, \text{ pri tem je } M = \frac{1}{\alpha \cdot T_h}$$

$$h(X) = h(X)_{\max} \cdot \frac{X}{M + X} \quad (\text{En 4.10})$$

Potek funkcionalnega odziva tip II je prikazan na sliki 4.6, pri tem je $h(X)_{\max} = 20$ (dodatek 2).



Slika 4.6. Funkcionalni odziv tip II; parameter M je: 15 (črna), 7 (modra), 4 (rdeča).

4.3.3 *Rosenzweig-MacArthurjev funkcionalni odziv*

Podoben funkcionalni odziva, kot je Hollingov odziv tip II, sta postavila Rosenzweig in MacArthur ter je podan z enačbo 4.11.

$$h(X) = \frac{c \cdot X}{k_p + X} \quad (\text{En 4.11})$$

Pri tem je c maksimalna vrednost, ki jo doseže funkcionalni odziv $h(X)$ in k_p je velikost (gostota) plen populacije pri kateri (angl. *predator's killing rate*) doseže funkcionalni odziv polovično vrednost od maksimalne vrednosti c (angl. *predation half-saturation constant*).

Funkcionalni odziv tip II. ima lahko seveda tudi drugačne interpretacije in oblike. Večkrat bomo našli tudi sledečo obliko funkcionalnega odziva tipa II (enačbo 4.12.):

$$h(X) = \frac{A \cdot X}{B + C \cdot X} \quad (\text{En 4.12})$$

4.3.4 *Beddington-DeAngelisov funkcionalni odziv*

Enačba funkcionalnega odziva tip II (enačba 4.9, 4.11 ali 4.12), ki je zasnovana na empiričnih rezultatih predpostavlja, da plenilci ne vplivajo drug na drugega pri iskanju plena, da med seboj ne tekmujejo. Beddington in DeAngelis sta neodvisno drug od drugega predlagala funkcionalni odziv, ki **upoštevata tudi interferenco med plenilci in jim jemlje dodaten čas**. Beddingtonov funkcionalni odziv podaja enačba 4.13.

$$h(X, Y) = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \beta \cdot X + c \cdot (Y - 1)} \quad (\text{En 4.13})$$

DeAngelis (DeAngelis in sod, 1975) uporablja nekoliko poenostavljeno verzijo Beddingtonovega funkcionalnega odziva (enačba 4.14)

$$h(X, Y) = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \beta \cdot X + c \cdot Y} \quad (\text{En 4.14})$$

Pri tem je c pozitivna konstanta, ki opisuje velikost interakcije med plenilci.

4.3.5 *Crowley-Martinov funkcionalni odziv*

Crowley-Martinov funkcionalni odziv (enačba 4.15) vključuje **interakcijo med plenilci**, ne glede na to ali plenilec trenutno obdeluje plen, ali pa ga lovi. Od Beddington-DeAngelisovega funkcionalnega odziva se razlikuje po tem, da je v imenovalcu dodan še en člen:

$$\beta \cdot c \cdot X \cdot (Y - 1)$$

$$h(X, Y) = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \beta \cdot X + c \cdot (Y - 1) + \beta \cdot c \cdot X \cdot (Y - 1)} \quad (\text{En 4.15})$$

Enačbo 4.15 lahko zapišemo tudi v sledeči obliki (enačba 4.16):

$$h(X, Y) = \frac{\alpha \cdot X}{(1 + \beta \cdot X) \cdot (1 + c \cdot (Y - 1))} \quad (\text{En 4.16})$$

Parametri α , β in c imajo enako interpretacijo kot pri Beddington-DeAngelisovem funkcionalnem odziv.

4.3.6 Funkcionalni odziv tip III

Funkcionalni odziv tip III je podoben funkcionalnemu odzivu tipu II. Tudi pri tem odzivu pride pri veliki številčnosti plena do **nasičenja**. Pri majhni številčnosti plena, pod nekim spodnjim pragom, bo **stopnja konzumacije** plena majhna in bo **z naraščanjem velikosti plen populacije počasi naraščala**. Ko pa velikost plen populacije preseže spodnji prag, bo začela stopnja **konzumacije eksponentno naraščati**.

Ta fenomen je lahko rezultat učenja plenilca, ki se odraža v povečanju učinkovitosti iskanja in pokončanja plena, ali pa v izboljšanju obdelave plena. Pri zelo majhni velikosti (gostoti) plena, plenilec le redko najde plen in nima veliko možnosti razviti veščine konzumiranja plena.

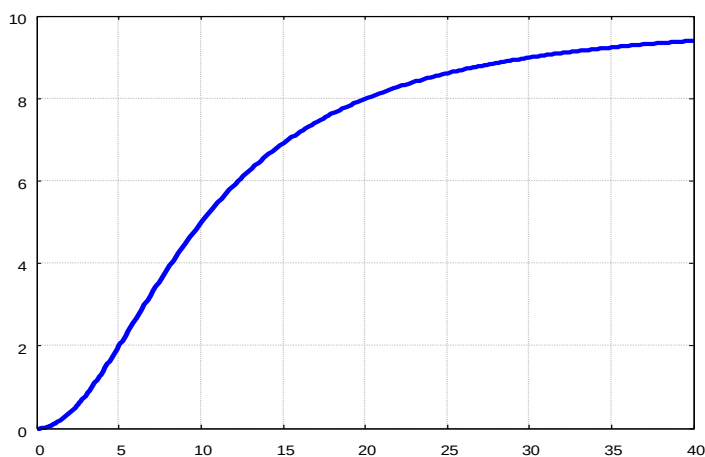
So plenilci, ki preidejo na plenjenje številčnejše plen populacije. Tako obnašanje je opazno na primer pri polifagnih vretenčarjih (ptičih). Če je velikost dveh ali več plen populacij približno enaka, plenilec obravnava vse plen populacije enako. Ko pa je ena plen populacija bistveno številčnejša, plenilec pride na konzumiranje številčnejše populacije. Funkcionalni odziv tip III, je lahko tudi rezultat kombinacije obeh zgoraj opisanih fenomenov.

Z nadaljnjo rastjo velikosti plen populacije, preko določenega zgornjega praga, pa se **naraščanje funkcionalnega odziva postopoma zmanjšuje** in asimptotično približuje zgornji meji. Krivulja funkcionalnega odziva tip III ima tipično sigmoidno (»S«) obliko. Funkcionalni odziv tip III nima tako rigorozne teoretične podlage kot tip II, je pa bolj kompleksen in se pogosto bolj približa realnosti.

Tipičen funkcionalni odziv tip III podaja enačba 4.17.

$$h(X) = \frac{b \cdot X^2}{C^2 + X^2} \quad (\text{En 4.17})$$

Potek funkcionalnega odziva tip III je prikazan na sliki 4.7 (dodatek 2).



Slika 4.7. Funkcionalni odziv tip III.

4.4 Numerični odziv

Numerični odziv, za razliko od funkcionalnega, odraža spremembo velikosti (gostote) plenilske populacije v odvisnosti od velikosti (gostote)

plen populacije. Spomnimo se, **funkcionalni odziv odraža spremembo stopnje konzumiranja (plenjenja) v odvisnosti od velikosti plen populacije.**

Plenilec-plen dinamika je določena z obema odzivoma, tako funkcionalnim, kot tudi numeričnim, kar moramo upoštevati pri interakcijskih modelih (Holling, 1959b). Numerični odziv je lahko rezultat dveh procesov: demografskega odziva in agregacijskega odziva.

Demografski odziv lahko formalno definiramo kot **funkcijo, ki določa stopnjo neto prirasta plenilske populacije po enoti plen populacije v odvisnosti od velikosti (gostote) plen populacije** (Jetschke, 2016).

Sprememba plenilske populacije $\frac{dY}{dt}$ je torej posledica spremembe velikosti plen populacije X in/ali **stopnje umrljivosti Y populacije** - spremenljivka d . Več kot je hrane večje je razmnoževanje in tudi umrljivost se zmanjša. Kot primer si pogledajmo še enkrat Lotka-Volterra model (enačbi 4.1 in 4.2). Reprodukcijska plenilske populacije je proporcionalna velikosti konzumiranja plen populacije:

$$\frac{dY}{dt} = a \cdot c \cdot X \cdot Y - d \cdot Y$$

c - **stopnja konverzije konzumiranega v plenilsko populacijo**, ki jo lahko tolmačimo tudi kot energijo plenilske populacije, ki se pretvori v nove plenilce.

Obstaja pa še druga komponenta numeričnega odziva, tako imenovani **agregacijski odziv** (angl. *aggregation response*). Definiran je kot je sprememba velikost plenilske populacije zaradi **imigracije v prostor**, kjer je povečana velikost plen populacije.

Primer numeričnega odziva $p(X,Y)$ je logistična rast plenilske populacije - enačba 4.18, pri kateri je nosilna kapaciteta okolja odvisna od velikosti plen populacije.

$$p(X, Y) = r_p \cdot \left(1 - \frac{Y}{k \cdot X} \right) \quad (\text{En 4.18})$$

Rast plenilske populacije je odvisna od razmerja med plenilsko in plen populacijo $\frac{Y}{X}$. Čim večje bo to razmerje, toliko manjša bo rast plenilske populacije.

4.4.1 *Leslie-Gowerjev numerični odziv*

Leslie-Gowerjev numerični odziv je prav tako kot odziv, ki ga podaja enačba 4.18, odvisen od razmerja med plenilsko in plen populacijo $\frac{Y}{X}$ in je podan z enačbo 4.19.

$$p(X, Y) = \left(c - f \frac{Y}{X} \right) \quad (\text{En 4.19})$$

Če se to razmerje veča, se bo prirast plenilske populacije zmanjševala. Vzrok si lahko razložimo s pomanjkanjem hrane za plenilsko populacijo. In obratno, če je hrane dovolj, bo člen $f \frac{Y}{X}$ majhen in plenilska populacija bo rasla hitreje.

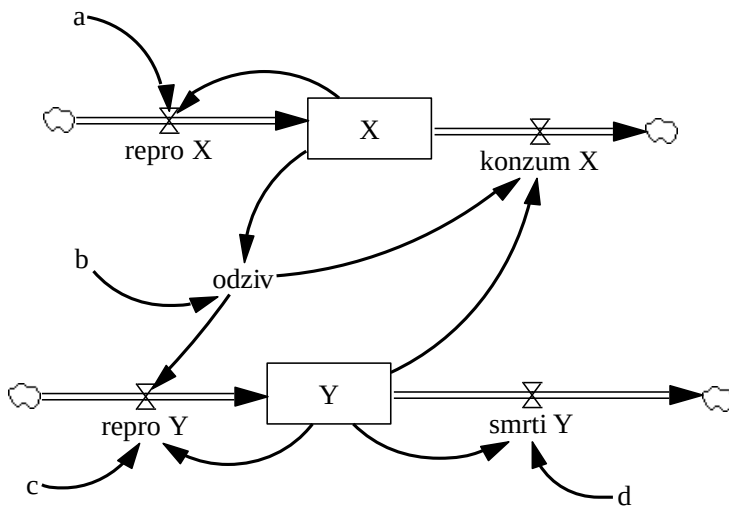
4.5 Posplošen Lotka-Volterra model

Pri Lotka-Volterra modelu je funkcionalni odziv $b \cdot X$. Enačbi Lotka-Volterra modela (4.1 in 4.2) sedaj posplošimo z funkcionalnim odzivom $h(X)$ in dobimo enačbi 4.20 in 4.21.

$$\frac{dX}{dt} = a \cdot X - h(X) \cdot Y \quad (\text{En 4.20})$$

$$\frac{dY}{dt} = c \cdot h(X) \cdot X - d \cdot Y \quad (\text{En 4.21})$$

Enačbi 4.20 in 4.21 preslikamo v **nivo-tok model**, ki je prikazan na sliki 4.8 (dodatek 3).



Slika 4.8. Posplošen Lotka-Volterra model; nivo-tok model.

4.6 Plenilec-plen model z Beddington-DeAngelisovim odzivom

Kot je bilo rečeno, **funkcionalni odziv** pomeni povprečno velikost plen populacije, ki jo uniči (upleni) enota plenilske populacije v časovni enoti. **Plenilsko odvisen funkcionalni odziv** pomeni, da je funkcija odvisna ne samo od velikosti plen populacije, ampak tudi od velikosti plenilske populacije. Pogosto je uporabljen **Beddington-DeAngelisov funkcionalni odziv** (enačba 4.14)

Beddington-DeAngelis funkcionalni odziv se dobro ujema z funkcionalnim odzivom interakcije med plenilsko populacijo *Phytoseiulus presimilis* (pršica iz družine Phytoseiidae) in plen populacijo *Tetranychus urticae* (navadna pršica).

Funkcionalni odziv bomo zapisali v nekoliko spremenjeni obliki (Agrawal, 2012):

$$h(X, Y) = \frac{m \cdot X}{1 + h \cdot X + B \cdot Y} \quad (\text{En 4.22})$$

Plenilec-plen model z upoštevanjem logistične rasti plen populacije je podan z diferencialnima enačbama 4.23 in 4.24.

$$\frac{dX}{dT} = r \cdot X \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{m \cdot X \cdot Y}{1 + h \cdot X + B \cdot Y} \quad (\text{En 4.23})$$

$$\frac{dY}{dT} = \frac{c_1 \cdot m \cdot X \cdot Y}{1 + h \cdot X + B \cdot Y} - d_1 \cdot Y \quad (\text{En 4.24}),$$

pri tem je $X(t)$ velikost plen populacije in $Y(t)$ velikost plenilske populacije,

r notranja stopnja rasti plen-populacije,

K zgornja meja rasti plen populacije,

c_1 stopnja konverzije plen populacije v plenilsko populacijo,

d_1 stopnja umrljivosti plenilske populacije.

Diferencialni enačbi 4.23 in 4.24 **preoblikujmo**, upoštevajoč sledeče transformacije:

$$t = r \cdot T, \quad X = K \cdot x, \quad Y = \frac{r \cdot y}{m},$$

pri tem so parametri: $a = h \cdot K$, $b = \frac{B \cdot r}{m}$, $c = \frac{c_1 \cdot m \cdot k}{r}$ in $e = \frac{d_1}{r}$.

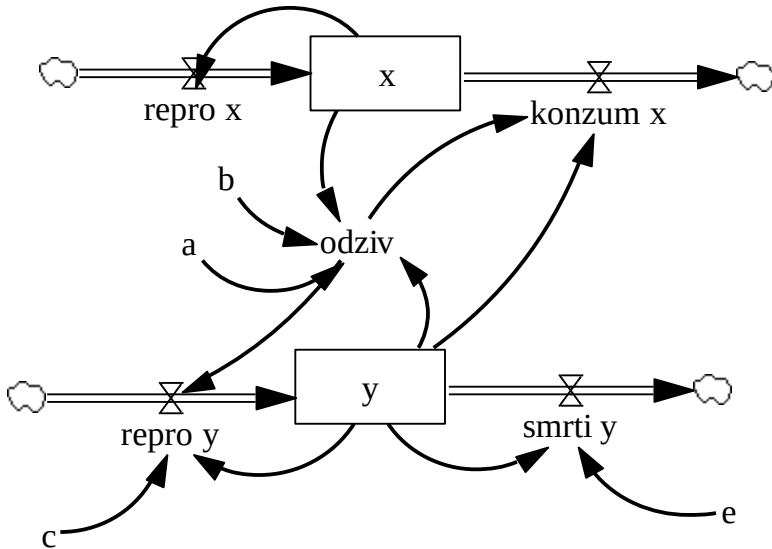
Tako dobimo obliko Beddington-DeAngelisovega modela, ki jo podajata enačbi 4.25 in 4.26. (dodatek 4).

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot (1 - x) - \frac{x \cdot y}{1 + a \cdot x + b \cdot y} \quad (\text{En 3.25})$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{c \cdot x \cdot y}{1 + a \cdot x + b \cdot y} - e \cdot y \quad (\text{En 4.26})$$

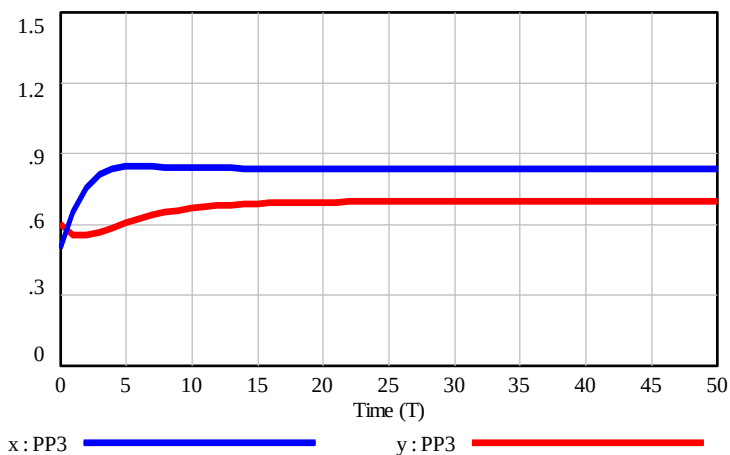
Enačbi 4.25 in 4.26 preslikamo v **nivo-tok model**, ki je prikazan na sliki 4.9 (dodatek 4).

Vrednosti parametrov naj bodo: $a=1.3$, $b=3$, $c=2$ in $e=0.4$. Izberimo začetne vrednosti: $x(0)=0.5$ in $y(0)=0.6$

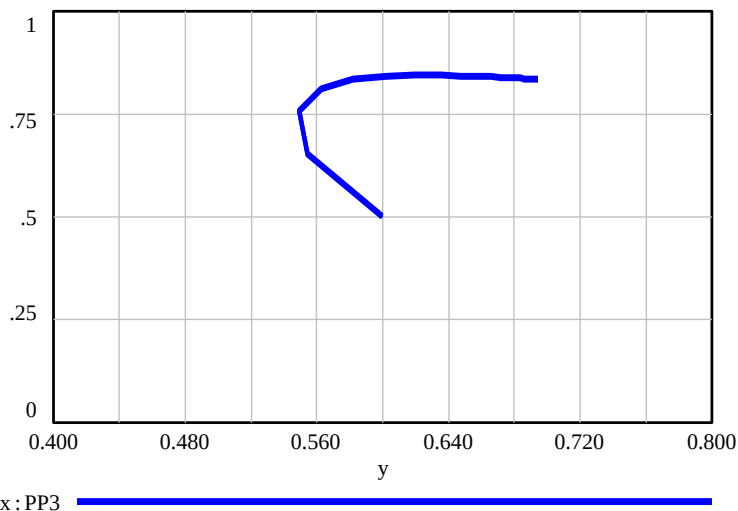


Slika 4.9. Beddington-DeAngelisov model; nivo-tok model.

Rezultat simulacij je prikazan na slikah 4.10 in 4.11.



Slika 4.10. Beddington-DeAngelisov model; dinamika modela; parametri: $a=1.3$, $b=3$, $c=2$, $e=0.4$; začetne vrednosti: $x(0)=0.5$, $y(0)=0.6$

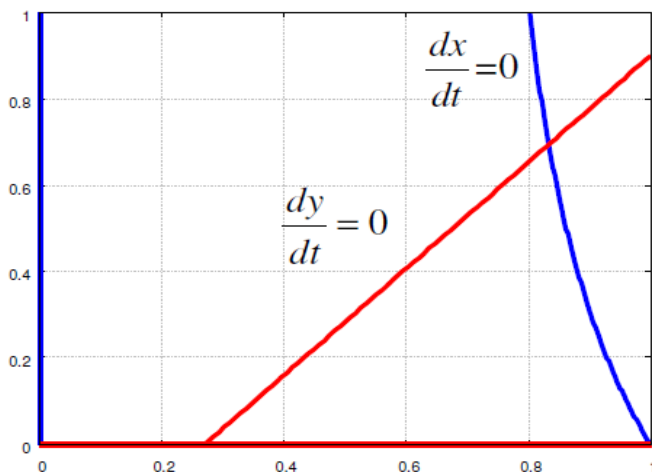


Slika 4.11. Beddington-DeAngelisov model; parametrična krivulja; parametri: $a=1.3$, $b=3$, $c=2$, $e=0.4$; začetne vrednosti: $x(0)=0.5$, $y(0)=0.6$.

Nište izokline so prikazane na sliki 4.12. (dodatek 4).

x-ničti izoklini: $x = 0$ in $y = \frac{-a \cdot x + (a-1) \cdot x + 1}{(1-b+b \cdot x)}$

y-ničti izoklini: $y = 0$ in $y = \frac{(c-e \cdot a) \cdot x - e}{e \cdot b}$



Slika 4.12. Beddington-DeAngelisov model; ničti izoklini.

Obstajajo tri presečiščne točke med x-ničto in y-ničto izoklino (slika 4.12) in sicer:

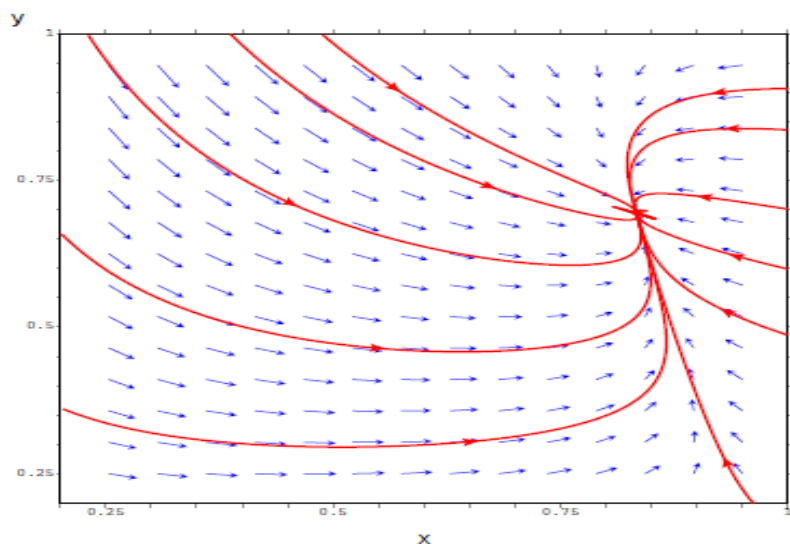
1. $x = 0$ in $y = 0$, $\rightarrow (x_{r1}, y_{r2}) = (0, 0)$ to je **trivialna točka stabilnosti**, ko sta odsotni tako plenilska kot tudi plen populacija.
2. $y = 0$ in $y = \frac{-a \cdot x^2 + (a-1) \cdot x + 1}{(1-b+b \cdot x)}$ $\rightarrow (x_{r2}, y_{r2}) = (1, 0)$ tudi ta **točka stabilnosti je trivialna**. Odsotna je plenilska populacija.
3. $y = \frac{-a \cdot x^2 + (a-1) \cdot x + 1}{(1-b+b \cdot x)}$ je **ne trivialna x-ničta izoklina** in $y = \frac{(c-e \cdot a) \cdot x - e}{e \cdot b}$ je **ne trivialna y-ničta izoklina**.

Točka ravnotežja je:

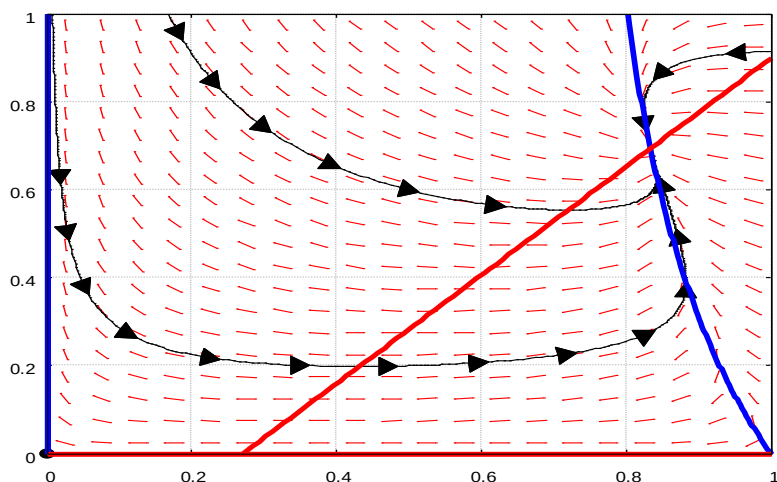
$$(x_{r3}, y_{r3}) = \left(\frac{-a \cdot x_{r3} + (a-1) \cdot x_{r3} + 1}{(1-b+b \cdot x_{r3})}, \frac{(c-e \cdot a) \cdot x_{r3} - e}{e \cdot b} \right) \text{ in je}$$

stabilna.

To je razvidno tako iz dinamike modela (slika 4.10.), kot tudi iz parametričnih krivulj prikazanih na sliki 4.13. ter tudi ničtih izoklin, ponovno prikazanih v vektorskem polju skupaj z parametričnimi krivuljami (slika 4.14.) (dodatek 4).



Slika 4.13. Beddington-DeAngelisov model; vektorsko polje s parametričnimi krivuljami.



Slika 4.14. Beddington-DeAngelisov model; niče izokline v vektorskem polju.

4.7 Plenilec-plen model z Rosenzweig-MacArthurjevim odzivom

Model je zasnovan na laboratorijskih eksperimentih, ki jih je izvedel Luckimbill (Luckimbill, 1937) s populacijo *Paramecium Aurelia* in plenilsko populacijo *Didinium*.

Funkcionalni odziv podaja enačba 4.27. Kot že rečeno, Rosenzweig in MacArthur sta predlagal odziv, ki je v bistvu odziv tip II.

$$h(X) = \frac{c \cdot X}{k_p + X}. \quad (\text{En 4.27})$$

Naraščanje plen populacije je omejeno z zgornjo mejo K preko katere plen-populacija ne more naraščati.

Rosenzweig-MacArthurjev model podajata enačbi 4.28 in 4.29.

$$\frac{dX}{dt} = r \cdot X \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) - c \cdot \frac{X}{k_p + X} \cdot Y \quad (\text{En 4.28})$$

$$\frac{dY}{dt} = e \cdot c \cdot \frac{X}{k_p + X} \cdot Y - m_y \cdot Y \quad (\text{En 4.29})$$

Enačbi 4.28 in 4.29 preslikamo v **nivo-tok model** (dodatek 5), ki je prikazan na sliki 4.15.

Parametri modela naj bodo:

$r = 0.5$ maksimalna stopnja reprodukcije (rasti) plen-populacije (angl. *prey maximum growth rate*)

$K = 0.5$ zgornja meja rasti;

$c = 1$ maksimalna stopnja konzumacije;

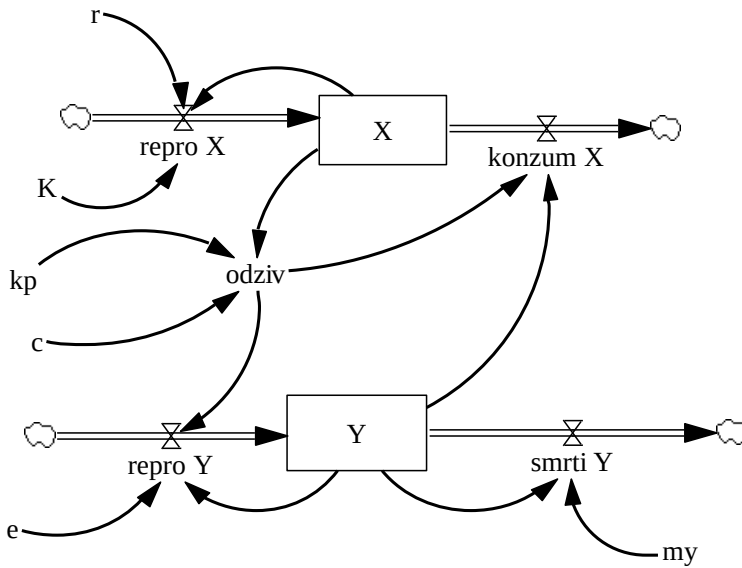
$e = 0.5$ stopnja konverzije plen-populacije v plenilske populacijo (stopnja konverzijske uspešnosti);

$m_y = 0.29$ stopnja umrljivosti plenilske populacije (angl. *predator mortality rate*);

$k_p = 0.16$ stopnja polovičnega nasičenja konzumacije;

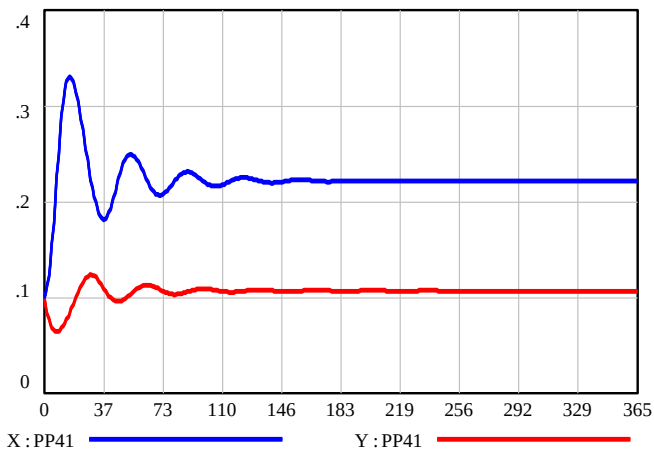
$X(0) = 0,1$ začetna velikost plen populacije

$Y(0) = 0.1$ začetna velikost plenilske populacije

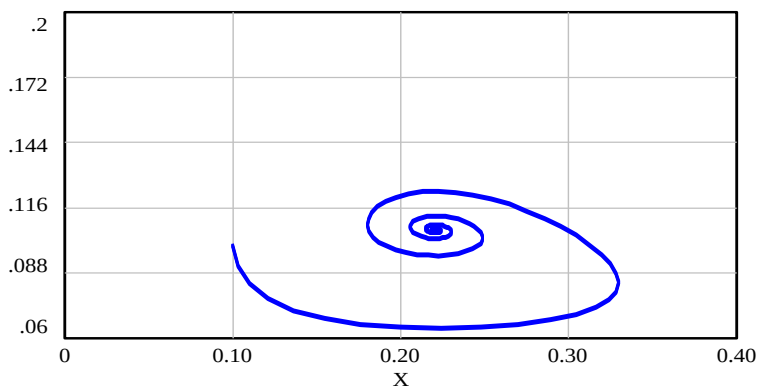


Slika 4.15. Rosenzweig-MacArthur model; nivo-tok model.

Rezultat simulacije pri zgornji meji rasti $K=0.5$ je prikazan na slikah 4.16. in 4.17. Kot vidimo, se obe populaciji od začetnih velikosti iznihata proti stacionarnim velikostim.



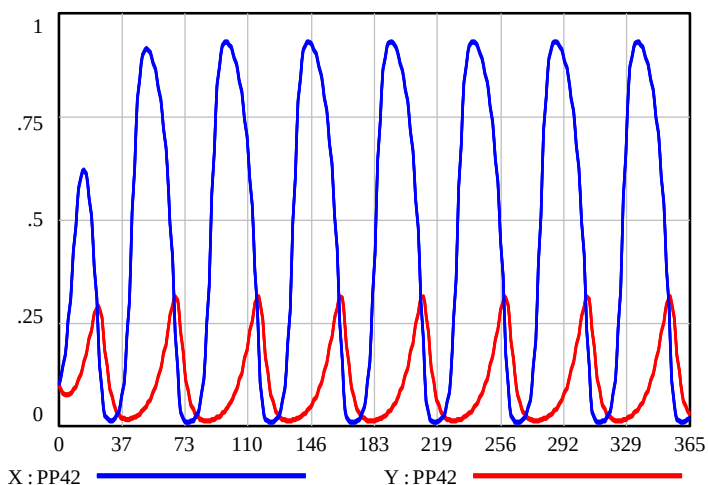
Slika 4.16. Rosenzweig-MacArthur model; dinamika modela; parametri: $K=0.5$, $c=1$, $e=0.5$, $kp=0.16$, $my=0.29$, $r=0.5$; začetne vrednosti: $X(0)=0.1$, $Y(0)=0.1$



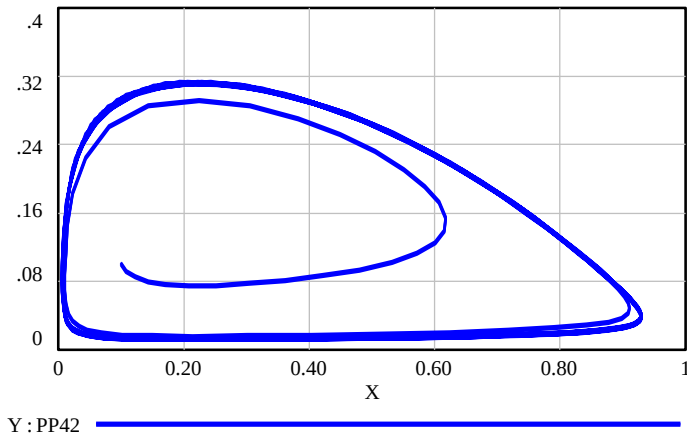
Y : PP41

Slika 4.17. Rosenzweig-MacArthur model; parametrična krivulja parametri: $K=0.5$, $c=1$, $e=0.5$, $k_p=0.16$, $m_y=0.29$, $r=0.5$; začetne vrednosti: $X(0)=0.1$, $Y(0)=0.1$.

Zgornjo mejo rasti povečajmo na $K=1$. Vrednosti ostalih parametrov naj ostanejo nespremenjene. Rezultat simulacije je prikazan na slikah 4.18 in 4.19. Sedaj model ni stabilen, velikosti obe populaciji nihata.



Slika 4.18. Rosenzweig-MacArthur model; dinamika modela; parametri: $K=1$, $c=1$, $e=0.5$, $k_p=0.16$, $m_y=0.29$, $r=0.5$; začetne vrednosti: $X(0)=0.1$, $Y(0)=0.1$.



Slika 4.19. Rosenzweig-MacArthur model; parametrična krivulja parametri: $K=1$, $c=1$, $e=0.5$, $k_p=0.16$, $m_y=0.29$, $r=0.5$; začetne vrednosti: $X(0)=0.1$, $Y(0)=0.1$.

Iz rezultatov simulacije je razvidno, da je obnašanje modela odvisno od velikosti nosilne kapacitete okolja K . V prvem primeru obe populaciji težita proti stabilnim velikostim, v drugem primeru, pa nihata.

Določimo **točke ravnotežja**, ki so na **presečiščih ničtih izoklin** (dodatek 5), ter ugotovimo ali so stabilne ali ne?

$$\text{x-ničti izoklini: } X = 0 \text{ in } Y = \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) \cdot (k_p + X)$$

$$\text{y-ničti izoklini: } Y = 0 \text{ in } X = \frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}$$

Obstajajo tri presečiščne točke med x-ničtoma in y-ničtoma izoklinama (slika 4.20.) in sicer:

1. Med izoklinama $X = 0$ in $Y = 0 \rightarrow$

$(X_{r1}, Y_{r1}) = (0, 0)$ to je **trivialna točka ravnotežja**, ko sta odsotni tako plenilska kot tudi plen populacija.

2. Med izoklinama $Y = \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) \cdot (k_p + X)$ in $Y = 0 \rightarrow$

$(X_{r2}, Y_{r2}) = (K, 0)$ tudi ta **točka ravnotežja je trivialna**. Odsotna je plenilska populacija, plen populacija pa narašča do zgornje meje rasti.

3. Med izoklinama $Y = \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) \cdot (k_p + X)$ in $X = \frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}$

$\rightarrow$

$$(X_{r3}, Y_{r3}) = \left(\frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}, \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{X_{r3}}{K}\right) \cdot (k_p + X_{r3}) \right). \text{ Pogosto}$$

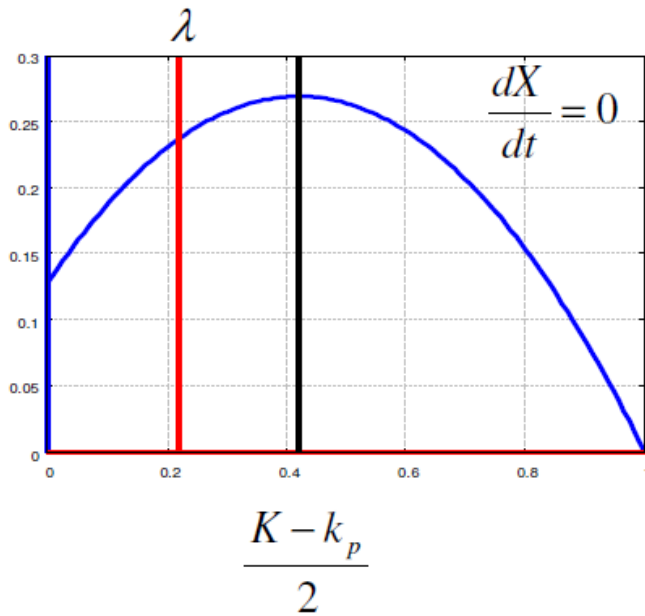
nekoliko spremenimo oznako za: $X = \lambda = \frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}$ in točko

ravnotežja zapišemo v sledeči obliki:

$$(X_{r3}, Y_{r3}) = \left(\lambda, \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{\lambda}{K}\right) \cdot (k_p + \lambda) \right). \text{ Ta točka ravnotežja je}$$

netrivialna. Njena stabilnost pa je odvisna od vrednosti parametrov in zgornje meje rasti plen populacije. Glej dodatek 5 in sliko 4.20.

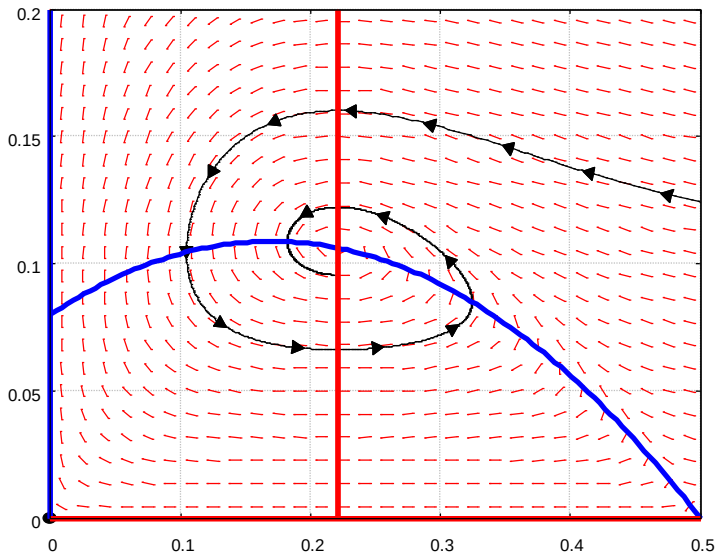
Ničte izokline pri vrednostih parametrov: $r = 0.5$, $c = 1$, $e = 0.5$, $m_y = 0.29$, $k_p = 0.16$. in zgornji meji rasti $K = 1$, so prikazane na sliki 4.20.



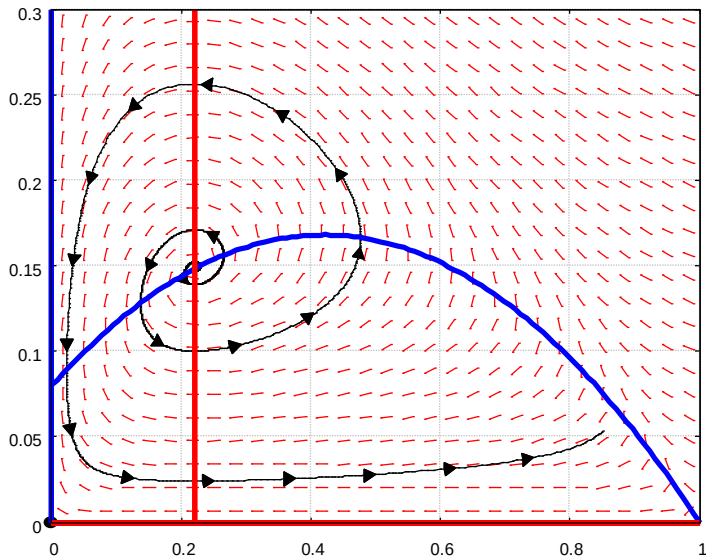
Slika 4.20. Rosenzweig-MacArthur model; ničte izokline; parameter $K=1$.

Če je $K > 2 \cdot \lambda + k_p$ (dodatek 5), potem bo **točka ravnotežja nestabilna**: Presečišče y-ničte in x-ničte izokline je v področju, ko x-ničta izoklina narašča. Če pa je $K < 2 \cdot \lambda + k_p$ potem bo **točka ravnotežja stabilna**. V tem primeru je **presečišče y-ničte in x-ničte izokline** je v področju, kjer x-ničta izoklina upada.

Povedano nazorno ilustrirata tudi sliki 4.21 in 4.22, na katerih so za $K=0.5$ in $K=1$ prikazane ničte izokline v vektorskem polju in parametrične krivulja.

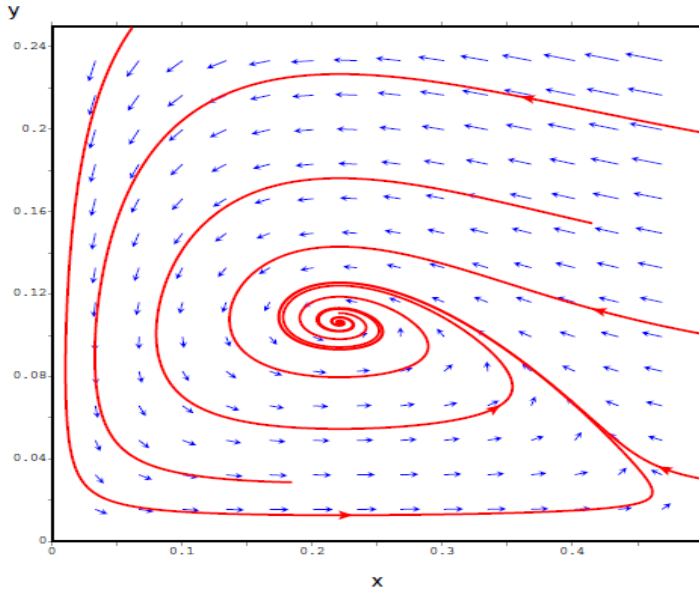


Slika 4.21. Rosenzweig-MacArthur model; ničte izokline (x - modra, y - rdeča); parameter $K=0.5$.

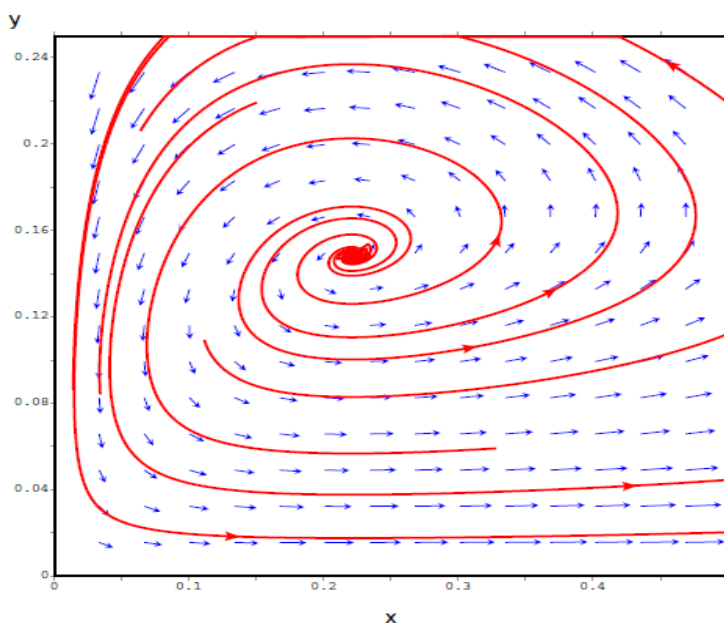


Slika 4.22. Rosenzweig-MacArthur model; ničte izokline (x - modra, y - rdeča); parameter $K=1$.

Fazni portret za oba primera ($K=0.5$ in $K=1$) je prikazan tudi na slikah 4.23 in 4.24. V obeh primerih so vrednosti ostalih parametrov: $r=0.5$, $c=1$, $e=0.5$, $m_y=0.29$ in $k_p=0.16$.



Slika 4.23. Rosenzweig-MacArthur model; vektorsko polje z parametričnimi krivuljami; parameter $K=0.5$.



Slika 4.24. Rosenzweig-MacArthur model; vektorsko polje z parametričnimi krivuljami; parameter $K=1$.

4.8 Plenilec-plen model zaključek

V tem poglavju smo obravnavali »klasičen« Lotka-Volterra model, ki je izhodišče za konstruiranje drugih bolj zapletenih modelov. Nadalje smo obravnavali funkcionalen in numeričen odziv in nato še Beddington-DeAngelisov in Rosenzweig-MacArthurjev model. Omejili smo se na modele interakcij samo dveh populacij, ene plenilske in ene plen populacije. Prikazati smo hoteli bistvo te interakcije in metod, kako izhajajoč iz opazovanj in predpostavk, konstruirati matematične modele (Boldin, 2010). Ti modeli so izhodišče, da vidimo dinamiko populacij in tudi vpliv vrednosti posamezni parametrov modela.

V naravnih habitatih je seveda več plenilskih in plen populacij, pa tudi parazitoidnih in gostiteljskih populacij (obravnavali jih bomo v naslednjem

poglavju 5). Plenilska populacije je tudi sama lahko plen kake plenilske populacije na višjem prehranskem nivoju. Več plenilskih populacij lahko pleni isto plen populacijo in neka plenilska populacija lahko pleni tudi več plen populacij. Matematični modeli takih primerov so seveda bolj zapleteni.

DODATKI K POGLAVJU 4

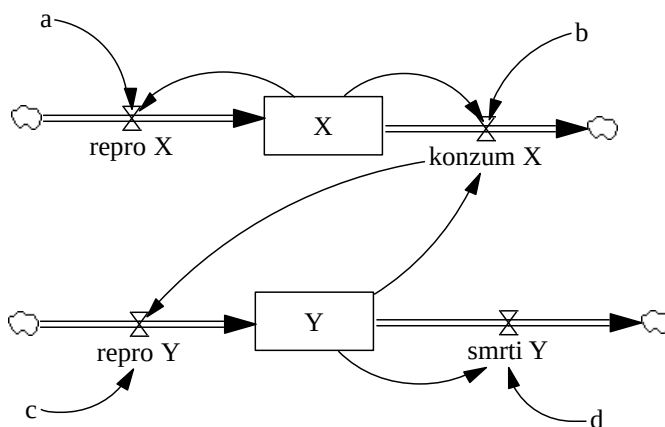
Dodatek 1

Lotka-Volterra model

$$\frac{dX}{dt} = a \cdot X - b \cdot X \cdot Y$$

$$\frac{dY}{dt} = c \cdot b \cdot X \cdot Y - d \cdot Y$$

Nivo-tok model:



Enačbe modela

a=0.5

b=0.01

c=0.01

d=0.2

repro X=a*X

konzum X=b*X*Y

X= INTEG (repro X-konzum X, 500)

repro Y=c*konzum X

```
smrti Y=d*Y
Y= INTEG (repro Y-smrti Y, 45)
```

Parametri simulacije:

```
FINAL TIME=100
INITIAL TIME=0
SAVEPER =TIME STEP1
TIME STEP=0.0078125
```

Rezultati simulacije prikazujeta sliki 4.3 in 4.4.

Parametrične krivulje

Maxima model (rezultat: slika 4.1)

```
a: 0.5;
b: 0.02;
c: 1.5 ;
d:0.9;
»diff(x,t)=x*(a-b*y);
diff(y,t)= y*(-d + b*c*x);
plotdf([x*(a-b*y),y*(-d + c*b*x)],
[y,0,80],[x,0,80]);
```

Dodatek 2

Funkcionalni odzivi

Funkcionalni odziv **Holling tip I.**

$$h(X) = b \cdot X$$

Zgornja meja rasti funkcionalnega odziva naj bo 30.

Maxima model (rezultat: slika 4.5):

```
load(draw);
set_draw_defaults(xrange = [0,500],yrange = [0,
50],
grid=true, line_width=4, color=black);
draw2d( color=blue, explicit(if 0.2*x <= 30 then
0.2*x else 30,
x,0,500));
```

Funkcionalni odziv **Holling tip II.**

$$h(X) = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \beta \cdot X} \rightarrow$$

$$\rightarrow h(X) = \frac{\alpha \cdot X}{1 + \alpha \cdot T_h \cdot X} = \frac{1}{T_h} \cdot \frac{X}{\frac{1}{\alpha \cdot T_h} + X} = \frac{1}{T_h} \cdot \frac{X}{M + X} \rightarrow$$

$$\rightarrow h(X)_{\max} = \lim_{X \rightarrow \infty} h(X) = T_h^{-1}, \text{ pri tem je } M = \frac{1}{\alpha \cdot T_h}.$$

$$h(X) = h(X)_{\max} \cdot \frac{X}{M + X}$$

$$\text{Označimo: } \beta = \alpha \cdot T_h \rightarrow T_h = \frac{\beta}{\alpha} \rightarrow \frac{1}{T_h} = \frac{\alpha}{\beta} \rightarrow M = \frac{1}{\beta}$$

$$\rightarrow h(X) = \frac{\alpha}{\beta} \cdot \frac{X}{\frac{1}{\beta} + X} \rightarrow h(X) = \max \cdot \frac{X}{M + X};$$

Maxima model (rezultat: slika 4.6).

Oznako $h(X)_{\max}$ spremenimo v `max`

```
max:20;
M1:7;
M2:15;
M3:4;
load(draw);
set_draw_defaults(xrange = [0,100],yrange = [0,
25],
    grid=true, line_width=4,color=black);
draw2d( color=blue,
explicit(max*x/(M1+x),x,0,100),
    color=black, explicit(max*x/(M2+x),x,0,100),
    color=red, explicit(max*x/(M3+x),x,0,100) );
```

Funkcionalni odziv Holling tip III

$$\frac{b \cdot X^2}{C^2 + X^2}$$

Maxima model (rezultat: slika 4.7).

```
C: 10;
b: 10;
load(draw);
set_draw_defaults(xrange = [0,40],yrange = [0,
10],
    grid=true,line_width=4,color=black);
draw2d( color=blue,
explicit(b*x^2/(C^2+x^2),x,0,40) );
```

Dodatek 3

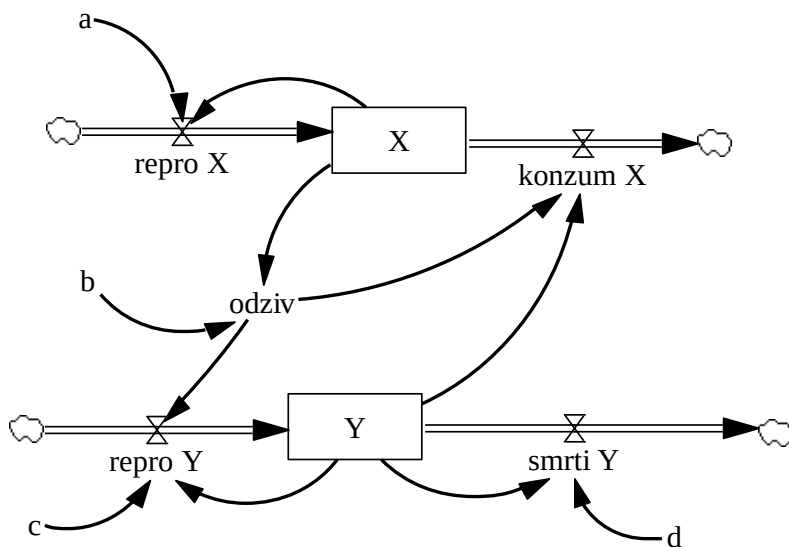
Posplošen Lotka - Volterra model

$$\frac{dX}{dt} = a \cdot X - h(X) \cdot Y$$

$$\frac{dY}{dt} = c \cdot h(X) \cdot X - d \cdot Y$$

Če postavimo, da je funkcionalni odziv $b \cdot X$ (spremenljivka *odziv* $= b \cdot X$), potem je to klasičen Lotka-Volterra odziv.

Nivo-tok model:



Enačbe modela

```
a=0.5
b=0.01
c=0.01
d=0.2
odziv=b*X
repro X=a*X
konzum X=odziv*Y
X= INTEG (repro X-konzum X, 500)
repro Y=c*odziv*Y
smrti Y=d*Y
Y= INTEG (repro Y-smrti Y, 45)
```

Parametri simulacije:

```
INITIAL TIME=0
FINAL TIME=50
SAVEPER=TIME STEP
TIME STEP=0.25
```

Rezultati simulacije prikazujeta sliki 4.3 in 4.4.

Dodatek 4

Beddington-DeAngelisov model

$$\frac{dX}{dT} = r \cdot X \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{m \cdot X \cdot Y}{1 + h \cdot X + B \cdot Y}$$

$$\frac{dY}{dT} = \frac{c_1 \cdot m \cdot X \cdot Y}{1 + h \cdot X + B \cdot Y} - d_1 \cdot Y$$

Transformacija modela.

Transformacije: $t = r \cdot T$, $X = K \cdot x$, $Y = \frac{r \cdot y}{m}$, pri tem so parametri:

$$a = h \cdot K, \quad b = \frac{B \cdot r}{m}, \quad c = \frac{c_1 \cdot m \cdot k}{r} \quad \text{in} \quad e = \frac{d_1}{r}.$$

Najprej transformirajo enačbo:

$$\frac{dX}{dT} = r \cdot X \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{m \cdot X \cdot Y}{1 + h \cdot X + B \cdot Y} \rightarrow \text{enačbo delimo z } r$$

$$\frac{dX}{r \cdot dT} = X \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{m}{r} \cdot \frac{X \cdot Y}{1 + h \cdot X + B \cdot Y} \rightarrow \text{postavimo:}$$

$$r \cdot dT = dt \quad \text{in} \quad X = K \cdot x$$

$$\frac{K \cdot dx}{dt} = K \cdot x \cdot \left(1 - \frac{K \cdot x}{K}\right) - \frac{m}{r} \cdot \frac{K \cdot x \cdot Y}{1 + h \cdot K \cdot x + B \cdot Y} \rightarrow \text{enačbo delimo}$$

s K

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot (1 - x) - \frac{m}{r} \cdot \frac{x \cdot Y}{1 + h \cdot K \cdot x + B \cdot Y} \rightarrow \text{postavimo: } Y = \frac{r \cdot y}{m}$$

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot (1-x) - \frac{m}{r} \cdot \frac{x \cdot \frac{r \cdot y}{m}}{1+h \cdot K \cdot x + B \cdot \frac{r \cdot y}{m}} \rightarrow$$

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot (1-x) - \frac{x \cdot y}{1+h \cdot K \cdot x + B \cdot \frac{r \cdot y}{m}} \rightarrow \text{postavimo: } b = \frac{B \cdot r}{m} \text{ in}$$

$$a = K \cdot h$$

$$\rightarrow \frac{dx}{dt} = x \cdot (1-x) - \frac{x \cdot y}{1+a \cdot x + b \cdot y}$$

Transformirajo še enačbo:

$$\frac{dY}{dT} = \frac{c_1 \cdot m \cdot X \cdot Y}{1+h \cdot X + B \cdot Y} - d_1 \cdot Y \rightarrow \text{upoštevajmo: } Y = \frac{r \cdot y}{m}, X = K \cdot x \text{ in}$$

$$r \cdot dT = dt, dT = \frac{dt}{r}$$

$$\frac{r^2 \cdot dy}{m \cdot dt} = \frac{c_1 \cdot m \cdot K \cdot x \cdot \frac{r \cdot y}{m}}{1+h \cdot K \cdot x + B \cdot \frac{r \cdot y}{m}} - d_1 \cdot \frac{r \cdot y}{m} \rightarrow \text{pomnožimo z } m$$

$$\frac{r^2 \cdot dy}{dt} = \frac{c_1 \cdot m \cdot K \cdot x \cdot y \cdot r}{1+h \cdot K \cdot x + B \cdot \frac{r \cdot y}{m}} - d_1 \cdot r \cdot y \rightarrow \text{delimo z } r^2 \text{ in postavimo:}$$

$$b = \frac{B \cdot r}{m} \text{ in } a = K \cdot h$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{c_1 \cdot m \cdot K}{r} \cdot \frac{x \cdot y}{1+a \cdot x + b \cdot y} - \frac{d_1}{r} \cdot y \rightarrow \text{postavimo } c = \frac{c_1 \cdot m \cdot K}{r} \text{ in}$$

$$e = \frac{d_1}{r}$$

$$\rightarrow \frac{dy}{dt} = \frac{c \cdot x \cdot y}{1 + a \cdot x + b \cdot y} - e \cdot y$$

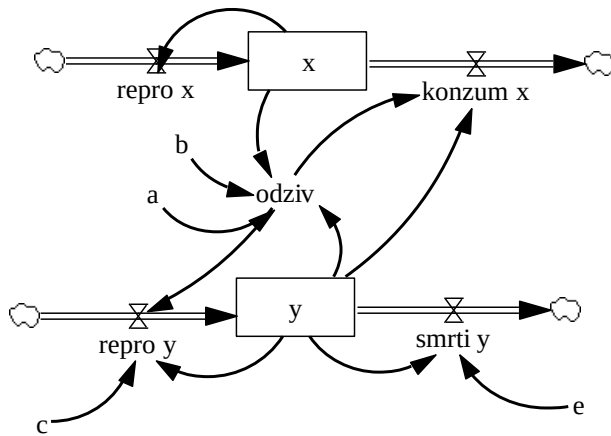
Transformiran model je:

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot (1 - x) - \frac{x \cdot y}{1 + a \cdot x + b \cdot y}$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{c \cdot x \cdot y}{1 + a \cdot x + b \cdot y} - e \cdot y$$

Nivo-tok model

Parametri modela naj bodo: $a = 1.3$, $b = 3$, $c = 2$ in $e = 0.4$. Izberimo začetne vrednosti: $x(0) = 0.5$ in $y(0) = 0.6$.



Enačbe modela

$$a=1.3$$

$$b=3$$

$$c=2$$

$$e=0.4$$

$$\text{konzum } x = \text{odziv} \cdot y$$

$$\text{odziv} = x / (1 + a \cdot x + b \cdot y)$$

```

repro x=x*(1-x)
repro y=c*odziv*y
smrti y=e*y
x= INTEG (repro x-konzum x, 0.5)
y= INTEG (repro y-smrti y, 0.6)

```

Parametri simulacije

```

FINAL TIME=50
INITIAL TIME=0
SAVEPER=1
TIME STEP=0.25

```

Rezultati simulacije so prikazani na slikah 4.10 in 4.11.

Ničte izokline.

x-ničti izoklini:

$$\rightarrow \frac{dx}{dt} = 0 \quad \rightarrow \quad x = 0 \quad \text{in} \quad 1 - x - \frac{y}{1 + a \cdot x + b \cdot y} = 0 \quad \rightarrow$$

$$y = (1 - x) \cdot (1 + a \cdot x + b \cdot y)$$

$$y = 1 + a \cdot x + b \cdot y - x - a \cdot x^2 - b \cdot y \cdot x \rightarrow$$

$$y - b \cdot y + b \cdot y \cdot x = -a \cdot x^2 + (a - 1) \cdot x + 1 \rightarrow$$

$$y = \frac{-a \cdot x^2 + (a - 1) \cdot x + 1}{(1 - b + b \cdot x)}$$

y-ničti izoklini.

$$\frac{dy}{dt} = 0 \quad \rightarrow \quad y = 0 \quad \text{in} \quad \frac{c \cdot x}{1 + a \cdot x + b \cdot y} - e = 0 \quad \rightarrow$$

$$c \cdot x = e + e \cdot a \cdot x + e \cdot b \cdot y$$

$$\rightarrow y = \frac{(c - e \cdot a) \cdot x - e}{e \cdot b}$$

Maxima model (rezultat: slika 4.12).

```
a: 1.3;
b: 3;
c: 2;
e: 0.4;
load(draw);
load(drawdf);
set_draw_defaults(
  xrange = [0,1],
  yrange = [0,1],
  grid = true,
  line_width = 1,
  color = black);
draw2d (color=blue, yrange=[0,1], line_width=4,
  explicit((-a*x^2+(a-1)*x+1)/(1-b+b*x),
x,0,1),
  color=red, explicit(((c-e*a)*x-e)/(b*e),
x,0,1),
  color=blue, polygon([[0,0],[0,0.1],[0,1]]),
  color=red, polygon([[0,0],[0.1,0],[1,0]]));
```

Vektorsko polje z integralnimi krivuljami:

Maxima model (rezultat: slika 4.13)

```
a: 1.3;
b: 3;
c: 2;
e: 0.4;
>>diff(x,t)=x*(1-x)-x*y/(1+a*x+b*y);
>>diff(y,t)= c*x*y/(1+a*x+b*y)-e*y;
plotdf([x*(1-x)-
x*y/(1+a*x+b*y),c*x*y/(1+a*x+b*y)-e*y],
[y,0.2,1],[x,0.2,1]).
```

Maxima model - parametrične krivulje (rezultat: slika 4.14).

```
a: 1.3;
b: 3;
c: 2;
e: 0.4;
load(draw);
load(drawdf);
set_draw_defaults(
    xrange = [0,1],
    yrange = [0,1],
    grid=true,
    line_width = 1,
    color=black);
drawdf([x*(1-x)-
x*y/(1+a*x+b*y),c*x*y/(1+a*x+b*y)-e*y],
    [x,0,1],[y,0,1],field_degree=1,duration=100,
    field_grid=[20,20],soln_arrows=true,point_at
    (0,0),
    solns_at([0.5,0.6],[0.5,0.2],[0.9,0.9]),
    line_width=4,color=blue,
    explicit((-a*x^2+(a-1)*x+1)/(1-
b+b*x),x,0,1),
    color=red,
    explicit(((c-e*a)*x-e)/(b*e),x,0,1),
    color=blue,polygon([[0,0],[0,0.1],[0,1]]),
    color=red,polygon([[0,0],[0.1,0],[1,0]]));
```

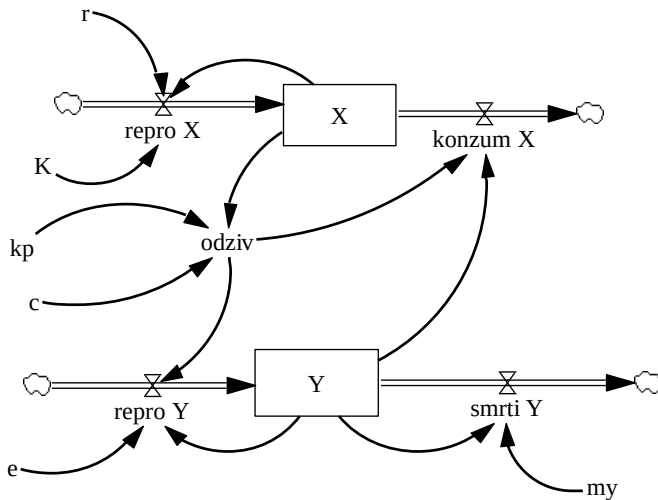
Dodatek 5

Rosenzweig-MacArthurjev model

$$\frac{dX}{dt} = r \cdot X \left(1 - \frac{X}{K} \right) - c \cdot \frac{X}{k_p + X} \cdot Y$$

$$\frac{dY}{dt} = e \cdot c \cdot \frac{X}{k_p + X} \cdot Y - m_y \cdot Y$$

Nivo-tok model.



Enačbe modela

c=1

e=0.5

kp=0.16

my=0.29

r=0.5

K=0.5

repro X=r*X*(1-X/K)

odziv=c*X/(kp+X)

```

konzum X=odziv*Y
X= INTEG (repro X-konzum X, 0.1)
repro Y= e*odziv*Y
smrti Y=my*Y
Y= INTEG (repro Y-smrti Y, 0.1)

```

Parametri simulacije:

```

FINAL TIME=365
INITIAL TIME=0
SAVEPER=TIME STEP
TIME STEP=0.0078125

```

Rezultati simulacije so prikazani na slikah 4.16 in 4.17 ($K=0,5$) ter slikah 4.18 in 4.19 ($K=1$).

x-nihti izoklini: $\frac{dX}{dt} = 0$

Iz enačbe 4.28 dobimo: $r \cdot X \left(1 - \frac{X}{K}\right) - c \cdot \frac{X}{k_p + X} \cdot Y = 0 \rightarrow$

$\rightarrow 1). X = 0;$

$\rightarrow 2). r \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{c \cdot Y}{k_p + X} = 0 \rightarrow Y = \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) \cdot (k_p + X)$

y-nihti izoklini: $\frac{dY}{dt} = 0$

Iz enačbe 4.29 dobimo: $e \cdot c \cdot \frac{X}{k_p + X} \cdot Y - m_y \cdot Y = 0$

$\rightarrow 1). Y = 0;$

$\rightarrow 2). e \cdot c \cdot \frac{X}{k_p + X} - m_y = 0 \rightarrow m_y = e \cdot c \cdot \frac{X}{k_p + X} \rightarrow$

$m_y \cdot k_p + m_y \cdot X = e \cdot c \cdot X \rightarrow$

$$\rightarrow X = \frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}$$

Nište izokline pri vrednosti parametrov: $r=0.5$, $c=1$, $e=0.5$, $m_y=0.29$, $k_p=0.16$. in zgornji meji rasti $K=1$.

Maxima model (rezultat: slika 4,20)

sprememba oznak: $k_p \rightarrow h$ in $m_y \rightarrow d$

```

r: 0.5;
c: 1;
e: 0.5;
h: 0.16;
d: 0.29;
K: 1;
load(draw);
load(drawdf);
set_draw_defaults (
    xrange = [0,1],
    yrange = [0,0.3],
    grid=true,
    line_width=1,
    color=black);
λ: d·h/(e·c-d);
draw2d (line_width=4, color=blue,
    explicit(r/c·(1-x/K)·(h+x), x,0,1),
    polygon([[0,0],[0,0.1],[0,1]]),
    color=red,
    polygon([[d·h/(e·c-d),0],[d·h/(e·c-d),0.1],[
d·h/(e·c-d),0.5]]),
    polygon([[0,0],[0.1,0],[1,0]]),
    color=black, polygon ([[ (K-h)/2,
0],[ (K-h)/2, 0.1],
[ (K-h)/2, 0.5]]));

```

Stabilnost netrivialne točke ravnotežja je na presečišču **x-ničte** izokline:

$$Y = \frac{r}{c} \cdot \left(1 - \frac{X}{K}\right) \cdot (k_p + X),$$

ki je navzdol obrnjena parabola in **y-ničte** izokline, ki je vertikalna premica

$$\text{na } x \text{ os v točki } X = \lambda = \frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}.$$

Določimo točko, kjer ima **x-ničta** izoklina svoj maksimum in se obrne

$$\text{navzdol. Ta točka je določena z } \frac{dY}{dX} = 0$$

$$\rightarrow -\frac{r}{c} \cdot \frac{k_p}{K} + \frac{r}{c} = \frac{r}{c} \cdot \frac{2 \cdot X}{K} \rightarrow X = \frac{K - k_p}{2}.$$

Če je presečišče y-ničte izokline ($\lambda = \frac{m_y \cdot k_p}{e \cdot c - m_y}$) in x-ničte izokline v točki

ko x-ničta izoklina narašča torej ko je : $\lambda < \frac{K - k_p}{2}$ oziroma, ko je

$K > 2 \cdot \lambda + k_p$ bo točka ravnotežja nestabilna, sicer pa bo stabilna.

Vektorsko polje s parametričnimi krivuljami

Maxima model (rezultat: za $K = 0.5$ slika 4.23 in za $K = 1$ slika 4.24)

sprememba oznak: $k_p \rightarrow h$ in $k_y \rightarrow d$

r: 0.5;

c: 1;

e: 0.5;

d: 0.29;

K: 0.5;

h: 0.16;

>>diff(x,t)=r*x*(1-x/K)-c*x/(h+x)*y;

>>diff(y,t)= -d*y+ e*c*x/(h+x)*y;

```
plotdf([r*x*(1-x/K)-c*x/(h+x)*y, -d*y+
e*c*x/(h+x)*y],
      [y,0,0.25], [x,0,0.5]);
```

Nište izokline prikazane v vektorskem polju:

Maxima model (rezultat slike 4.21 za $K=0,5$ in 4.22 za $K=1$)

Spremenjene oznake: $m_y \rightarrow d$, $k_p \rightarrow h$

```
r: 0.5;
c: 1;
e: 0.5;
my: 0.29;
K: 0.5;
h: 0.16;
load(draw);
load(drawdf);
set_draw_defaults(
  xrange = [0,0.5],
  yrange = [0,0.2],
  grid=true,
  line_width=1,
  color=black);
drawdf([r*x*(1-x/K)-c*x/(h+x)*y, -d*y+
e*c*x/(h+x)*y],
      [x,0,0.5], [y,0,0.2], field_degree=1,
duration=50,
  soln_arrows=true, point_at(0,0),
  solns_at([0.1,1.0], [0.15,0.15]),
  line_width =4,color=blue,
  xPLICIT(r/c*(1-x/K)*(h+x), x,0,0.5),
  polygon([[0,0],[0,0.1],[0,0.5]]),
  color=red,
  polygon([[0,0],[0.1,0],[0.5,0]]),
```

```
    polygon([ [d*h/(e*c-d),0] , [d*h/(e*c-  
d),0.1] ,  
    [d*h/(e*c-d),0.5] ] ) ;
```

5 GOSTITELJ - PARAZITOID MODELI

5.1 Uvod

Parazitoidi so zelo številčna skupina organizmov (poznanih je preko 100.000 vrst), (Tomanović, 2006). Parazitoidi so žuželke, ki **parazitoizirajo** (v angleščini se uporablja izraz *parasitized* redkeje *parasitoidised*) druge žuželke v njihovi nezreli fazi. Odrasle samice parazitoidov iščejo gostitelje, jih napadejo, vanje ali ob njih izležejo eno ali več jajčec. Določeno obdobje se ličinke parazitoidov hranijo z gostiteljem, (običajno z enim samim gostiteljem) dokler se ličinka parazitoida popolnoma ne razvije. To pripelje do uničenja - smrti gostitelja. Iz napadenih ličink gostiteljev se torej izleže naslednja generacija parazitoidov. **Izraz parazitizirati torej pomeni izleganje jajčec parazitoida v ali na gostitelja.**

Parazitoidi so **entomofagne žuželke**, s popolno preobrazbo, so torej **holometabolne žuželke**. Razvojni cikel je razdeljen na 4 stadije :

– jajčece → ličinka (larva) → pupa → imago.

Neokuženi gostitelji se razvijejo v zrele osebkke naslednje generacije gostiteljev..

Jajčni parazitoidi odložijo svoja jajčeca v jajčeca gostitelja, **larvalni parazitoidi** v ličinke gostitelja, **pupalni parazitoidi**, v stadij bube gostitelja in **imaginalni parazitoidi** v odrasle žuželke.

Večina parazitoidnih žuželk je med **kožekrilci** in **dvokrilci**. Parazitoidi so pogosti med osami - red **Hymenoptera** in manj pogosto med muhami – **Diptera**.

Večina parazitoidov ima svojega specifičnega gostitelja.

Glede na interakcijo »**gostitelj-parazitoid**», parazitoide razvrstimo v skupine po različnih kriterijih.

Glede na vpliv na gostitelja parazitoide razdelimo v dve skupini:

→ **idiobionte** ali **ektoparazitoide**,

→ **koinobionte** ali **endoparazitoide**.

Koinobiont napade gostitelje toda ga ne uniči takoj. Koinobiont živi dalj časa v gostitelju in se z njim hrani.

Idiobiont paralizira gostitelja in mu prepreči nadaljnji razvoj.

V nadaljevanju se bomo omejili na interakcije med gostiteljskimi in parazitoidnimi populacijami, ki se **generacijsko ne prekrivajo**. Časovni interval je lahko recimo leto.

Z H_t označimo **gostoto oziroma velikost gostiteljske populacije** in s P_t **gostoto oziroma velikost parazitoidne populacije** v obdobju t . Posledično bodo modeli interakcij parazitoid-gostitelj diskretni. Zasnovani bodo na **diferenčnih enačbah**.

5.2 Thompsonov model

William Robin Thompson je leta 1924 postavil prvi model interakcije gostitelj-parazitoid.

Model je zasnovan na sledečih predpostavkah:

1. Parazitoidne samice izležejo jajčeca naključno v posamezne gostitelje, ne glede na to ali je gostitelj že parazitiziran ali ne.

2. Iz parazitoiziranega gostitelja se lahko razvije **samo en nov parazitoid** v naslednji generaciji. Model se torej nanaša na »solitary« parazitoidne populacije.
3. b je **število novih gostiteljev v naslednji generaciji** na enega **ne-parazitoiziranega gostitelj** in je konstanta. Predstavlja **neto stopnjo reprodukcije** (angl. *net finite rate*) gostiteljske populacije v odsotnosti parazitoidov.
4. f je **funkcija izogiba** (angl. *escape function*) in pomeni **verjetnost, da gostitelj ni parazitoiziran, oziroma delež ne parazitoizirane gostiteljske populacije**. Potem je **delež parazitoizirane gostiteljske populacije** $1 - f$.

Opomba: Velikost (gostota) parazitoidne populacije se nanaša samo na samice.

Model 1

Thompsonov model podajata enačbi 5.1 in 5.2 (Sharov, 1996).

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot f \quad (\text{En 5.1})$$

$$P_{t+1} = H_t \cdot (1 - f) \quad (\text{En 5.2})$$

Povprečno število jajčec, ki jih izleže vsaka parazitoidna samica naj bo a - parazitoidna plodnost. Parazitoidna samica lahko **izleže le omejeno število jajčec**. Predpostavljamo torej, da so **parazitoidi »provigenic«**. Vse samice parazitoidov izležejo $a \cdot P_t$ jajčec.

Povprečno število jajčec v enega gostitelja podaja enačba 5.3.

$$E = \frac{a \cdot P_t}{H_t} \quad (\text{En 5.3})$$

Predpostavka je tudi, da je porazdelitev števila jajčec vloženih v gostitelja slučajnostna. Število parazitoidnih jajčec vloženih v enega gostitelja ima torej **Poissonovo porazdelitev** (enačba 5.4).

$$p(n) = \frac{E^n \cdot e^{-E}}{n!} \quad (\text{En 5.4})$$

Verjetnost, da gostitelj ni napaden ($n = 0$) je podana z enačbo 5.5.

$$p(0) = e^{-E} \quad (\text{En 5.5})$$

Funkcija izogiba je torej: $f = e^{-E} \rightarrow f = e^{-\frac{a \cdot P_t}{H_t}}$

Thompsonov model je podan z enačbama 5.6 in 5.7.

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot e^{-\frac{a \cdot P_t}{H_t}} \quad (\text{En 5.6})$$

$$P_{t+1} = H_t \cdot \left(1 - e^{-\frac{a \cdot P_t}{H_t}} \right) \quad (\text{En 5.7})$$

Opomba: Velikost (gostota) populacije se nanaša samo na samice kar se tiče parazitoidne populacije.

Model 2

Srečamo tudi nekoliko modificiran Thompsonov model (enačbi 5.8 in 5.9).

Enačbo 5.6 pomnožimo s faktorjem R_0 , ki ga imenujemo **faktor preživetja**. Vsi neokuženi gostitelji ne preživijo in niso udeleženi v reprodukciji naslednje generacije gostiteljev.

Če se velikost (gostota) parazitoidne populacije P_t ne nanaša samo na samice potem enačbo 5.7 pomnožimo s faktorjem ρ , ki odraža delež **parazitoidnih samic v parazitoidni populaciji** (samo te štejejo).

Tako modificiran Thompsonov model prikazujeta enačbi 5.8 in 5.9.

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot e^{-\frac{a \cdot P_t}{H_t}} \cdot R_0 \quad (\text{En 5.8})$$

$$P_{t+1} = H_t \cdot \left(1 - e^{-\frac{P \cdot F}{H}} \right) \cdot \rho \quad (\text{En 5.9})$$

5.3 Splošen gostitelj-parazitoid model

Splošen gostitelj-parazitoid model (Hassell, 2000) je podan z enačbama 5.10 in 5.11.

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot f(H_t, P_t) \quad (\text{En 5.10})$$

$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - f(H_t, P_t)) \quad (\text{En 5.11})$$

Funkcijo izogiba lahko splošno zapišemo $f(H_t, P_t)$, odvisna je tako od velikosti gostiteljske kot tudi od parazitoidne populacije v generaciji t .

Koeficient b je **neto stopnjo reprodukcije** gostiteljske populacije v odsotnosti parazitoidov.

Koeficient c predstavlja **povprečno število izleženih parazitoidov** (uspešno vloženih jajčec) iz enega napadenega (okuženega) gostitelja.

Če upoštevamo, da le del ne napadenih gostiteljev v generaciji t preživi, potem enačbo 5.10 dopolnimo še z faktorjem oziroma **preživetveno**

funkcijo $g(H_t)$, ki upošteva od **gostote (velikosti) odvisno smrtnost** (angl. *density dependent mortality*). Namesto enačbe 5.10 zapišemo enačbo 5.12.

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot f(H_t, P_t) \cdot g(H_t) \quad (\text{En 5.12})$$

Različni modeli interakcij gostitelj-parazitoid se med seboj razlikujejo v **funkciji izogiba f** in **preživetveni funkciji g** .

5.4 Nicholson-Baileyjev model

Nicholson-Baileyjev model izhaja iz splošnega modela in je najpogosteje uporabljan model pri proučevanju interakcij gostitelj-parazitoid.

Vsak **neparazitoiziran gostitelj** proizvede b novih gostiteljev (neto stopnja reprodukcije) in vsak **parazitoiziran gostitelj c** novih parazitoidov v naslednji generaciji. Tako kot Thompsonov model tudi **Nicholson-Baileyjev model predpostavlja**, da parazitoidi, najdejo in ležejo jajčeca v gostitelja naključno, predpostavlja torej **Poissonovo** porazdelitev leganja jajčec.

Ličinka gostitelja je lahko napadena nič-krat, enkrat, dvakrat itd. Izhajamo iz enačb 5.10 in 5.11.

Model 1

Predpostavimo, da je vsak gostitelj napaden **povprečno $(a \cdot P_t)$ krat**, pri tem je a **faktor učinkovitosti parazitoida** pri iskanju.

Verjetnost, da je gostitelj napaden n krat je podana z enačbo:

$$p(n) = \frac{(a \cdot P_t)^n \cdot e^{-a \cdot P_t}}{n!}$$

Funkcijo prenove sedaj podaja enačba 5.13.

$$f = p(0) = e^{-a \cdot P_t} \quad (\text{En 5.13})$$

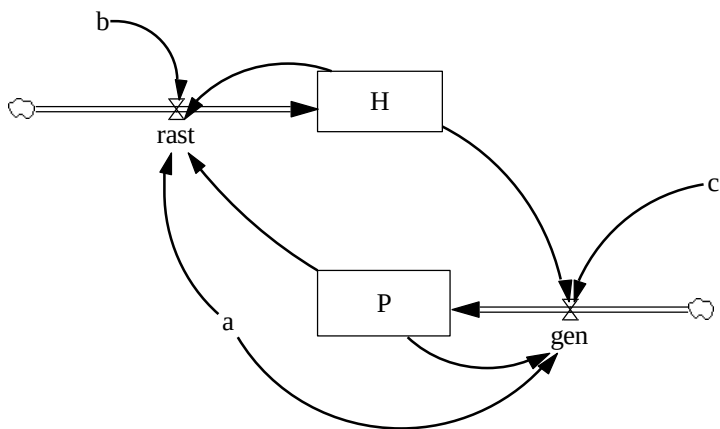
Tako pridemo do **Nicholson-Baileyjevega** modela, ki ga podajata enačbi 5.14 in 5.15.

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot P_t} \quad (\text{En 5.14})$$

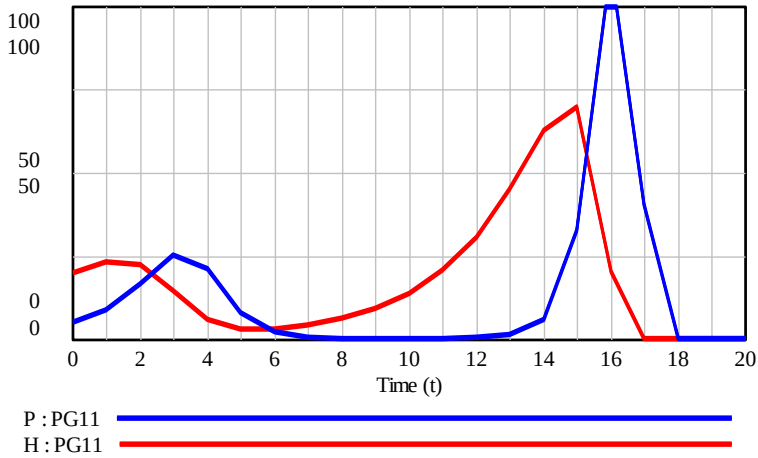
$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) \quad (\text{En 5.15})$$

Enačbi 5.14 in 5.15 preslikamo v **nivo-tok model** (slika 5.1 dodatek 1 1 model 1).

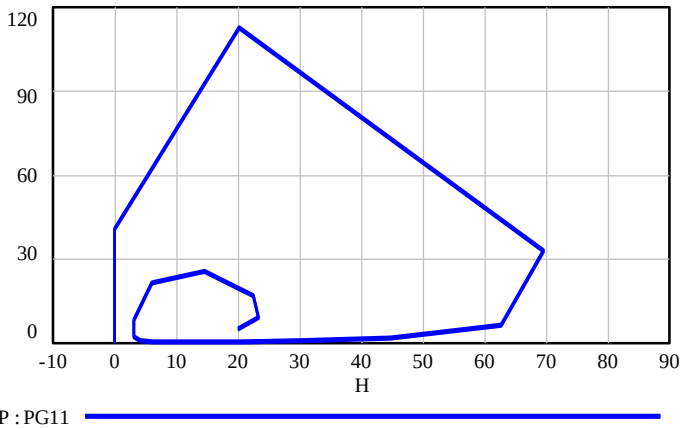
Rezultat simulacije je prikazan na slikah 5.2 in 5.1.



Slika 5.1. Nicholson-Baileyjev model 1; nivo tok-model



Slika 5.2. Nicholson-Baileyjev model 1; dinamika modela; parametri: $b=1.5$, $c=2.0$, $a=0.05$; začetne vrednosti; $H_0=20$, $P_0=5$



Slika 5.3. Nicholson-Baileyjev model 1; parametrična krivulja; parametri: $b=1.5$, $c=2.0$, $a=0.05$; začetne vrednosti; $H_0=20$, $P_0=5$

Model 2

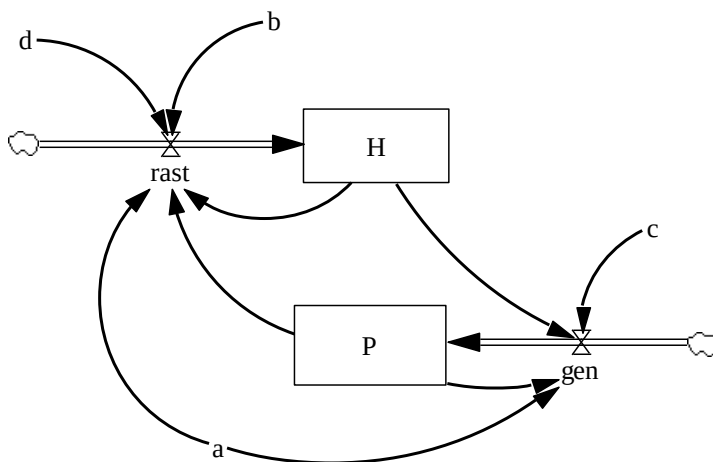
Model nekoliko spremenimo s predpostavko, da ima populacija gostitelja v odsotnosti parazitoidne populacije **samoregulacijo**, včasih govorimo o

omejeni dinamiki (angl. *bounded dynamics*). Model je povzet po Khan & Qureshi, (2015). Spremenjen model podajata enačbi 5.16 in 5.17.

$$H_{t+1} = \frac{1}{1+d \cdot H_t} \cdot b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot P_t} \quad (\text{En 5.16})$$

$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) \quad (\text{En 5.17})$$

Enačbi 5.16 in 5.17 preslikamo v **nivo-tok model** (slika 5.4, dodatek 1 – model 1).



Slika 5.4. Nicholson-Baileyjev model 2; nivo-tok-modelj.

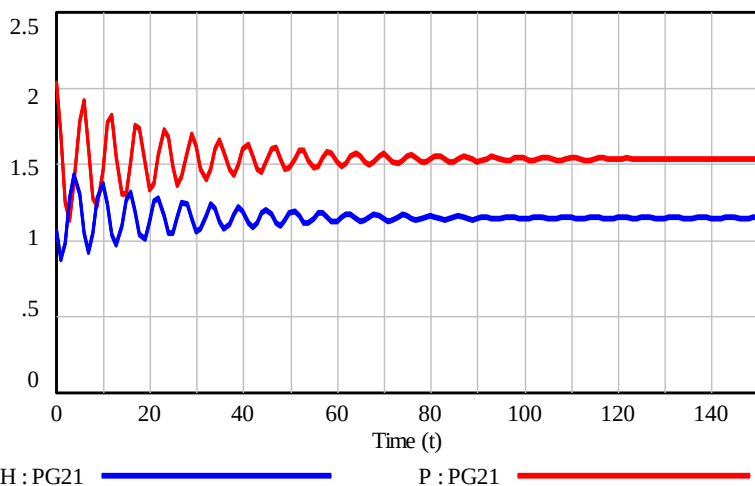
Poglejmo dinamiko modela pri različnih vrednostih parametrov.

1. Pri vrednostih parametrov: $a=0.5$, $b=8.8$, $c=2.5$ in $d=2.7$ ter začetnih pogojih $H_0=1.06$ in $P_0=2.04$, je rezultat simulacije prikazan na slikah 5.5 in 5.6.

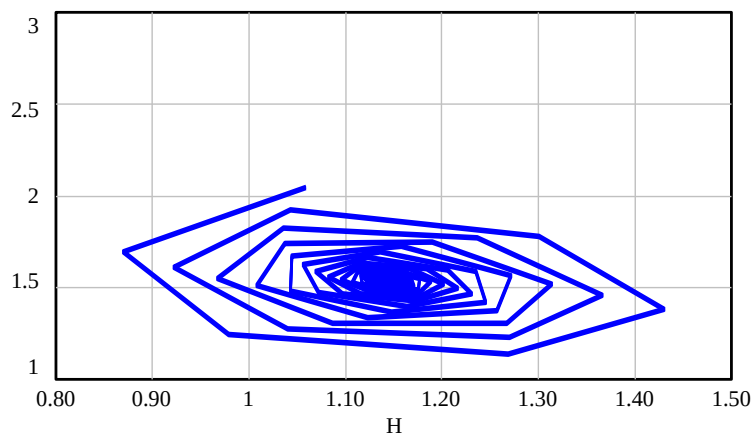
2. Pri vrednostih parametrov: $a=0.4$, $b=8.8$, $c=4.5$ in $d=4.8$ ter začetnih pogojih $H_0=0.28$ in $P_0=2.04$, je rezultat simulacije je prikazan na slikah 5.7 in 5.8.
3. Pri vrednostih parametrov: $a=0.4$, $k=8.6$, $c=3.9$ in $d=2.9$ ter začetnih pogojih $H_0=0.4$ in $P_0=2.09$, je rezultat simulacije je prikazan na slikah 5.9 in 5.10.

V prvih dveh primerih se obe populaciji nihajoče približujeta točki ravnotežja, v tretjem primeru je nihanje obeh populacij izrazitejše in se obe populaciji le počasi bližata točki ravnotežja. Točke ravnotežja so pri vsakem od treh primerov različne.

Primer 1



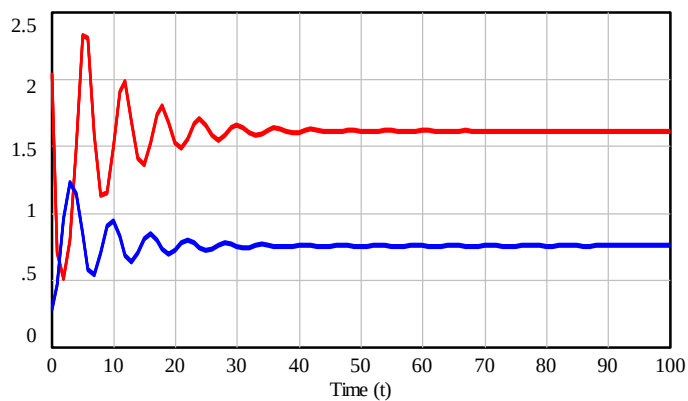
Slika 5.5. Nicholson-Baileyjev model 2; dinamika modela; parametri modela: $a=0.5, c=2.5, d=2.7, b=8.8$; začetne vrednosti: $H_0=1.06, P_0=2.04$.



P : PG21

Slika 5.6. Nicholson-Baileyjev model 2; parametrična krivulja; parametri modela: $a=0.5$, $c=2.5$, $d=2.7$, $b=8.8$; začetne vrednosti: $H_0=1.06$, $P_0=2.04$.

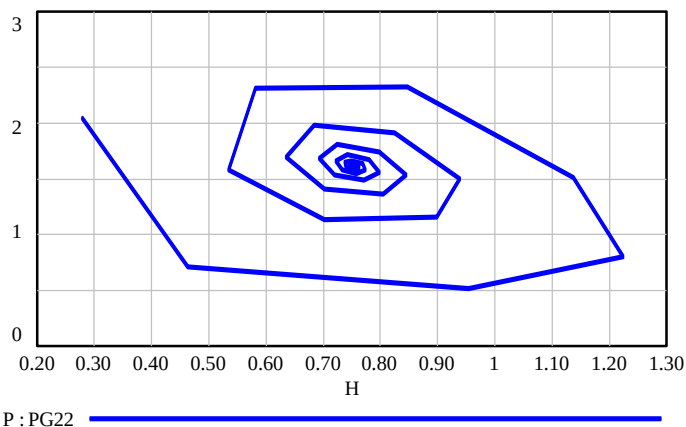
Primer 2



H : PG22

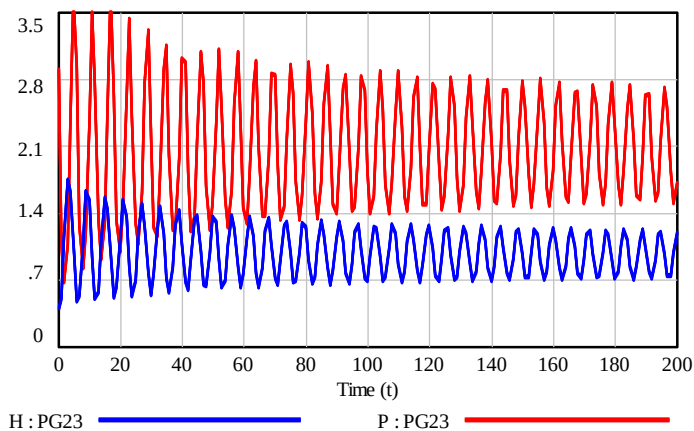
P : PG22

Slika 5.7. Nicholson-Baileyjev model 2; dinamika modela; parametri modela: $a=0.4$, $c=4.5$, $d=4.8$, $b=8.8$; začetne vrednosti: $H_0=0.28$, $P_0=2.04$.

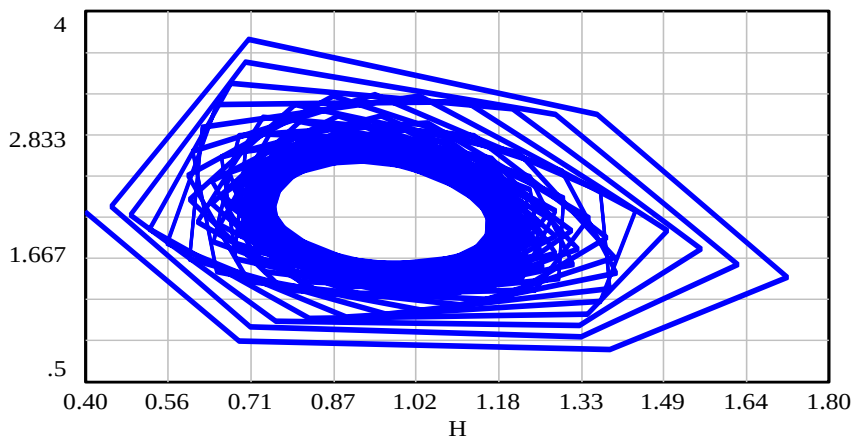


Slika 5.8. Nicholson-Baileyjev model 2; parametrična krivulja; parametri modela: $a=0.4$, $c=4.5$, $d=4.8$, $b=8.8$; začetne vrednosti: $H_0=0.28$, $P_0=2.04$.

Primer 3



Slika 5.9. Nicholson-Baileyjev model 2; dinamika modela; parametri modela: $a=0.4$, $c=3.9$, $d=2.9$, $b=8.6$; začetne vrednosti: $H_0=0.4$, $P_0=2.09$.



P : NB H-B 3

Slika 5.10. Nicholson-Baileyjev model 2; parametrična krivulja; parametri modela: $a=0.4$, $c=3.9$, $d=2.9$, $b=8.6$; začetne vrednosti: $H_0=0.4$, $P_0=2.09$.

Vsaka pozitivna rešitev $\{(H_n, P_n)\}_{n=0}^{\infty}$ je omejena (dodatek 1 – model 2).

$$0 \leq H_n \leq \frac{b}{d} \text{ in } 0 \leq P_n \leq \frac{b \cdot c}{d}$$

Ničte izokline, prikazane so na sliki 5.11 (dodatek 1 – model 2)

H ničti izoklini: $\Delta H = 0$:

$$1 \rightarrow H = 0,$$

$$2 \rightarrow P = \frac{1}{a} \cdot \ln\left(\frac{b}{1+d \cdot H}\right) \quad (\text{En 5.18})$$

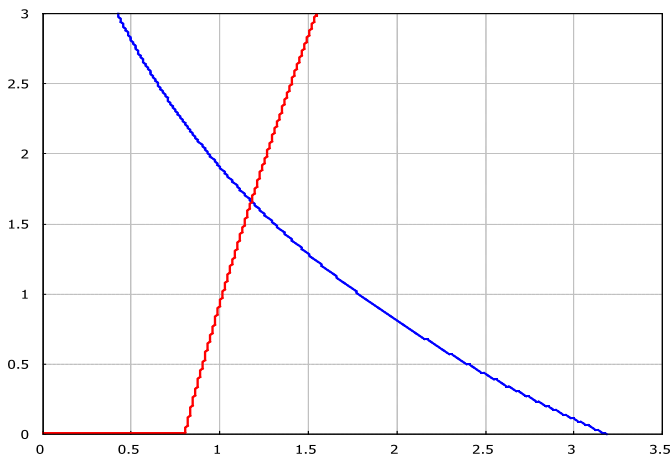
P ničti izoklini: $\Delta P = 0$

$$1 \rightarrow H = \frac{P}{c \cdot (1 - e^{-a \cdot P})} \quad (\text{En 5.19})$$

$$2 \rightarrow P = 0 \quad (\text{En 5.20})$$

Točki ravnotežja

Poleg trivialne točke ravnotežja $(H_{r1}, P_{r1}) = (0, 0)$ ima model še netrivialno točko ravnotežja, ki je na presečišču ničtih izoklin. Glej sliko 5.11.



Slika 5.11. Nicholson-Baileyjev model ; H-ničta izoklina (modra), P-ničta izoklina (rdeča); parametri modela: $a=0.5$, $c=2.5$, $d=2.7$, $b=9.6$.

Model 3

Model **predpostavlja eksponentno rast** gostiteljske populacije v odsotnosti parazitoidne populacije. Stopnjo rasti lahko zapišemo: $b = e^r$, pri tem je r **notranja stopnja rasti**. Enačbi 5.14 in 5.15 preideta v enačbi 5.21 in 5.22 .

$$H_{t+1} = H_t \cdot e^{r-a \cdot P_t} \quad (\text{En 5.21})$$

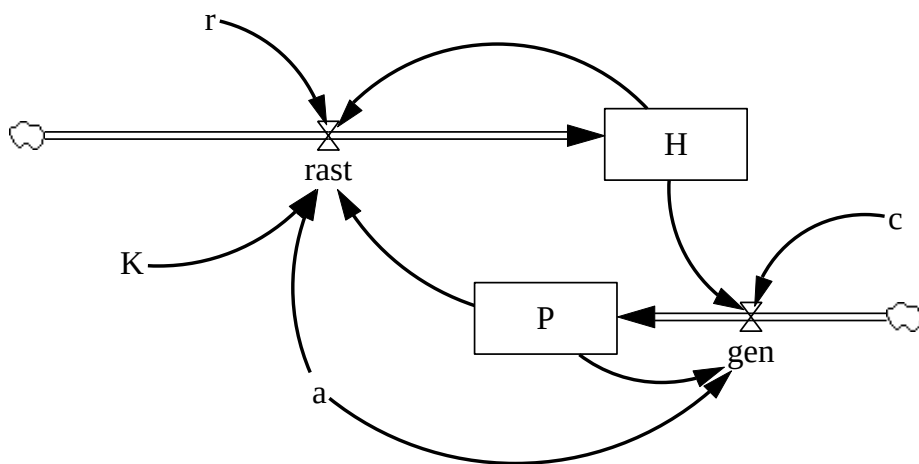
$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) \quad (\text{En 5.22})$$

Omejimo stopnjo rasti gostiteljske populacije z **zgornjo mejo rasti** K (logistična rast). Notranjo stopnjo rasti r nadomestimo z izrazom $r - \frac{rH_t}{K}$. Tako pridemo do modela, ki ga podajata enačbi 5.23 in 5.24 (dodatek 1 model 3).

$$H_{t+1} = H_t \cdot e^{r - \frac{r \cdot H_t}{K} - a \cdot P_t} \quad (\text{En 5.23})$$

$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) \quad (\text{En5.24})$$

Enačbi 5.23 in 5.24 preslikamo v **nivo-tok model** (dodatek 1 - model 3), ki je prikazan na sliki 5.12.

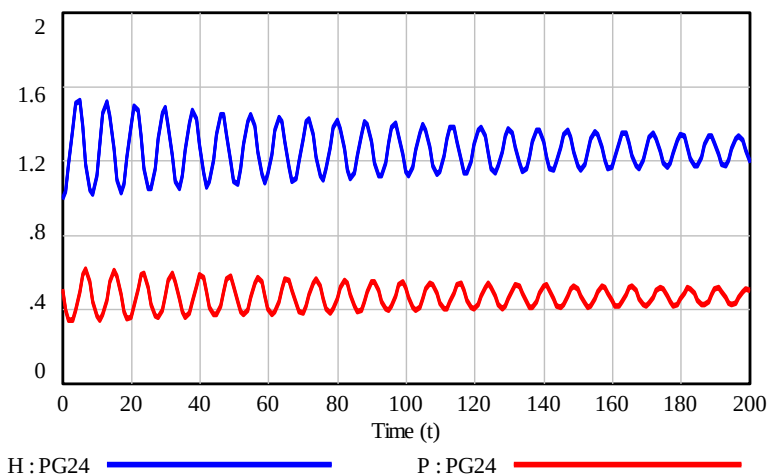


Slika 5.12. Nicholson-Baileyjev model 3; nivo-tok-model.

Dinamika modela je odvisna od parametrov.

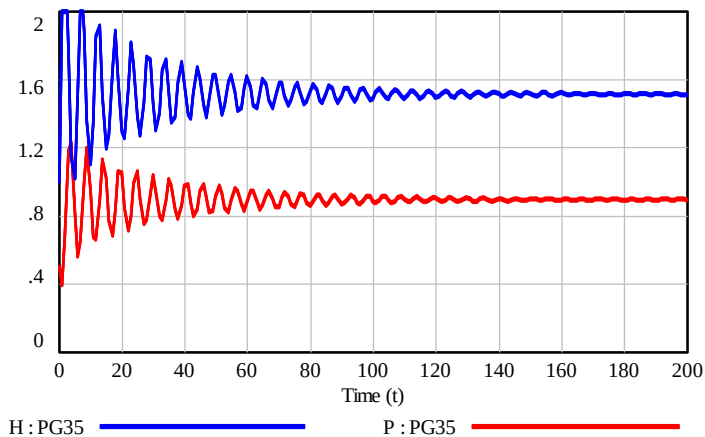
1. Pri vrednostih parametrov: $a=1.0$, $c=1.0$, $r=0.8$ in $K=3.0$ ter začetnih pogojih $H_0=1.0$ in $P_0=0.5$, je rezultat simulacije prikazan na slikah 5.13.
2. Spremenimo samo vrednost parametra r , ki naj bo $r=1.8$, vsi ostali parametri ostanejo nespremenjeni. Rezultat simulacije je prikazana na sliki 5.14. Obe populaciji dušeno nihajo proti stabilni točki.
3. Spremenimo še vrednost parametra K , ki naj bo: $K=1$. Rezultat simulacije je prikazan na sliki 5.15. Parazitoidna populacija odmre, populacija gostitelja pa obstane in je stabilna.

Primer 1



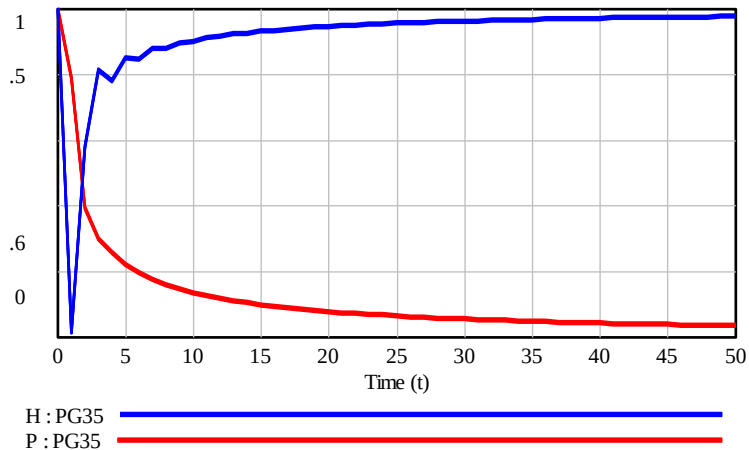
Slika 5.13. Nicholson-Baileyjev model 3; dinamika modela; parametri modela: $K=3.0$, $c=1.0$, $a=0.1$, $r=0.8$; začetne vrednosti: $H_0=1$, $P_0=0.5$.

Primer 2



Slika 5.14. Nicholson-Baileyjev model 3; dinamika modela; parametri: $K=3.0$, $c=1.0$, $a=0.1$, $r=1.8$; začetne vrednosti: $H_0=1$, $P_0=0.5$.

Primer 3



Slika 5.15. Nicholson-Baileyjev model 3; dinamika modela; parametri: $K=1$, $c=1.0$, $a=0.1$, $r=1.8$; začetne vrednosti: $H_0=1$, $P_0=0.5$.

5.5 Analitična metoda ugotavljanja stabilnosti ravnotežnih točk

Poglejmo **dvodimenzionalni diskretni sistem**. Ugotavljali bomo ali so točke ravnotežja stabilne ali ne. Pri tem bomo uporabili »**metodo linearizacije**«. Bistvo metode je v sledečem: Če se stanje sistema malo odmakne od točk ravnotežja in se po določenem času vrne nazaj v ravnotežno točko, bo točka ravnotežja stabilna sicer pa bo nestabilna.

Vzemimo dvodimenzionalen diskretni sistem, ki je podan z enačbama 5.25 in 5.26.

$$H_{t+1} = F(H_t, P_t) \quad (\text{En 5.25})$$

$$P_{t+1} = G(H_t, P_t) \quad (\text{En 5.26})$$

pri tem sta F in G nelinearni zvezno odvedljivi funkciji. Točka ravnotežja naj bo (H_r, P_r) . Točk ravnotežja je lahko seveda več.

$$H_r = F(H_r, P_r)$$

$$P_r = G(H_r, P_r)$$

Sistem (enačbi 5.25, 5.26) lahko v dovolj majhni bližini točke ravnotežja **lineariziramo s Taylorjevim približkom** (to velja tudi za katero koli drugo točko).

$$H_t = H_r + h_h(t) \quad (\text{En 5.27})$$

$$P_t = P_r + h_p(t) \quad (\text{En 5.28})$$

Tako pridemo do enačb 5.29 in 5.30.

$$F(H_t, P_t) \approx F(H_r, P_r) + \left(\frac{\partial F}{\partial H}\right)^r \cdot h_h(t) + \left(\frac{\partial F}{\partial P}\right)^r \cdot h_p(t) \quad (\text{En 5.29})$$

$$G(H_t, P_t) \approx G(H_r, P_r) + \left(\frac{\partial G}{\partial H}\right)^r \cdot h_h(t) + \left(\frac{\partial G}{\partial P}\right)^r \cdot h_p(t) \quad (\text{En 5.30})$$

Označba $(\square)^r$ pomeni, da izraz v oklepaju ovrednotimo v točki ravnotežja (H_r, P_r) . Enačbi 5.25 in 5.26 zapišimo v sledeči obliki (enačbi 5.31 in 5.32).

$$H_r + h_h(t+1) \approx H_r + \left(\frac{\partial F}{\partial H}\right)^r \cdot h_h(t) + \left(\frac{\partial F}{\partial P}\right)^r \cdot h_p(t) \quad (\text{En 5.31})$$

$$P_r + h_p(t+1) \approx P_r + \left(\frac{\partial G}{\partial H}\right)^r \cdot h_h(t) + \left(\frac{\partial G}{\partial P}\right)^r \cdot h_p(t) \quad (\text{En 5.32})$$

Enačbi 5.31 in 5.32 zapišimo v matrični obliki:

$$\begin{pmatrix} h_h(t+1) \\ h_p(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \left(\frac{\partial F}{\partial H}\right)^r & \left(\frac{\partial F}{\partial P}\right)^r \\ \left(\frac{\partial G}{\partial H}\right)^r & \left(\frac{\partial G}{\partial P}\right)^r \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} h_h(t) \\ h_p(t) \end{pmatrix} \quad (\text{En 5.33})$$

Matriko:

$$J^r(H_r, P_r) = \begin{pmatrix} \left(\frac{\partial F}{\partial H}\right)^r & \left(\frac{\partial F}{\partial P}\right)^r \\ \left(\frac{\partial G}{\partial H}\right)^r & \left(\frac{\partial G}{\partial P}\right)^r \end{pmatrix}$$

imenujemo **Jacobijeva matrika** izračunana v točki (H_r, P_r) . Enačba 5.33 predstavlja **linearen sistem diferenčnih enačb**.

Točka ravnotežja (H_r, P_r) nelinearnega sistema je **lokalno stabilna**, če **lastni vrednosti** λ_1 in λ_2 **Jacobijeve determinante** izračunana v (H_r, P_r) zadostita pogojem: $|\lambda_1| < 1$ in $|\lambda_2| < 1$. Če pa je $|\lambda_1| > 1$ in $|\lambda_2| > 1$ (dodatek 2), potem je točka ravnotežja lokalno nestabilna.

Za določanje stabilnosti lahko uporabimo tudi sledeč teorem (dodatek 2):

Točka ravnotežja **nelinearnega sistema** je asimptotično stabilna **če in samo če** je izpolnjen pogoj:

$$\text{sled } |J|^r < 1 + \det J^r < 2 \quad (\text{En 5.34})$$

Pri tem je $\text{sled } |J|^r$ sled Jacobijeve matrike J^r v točki ravnotežja, to je vsota členov glavne diagonale matrike in $\det J^r$ determinanta matrike Jacobijeve matrike J^r .

5.6 Hassell-Varleyev model

Hassell in Varley sta predlagala modifikacijo Nicholson-Baileyjevega modela. Tudi ta model, prav tako vsi dosedanja modeli, **predpostavlja naključna srečanja** med gostitelji in parazitoidi.

Model dodatno **upoštevata interferenco med parazitoidi**. Gostitelj je napaden povprečno $(a \cdot \sqrt{P_t})$ krat. Verjetnost, da se gostitelj izogne

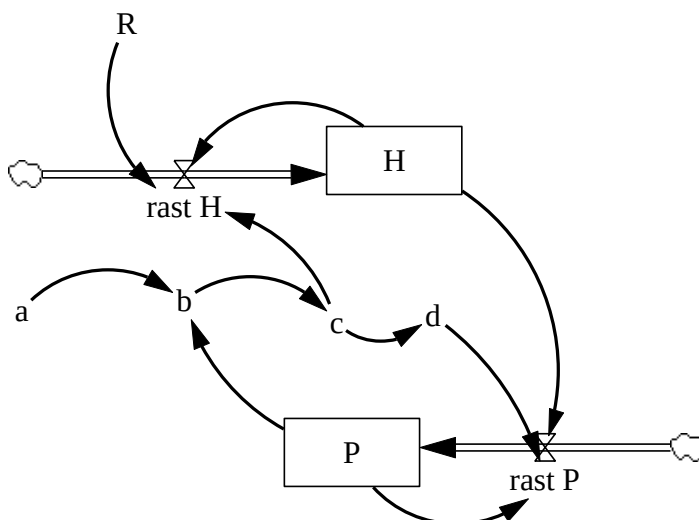
parazitoidom, torej da ni **parazitoiziran** je: $e^{-a \cdot \sqrt{P_t}}$. Pri tem je **a neto stopnja reprodukcije ne parazitoizirane** gostiteljske populacije. Model prav tako **predpostavlja**, da vsak parazitoiziran gostitelj da v naslednjo generacijo **samo enega novega parazitoida**.

Hassell-Varleyjev model (Qureshi in sod., 2014) je podan z enačbama 5.35 in 5.36.

$$H_{t+1} = R \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P_t}} \quad (\text{En 5.35})$$

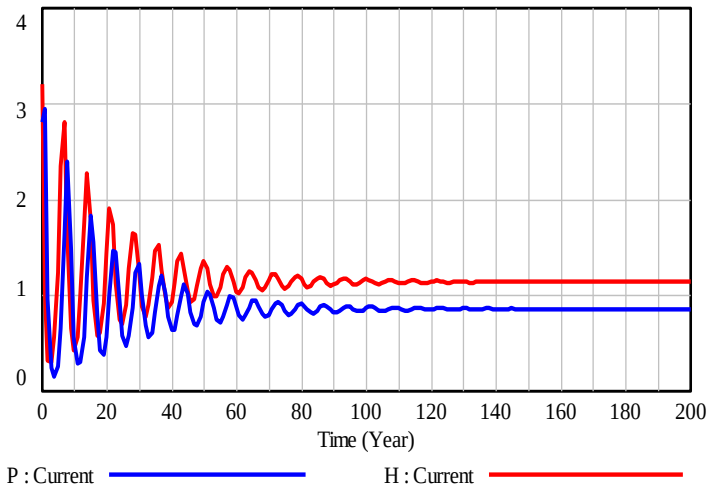
$$P_{t+1} = H_t \cdot \left(1 - e^{-a \cdot \sqrt{P_t}}\right) \quad (\text{En 5.36})$$

Enačbi 5.35 in 5.36 preslikamo v **nivo-tok model** (dodatek 3), ki je prikazan na sliki 5.16.

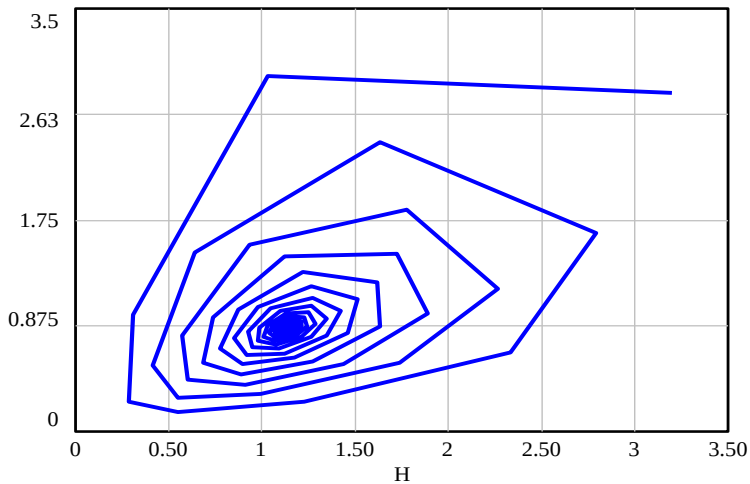


Slika 5.16. Hassell-Varleyjev model; nivo-tok model.

Rezultat simulacije pri parametrih modela: $a=1.5$, $R=3.99$ ter začetnem pogoju $P_0 = 2.8$, $H_0 = 3.2$ je prikazan na slikah 5.15 in 5.16. Iz rezultata simulacije je razvidno, da je točka ravnotežja stabilna.

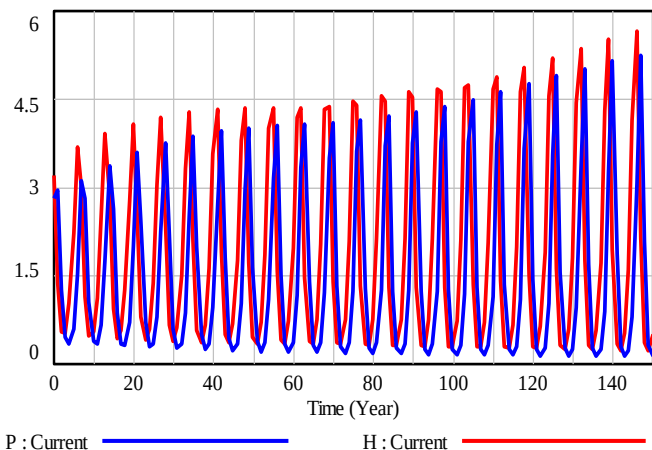


Slika 5.17. Hassell-Varleyev model; dinamika modela; parametri modela : $a=1.5$, $R=3.99$; začetne vrednosti: $H_0= 3.2$, $P_0=2.8$

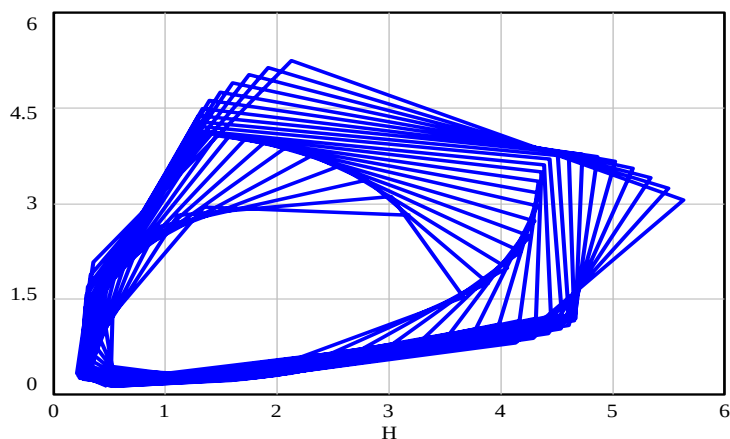


Slika 5.18. Hassell-Varleyev model; parametrična krivulja; parametri : $a=1.5$, $R=3.99$; začetne vrednosti: $H_0= 3.2$, $P_0=2.8$

Spremenimo vrednost parametra $R=5.8$. Parametre a ter začetni pogoji ostanejo nespremenjeni. Rezultat simulacije je prikazan na slikah 5.17 in 5.18 ter ničti izoklini na sliki 3.48. Iz rezultata simulacije je razvidno, da je sistem v tem primeru nestabilen.



Slika 5.19. Hassell-Varleyev model; dinamika modela; parametri: $a=1.5$, $R=5.8$; začetne vrednosti: $H_0=3.2$, $P_0=2.8$.



Slika 5.20. Hassell-Varleyev model; parametrična krivulja; parametri: $a=1.5$, $R=5.8$; začetne vrednosti: $H_0=3.2$, $P_0=2.8$

Določimo **ničti izoklini**, ki jih podajata enačbi 5.37 in 5.38 (sliki 5.21 in 5.22, dodatek 3):

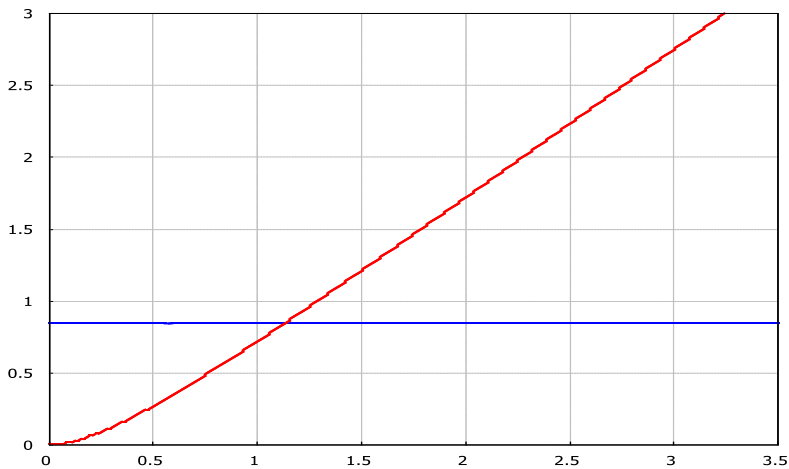
(sprememba oznake: $b \rightarrow R$)

H-ničta izoklina:

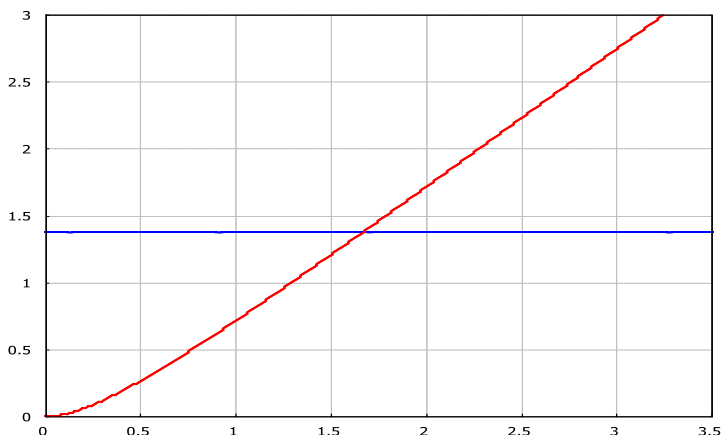
$$P = \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2 \quad (\text{En 5.37})$$

P-ničta izoklina:

$$H = \frac{P \cdot e^{a\sqrt{P}}}{e^{a\sqrt{P}} - 1} \quad (\text{En 5.38})$$



Slika 5.21. Hassell-Varleyev model; H-ničta izoklina (modra), P-ničta-izoklina (rdeča); parametri: $a=1.5$, $b=3.99$.



Slika 5.22. Hassell-Varleyev model; H-ničta izoklina (modra), P-ničta-izoklina (rdeča); parametri: $a=1.5$, $b=5.8$.

Netrivialna točka ravnotežja (H_r, P_r) je (dodatek 3)

$$(H_r, P_r) = \left(\frac{b}{b-1} \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2, \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2 \right) \quad (\text{En 5.39})$$

Ali bo točka ravnotežja stabilna ali ne, je odvisno od parametra b . Jacobijeva matrika v netrivialni točki ravnotežja (dodatek 3) je:

$$J^r(H_r, P_r) = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} \\ \frac{b-1}{b} & \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} \end{pmatrix} \quad (\text{En 5.40})$$

Sled matrike Jacobijeve matrike je: $\text{sled}(J^r) = 1 + \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$ in

determinanta Jacobijeve matrike $\det(J^r) = \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$ (dodatek 3).

Netrivialna točka ravnotežja je lokalno stabilna, če je izpolnjen pogoj (glej dodatek 2):

$\left| \text{sled} \left(J^r \right) \right| < 1 + \det \left(J^r \right) < 2$, torej če je:

$$1 + \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} < 1 + \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} < 2 \quad (\text{En 5.41})$$

Poglejmo v katerem področju vrednosti parametra b bo točka ravnotežja stabilna.

Pogoj stabilnosti, ki ga podaja **levi** del neenačbe 5.41:

$$1 + \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} < 1 + \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} \rightarrow, \text{ je izpolnjen za vsak } b > 1$$

Pogoj stabilnosti, ki ga podaja **desni** del neenačbe 5.41:

$$1 + \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} < 2 \rightarrow \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} < 1 \rightarrow b \cdot \ln(b) < 2 \cdot b - 2.$$

Označimo: $f(b) = b \cdot \ln(b) - 2 \cdot b + 2$.

Pogoj stabilnosti je izpolnjen za vsak b , ki zadosti pogoju:

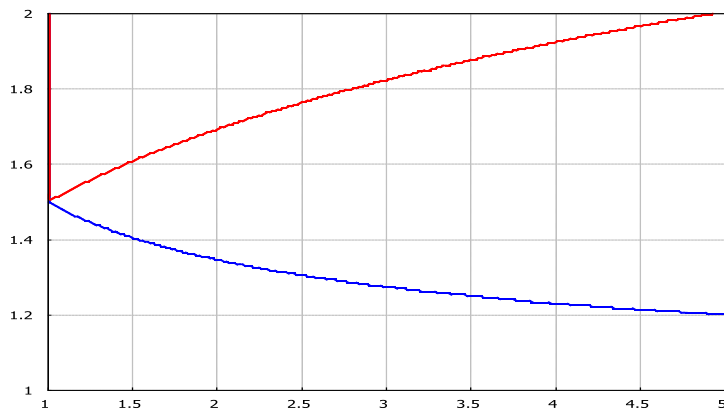
$$f(b) < 0.$$

Zgornjo mejo vrednosti parametra b označimo z b_0 in je podana z rešitvijo enačbe $f(b) = 0$.

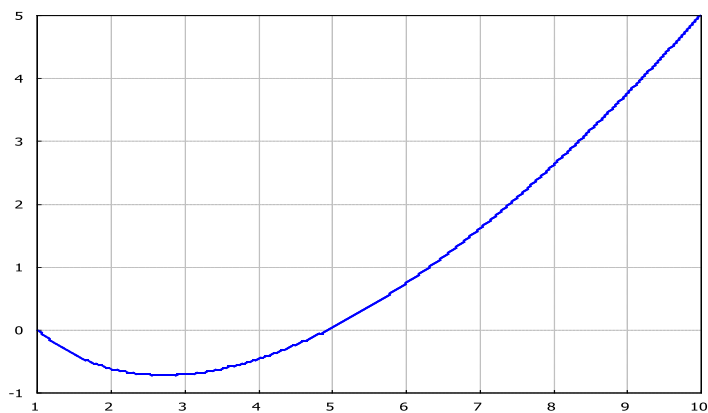
Zaključek:

Netrivialna točka ravnotežja je stabilna, če je vrednost parametra $1 < b < b_0$.

Funkcije : $\text{sled}(J^r)$, $1+\det(J^r)$ in $f(b)$ so prikazane na slikah 3.49 in 3.50.



Slika 5.23. Hassell-Varleyev model; funkciji $\text{sled}(J^r)$ (modra), $1+\det(J^r)$ (rdeča).



Slika 5.24. Hassell-Varleyev model; funkcija $f(b)$.

Vrednost b_0 lahko približno določimo tudi iz slike 5.24 in je $b_0 \approx 4.9$. To potrjuje tudi sliki 5.17., ko je vrednost parametra b znotraj intervala stabilnosti $1 < 3.9 < b_0$ in 5.19, ko je vrednost parametra b izven intervala stabilnosti $b_0 < 5.8$.

5.7 Gostitelj- parazitoid model zaključek

V poglavju 5 smo obravnavali **diskretne modele** interakcije med eno gostiteljsko in eno parazitoidno populacijo. Pogledali smo Thompsonov model - dve različici, Nicholson-Baileyjev model - tri različice in Hassell-Varleyjev model. Različni modeli izhajajo iz različnih lastnosti tako gostiteljske, kot tudi parazitoidne populacije. V ozadju diskretnih modelov so **diferenčne enačbe**.

Posebno pozornost smo posvetili analizi stabilnosti ravnotežnih stanj. Velikokrat pa dobimo zadosten vpogled v lastnosti modela in njegovo obnašanje že s simulacijo modelov.

DODATKI K POGLAVJU 5

Dodatek 1

Nicholson-Baileyjev model

Model 1

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot P_t}$$

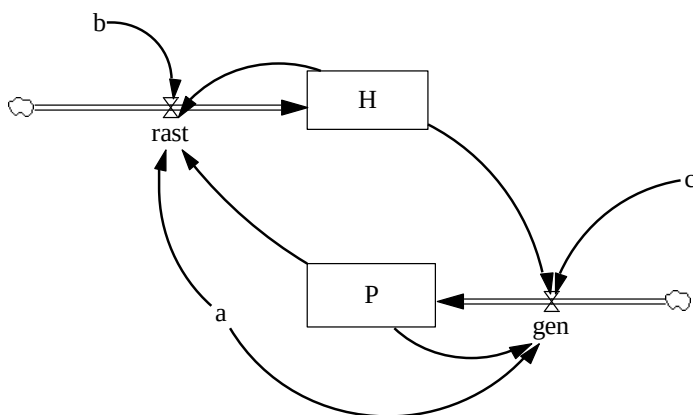
$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t})$$

V obliki diferenčnih enačb:

$$\Delta H = b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot P_t} - H_t$$

$$\Delta P = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) - P_t$$

Nivo-tok model



Enačbe modela

```
a = 0.05
b = 1.5
c = 2
rast = b*H*EXP(-a*P)-H
H = INTEG (rast, 20)
gen = c*H*(1-EXP(-a*P))-P
P= INTEG (gen, 5)
```

Parametri simulacije

```
INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 20
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 1
```

Rezultat simulacije je prikazan na slikah 5.2 in 5.3.

Model 2

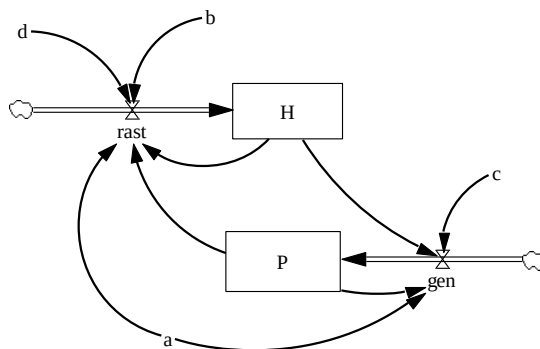
$$H_{t+1} = \frac{1}{1 + d \cdot H_t} \cdot b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot P_t}$$
$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t})$$

V obliki diferenčnih enačb:

$$\Delta H = \frac{1}{1 + d \cdot H_t} \cdot b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot P_t} - H_t$$

$$\Delta P = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) - H_t$$

Nivo-tok model



Enačbe modela:

$$a = 0.5$$

$$c = 2.5$$

$$d = 2.7$$

$$b = 9.6$$

$$\text{rast} = b \cdot H \cdot \exp(-a \cdot P) / (1 + d \cdot H) - H$$

$$H = \text{INTEG}(\text{rast}, 1.06)$$

$$\text{Gen} = c \cdot H \cdot (1 - \exp(-a \cdot P)) - P$$

$$P = \text{INTEG}(\text{gen}, 2.04)$$

Parametri simulacije:

$$\text{INITIAL TIME} = 0$$

$$\text{FINAL TIME} = 1000$$

$$\text{SAVEPER} = \text{TIME STEP}$$

$$\text{TIME STEP} = 1$$

Rezultati simulacije pri različnih vrednostih parametrov in začetnih pogojih so prikazani na slikah 5.5, 5.6, 5.7, 5.8, 5.9, 5.10

Rešitev $\{(H_n, P_n)\}_{n=0}^{\infty}$ je omejena.

$$\rightarrow H_{n+1} = \frac{b \cdot H_n \cdot e^{-a \cdot P_n}}{1 + d \cdot H_n} \leq \frac{b \cdot H_n}{d \cdot H_n} \leq \frac{b}{d} \text{ za } n=1, 2, \dots$$

$$\rightarrow P_{n+1} = c \cdot H_n \cdot (1 - e^{-a \cdot P_n}) \leq c \cdot H_n \leq \frac{c \cdot b}{d}$$

$$\rightarrow 0 \leq H_n \leq \frac{b}{d} \text{ in } 0 \leq P_n \leq \frac{b \cdot c}{d}$$

Ničti izoklini.

H ničti izoklini: $\Delta H = 0$

$$\frac{1}{1 + d \cdot H} \cdot b \cdot H \cdot e^{-a \cdot P} - H = 0$$

$$1 \rightarrow H = 0,$$

$$2 \rightarrow \frac{1}{1 + d \cdot H} \cdot b \cdot e^{-a \cdot P} - 1 = 0 \quad \rightarrow \quad e^{a \cdot P} = \frac{b}{1 + d \cdot H} \quad \rightarrow$$

$$P = \frac{1}{a} \cdot \ln \left(\frac{b}{1 + d \cdot H} \right)$$

P ničti izoklini: $\Delta P = 0$

$$c \cdot H \cdot (1 - e^{-a \cdot P}) - P = 0 \rightarrow$$

$$1 \rightarrow P = 0,$$

$$2 \rightarrow H = \frac{P}{c \cdot (1 - e^{-a \cdot P})}$$

Maxima model (rezultat: slika 5.8)

Sprememba oznak: $H \rightarrow x$, $P \rightarrow y$, $b \rightarrow k$

a: 0.5;

c: 2.5;

d: 2.7;

```

k: 9.6,
load (draw);
load (drawdf);
set_draw_defaults (
    xrange = [0, 3.5],
    yrange = [0,3],
    grid = true,
    line_width = 2,
    color=black );
draw2d( color=blue, yrange=[0,3],grid = true,
    line_width = 2,implicit (1+d·x =
    k·%e^(-a·y), x,0,3.5, y,0,3), color = red,
    implicit (y = c·x·(1-%e^(-a·y)), x, 0, 3.5,
    y, 0, 2));

```

Model 3

$$H_{t+1} = H_t \cdot e^{r - \frac{r \cdot H_t}{K} - a \cdot P_t}$$

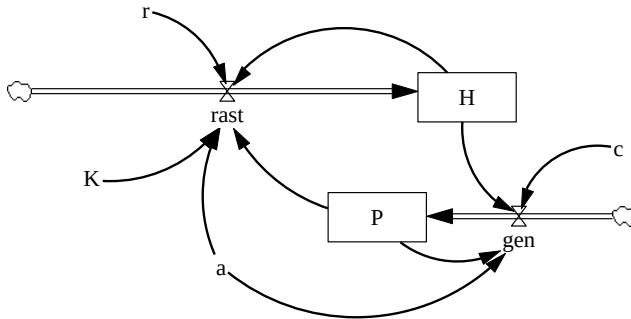
$$P_{t+1} = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t})$$

V obliki diferenčnih enačb:

$$\Delta H = H_t \cdot e^{r - \frac{r \cdot H_t}{K} - a \cdot P_t} - H_t$$

$$\Delta P = c \cdot H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot P_t}) - P_t$$

Nivo-tok model:



Enačbe modela:

```

a = 1
c = 1
r = 0.8
K = 3
rast = H*EXP(r-r*H/K-a*P)-H
H = INTEG (rast, 1.0)
gen = c*H*(1-EXP(-a*P))-P
P = INTEG (gen, 0.5)

```

Parametri simulacije:

```

INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 200
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 1

```

Rezultati simulacije pri različnih vrednostih parametra r in K so prikazani na slikah 5.13, 5.14 in 5.15

Dodatek 2

Analitična metoda ugotavljanja stabilnosti ravnotežnih točk

Stabilnost ravnotežnih točk

Lastne vrednosti in lastni vektorji

Označimo matriko $n \times n$ z A in jo pomnožimo jo s stolpnim vektorjem $n \times 1$, ki ga označimo z $\vec{x}$. Rezultat bo zopet stolpni vektor $n \times 1$: $A \cdot \vec{x}$.

Vektor $A \cdot \vec{x}$ ima običajno drugačno smer kot vektor $\vec{x}$. Lahko pa se tudi zgodi, da smo izbrali tak vektor, označili ga bomo z $\vec{\eta}$, da se smer vektorja $A \cdot \vec{\eta}$ ne spremeni. To pomeni, da sta vektorja $A \cdot \vec{\eta}$ in $\vec{\eta}$ **kolinearna**. Vektor $\vec{\eta}$ imenujemo **lastni vektor** (angl. *eigenvector*). To pa tudi pomeni, da lahko najdemo neko konstanto λ , tako da je:

$$A \cdot \vec{\eta} = \lambda \cdot \vec{\eta} \quad (1)$$

Konstanto λ imenujemo **lastna vrednost matrike** (angl. *eigenvalue*). Lastna vrednost pove za koliko se bo $\vec{\eta}$ pri množenju z matriko podaljšal ali skrajšal

Kako **določimo lastne vrednosti in pripadajoče lastne vektorje**? Izhajamo iz enačbe 1:

$$A \cdot \vec{\eta} = \lambda \cdot \vec{\eta}$$

$$\rightarrow A \cdot \vec{\eta} - \lambda \cdot \vec{\eta} = \vec{0} \rightarrow A \cdot \vec{\eta} - \lambda \cdot I_n \cdot \vec{\eta} = \vec{0} \rightarrow (A - \lambda \cdot I_n) \cdot \vec{\eta} = \vec{0}$$

Predpostavimo, da $\vec{\eta} \neq \vec{0}$, potem pridemo do naslednje enačbe 2:

$$(A - \lambda \cdot I_n) = \vec{0} \quad (2)$$

Da bo enačba imela ne ničelno rešitev, mora biti **matrika** $(A - \lambda \cdot I_n)$ **singularna**.

Matrika je singularna, če je **determinanta enaka nič**, sicer pa je **matrika nesingularna**.

Sedaj lahko izračunamo lastne vrednosti λ iz determinante

$$\det(A - \lambda \cdot I_n) = 0 \quad (3)$$

Če je A matrika $n \times n$, potem zgornja enačba predstavlja polinom n^{te} stopnje, ki ga imenujemo **karakteristični polinom** in ima n korenov, to se pravi n lastnih vrednosti $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$. Nekateri koreni so lahko večkratni, nekateri so lahko tudi kompleksni. Če je nek koren kompleksen, potem je tudi konjugiran koren rešitev karakterističnega polinoma.

Splošen diskreten dvodimenzionalni sistem

$$x_{n+1} = a_{11} \cdot x_n + a_{12} \cdot y_n$$

$$y_{n+1} = a_{21} \cdot x_n + a_{22} \cdot y_n$$

lahko zapišemo v matrični obliki:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}_{n+1} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}_n \rightarrow \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}_{n+1} = A \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}_n.$$

Označimo: $\vec{u} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$

$$\vec{u}_{n+1} = A \cdot \vec{u}_n \quad (4)$$

Od tod sledi: $\vec{u}_1 = A \cdot \vec{u}_0 \rightarrow \vec{u}_2 = A^2 \cdot \vec{u}_0 \rightarrow \vec{u}_n = A^n \cdot \vec{u}_0$, pri tem je $\vec{u}_0$ začetna vrednost vektorja $\vec{u}$.

Sedaj vzemimo, da je λ lastna vrednost matrike A in $\vec{\eta}$ lastni vektor, potem je:

$$A^n \cdot \vec{\eta} = \lambda^n \cdot \vec{\eta} \text{ oziroma } \vec{\eta}_n = \lambda^n \cdot \vec{\eta}_0$$

Sistem, ki ga podaja enačba 4 je lahko tudi **več dimenzionalen**.

Naj bo $\vec{u}_0$ linearna kombinacija lastnih vektorjev matrike A :
 $\vec{u}_0 = b_1 \cdot \vec{\eta}^1 + \dots + b_k \cdot \vec{\eta}^k$ ter $\lambda_1, \dots, \lambda_k$ pripadajoče lastne vrednosti, poten je splošna rešitev sistema linearnih diferenčnih enačb (enačba 5):

$$\vec{u}_n = b_1 \cdot \lambda_1^n \cdot \vec{\eta}^1 + \dots + b_k \cdot \lambda_k^n \cdot \vec{\eta}^k \quad (5)$$

Za matriko A definirajmo **spektralni radius** $\rho(A)$:

$$\rho(A) := \max \{ |\lambda_i| : i = 1, \dots, k \}$$

Če je spektralni radius $\rho(A) < 1$ potem enačba 5 zadosti pogoju:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} u_n = 0$$

Vrnimo se k dvodimenzionalnemu diskretnemu sistemu

Izračun lastnih vrednosti določimo iz enačbe 2

$$\begin{aligned} (A - \lambda \cdot I_n) = \vec{0} & \quad \rightarrow \quad \begin{pmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{pmatrix} = \vec{0} \quad \rightarrow \\ \lambda^2 - (a_{11} + a_{22}) \cdot \lambda + (a_{11} \cdot a_{22} - a_{21} \cdot a_{12}) &= \vec{0} \\ \lambda^2 - p \cdot \lambda + q &= 0 \end{aligned} \quad (6)$$

$p = a_{11} + a_{22}$: vsota elementov matrike na glavni diagonali, ki jo pogosto označimo kot »sled matrike« (angl. *trace*)

$$\text{sled}(A) = a_{11} + a_{22}$$

$q = a_{11} \cdot a_{22} - a_{21} \cdot a_{12}$: determinanta matrike, ki jo pogosto označimo $\det(A)$.

Enačbo 6 lahko zapišemo tudi:

$$\lambda^2 - \text{sled}(A) \cdot \lambda + \det(A) = 0 \quad (7)$$

Tako do dobimo lastni vrednost:

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A) \pm \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\text{sled}(A)^2 - 4 \cdot \det(A)}$$

$$\text{ozioroma } \lambda_1, \lambda_2 = \frac{1}{2} \cdot p \pm \frac{1}{2} \cdot \sqrt{p^2 - 4 \cdot q}$$

Realna korena sta enako oddaljena od **sredinske vrednosti**: $\frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A)$.

Najprej pogledjmo ali je sredinska vrednost znotraj intervala $(-1, 1)$:

$$-1 < \frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A) < 1 \text{ potem je } \left| \frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A) \right| < 1$$

Razdalja od točke $\frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A)$ do katerega koli korena mora biti manjša kot do končne točke intervala.

$$1 > \left| \frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A) \right| \pm \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\text{sled}(A)^2 - 4 \cdot \det(A)} \quad \rightarrow$$

$$1 - \left| \frac{1}{2} \cdot \text{sled}(A) \right| > \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\text{sled}(A)^2 - 4 \cdot \det(A)}$$

Obe strani neenačbe kvadrirajmo:

$$1 - |\text{sled}(A)| + \frac{\text{sled}(A)^2}{4} > \frac{\text{sled}(A)^2 - 4 \cdot \det(A)}{4} \quad \rightarrow$$

$$1 - |\text{sled}(A)| > -\det(A) \quad \rightarrow$$

$$1 + \det(A) > |\text{sled}(A)| \quad (8)$$

Točka ravnotežja je stabilna če je izpolnjen pogoj:

$$2 > 1 + \det(a) > |\text{sled}(A)| \quad (9)$$

Dodatek 3

Hassell-Varley model

$$H_{t+1} = b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P_0}}$$

$$P_{t+1} = H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot \sqrt{P_0}})$$

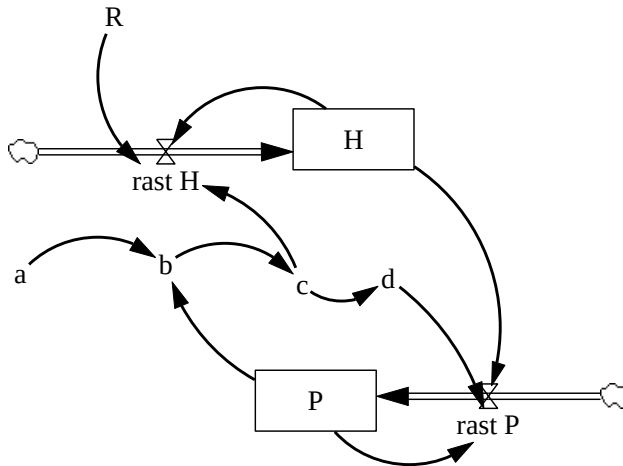
V obliki diferenčnih enačb:

$$\Delta H = b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P_0}} - H_t$$

$$\Delta P = H_t \cdot (1 - e^{-a \cdot \sqrt{P_0}}) - P_t$$

Nivo-tok model

Sprememba oznake: $b \rightarrow R$



Enačbe modela:

$a = 1.5$
 $R = 3.99$
 $b = a \cdot \text{SQRT}(P)$
 $c = \text{EXP}(-b)$
 $d = 1 - c$

```

rast H = R*H*c-H
H = INTEG (rast H, 3.2)
rast P = H*d-P
P = INTEG (rast P, 2.8)

```

Parametri simulacije:

```

INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 10
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 1

```

Rezultati simulacije pri različnih vrednostih parametrov je prikazan na slikah 5.17, 5.18, 5.19 in 5.20.

Ničti izoklini

H ničti izoklini

$$\Delta H = b \cdot H_t \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P_t}} - H_t = 0$$

$$1. H_t = 0$$

$$2. b \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}} - 1 = 0 \rightarrow b = e^{a \cdot \sqrt{P}} \rightarrow$$

$$P = \left(\frac{1}{a} \cdot \ln b \right)^2$$

P ničti izoklini

$$\Delta P = H_t \left(1 - e^{-a \cdot \sqrt{P_t}} \right) - P_t = 0$$

$$1. P_t = 0$$

$$2. H \left(1 - e^{-a \cdot \sqrt{P}} \right) - P = 0 \rightarrow H = \frac{P}{\left(1 - e^{-a \cdot \sqrt{P}} \right)} \rightarrow H = \frac{e^{a \cdot \sqrt{P}} \cdot P}{\left(e^{a \cdot \sqrt{P}} - 1 \right)} \rightarrow$$

$$H = \frac{b \cdot P}{(b-1)}$$

Netrivialna točka ravnotežja (H_r, P_r) .

$$H_r = b \cdot H_r \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P_r}} \rightarrow P_r = \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2 \text{ in}$$

upoštevajoč $b = e^{a \cdot \sqrt{P}}$:

$$\left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2 = H_r \cdot \left(1 - \frac{1}{b} \right) \rightarrow H_r = \frac{b}{b-1} \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2.$$

$$(H_r, P_r) = \left(\frac{b}{b-1} \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2, \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2 \right)$$

Maxima model (rezultat slika 5.21, 5.22)

Sprememba oznake $x \rightarrow H$, $y \rightarrow P$ in $\lambda \rightarrow b$

```
a: 1.5;
λ: 3.99;
load(draw);
set_draw_defaults(
  xrange=[0, 3.5],
  yrange=[0, 3],
  grid=true,
  line_width=2,
  color black);
draw2d (color=blue, yrange=[0, 3], grid=true,
  line_width=2,
  implicit (y=(log (λ)/a )^2, x,0,3.5, y,0,3),
  color=red,
  implicit (y=x*(1-%e^(-a*y^(1/2))), x,0,3.5,
  y,0,3));
```

Analiza stabilnosti netrivialne točke ravnotežja

Stabilnost točke ravnotežja ugotavljamo z linearizacijo sistema okoli točke ravnotežja. Glej tudi dodatek 7.

Določimo **Jacobijevo matriko v točki ravnotežja**

$$\frac{\partial(b \cdot H \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}})}{\partial H} = b \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}$$

$$\frac{\partial(b \cdot H \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}})}{\partial P} = -\frac{b \cdot H \cdot a \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}}{2 \cdot \sqrt{P}}$$

$$\frac{\partial(H \cdot (1 - e^{-a \cdot \sqrt{P}}))}{\partial H} = 1 - e^{-a \cdot \sqrt{P}}$$

$$\frac{\partial(H \cdot (1 - e^{-a \cdot \sqrt{P}}))}{\partial P} = \frac{a \cdot H \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}}{2 \cdot \sqrt{P}}$$

Jacobijeva matrika:

$$J(H, P) = \begin{pmatrix} b \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}} & -\frac{a \cdot b \cdot H \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}}{2 \cdot \sqrt{P}} \\ 1 - e^{-a \cdot \sqrt{P}} & \frac{a \cdot H \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}}{2 \cdot \sqrt{P}} \end{pmatrix}$$

Določimo Jacobijevo matriko v točki ravnotežja:

$$H_r = \frac{b}{b-1} \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2, \quad P_r = \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b) \right)^2. \text{ Upoštevajmo, da je v točki}$$

ravnotežja : $b = e^{a \cdot \sqrt{P}}$. Po kratkem izračunu:

$$-\frac{b \cdot H \cdot a \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}}{2 \cdot \sqrt{P}} = \frac{b \cdot \frac{b}{b-1} \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b)\right)^2 \cdot a \cdot \frac{1}{b}}{2 \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b)\right)} = -\frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$$

$$\frac{a \cdot H \cdot e^{-a \cdot \sqrt{P}}}{2 \cdot \sqrt{P}} = \frac{a \cdot \frac{b}{b-1} \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b)\right)^2 \cdot \frac{1}{b}}{2 \cdot \left(\frac{1}{a} \cdot \ln(b)\right)} = \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$$

dobimo **Jacobijevo matriko** v netrivialni točki ravnotežja.

$$J^r(H_r, P_r) = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} \\ \frac{b-1}{b} & \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} \end{pmatrix}$$

Determinanta matrike Jacobijeve matrike J^r

$$\det(J^r) = \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} + \frac{b-1}{b} \cdot \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)} = \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} + (b-1) \cdot \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$$

→

$$\det(J^r) = \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)} \cdot (1+b-1) = \frac{b \cdot \ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$$

Sled matrike J^r :

$$\text{sled}(J^r) = 1 + \frac{\ln(b)}{2 \cdot (b-1)}$$

Grafični prikaz funkcij $\text{sled}(J^r)$ (modra) in $1 + \det(J^r)$ (rdeča)

Maxima model (rezultat slika 5.23)

Sprememba oznake: $b \rightarrow x$

```
load(draw);
set_draw_defaults(
  xrange=[1, 5],
  yrange=[1, 2],
  grid=true,
  line_width=1,
  color=black);
draw2d(color=blue, yrange=[1,2],grid=true,
  line_width=2, implicit (y=1+log(x)/(2*(x-1)),
  x,1,5, y,1,2),
  color=red,
  implicit (y=1+x*log(x)/(2*(x-1)), x,1,5,
  y,1,2));
```

Grafični prikaz funkcije $f(b) = b \cdot \ln(b) - 2 \cdot b + 2$

Maxima model (rezultat slika 5.24)

Sprememba oznake: $b \rightarrow x$

```
load(draw);
set_draw_defaults(
  xrange = [1, 10],
  yrange = [-1, 5],
  grid = true,
  line_width = 1,
  color=black);
draw2d (color=blue, yrange= [-1, 5], grid = true,
  line_width = 2,
  implicit (y=x*log(x)-2*x+2 , x,1,10, y,-1,5));
```


6 MODELI ŠIRJENJA OKUŽB

6.1 Uvod

V poglavju 6 obravnavamo širjenje okužb znotraj neke večje populacije.. **Modeli širjenja okužb** so »difuzijski modeli«, ki jih srečamo tudi v sociologiji. Eden takih model je na primer širjenja protestantizma ali pa na primer revolucionarnih idej.

Vrnimo se k širjenju okužb. Izbruh **črne kuge** leta 1320 na Kitajskem je povzročila bakterija »**Yersinia pestes**« (Chasnov, 2009, str. 51). Okužbo so prenesle bolhe od podgan na ljudi. Izbruh se je širil iz Kitajske na zahod in se je v Evropi pojavil 1347. V obdobju petih let je v Evropi umrlo 25 milijonov ljudi, kar je približno 1/3 takratnega števila prebivalstva.

Novejša okužba je na primer pandemija gripe poznana kot **španska gripa**. V letih 1918 do 1919 je terjala 50 do 100 milijonov ljudi po vsem svetu.

AIDS epidemija ima izvor v Afriki in je bila najprej spoznana v ZDA leta 1981. Pomorila več kot 25 milijonov ljudi. **SARS epidemija** je imela globalni epicenter v Hong-Kongu. Leta 2003 je bilo registriranih 8906 SARS primerov in 774 smrti. V letu 2010 je bilo potrjeno približno 219 milijonov primerov **malariae**. V letu 2011 je približno 158.000 ljudi umrlo zaradi **ošpic**. Vsako leto milijoni ljudi umirajo zaradi okužbe z **virusi** in **bakterijami**.

6.2 Pristop k modeliranju okužb

Celotno populacijo razdelimo v naslednje **skupine**:

S - zdravi - dovzetni (angl. susceptible). V tej skupini so posamezniki, ki niso okuženi, so pa dovzetni za okužbo.

I - inficirani - okuženi (angl. infected). V tej skupini so posamezniki, ki so okuženi in prenašajo okužbo na neokužene, zdrave. Iz skupine I se okužba prenaša na skupino **S**.

R- odstranjeni (angl. removed) V tej skupini posamezniki, ki so umrli, ali pa so bolezen preživeli in postali trajno imuni, pa tudi tisti posamezniki, ki so bolni in izolirani dokler ne ozdravijo in postanejo trajno imuni.

Če so modeli okužb bolj zapleteni, populacijo razdelimo še v več skupi. Tako lahko na primer skupino inficirani razdelimo na dve skupini: V eni skupini so posamezniki, ki so inficirani in v drugi skupini so posamezniki, ki so tudi zboleli.

Širjenje epidemije se prične, ko se pojavi majhna skupina okuženih (skupina I), ki okuži zdrave in nato prične število inficiranih naraščati.

V naslednjem bomo obravnavali štiri preprostejše modele, ki so v literaturi pogosto obravnavani (Chasnov, 2009, Epstein, 1997).

Modeli so zasnovani na sledečih **predpostavkah**.

1. Celotna populacija, označimo jo z N je ves čas **konstantna**. To se pravi da ni rojstev in smrti ter tudi ne emigracij in imigracij:
$$S + I + R = N$$
2. **Skupini S in I** se med seboj idealno **homogeno mešata**. To pomeni, da ima vsaka oseba enako verjetnost, da pride v kontakt z vsako drugo osebo.
3. Ta predpostavka ne drži vedno, predvsem takrat ne, ko družbeni ali ekonomski faktorji vplivajo na odnose med ljudi.
Stopnja prehajanja posameznikov iz skupine **S** v skupino **I** je proporcionalna številu kontaktov med posamezniki iz skupine **S** s posamezniki iz skupine **I**, torej produktu: $S(t) \cdot I(t)$.

Če se spremembe v vseh skupinah dogajajo v časovnih intervalih, so modeli širjenja okužb podani z diferenčnimi enačbami, če pa se dogajajo kontinuirano, so podani z diferencialnimi enačbami.

6.3 SI model

Pri **SI** modelu je populacija je razdeljena samo v dve skupini **S** in **I**. V skupini **S** so posamezniki, ki so neokuženi, so pa **dovzetni** za okužbo. V skupini **I** so posamezniki, ki so **inficirani** in nekateri tudi **oboleli**. Ko **oboleli ozdravijo**, še vedno ostanejo v skupini **I** in še vedno prenašajo okužbo na posameznike iz skupine **S**.

Parameter β je **stopnja nalezljivosti** v interakciji obeh populacij v **časovni enoti**. Pričakovano število novo okuženih v časovni enoti (enačba 6.1) je:

$$\beta \cdot S_t \cdot I_t \quad (\text{En. 6.1})$$

Število vseh okuženih v naslednji časovni enoti (enačba 6.2) bo :

$$I_{t+1} = I_t + \beta \cdot S_t \cdot I_t \quad (\text{En. 6.2})$$

$$S_{t+1} = S_t - \beta \cdot S_t \cdot I_t$$

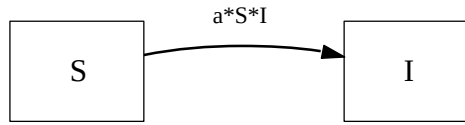
Če časov enota Δt limitira proti 0, torej $\Delta t \rightarrow 0$ pridemo do sledečih dveh diferencialnih enačb (enačba 6.3 in 6.4)

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I \quad (\text{En. 6.3})$$

$$\frac{dS}{dt} = -\beta \cdot S \cdot I \quad (\text{En. 6.4})$$

Grafično je model prikazan na sliki 6.1.

Sprememba oznake: $\beta \rightarrow a$



Slika 6.1. SI model.

V modelu smo upoštevali **predpostavko 1**. To se pravi, da smatramo, da je celotna populacija ostaja nespremenjena, konstantna (enačba 6.5).

$$S + I = N \quad (\text{En. 6.5})$$

Postavimo enačbo 6.5 v enačbo 6.3 in dobimo enačbo 6.6:

$$\begin{aligned} \frac{dI}{dt} &= \beta \cdot S \cdot I \rightarrow \frac{dI}{dt} = \beta \cdot I \cdot (N - I) \rightarrow \\ \frac{dI}{dt} &= \beta \cdot I \cdot N \cdot \left(1 - \frac{I}{N}\right) \end{aligned} \quad (\text{En. 6.6})$$

Enačba 6.6 je poznana enačba logistične rasti, pri tem je $\beta \cdot N$ **stopnja rasti** in N **nosilna kapaciteta**. Ko gre $t \rightarrow \infty$ gre $I \rightarrow N$. Okužila se bo celotna populacija.

6.4 SIS model

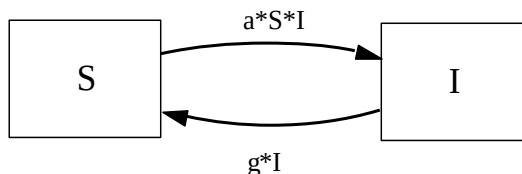
SIS model je izpeljanka iz **SI** modela. Ko inficirani ozdravijo in se vrnejo v skupino I. Verjetnost, da v časovni enoti okuženi ozdravi označimo γ , torej se bo v časovni enoti iz skupine I_t vrnilo $\gamma \cdot I_t$ osebkov v skupino S_{t+1} . Tudi pri **SIS** modelu je upoštevana predpostavka 1.

Celotna populacija nespremenjena (enačba 6.5: $S + I = N$). Model je grafično prikazan na sliki 6.2 in podan s sledečima enačbama 6.6 in 6.7.

$$I_{t+1} = I_t + \beta \cdot S_t \cdot I_t - \gamma \cdot I_t \quad (\text{En. 6.7})$$

$$S_{t+1} = S_t - \beta \cdot S_t \cdot I_t + \gamma \cdot I_t \quad (\text{En. 6.8})$$

Sprememba oznake: $\beta \rightarrow a$, $\gamma \rightarrow g$.



Slika 6.2. SIS model.

Če je proces kontinuiran je model podan z diferencialnima enačbama 6.9 in 6.10:

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I - \gamma \cdot I \quad (\text{En 6.9})$$

$$\frac{dS}{dt} = -\beta \cdot S \cdot I + \gamma \cdot I \quad (\text{En 6.10})$$

Iz enačbe 6.9 izločimo spremenljivko S in dobimo enačbo 6.11, tudi to je enačba logistične rasti (dodatek 1):

$$\frac{dI}{dt} = \gamma \cdot (R_0 - 1) \cdot I \cdot \left(1 - \frac{I}{N \cdot \left(1 - \frac{1}{R_0} \right)} \right) \quad (\text{En 6.11})$$

pri tem je: $R_0 = \frac{\beta \cdot N}{\gamma}$, $\gamma \cdot (R_0 - 1)$ stopnja rasti in $N \cdot \left(1 - \frac{1}{R_0} \right)$ nosilna kapaciteta.

6.5 SIR model 1

Populacija pri tem modelu je strukturirana a v tri skupine: **S**, **I** in **R** (glej stran 2 in 3).

Ozdraveli v časovnem intervalu $t - \gamma \cdot I_t$ se ne vrnejo v skupino **S** temveč gredo v skupino **R**. Model je grafično prikazan na sliki 6.3 in podan z enačbami 6.12, 6.13 in 6.14.

$$I_{t+1} = I_t + \beta \cdot S_t \cdot I_t - \gamma \cdot I_t \quad (\text{En 6.12})$$

$$S_{t+1} = S_t - \beta \cdot S_t \cdot I_t \quad (\text{En 6.13})$$

$$R_{t+1} = R_t + \gamma \cdot I_t \quad (\text{En 6.14})$$

Če je proces kontinuiran potem je model podan z diferencialnimi enačbami 6.15, 6.16 in 6.17:

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I - \gamma \cdot I \quad (\text{En 6.15})$$

$$\frac{dS}{dt} = -\beta \cdot S \cdot I \quad (\text{En 6.16})$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma \cdot I \quad (\text{En 6.17})$$

Sprememba oznake: $\beta \rightarrow a$, $\gamma \rightarrow g$.



Slika 6.3. SIR model 1.

Model podan z enačbami 6.15, 6.16 in 6.17 spremenimo v **brezdimenzionalni model** s sledečimi transformacijami:

$$\hat{S} = \frac{S}{N}, \quad \hat{I} = \frac{I}{N}, \quad \hat{R} = \frac{R}{N} \quad \text{in} \quad \hat{t} = \gamma \cdot t$$

Postavimo: $R_0 = \frac{\beta \cdot N}{\gamma}$

R_0 pogosto imenujemo **brezdimenzionalna osnovna reprodukcijska stopnja** (angl. *dimensionless basic reproductive rate*).

Brezdimenzionalni model je podan z enačbami 6.18, 6.19 in 6.20 (glej dodatek 2).

$$\frac{d\hat{S}}{d\hat{t}} = -R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} \quad (\text{En 6.18})$$

$$\frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} = R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} - \hat{I} \quad (\text{En 6.19})$$

$$\frac{d\hat{R}}{d\hat{t}} = \hat{I} \quad (\text{En 6.20})$$

Pri tem je:

$$\hat{S} + \hat{I} + \hat{R} = 1 \quad (\text{En 6.21})$$

Poiščimo torej **točke ravnotežja**: $(\hat{S}_r, \hat{I}_r, \hat{R}_r)$.

V točkah ravnotežja je:

$$\frac{d\hat{S}}{d\hat{t}} = 0, \quad \frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} = 0 \quad \text{in} \quad \frac{d\hat{R}}{d\hat{t}} = 0$$

Ko je $\frac{d\hat{R}}{d\hat{t}} = 0$ je $\hat{I}_r = 0$ (glej enačbo 6.20). Od tod sledi:

$$\hat{S} + \hat{I} + \hat{R} = 1 \rightarrow \hat{S} + \hat{R} = 1 \rightarrow \hat{R} = 1 - \hat{S} \text{ oziroma } \hat{S} = 1 - \hat{R}$$

Točke ravnotežja brez dimenzionalnega modela so:

$$(\hat{S}_r, \hat{I}_r, \hat{R}_r) \rightarrow (\hat{S}_r, 0, 1 - \hat{S}_r)$$

Pogoj, da se epidemija pojavi za brez dimenzionalnem modelu :

$$\begin{aligned} \frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} = R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} - \hat{I} > 0 &\rightarrow (R_0 \cdot \hat{S} - 1) \cdot \hat{I} > 0 \\ R_0 \cdot \hat{S}_0 - 1 > 0. & \quad (\text{En 6.22}) \end{aligned}$$

Upoštevajmo:

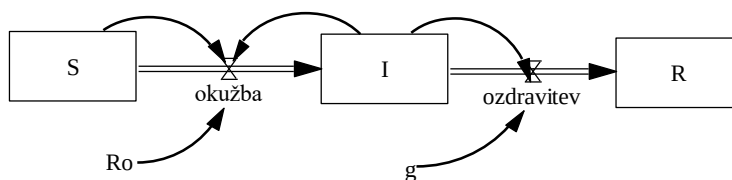
$$\begin{aligned} R_0 = \frac{\beta \cdot N}{\gamma} \text{ in } \hat{S}_0 = \frac{S_0}{N} \\ \rightarrow R_0 \cdot \hat{S}_0 - 1 > 0 \rightarrow \frac{\beta \cdot N}{\gamma} \cdot \frac{S_0}{N} - 1 > 0 \rightarrow \frac{\beta \cdot S_0}{\gamma} > 1 \end{aligned}$$

Epidemija se torej pojavi, če je:

$$\frac{\beta \cdot S_0}{\gamma} > 1 \quad (\text{En 6.23})$$

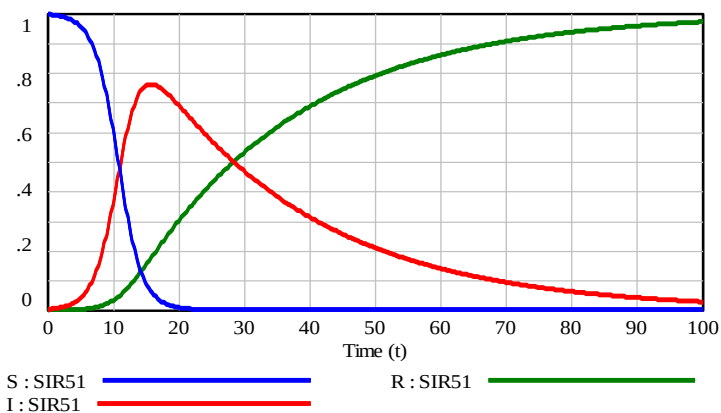
Brezdimenzionalni model (enačbe 6.18, 6.19 in 6.20) preslikamo v **nivo-tok model** slika 6.4 (dodatek 2).

Sprememba oznake $\gamma \rightarrow g$.



Slika 6.4. SIR model 1; nivo-tok model; parametri modela; $R_0=0.6$, $g=0.04$; začetne vrednosti: $S(0)=0.997$, $I(0)=0.003$, $R(0)=0$.

Dinamika modela je prikazana na sliki 6.5.



Slika 6.5. SIR model 1; dinamika modela; parametri modela: $R_0=0.6$, $g=0.04$; začetne vrednosti: $S(0)=0.997$, $I(0)=0.003$, $R(0)=0$.

Iz slike 6.5 je razvidno, da se sčasoma vsi v skupini **S** inficirajo (preidejo v skupino **I**) in potem ozdravljajo ali pa tudi umirajo. Celotna populacija postane odporna na okužbo.

6.6 SIR model 2

SIR model 2 je **endemični model bolezni**. Endemična bolezen je omejena na določena področja ali na določeno populacijo. Bolezen, ki je

konstantno prisotna pri neki populaciji se imenuje endemična. Endemične bolezni prevladujejo daljše obdobje.

Malarija je na primer endemična bolezen v Podsaharski Afriki. 90% smrti, ki jih povzroči malarija, se zgodi v Podsaharski Afriki.

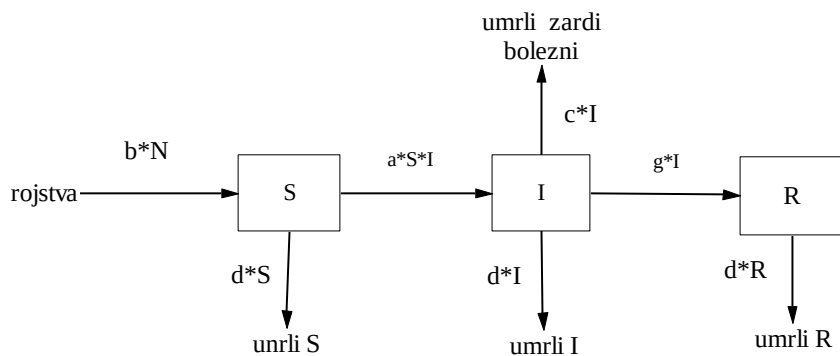
Parameter b : stopnjo rojstev;

parameter d stopnjo umrljivosti, ki ni povezana z boleznijo;

parameter c stopnja umrljivosti, ki so povzroča bolezen.

V skupini R so sedaj imuni. Model grafično prikazuje slika 6.6.

Sprememba oznake: $\beta \rightarrow a$, $\gamma \rightarrow g$.



Slika 6.6. SIR model 2; sprememba oznake $\beta \rightarrow a$, $\gamma \rightarrow g$

Model je podan s sledečimi enačbami 6.25, 6.26 in 6.27:

$$S_{t+1} = S_t + b \cdot N_t - \beta \cdot S_t \cdot I_t - d \cdot S_t \quad (\text{En 6.25})$$

$$I_{t+1} = I_t + \beta \cdot S_t \cdot I_t - (d + c + \gamma) \cdot I_t \quad (\text{En 6.26})$$

$$R_{t+1} = R_t + \gamma \cdot I_t - d \cdot R_t \quad (\text{En 6.27})$$

Če je proces kontinuiran potem je model podan z diferencialnimi enačbami (enačbe 6.28, 6.29 in 6.30)

$$\frac{dS}{dt} = b \cdot N - \beta \cdot S \cdot I - d \cdot S \quad (\text{En 6.28})$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I - (d + c + \gamma) \cdot I \quad (\text{En 6.29})$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma \cdot I - d \cdot R \quad (\text{En 6.30})$$

Celotna populacija $N = S + I + R$ sedaj ni več konstantna:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) \cdot N - c \cdot I \quad (\text{En 6.31})$$

Da neka bolezen postane endemična mora biti $\frac{dI}{dt} > 0$ (glej enačbo 6.29), torej mora biti:

$$\beta \cdot S - (d + c + \gamma) > 0 \rightarrow \frac{\beta \cdot S}{(d + c + \gamma)} > 1 \quad (\text{En 6.32})$$

6.7 Model širjenja kuge

Model je povzet po Peter Bützerju (Bützer, 2011) in predstavlja model širjenja kuge v mestu Will (kanton ST. Galen v Švici) leta 1611. Mestece je takrat skupaj z okolico štelo 2.000 prebivalcev. Obstajajo tudi podatki o številu umrlih, kar omogoča potrditev modela.

Populacija je strukturirana v 5 skupin:

S - zdravi - dovzetni. To je skupina , ki ni okužena se pa lahko okuži.

I - inficirani - okuženi. V tej skupini so inficirani, ki lahko okužbo prenesejo na zdrave. V tej skupini niso tisti, ki so oboleli. Ni nujno, da vsi inficirani tudi zbolijo. Iz skupine **I** se okužba prenaša na skupino **S**.

O - oboleli, ki tudi prenašajo okužbo na skupino **S**. Oboleli ali ozdravijo in postanejo imuni – skupina **R** ali pa umrejo – Skupina

R- odstranjeni (angl. – removed) V tej skupini so tisti, ki ozdravljeni in postali trajno imuni.

D - umrli V tej skupini so tisti, ki bolezn niso preživeli. Vzrok njihove smrti je bila torej bolezen.

Model bomo prikazali kot nivo-tok model. Uporabili bomo aplikacijo »Vensim«, da bomo lahko videli dinamiko epidemije. Tudi oznaka parametrov je prilagojena tej aplikaciji. V modelu nastopa pet parametrov.

a - **pogostost kontakta** obolelih - **O** in inficiranih - **I** z zdravimi – **S** v časovni enoti;

g - **infekcijski indeks** - odstotek zdravih - **S**, ki se okužijo, ko so prišli v kontakt z okuženimi - **I** oziroma obolelimi - **O**;

c - **faktor obolelosti** - odstotek inficiranih - **I**, ki posledično zbolijo - **O**;

z - **faktor ozdravitve** - odstotek obolelih - **O**, ki ozdravijo - **R**;

e – **faktor umrljivosti** - odstotek obolelih - **O**, ki umrejo – **D**.

Model je podan s sledečimi diferencialnimi enačbami:

$$\frac{dS}{dt} = -a \cdot g \cdot S \cdot (I + O) \quad (\text{En 6.26})$$

$$\frac{dI}{dt} = a \cdot g \cdot S \cdot (I + O) - c \cdot I \quad (\text{En 6.27})$$

$$\frac{dO}{dt} = c \cdot I - (d + e) \cdot O \quad (\text{En 6.28})$$

$$\frac{dR}{dt} = z \cdot O \quad (\text{En 6.29})$$

$$\frac{dD}{dt} = e \cdot O \quad (\text{En 6.30})$$

Začetne vrednost:

$$S(0) = 2000, I(0) = 1, O(0) = 0, R(0) = 0, D(0) = 0.$$

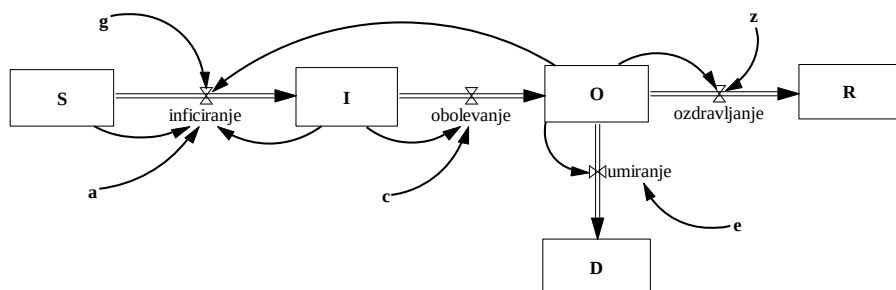
Vrednosti parametrov:

$$a = 0.00175, g = 0.80, c = 0.6935, z = 0.845, e = 0.75$$

Mehanizem okužbe je v modelu zajet v »**infekcijskem indeksu**«, ki je značilnost okužbe, je pa težko določljiv, ker je odvisen od mehanizma prenašanja bolezni. V obravnavanem modelu predpostavljamo, da se okužba prenaša prek stikov med okuženimi ter obolelimi in zdravimi osebami.

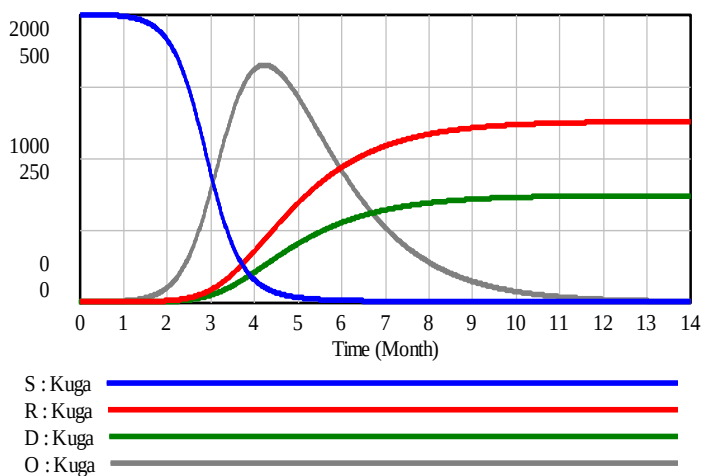
Rezultat simulacije (slika 6.8) prikazuje dinamiko širjenja kuge :

Enačbe 6.26 do 6.30 preslikamo v **nivo-tok model**, ki je prikazan na sliki 6.7. (dodatek 2).



Slika 6.7. Nivo-tok model širjenja kuge.

Rezultat simulacije (slika 6.8) prikazuje dinamiko širjenja kuge:



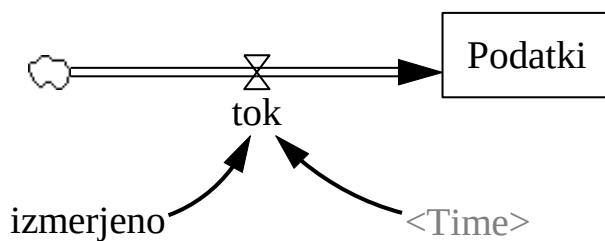
Slika 6.8. Model širjenja kuge; dinamika modela.

Primerjajmo rezultat simulacije z dejanskim številom umrlih, ki je podano v tabeli 6.1. Podatke iz tabele zaradi lažje primerjave prenesemo v model nivo-tok, ki je prikazan na sliki 6.9.(dodatek 2).

Slika 6.10 prikazuje primerjavo rezultata simulacije modela z dejanskimi podatki.

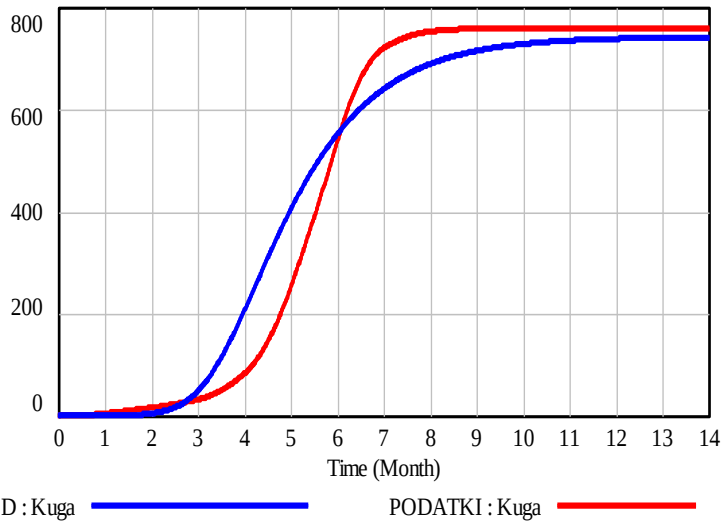
Tabela 6.1. Rezultat simulacije z dejanskim številom umrlih

Mesec	Št. umrlih
marec	0
april	10
maj	12
junij	21
julij	80
avgust	260
september	310
oktober	55
november	10
december	0



Slika 6.9. Nivo-tok model z dejanskimi podatki umiranja za kugo.

Ujemanje dinamike modela z dejanskim potekom okužbe je prikazano na sliki 6.10.



Slika 6.10. Primerjava dinamike modela (modra krivulja) z dejanskimi podatki (rdeča krivulja).

Dodatki k poglavju 6

Dodatek 1

SIS Model

Izpeljava pretvorbe enačbe 6.9:

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I - \gamma \cdot I$$

z upoštevanjem $S + I = N \quad \rightarrow \quad S = N - I$ v obliko **logistične diferencialne** enačbe 6.10.

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I - \gamma \cdot I \quad \rightarrow \quad \frac{dI}{dt} = \beta \cdot (N - I) \cdot I - \gamma \cdot I \quad \rightarrow$$

$$\frac{dI}{dt} = \gamma \cdot I \cdot \left(\frac{\beta \cdot N}{\gamma} - \frac{\beta \cdot I}{\gamma} - 1 \right) \rightarrow$$

$$\text{Postavimo: } R_0 = \frac{\beta \cdot N}{\gamma}$$

$$\rightarrow \quad \frac{dI}{dt} = \gamma \cdot I \cdot \left(R_0 - 1 - \frac{\beta \cdot I}{\gamma} \right) \quad \rightarrow$$

$$\frac{dI}{dt} = \gamma \cdot (R_0 - 1) \cdot I \cdot \left(1 - \frac{\beta \cdot I}{\gamma \cdot (R_0 - 1)} \right) \rightarrow$$

$$\rightarrow \quad \frac{dI}{dt} = \gamma \cdot (R_0 - 1) \cdot I \cdot \left(1 - \frac{\beta \cdot I}{\gamma \cdot \left(\frac{\beta \cdot N}{\gamma} - 1 \right)} \right) \quad \rightarrow$$

$$\frac{dI}{dt} = \gamma \cdot (R_0 - 1) \cdot I \cdot \left(1 - \frac{I}{N \cdot \left(1 - \frac{\gamma}{\beta \cdot N} \right)} \right) \rightarrow$$

$$\frac{dI}{dt} = \gamma \cdot (R_0 - 1) \cdot I \cdot \left(1 - \frac{I}{N \cdot \left(1 - \frac{1}{R_0} \right)} \right)$$

Dodatek 2

SIR Model 1

Pretvorba modela:

$$\begin{aligned}\frac{d\hat{S}}{d\hat{t}} &= -R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} \\ \frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} &= R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} - \hat{I} \\ \frac{d\hat{R}}{d\hat{t}} &= \hat{I}\end{aligned}$$

v brez dimensionalne model upoštevajoč sledeče transformacije:

$$\hat{S} = \frac{S}{N}, \quad \hat{I} = \frac{I}{N}, \quad \hat{R} = \frac{R}{N}, \quad \text{in} \quad \hat{t} = \gamma \cdot t$$

Postavimo:

$$R_0 = \frac{\beta \cdot N}{\gamma}$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta \cdot S \cdot I - \gamma \cdot I \quad \rightarrow \quad \frac{dI}{N \cdot dt} = \frac{\beta \cdot S \cdot I}{N} - \gamma \frac{I}{N} \quad \rightarrow$$

$$\frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} = \frac{\beta \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} \cdot N}{\gamma} - \hat{I} \quad \rightarrow$$

$$\rightarrow \frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} = R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} - \hat{I}$$

$$\frac{dS}{dt} = -\beta \cdot S \cdot I \quad \rightarrow \quad \frac{dS}{N \cdot \gamma dt} = -\frac{\beta \cdot S \cdot I \cdot N}{N \cdot \gamma \cdot N} \quad \frac{d\hat{S}}{d\hat{t}} = -\frac{\beta \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} \cdot N}{\gamma}$$

$\rightarrow$

$$\rightarrow \frac{d\hat{S}}{d\hat{t}} = -R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I}$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma \cdot I \rightarrow \frac{dR}{N \cdot dt \cdot \gamma} = \frac{I}{N} \rightarrow$$

$$\rightarrow \frac{d\hat{R}}{d\hat{t}} = \hat{I}$$

Enačbe modela:

$$\frac{d\hat{S}}{d\hat{t}} = -R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I}$$

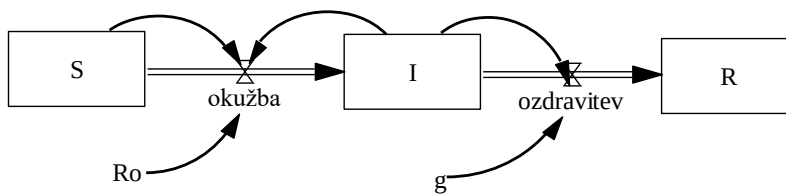
$$\frac{d\hat{I}}{d\hat{t}} = R_0 \cdot \hat{S} \cdot \hat{I} - \hat{I}$$

$$\frac{d\hat{R}}{d\hat{t}} = \hat{I}$$

preslikamo v **nivo tok model**

Parametri model: $R_0 = 0.6$, $\gamma = 0.04$

Začetne vrednosti ; $S(0) = 0.997$, $I(0) = 0.003$, $R(0) = 0$



Enačbe modela

$$R_0 = 0.6$$

$$g = 0.04$$

$$\text{okužba} = R_0 \cdot S \cdot I$$

$$\text{ozdravitev} = g \cdot I$$

```
S = INTEG (-okužba,0.997)
I = INTEG (okužba-ozdravitev, 0.003)
R = INTEG (ozdravitev, 0)
```

Parametri simulacije

```
INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 100
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 0.25
```

Rezultat simulacije je prikazan na sliki 6.5.

Dodatek 3

Model širjenja kuge

Model širjenja kuge, podan je z naslednjimi diferencialnimi enačbami preslikamo v nivo-tok.

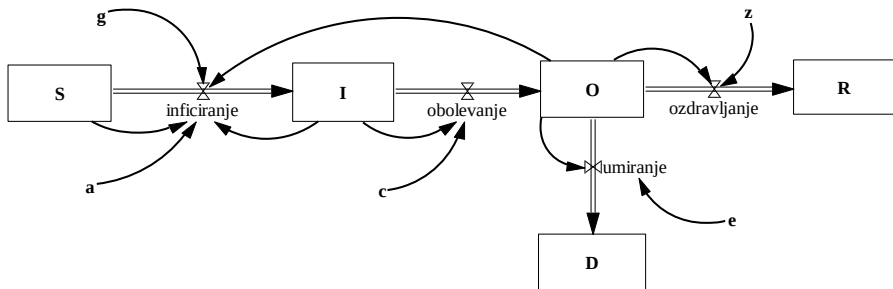
$$\frac{dS}{dt} = -a \cdot g \cdot S \cdot (I + O)$$

$$\frac{dI}{dt} = a \cdot g \cdot S \cdot (I + O) - c \cdot I$$

$$\frac{dO}{dt} = c \cdot I - (d + e) \cdot O$$

$$\frac{dR}{dt} = z \cdot O$$

$$\frac{dD}{dt} = e \cdot O$$



Enačbe modela

$$a = 0.00175$$

$$c = 0.6935$$

$$e = 0.5$$

$$g = 0.8$$

$$z = 0.845$$

```

inficiranje = a*g*(I+O)*S
obolevanje = c*I
ozdravljanje = z*O
umiranje = e*O
S = INTEG (-inficiranje, 2000)
I = INTEG (inficiranje-obolevanje, 1)
O = INTEG (obolevanje-ozdravljanje-umiranje, 0)
D = INTEG (umiranje, 0)
R = INTEG (ozdravljanje, 2)

```

Parametri simulacije

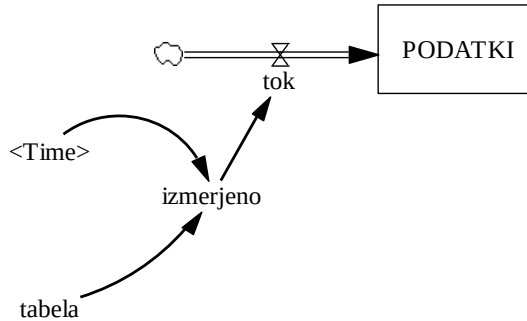
```

INITIAL TIME = 0
FINAL TIME = 14
SAVEPER = TIME STEP
TIME STEP = 0.01

```

Rezultat simulacije je prikazan na slici 6.8.

Prikaz dejanskih podatkov:



```

tabela
( (0,0) , (1,10) , (2,12) , (3,21) , (4,80) , (5,260) , (6,310) ,
  (7,55) , (8,10) , (9,0) )
izmerjeno = tabela(Time)
tok = izmerjeno
PODATKI = INTEG (tok, 0)

```

Rezultat simulacije je prikazan na slici 6.10.

REFERENCE

1. Agrawal, T. (2012). Discrete prey-predator model with Beddington-DeAngelis functional response: simple vs. complex dynamics. *International Journal of Scientific and Research*. Pridobljeno na www.ijsrp.org/research_paper_jun2012/ijsrp-June-2012-13.pdf.
2. Axelrod, R. (1997). Advancing the Art of Simulation in the Social Sciences. In: Conte, R., Hegselmann, R., Terna, P. (eds) *Simulating Social Phenomena. Lecture Notes in Economics and Mathematical Systems*, vol 456. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03366-1_2
3. Chasnov, J. R. (2009) *Mathematical Biology*. Lecture notes for MATH 4333. The Hong Kong University of Science and Technology.
4. DeAngelis, D. L., Goldstein, R. A. & O'Neill, R. V. (1975) A model for trophic interaction. *Ecology* 56(4), 881-892.
5. Epstein, J. M. (1997) *Nonlinear Dynamics, Mathematical Biology, And Social Science*. Lecture Notes Volume IV. Addison-Wesley Publishing Company, Inc-
6. Forrester, J. W. (1961). *Industrial Dynamics*, MIT Press.
7. Gilbert, N. (2008). *Agent-Based Models*, SAGE Publication.
8. Gregori, M. (2011). *Gojenje in uporaba koristnih organizmov*. Konzorcij višjih strokovnih šol za izvedbo projekta IMPLETUM. Zavod IRC, Ljubljana.
9. Gonze, D., (2015). *Discrete age-structured Models: Leslie matrix..* Pridobljeno na: <https://docplayer.net/41362362-Discrete-age-structured-models.html>.
10. Hannon, B. & Ruth, M., (2001). *Dynamic Modeling*. Springer Science Business Media –2nd ed.
11. Harrison, R. J., Lin, Z., Carol, G. R., & Carley, K. M. (2007). Simulation Modeling in Organizational And Management Research. *Academy of Management Review*. 32(4), str. 1229–1245.
12. Hassell, M. P. (2000). Host-parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 2000 69, str. 543-566. Pridobljeno na <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2000.00445.x/full>.
13. Holling, C. S. (1959a). The components of predation as revealed by study of small mammals predation of the pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91(5), str. 293-320. doi: 10.4039/Ent91293-5.
14. Holling, C. S. (1959b). Some characteristic of simple types of predations and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91(7), str. 385-398. doi: 10.4039/Ent91235-7.

15. Jetschke, G. (2015). *Theoretisch Ökologie 1*. Pridobljeno na www.ecology.uni.jena.de/ecologymedia/Theor_Oek_4.
16. Kreps, D. M. (1999). *A course in microeconomic theory*. Princeton University Press.
17. Levins, R. (1996). The strategy of model building in population biology. *American Scientist* 54 pgs. 421-431.
18. Luckinbill, L. S. (1973). Coexistence in laboratory population of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*. *Ecology*, 54(6), str. 1320-1327.
19. Ludwig, D., Joens, D. D. & Holling, C. S., (1978). Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm an forest. *Journal of Animal Ecology* 47: 315- 332.
20. Macy, M. W., & Willer, R. (2002). From Factors to Actors: Computational Sociology and Agent-Based Modeling. *Annual Review of Sociology*, 28, 143–166.
21. Mahaffy, J. M, (2004). More Applications of Nonlinear Dynamical systems. *Math 121 Calculus for Biology I Spring Semester*, 2004. San Diego State University.
22. Mahaffy, J. M, (2018). Age-Structured Models. *Math 6361 – Mathematical Modeling*.
23. Mahaffy, J. M. (2004). More Applications of Nonlinear Dynamical Systems. *Math 121 Calculus for Biology I*. San Diego State University.
24. Murray, J.D., (2002). *Mathematical Biology: I. An Introduction*, Third Edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
25. Olinick, M., (2011). *Mathematical Models in the Social and Life Science*. Middlebury Collage February, 2011, Chapter 3.
26. Sharov, A. (1996) *Course: Quantitative Population Ecology*. Dep. of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg, VA. Pridobljeno na <https://web.ma.utexas.edu/users/davis/375/popecol/lec10/paras.html>.
27. Skalski, G. T. & Gilliman, J. F. (2001). Functional responses with predator interference viable alternatives to Holling type II model. *Ecology*, 82(11), str. 1320-1327.
28. Slougher, D., (2009). *Difference Equations to Differential Equations*. Department of Mathematics, Furman University, Greenville, SC, 29613. Pridobljeno na: <http://www.synechism.org/wp/difference-equations-to-differential-equations>.
29. Sze-BI Hsu, (2004). *Mathematical Modelling In Biological Science*. Department of Mathematics Tsing-Hua University, Taiwan. 6. 22. 2004.

30. Trdan, S. in Milevoj, L. (2009). *Plenilci - predstavitev in formulacije pripravkov biotičnih agensov*. Delavnica »Biotično varstvo rastlin pred škodljivimi organizmi«. Biotehnična fakulteta Oddelek za agronomijo.
31. Tomanović, Ž. (2006). Parazitoidi. Delavnica »Biotično varstvo rastlin pred škodljivimi organizmi –predstavitev metod in možnosti njihovega vključevanja v obstoječe sisteme pridelave živeža v Sloveniji«. Biotehnična fakulteta Oddelek za agronomijo.
32. Turnšek, T: (2016). Funkcionalni in numerični odziv. *Journal of Landscape Governance*. May 2916, 49-59.
33. Qureshi et. al. (2014). Asymptotic behavior of Nicholson-Bailey model. *Advance in Difference Equations*. 62. Pridobljeno na <http://www.advancedifferenceequations.com/content/2041/1/62>.
34. Wiess, H, (2010). *An Mathematical Introduction to Population Dynamics*. Georgia Tec

STVARNO – IMENSKO KAZALO

A

AIDS epidemija, 235
 Alleejev učinek, 47, 48
 analiza modela, 37
 analiza stabilnosti, 1, 68
 avtopoieza, 2

B

Beddington-DeAngelisov funkcionalni
 odziv, 153
 Beddington-DeAngelisov model, 156,
 157, 158, 159, 176
 Beverton-Holtov model, 1, 9, 56, 57, 58,
 59, 112
 bifurkacijski diagram, 6, 39

C

Crowley-Martinov funkcionalni odziv, 2,
 148

D

dejavniki tveganja, 3
 determinanta Jacobijeve matrike, 214
 diagram pajčevine, 68, 71, 72
 difuzijski model, 235
 dinamika ene populacije, 15
 doktrina organizacije, 2
 dominantna lastna vrednost, 79
 družba, 3
 dvodimenzionalen diskretni sistem, 206

dvostopenjski populacijski model, 89,
 90

E

endemični model bolezni, 244
 entomofagne žuželke, 188
 evolucija, 2

F

faktor obolelosti, 247
 faktor ozdravitve, 248
 faktor preživetja, 192
 faktor učinkovitosti parazitoida, 194
 faktor umrljivosti, 248
 faktor uspešnosti, 136
 fazni portret, 137
 fitnes funkcija, 110
 formalni model, 13
 funkcija izogiba, 190
 funkcija prenove, 44, 51, 57, 60, 61, 64,
 68, 70, 123
 funkcionalni odziv, 1, 2, 10, 30, 31, 36,
 105, 140, 141, 142, 143, 146, 147,
 149, 150, 152, 153, 154, 174
 funkcionalni odziv tip I, 36, 149
 funkcionalni odziv tip II, 36, 149
 funkcionalni odziv tip III, 36, 149

G

generalist, 36

H

H ničti izoklini, 201, 221, 230
 Hassellov model, 1, 59, 61, 62, 115
 Hassell-Varleyev model, 2, 209, 210,
 211, 212, 213, 215, 216
 H-ničta izoklina, 202, 212, 213
 Holling Tip I, 30, 31
 Holling Tip II, 30, 31
 Holling Tip III, 31
 holometabolna žuželka, 43

I

identična matrika, 78
 imaginalni parazitoidi, 188
 imigracije, 16, 151
 infekcijski indeks, 247
 inficirani, 236, 237, 239, 247
 izkoriščanje, 10

J

Jacobijeva matrika, 208, 214, 232

K

karakteristični polinom, 225
 komenzalizem, 10, 12
 konzum, 135, 170, 175, 178, 179, 183

L

larvalni parazitoidi, 188
 lastna vrednost, 78, 79, 224, 226
 lastna vrednost matrike, 224, 226
 lastni vektor, 78, 79, 224, 226
 Leslie-Gowerjev numerični odziv, 2, 152

Lesliejev model, 1, 72, 73, 81, 84, 86,
 124, 127
 Lesliejeva matrika, 74
 linearna predacija, 135, 142
 linearno plenjenje, 142
 logistična rast, 20, 98, 151, 203
 Lotka-Volterra model, 1, 2, 134, 135,
 136, 138, 139, 140, 141, 151, 152,
 153, 169, 170

M

Malthusov model, 1, 9, 18, 19, 20, 45,
 46, 80, 96
 management, 3
 Maxima, 5, 6, 7, 14, 99, 100, 102, 103,
 105, 106, 107, 108, 110, 112, 116,
 119, 122, 123, 130, 138, 171, 172,
 173, 180, 181, 184, 185, 186, 221,
 231, 234
 medsebojnost, 12
 menedžment, 5
 mesojedi organizmi, 134
 metoda linearizacije, 206
 Michaelis-Mentonov odziv, 31
 model eksponentne rasti, 9
 model starostno strukturirane
 populacije, 1, 72, 81
 model širjenja kuge, 11, 246, 249
 Monodov odziv, 31

N

naključna srečanja, 209
 neto stopnja rasti, 19
 neto stopnja reprodukcije, 194, 209
 Nicholson-Baileyjev model, 2, 194, 195,
 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202,
 204, 205, 216, 218

ničti izoklini, 158, 166, 185, 211, 212
 nivo tok model, 52, 58, 111, 255
 nivo-tok model, 6, 9, 17, 19, 22, 28, 41,
 52, 58, 61, 62, 64, 81, 83, 86, 90,
 113, 117, 120, 138, 139, 153, 155,
 156, 160, 161, 195, 197, 203, 209,
 210, 243, 247, 249
 normiran model, 27, 37, 100, 105
 nosilna kapaciteta, 26, 27, 56, 151, 238,
 240
 nosilna kapaciteta okolja, 26, 27, 56,
 151
 notranja stopnja rast, 19, 57, 154, 202
 notranja stopnja rasti, 19, 57, 154, 202
 numerični odziv, 261

O

odličnost, 2, 3, 5
 odstranjeni, 236, 247
 omejitev okolja, 20
 organizacija, 2
 organizacijska misel, 3
 organizacijska teorija, 1, 2, 3, 4

P

P ničti izoklini, 202, 221, 230
 paradigma, 2, 3, 4
 parametrična krivulja, 91, 92, 130, 137,
 140, 157, 162, 163, 181, 196, 199,
 200, 201, 211, 212
 parazitoid, 2, 8, 10, 189, 190, 193, 194,
 216
 parazitoidi, 10, 188, 191, 194, 209
 Perron-Frobeniusov teorem, 79
 plen populacija, 7, 36, 140, 145, 149,
 158, 164
 plenilci, 134, 147, 148, 149

plenilska populacija, 135, 152, 158, 169
 plenjenje, 12, 30, 36, 109, 132, 149
 P-ničta izoklina, 202, 212
 pogostost kontakta, 247
 polifagi, 134
 populacija, 7, 9, 11, 12, 16, 20, 22, 24,
 26, 27, 34, 44, 46, 47, 49, 52, 53, 56,
 57, 59, 66, 67, 74, 79, 80, 100, 131,
 135, 136, 160, 164, 196, 204, 236,
 237, 238, 239, 244, 246
 populacijski vektor, 74, 79
 posplošen Lotka-Volterra model, 10
 prekrivanje generacij, 16
 privilegirana tekmovalnost, 132
 pupalni parazitoidi, 188

R

raziskovanje, 2
 razpoložljiv čas za obdelavo plena, 145
 razvoj, 4
 Rickerjev model, 1, 9, 62, 63, 64, 65,
 119
 rodnost, 73, 80, 81, 83

S

SARS epidemija, 11, 235
 SI model, 2, 237, 238, 239
 simetrična tekmovalnost, 49, 132
 SIR model, 2, 11, 240, 241, 243, 244,
 245
 SIS model, 2, 11, 239
 sistem, 4
 skupina I, 236
 sled Jacobijeve matrike, 208
 smerno polje z integralnimi krivuljami,
 24, 103, 108
 sodobna organizacija, 1

specialisti, 134
 spektralni radius, 226
 sredinska vrednost, 227
 stabilnost ravnotežnih točk, 2, 6, 10, 66, 206, 224
 starostni razred, 73, 74, 83
 stopnja izleganja, 90
 stopnja konverzije, 136, 151, 154, 161
 stopnja konverzije konzumiranega v plenilsko populacijo, 151
 stopnja leženja jajčec, 90
 stopnja nalezljivosti, 237
 stopnja preživetja, 73, 81, 83
 stopnja rasti, 1, 16, 35, 47, 238, 240
 stopnja rodnosti, 12, 82
 stopnja rojstev, 46
 stopnja rojstev po osebku, 46
 stopnja umrljivosti, 46, 90, 154, 161, 245
 stopnja umrljivosti jajčec, 90
 stopnja umrljivosti po osebku, 46
 stopnja umrljivosti zrelih osebkov, 90

Š

škodovanje, 9
 španska gripa, 10, 235

T

tekmovalnost, 9, 35, 49, 59, 131
 Thompsonov model, 2, 10, 189, 190, 191, 192, 194, 216
 točka ravnotežja, 25, 38, 44, 45, 52, 53, 54, 58, 60, 67, 68, 115, 119, 120, 164, 165, 166, 185, 206, 208, 210, 213, 214, 215, 231

točke ravnotežja, 24, 25, 31, 32, 37, 38, 39, 51, 52, 57, 59, 66, 70, 164, 185, 202, 206, 232, 242
 točki ravnotežja, 25, 32, 44, 51, 52, 57, 70, 122, 198, 207, 208, 214, 232, 233, 242
 trajektorija, 137
 trajnostni donos, 34, 103
 trivialna točka ravnotežja, 51, 164
 tveganja, 3

U

učinek prenasíčenosti, 45
 učinkovitost, 2
 učinkovitost ulova, 145
 umrljivost, 18, 22, 73, 151
 uspešnost, 2

V

vektorsko polje, 138, 159, 168
 vektorsko polje s parametričnimi krivuljam, 138, 159
 Vensim, 5, 7, 14, 247
 vodenje, 2
 vpliv okolja na rast populacije, 26

X

x-níčti izoklini, 137, 157, 164, 179, 183

Y

y-níčti izoklini, 137, 157, 164, 179, 183

Ž

žetev, 12, 30, 31, 103

Založniška dejavnost
Fakultete za organizacijske študije v Novem mestu

IZDANE MONOGRAFIJE

- | | |
|---|------|
| 1. Model avtopoietskega vodenja – II. del (empirična raziskava)
Kalan, Mateja; Meško, Maja | 2022 |
| 2. Pravni okvirji poslovanja (e-knjiga)
Pucelj, Maja | 2022 |
| 3. Model intuitivnega odločanja vodij javnih komunalnih podjetij
Galič, Stanislav; Gorenc Zoran, Annmarie | 2022 |
| 4. Dolgotrajna oskrba
Kavšek, Marta | 2021 |
| 5. Menedžment dobrega počutja
Bertoncel, Tine | 2021 |
| 6. Model avtopoietskega vodenja – I. del (teoretična raziskava)
Kalan, Mateja; Meško, Maja | 2021 |
| 7. Generalizirano mehko linearno programiranje
Usenik, Janez; Žulj, Maja | 2021 |
| 8. Planetarno prebujanje
Ovsenik, Jožef; Ovsenik, Marija; Lipič, Nikolaj | 2021 |
| 9. Paradigma sodobne organizacije
Ambrož, Milan | 2021 |
| 10. Raziskovanje izzivov organizacijskih teorij
Ovsenik, M. et al. | 2021 |
| 11. Ranljivosti programske opreme
Dobrovoljc, Andrej | 2020 |
| 12. Sistemska dinamika
Turnšek, Tit | 2020 |
| 13. Družba 5.0: Izzivi prihodnosti
Bertoncel, Tine | 2020 |
| 14. Gradniki novih organizacijskih modelov
Gorenc Zoran, Annmarie et al. | 2020 |
| 15. Vodenje in pripadnost v osnovni šoli
Plešnik, Janko; Bukovec, Boris | 2020 |
| 16. Poslovna matematike (e-knjiga)
Usenik, Janez; Vidiček, Matija | 2020 |
| 17. Poslovna statistika (e-knjiga)
Usenik, Janez; Vidiček, Matija | 2020 |
| 18. Izbrana poglavja iz matematike (e-knjiga)
Usenik, Janez | 2020 |
| 19. Vpliv uporabe orodij managerjev na ekonomsko donosnost
Markič, Mirko; Kreslin, Damijan | 2019 |
| 20. Delovni terapevt v inkluzivni šoli: Trenutno stanje in smernice | |

Šuc, Lea	2019
21. Zrna odličnosti Fakultete za organizacijske študije v Novem mestu: nove paradigme organizacijskih teorij 2018 Bukovec, Boris (ur.)	2019
22. Zrna odličnosti Fakultete za organizacijske študije v Novem mestu: nove paradigme organizacijskih teorij 2017 Bukovec, Boris (ur.)	2018
23. Značilnosti sistemov vodenja kakovosti v slovenskih organizacijah in njihov vpliv na poslovno uspešnost organizacij Vinko Bogataj; Gordana Žurga; Adolf Šostar	2018
24. Menedžment kakovosti in odličnost zdravnikov v javnem zdravstvu Rumpf, Dean; Voga, Gorazd; Meško Štok, Zlatka	2018
25. Sistemi vodenja kakovosti in modeli odličnosti: ključni dejavniki (ne)uspešnega delovanja (e-knjiga) Škafar, Branko	2018
26. Temelji avtopoieze v orgaizaciji: Avtopoietika 4.0 (r)evolucija človeka Balažič Peček, Tanja; Bukovec, Boris	2018
27. Management varnosti pri delu, delovne razmere in gospodarska učinkovitost (e-knjiga) Pavlič, Miran, Markič, Mirko	2018
28. Kvalitativno raziskovanje koncepta avtopoieze v organizaciji (e-knjiga) Balažic Peček, Tanja	2018
29. Podlage in metode za raziskovanje in projektiranje organizacije Ivanko, Štefan	2017
30. Celostna obravnava dolgotrajne oskrbe v Sloveniji Kavšek, Marta; Bogataj, David	2017
31. Sodelovalno mreženje in izraba inovacijskega potenciala v turističnem prostoru Colarič-Jakše, Lea-Marija	2017
32. Model McKinsey 7-S kot kazalnik odličnosti organizacije Kalan, Mateja; Meško, Maja	2017
33. Nova doktrina organizacije- 2.del: Preusmeritev pozornosti Ovsenik, Jožef; Ovsenik, Marija	2017
34. Avtopoietika organizacija Bukovec, Boris (ur.)	2017
35. Kakovost v slovenski javni upravi: Delovanje Odbora za kakovost 1999-2012 Žurga, Gordana	2017
36. Poslovne vrednote mladih v Sloveniji Pinterič, Uroš	2016
37. Selected topics in modern society (e-knjiga) Kaplánová, Patrícia	2016

38. **Glocalisation of the crisis: could Slovenia survive economic crisis better?** (e-knjiga)
Pinterič, Uroš 2016
39. **Zrna odličnosti Fakultete za organizacijske v Novem mestu: nove paradigme organizacijskih teorij** 2016
Bukovec, Boris (ur.) 2016
40. **Pisanje strokovnih in znanstvenih del**
Brcar, Franc 2016
41. **Education policy as the factor of development** (e-knjiga)
Pinterič, Uroš 2016
42. **Spregledane pasti informacijske družbe**
Pinterič, Uroš 2015
43. **Psihosocialni dejavniki tveganja za bolečino v krizu pri slovenskih poklicnih voznikih in absentizem**
Kresal, Friderika; Meško, Maja 2015
44. **Zgodovina organizacijske misli**
Ivanko, Štefan 2015
45. **Karierno načrtovanje: kako najti v sebi skriti zaklad?**
Turnšek Mikačič, Marija; Ovsenik, Marija 2015
46. **Sodobni trendi v turizmu**
Ovsenik, Rok 2015
47. **Selected topics in change management** (e-knjiga)
Kaplánová, Patrícia (ur.); Pinterič, Uroš (ur.) 2015
48. **Political legacy and youth civic engagement in Slovakia**
Mihálik, Jaroslav 2015
49. **Turistični prostori različnosti: turizem, turisti in fotografska podoba**
Ambrož, Milan; Bukovec, Boris 2015
50. **Izobraževanje za turizem v Sloveniji**
Ovsenik, Rok; Bukovec, Boris; Ovsenik, Marija 2015
51. **Zrna odličnosti Fakultete za organizacijske študije v Novem mestu: nove paradigme organizacijskih teorij** 2015
Bukovec, Boris (ur.) 2015
52. **Kontrolna teorija sistemov: model za sistemsko razmišljanje v sistemu zdravstvenega varstva**
Mlakar, Tatjana 2014
53. **Featuring Norden in ten episodes**
Czarny, Ryszard M. 2014
54. **Sociológia mládeže**
Macháček, Ladislav 2014
55. **Inter-municipal cooperation in Slovakia : the case of regions with highly fragmented municipal structure**
Klimovsky, Daniel 2014
56. **Rethinking public policies** (e-izdaja)
Pinterič, Uroš 2014
57. **Local Governance between democracy and efficiency**
Jüptner, Petr. (et al.) 2014

- | | | |
|-----|--|------|
| 58. | Pasti razumevanja politične realnosti : pregled konceptov sodobnega političnega sistema | |
| | Pinterič, Uroš | 2014 |
| 59. | Selected issues of administrative reality | |
| | Pinterič, Uroš; Prijon, Lea | 2013 |
| 60. | Organizacijske paradigme: podlage za nastanek in razvoj organizacijskih teorij | |
| | Ivanko, Štefan | 2012 |

ZNANSTVENI REVIJI FOŠ



Revija za univerzalno odličnost *(Journal of Universal Excellence)*

je interdisciplinarna revija, ki združuje organizacijske vede oz. menedžment in univerzalno odličnost, tj. poslovno, organizacijsko in osebno odličnost.



Izzivi prihodnosti *(Challenges of the Future)*

je znanstvena revija, ki poskuša odgovarjati na ključna vprašanja družbene teme pri čemer akademsko rigoroznost nadgrajuje z inovativnostjo v tematikah in pristopu.

**RAZVIJAMO
USTVARJALNE
POTENCIALE
POSAMEZNIKOV IN
ORGANIZACIJSKE
ZNANOSTI
TER PRISPEVAMO K
NENEHNEMU
IZBOLJŠEVANJU
KAKOVOSTI
ŽIVLJENJA.**



**ŠTUDIJSKI PROGRAMI
MENEDŽMENT KAKOVOSTI**

- **VISOKOŠOLSKI**
- **MAGISTRSKI**
- **DOKTORSKI**



**Fakulteta za
organizacijske študije
Faculty of organisation studies**

**www.fos-unm.si
info@fos-nnm.si**

**RAZVIJAMO VAŠO
USTVARJALNOST**