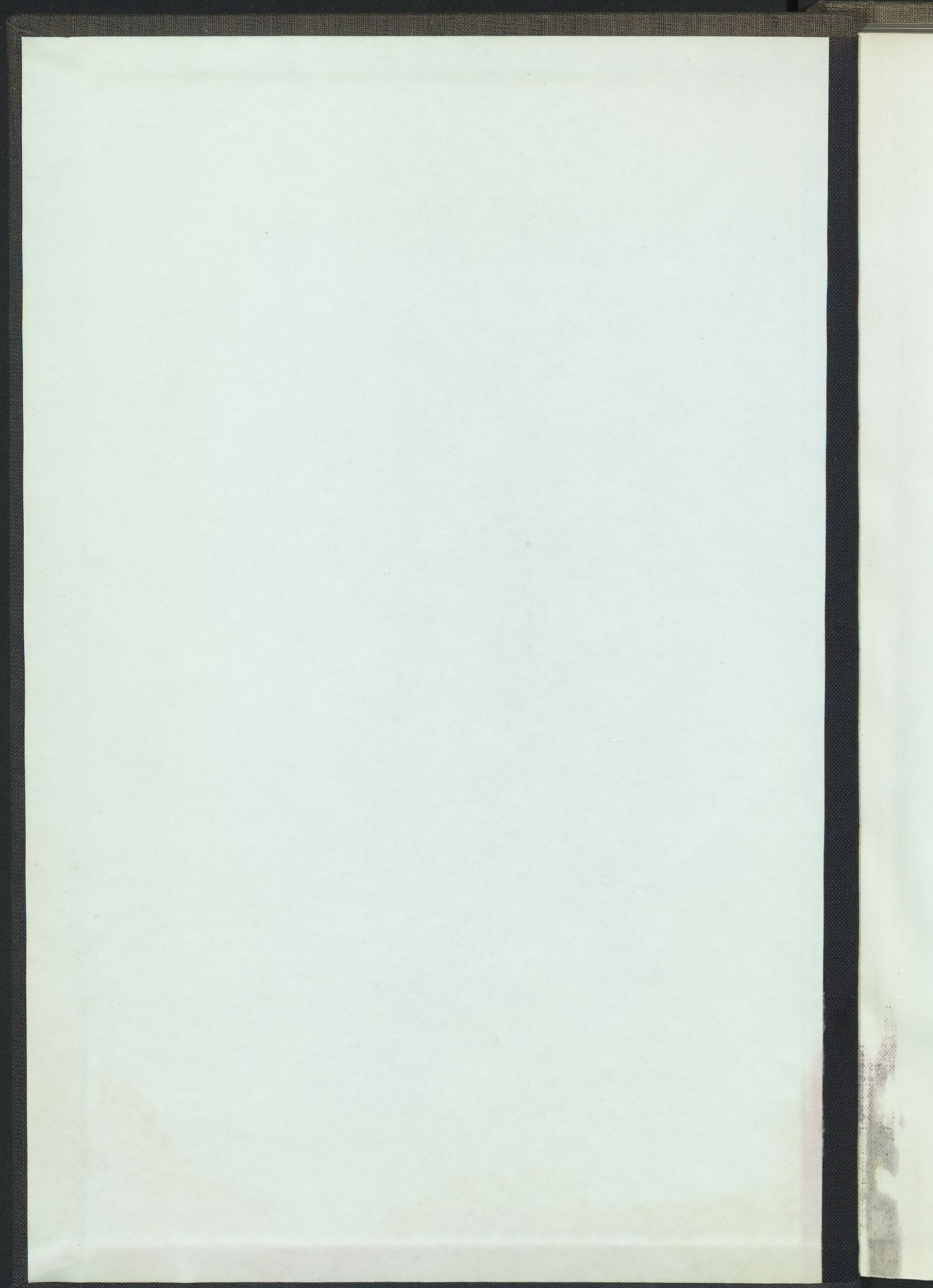


DIPLOMSKO DELO

ANDREJ BLEJEC



Journal of the

Department of the Interior

Washington, D.C.

Volume 1

Number 1

1977

1977

Univerza v Ljubljani

FAKULTETA ZA NARAVOSLOVJE IN TEHNOLOGIJO

Odsek za matematiko

1.	1.1	3
2.	2.1	7
3.	3.1	13
4.	4.1	32
5.	5.1	58
	6.1	79
	7.1	

Andrej Blejec

MATEMATIČNI MODELI V EKOLOGIJI

Diplomsko delo



Ljubljana 1977

GS II 752 797

Univerza v Ljubljani

FAKULTETA ZA NARAVOSLOVJE IN TEHNOLOGIJO

Odsek za matematiko

Andrej Bajt

MATEMATIČNI MODELI V EKSPLOZIVNI

Diplomsko delo



202412887

Ljubljana 1977

K A Z A L O

1.	Uvod	5
2.	Modeli populacijske dinamike	7
3.	Modeli tekmovanja	15
4.	Modeli roparstva	32
5.	Modeli simbioze	68
	Dodatek	79
	Literatura	

V drugem letniku sem prvič slišal
za delo, ki ga je v matematični biologiji opravil
V. Volterra. Od tedaj sem na vsakem koraku srečeval
vse več del, ki obravnavajo naravo na matematičen
način. Zato sem se odločil, da svoje prvo samostoj-
no delo posvetim prav temu.

Zahvaljujem se dr. F. Križaniču
za vso njegovo pomoč pri nastajanju tega dela.

Povzetek

Delo je razdeljeno na štiri poglavja.

Najprej izpeljemo osnovni enačbi populacijske dinamike, ki opisujeta neomejeno in omejeno rast.

V tretjem poglavju se posvetimo tekmovanju. Analiza modelov pokaže, da se napovedi modela skladajo z opazovanji.

Četrto poglavje je najobsežnejše. Model Lotka-Volterra za roparske sisteme skušamo izboljšati na razne načine. Tako dobimo namesto Volterrovskih ciklov stabilne točke, z vpeljavo nasičenja roparjev pa se med rešitvami pojavi limitni cikel. Bolj za ilustracijo posežemo še po modelih, ki jih je izboljšal I.A. Poletaev.

V zadnjem poglavju se lotimo še simbioze. Osnovni model podamo še v nekaj različicah, ki pa ne doprinesejo veliko k rezultatom.

Vsi modeli so ilustrirani s posebnimi primeri, ki so bili izračunani in narisani s pomočjo programov, ki so zbrani v dodatku.

1. UVOD

V ekologiji se postavljata tudi dve pomembni vprašanji: kdaj je ekosistem stabilen in kako se bo razvijal v prihodnosti. Na obe vprašanji nam zgolj opazovanja ne morejo dati odgovora. Pomagati si moramo še s čim in to pomoč nam ponuja matematično modeliranje.

Kako zgradimo model je največkrat odvisno od cilja, ki ga želi model doseči. V modelu naj bodo zajete bistvene komponente, ki vplivajo na naravni sistem. Če se izkaže, da model ne ustreza, ne opisuje naravnih pojavov, smo v gradnji modela izpustili kako pomembno lastnost ali odnos, ki vlada v naravnem sistemu. Seveda ne moremo zgraditi povsem natančnega modela, čeprav bi bilo ~~tež~~ ~~zaž~~ ~~eljeno~~. Najbrž bi bil preobsežen (če se sploh da narediti), prav gotovo pa vsaj tako nejasen kot narava.

Matematične modele ocenjujemo glede na njihovo realističnost, natančnost in splošnost. O tem, koliko rezultati modela opisujejo resnične pojave v naravi, govori realističnost modela. Natančnost nam zagotavlja, da je model sposoben količinsko določiti spremembe v naravi, ki bodo nastopile kot posledica začetnega stanja. Splošnost pa pove razpon uporabnosti modela, to je ali je model uporaben za opis enega sistema ali pa kaj več kot to.

Ker so v naravi mnogi faktorji povsem slučajni, kot recimo klimatski pogoji, je zahteva po preveliki *natančnosti*

modela nesmiselna. Tudi nesplošnost nas ne bo odvrnila od uporabe modela, če je le realističen. Včasih se odpovemo celo preveliki realističnosti na račun enostavnosti modela, to je mehanizmov, ki uravnavajo model, na primer, kadar nam gre le za analizo odnosov med komponentami modela.

Modeli nam največkrat res dajo le splošno kvalitativno sliko razvoja sistema. Redko izvemo iz že zgrajenega modela kaj bistveno novega o vplivih med komponentami. Pri splošni kvalitativni sliki, ki jo navadno dobimo, pa nam veliko pomenijo področja stabilnosti sistema, to je področja stanj, iz katerih se bo sistem razvijal stabilno. Od realističnega modela zahtevamo, da so njegove stabilne točke tudi stabilna stanja naravnega sistema. Ali drugače, če iz modela ugotovimo, da se bo sistem razvijal stabilno, potem je zaželeno, da je ta ugotovitev pravilna.

Modeliranje je pomembno tudi zato, ker človek zelo močno vpliva na svoje okolje. S tem kaj lahko porušimo ravnotežje, ki vlada sicer v naravi. Včasih pa je poseg v naravo nujen za človeško skupnost. Dober model nas morda lahko reši uničenja dela narave. Na modelu lahko brez škode preverimo, kako bo naš poseg vplival na naravo. To je znatno ceneje in varneje, neljube pomote pa so manj boleče.

2. MODELI POPULACIJSKE DINAMIKE

Najprej si oglejmo najpreprostejši model dinamike ene same populacije.

Imejmo živalsko populacijo, na primer kolonijo mikroorganizmov. Kolonija naj ima na razpolago neomejene količine prostora in hrane. Člani kolonije naj odmrtaajo le naravne smrti, So torej brez sovražnikov, ki bi jih lovili.

Na spremembo števila organizmov N vplivajo novorojeni in odmrli organizmi. Število novorojenih organizmov je odvisno od števila roditeljev, to je kar od števila vseh organizmov v koloniji. Pri tem smo privzeli, da je vsak organizem že kmalu po rojstvu sposoben za razmnoževanje. Seveda moramo vedeti, še, kako sposobni so organizmi za rojevanje novih, ali koliko organizmov se lahko rodi iz enega v enoti časa. To nam pove koeficient rodilnosti populacije R . Če se organizem v enoti časa podvoji, je $R = 2$. Tak primer je paramecij, ki se razmnožuje z razpolavljanjem.

Koeficient smrtnosti S pa nam pove, koliki del populacije v enoti časa odmre.

Poglejmo vse skupaj. V enoti časa se kolonija poveča za novorojene, pa zmanjša za odmrle organizme. Skupaj torej

$$RN - SN = (R - S) N$$

Razlika $k = R - S$ je koeficient rasti populacije, sprememba v enoti časa pa

$$\frac{dN}{dt} = k N \quad (1)$$

To je osnovna diferencialna enačba dinamike populacij.

Njena rešitev za $N(0) = N_0$

$$N(t) = N_0 e^{kt}$$

Ločimo tri različne primere poteka razvoja populacije:

$k > 0$ $N(t)$ zraste čez vse meje,

$k = 0$ $N(t) = N_0$ populacija je v mirovanju,

$k < 0$ $N(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0$ populacija izumira.

Ker smo pri gradnji modela predpostavili, da ni populacija z ničemer omejena, je (1) tudi model neomejene rasti. Neomejenost v izrazu ima še en pomen, $N(t)$ raste za $k > 0$ neomejeno.

Model je realističen le za $k \leq 0$. Za $k > 0$ pa ustreza le za majhne časovne intervale. Za daljša razdobja je nerealističen zaradi neomejenih pogojev. Takih v naravi ni. Okolje vedno vsebuje zaviralne faktorje, če ne druge, omejeno zalogo hrane. Pa tudi redkokatera vrsta je izolirana, nima nobenih sovražnikov.

V okolju zato ne more obstajati neskončno veliko osebkov iste vrste. Vsi zaviralni vplivi

okolja, ki jih niti ne poznamo povsem, so zbrani v nosilni kapaciteti okolja. Nosilna kapaciteta okolja za vrsto je največje število organizmov te vrste, ki lahko v danem okolju hkrati žive.

Popolnejši opis razvoja populacije bo torej moral nekako upoštevati oziroma opisovati omejeno rast populacij. Od modela bomo zahtevali, da bo rešitev taka, da bo čez dovolj velik čas velikost populacije enaka nosilni kapaciteti okolja. Tak model bo vseboval tako imenovani efekt samoodpravljanja populacije ali gostotno odvisnost populacije. Temu bi drugače lahko rekli tudi notranji boj v populaciji. Ta efekt, ki znižuje hitrost rasti populacije, lahko pojasnimo na več načinov. Nekateri razlogi so na primer boj za prostor in hrano, širjenje bolezni zaradi prenaseljenosti in podobno. Ugotovili so, da je gostotna odvisnost ali upadanje hitrosti rasti z naraščanjem populacije veljavno v glavnem za vse živalske vrste, razen (morda) za človeško. Vendar pa to opazujemo še premalo časa.

Kako zgradimo ta model ? Spremembi populacije odvzamemo še člen $b(x, \Delta t)$, če je x velikost populacije. Označimo stopnjo rasti z ε , pa dobimo za spremembo velikosti populacije

$$\Delta x = \varepsilon x \Delta t - b(x, \Delta t)$$

Izkaže se, da lahko za veliko populacij vzamemo kar

$$b(x, \Delta t) = \delta x^2 \Delta t$$

Linearnost po času Δt je jasna. Faktor x^2 pa razložimo takole.

Opisali bi radi konkurenco v vrsti. Ta pa bo tem večja, čimvečje bo število srečanj med osebami.

Koliko pa je srečanj? Poglejmo raje dve populaciji, v eni x in v drugi y oseb. Število srečanj bo proporcionalno številčnosti ene kot tudi druge populacije, to je proporcionalno produktu xy . V našem primeru gre za srečanja v isti populaciji, zato vzamemo kar x^2 . Koeficient δ je koeficient notranjega boja. Ta opisuje, kolikšen delež srečanj je poguben.

V limiti $\Delta t \rightarrow 0$ dobimo enačbo

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x - \delta x^2 \quad \varepsilon > 0, \delta > 0 \quad (2)$$

Ta model lahko primerjamo z modelom neomejene rasti. Model neomejene rasti upšteva konstanten faktor rasti, tu pa faktor rasti linearno pada s številnostjo populacije

$$r(x) = \varepsilon - \delta x$$

Prepišimo enačbo (2) in poizkusimo najti ustrezno nosilno kapaciteto.

$$\frac{dx}{dt} = x \varepsilon \left(1 - \frac{\delta}{\varepsilon} x \right)$$

ali

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x \left(\frac{\frac{\varepsilon}{\delta} - x}{\frac{\varepsilon}{\delta}} \right)$$

Pišimo $\frac{\varepsilon}{\delta} = K$, pa dobimo

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x \left(\frac{K-x}{K} \right) \quad (3)$$

Ločimo spremenljivki, pa dobimo

$$\frac{K dx}{x(K-x)} = \varepsilon dt$$

Privzemimo za hip, da je $x < K$ in integrirajmo:

$$\ln x - \ln(K-x) = \varepsilon t + \ln C$$

ali

$$\frac{x}{K-x} = C e^{\varepsilon t} \quad (4)$$

Izračunajmo x . Tako dobimo

$$x = \frac{c K}{C + e^{-\varepsilon t}} \quad (5)$$

Naj bo $x(0) = x_0 < K$ začetni pogoj, pa je iz (4)

$$C = \frac{x_0}{K - x_0}$$

Dolžni smo še pokazati, kdaj velja $x(t) < K$.

Če je $x(t_0) = x_0 < K$ je tudi za $t > t_0$ $x(t) < K$. Preverimo:

$x(t)$ je zvezna funkcija. Dokler je $x(t) < K$ je $\dot{x} > 0$, funkcija torej raste. Denimo, da raste tudi v točki, kjer doseže vrednost K . Zaradi zveznosti je desno od te točke $x(t) > K$ in $\dot{x}(t) > 0$. To pa nasprotuje

enačbi (3). V točki $x(t_0) = K$ tudi ne sme imeti maksima: $x(t) < K$ in $\dot{x}(t) < 0$ spet nasprotuje enačbi (3). Potemtakem je $x(t) < K$, če le $x_0 < K$.

Podoben razmislek pove tudi, da je $x(t) > K$, če le $x_0 > K$.

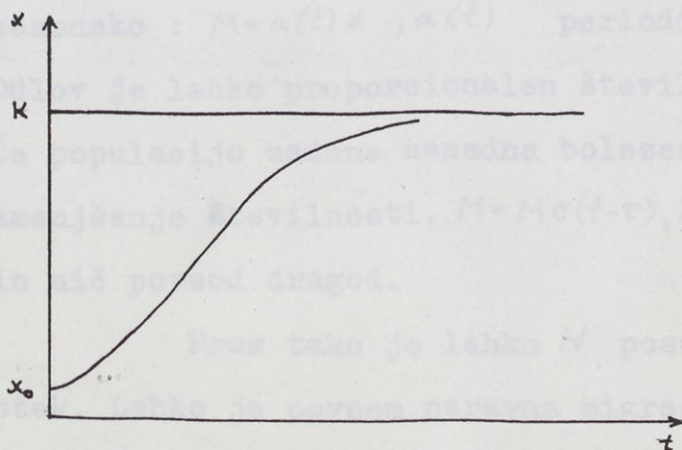
Kakšna bo velikost populacije čez dovolj dolgo časa?

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$$

Populacija doseže velikost K , ne raste v neskončnost. V naravi ima populacija teoretično možnost, da doseže največ tolikšen obseg, kot je izražen z nosilno kapaciteto. Vlogo nosilne kapacitete v modelu igra $\frac{\varepsilon}{\delta}$. Stopnjo rasti (ε) lahko merimo, prav tako tudi nosilno kapaciteto K . Tako lahko izračunamo tudi vrednost faktorja notranje konkurence

$$\delta = \frac{\varepsilon}{K}$$

Rešitev (5) enačbe (3) je logistična funkcija



Slika 1: Logistična funkcija
in se za mnoge populacije ujema z eksperimentalnimi

podatki.

Če vzamemo začetni približek $x_0 > K$, pada rešitev $x(t)$ monotono proti K , ko gre čas čez vse meje.

S tem modelom lahko obravnavamo še več variant. Na primer neizolirano populacijo. Populacijo opazujemo na območju, ki pa ni omejeno z ograjo. Živali se lahko selijo iz območja in vanj. Tudi te spremembe zajamemo med biološke lastnosti populacije. Tedaj uporabimo takle model:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x - \delta x^2 + N - M$$

N je dotok populacije iz sosednjih območij, M pa število oseb, ki se odselijo oz. izginejo iz območja. Nasploh sta N in M funkciji t in x , lahko pa vzamemo tudi kake posebne primere:

M lahko opisuje iztržabljanje, ki je posledica kake živalske vrste ali človeka. V zadnjem primeru lahko M reguliramo. Če izpostavimo vrsto konstantnemu odlovu, je $M = \text{const}$. Lahko lovimo živali sezonsko: $M = a(t)x$, $a(t)$ periodična funkcija. Odlov je lahko proporcionalen številnosti $M = \alpha x$. Če populacijo zadene nenadna bolezen, je M enkratno zmanjšanje številnosti, $M = M_0 \sigma(t - \tau)$, če je $\sigma(t) = 1$ za $t = 0$ in nič povsod drugod.

Prav tako je lahko N posebne vrste prirastek. Lahko je povsem naravna migracija, ali pa posledica človeške dejavnosti, na primer naselitev novih osebkov na ogroženo območje. To je spet lahko konst

tantno, sezonsko (periodično), sorazmerno velikosti
($N = \alpha(K-x)$ je verjetno dobra metoda naseljevanja),
enkratno (vpeljava risov v Kočevski Rog) in podobno.

Populacijo lahko obravnavamo tudi podrobneje
z ozirom na način življenja. Pomembno je upoštevati
sezonske spremembe pri razmnoževanju in konkurenci.
Tedad sta ε in δ funkciji časa t . Na primer ε
funkcija s periodo dvanajst mesecev in razmnoževanje
v spomladanskih mesecih ali z odlogom šele jeseni,
ko so novi osebk morda šele sposobni za samostojno
življenje. δ bi bila prav tako periodična funkcija
s periodo dvanajst mesecev, a z največjo vrednostjo
v zimskih mesecih, ko so pogoji ostrejši. Če v tem
primeru spet napišemo $K(t) = \varepsilon(t)/\delta(t)$, se spreminja tudi
nosilna kapaciteta okolja, ni pa rečeno, da se okolje
res tako hitro odziva biološkim spremembam v popula-
ciji.

3. MODELI TEKMOVANJA

Enačbe za opis medsebojnega tekmovanja sta predlagala Lotka v letu 1925 in Volterra leta 1931. Preden pa se lotimo modela, razjasnimo kaj je biološko tekmovanje.

Redko se zgodi, da je vrsta povsem izolirana in odvisna le od prostora in količin hrane ter od lastne pobude. V naravi se vrste in interesi prepletajo in tako pride tudi do tekmovanja. O tekmovanju govorimo, kadar v okolju ni na razpolago dovolj neke dobrine, da bi zadoščala za dve osebi ali dve populaciji različne vrste. Če rabi ena vrsta neko dobrino, je ostane premalo za drugo in s tem je razvoj ali obstoj te vrste ogrožen s pomanjkanje te dobrine. (lahko sta prikrajšani tudi obe vrsti)

Drevesce, ki raste v senci velikega drevesa, je ogroženo zaradi pomanjkanja svetlobe in lahko celo odmre, na vsak način pa raste počasneje.

Tudi grmovje sredi gozda ima premalo svetlobe. (res pa je, da je lahko fiziološko prilagojeno na senco, ali pa bi bilo zunaj gozda res gostejše)

Tekmovanje je lahko med osebki iste vrste, torej znotraj vrste (to smo že omenili, ne da bi se kaj ustavljali ob tem), ali pa med osebki iz več različnih vrst. Zanimalo nas bo zadnje in sicer za dve vrsti.

Oglejmo si dve vrsti (1 in 2), katerih velikosti bomo pisali N_1 in N_2 . Imata naj koeficienta rasti r_1 in r_2 ter nosilni kapaciteti K_1 in K_2 (ti sta povezani z notranjim tekmovanjem v vrstah samih). Tekmovalni efekt ene populacije na drugo naj opisujeta koeficienta **medsebojnega tekmovanja** α_1 in α_2 .
Vrsti naj tekmujeta na primer za isto vrsto hrane.

Vsako od vrst bi v izoliranem idealnem stanju opisali z modelom

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(\frac{K_i - N_i}{K_i} \right) \quad i=1,2$$

Del v oklepaju gre na račun tekmovanja v vrsti. Dodajmo mu še člene tekmovanja med vrstama. Enačbi sta takile:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_1 N_2}{K_1} \right) \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_2 N_1}{K_2} \right) \quad (2)$$

$$\alpha_1 > 0, \quad \alpha_2 > 0$$

Iz prejšnjega modela omejene rasti lahko sklepamo takole:

ko se $N_1 + \alpha_1 N_2$ približuje K_1 se razvoj prve vrste upočasni. N_1 se približuje vrednosti, ki je manjša od K_1 , če le ni $N_2 = 0$, kar pomeni, da je druga vrsta izumrla. Enako velja za drugo vrsto. Medvrstno tekmovanje zniža nosilni kapaciteti okolja za ti dve vrsti.

Vendar to ni edini rezultat, ki ga ta preprosti model daje. Poglejmo, kako so rešitve odvisne od koeficientov tekmovanja α_1 in α_2 ter nosilnih kapacitet K_1 in K_2 .

Vzemimo eno od vrst N_i ($i=1,2$). Njena nosilna kapaciteta bo tem višja, čimmanj je vrsta zahtevna v izbiri ali v količini hrane, ki jo zadovolji. (tudiintistě, za katero tekmuje). Visoka pa bo tudi, če bo v vrsti malo notranje konkurence. (Ni prostora za izbirčne, nenasitne in prepirljive)

Koeficient tekmovanja nam pove, v koliki meri je vrsta odvisna od druge. Meri pravzaprav občutljivost ene vrste na prisotnost osebkov druge vrste. Če je velik, je vrsta občutljiva, če majhen, pa malo občutljiva za prisotnost konkurentov. Vrsta, ki je občutljiva, se bo težje razvijala. Vrsti je v prid, če je kar se da neobčutljiva za konkurente in ima veliko nosilno kapaciteto. Tako vrsto imenujemo boljši tekmovalec v sistemu.

Pričakujemo torej, da bo boljši tekmovalec v ugodnejšem položaju in da se bo razvijal le malo drugače, kot če bi bil izoliran. Boljšega tekmovalca odlikuje torej velika nosilna kapaciteta in majhen koeficient tekmovanja.

Poglejmo zdaj kvalitativno sliko rešite našega sistema in sproti ugotavljajmo, ali se ujemajo s pričakovanji.

Približno sliko o rešitvah si lahko ustvarimo, če ugotovimo na katerih področjih številčnost

vrst narašča ali pada (vrsta se množi ali izumira).

O znaku odvoda $\dot{N}_1$ odloča člen $K_1 - N_1 - \alpha_1 N_2$

Velja

$$\dot{N}_1 \begin{matrix} \geq \\ < \end{matrix} 0 \Leftrightarrow K_1 - N_1 - \alpha_1 N_2 \begin{matrix} \geq \\ < \end{matrix} 0$$

ali

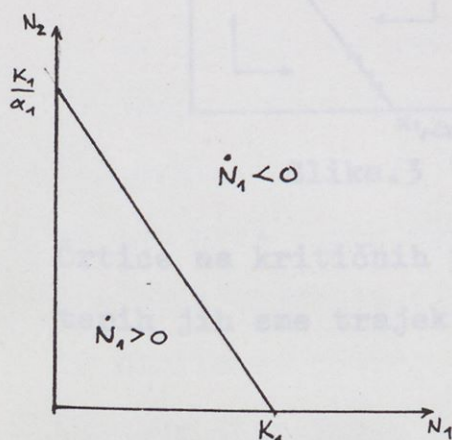
$$N_2 \begin{matrix} \leq \\ > \end{matrix} \frac{K_1}{\alpha_1} - \frac{N_1}{\alpha_1}$$

Podobno razmislimo še za $\dot{N}_2$, pa dobimo

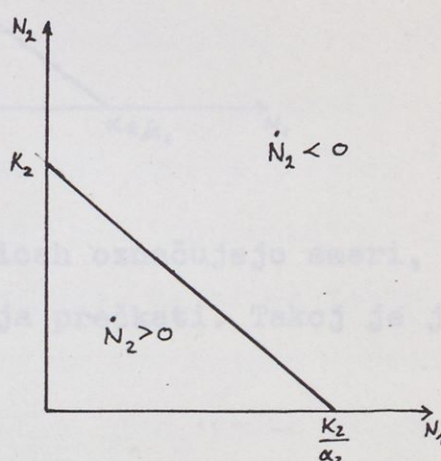
$$\dot{N}_2 \begin{matrix} \geq \\ < \end{matrix} 0 \Leftrightarrow N_2 \begin{matrix} \leq \\ > \end{matrix} K_2 - \alpha_2 N_1$$

Poglejmo v fazni portret in narišimo ti dve območji.

(Sl.2) in (Sl.2a).



Slika.2



Slika.2a

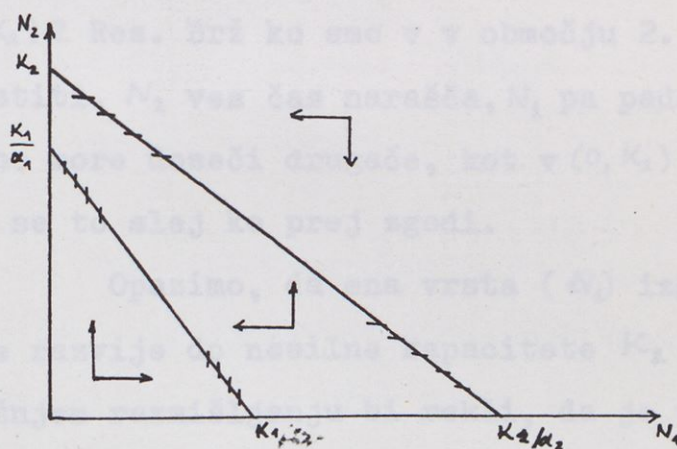
Mejo, na kateri spremeni odvod predznak, imenujemo kritično premico. Sestavimo obe sliki. Takoj opazimo, da dobimo štiri različne primere, ki jih določa lega presečišč kritičnih premic s koordinatnima osema. Preglejmo vse štiri primere, ter s puščicami označimo v kateri smeri se spreminja vsaka spremenljivka.

lživka v določenem območju. (dolžina puščic ni v nikakršni zvezi z velikostjo odvoda!)

Tl Naj bo najprej

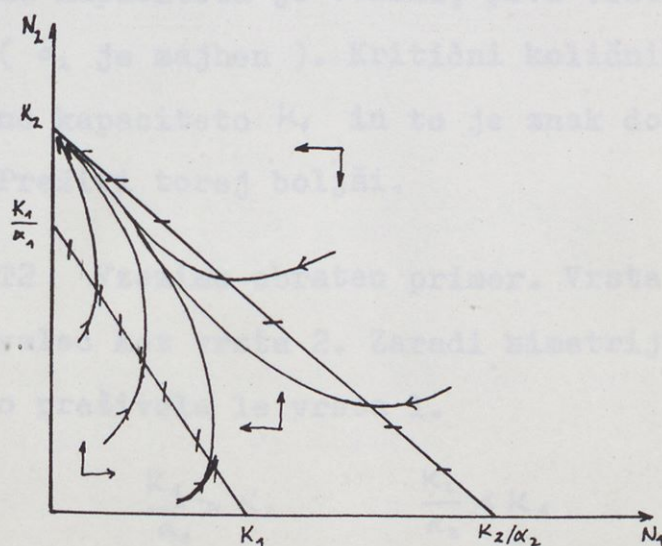
$$\frac{K_1}{\alpha_1} < K_2 \quad \frac{K_2}{\alpha_2} > K_1 \quad (3)$$

V takem primeru razpade fazni portretna območja, ki jih kaže (Sl.3).



Slika.3

Črtice na kritičnih premicah označujejo smeri, v katerih jih sme trajektorija prečkati. Takoj je jasno,



Slika.4 Tl

da rešitev vedno zapusti območji 1. in 3., to je preseli se v 2, iz katerega pa ne more več. Ker sta odvoda $\dot{N}_1$ in $\dot{N}_2$ zvezna, rešitev ne more zadeti koordinatne osi, razen, če že začnemo na osi. To pa pomeni, da ene od tekmujočih vrst ni. Ta primer pa smo že obdelali. Na sliki 4 je narisanih nekaj trajektorij.

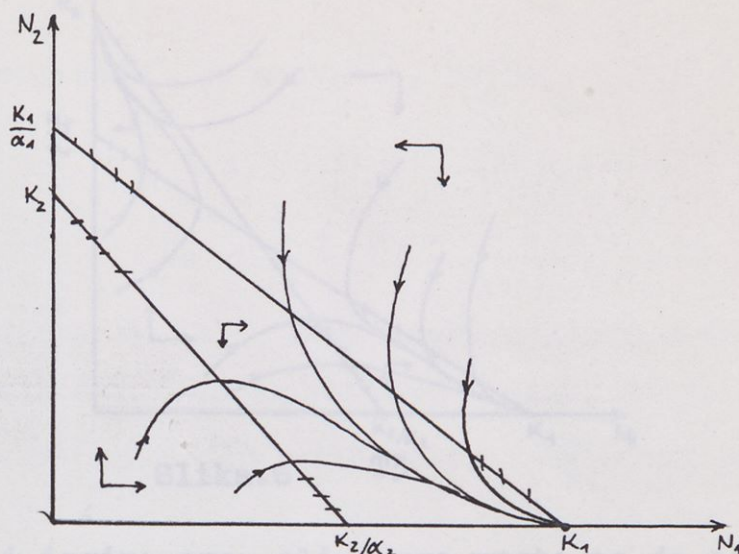
Podrobnejše slike faznih portretov za vse modele tekmovanja so dodane na koncu poglavja.

Ali res vsaka trajektorija doseže točko $(0, K_2)$? Res. Brž ko smo v območju 2. ga ne moremo zapustiti. N_2 ves čas narašča, N_1 pa pada. Ordinatte osi ne more doseči drugače, kot v $(0, K_2)$, ker pa N_1 pada se to slej ko prej zgodi.

Opazimo, da ena vrsta (N_1) izgine, druga pa se razvije do nosilne kapacitete K_2 . Po našem prejšnjem razmišljanju bi rekli, da je vrsta 2 boljši tekmovalec kot prva vrsta. Res kažeta neenačbi (3), da ima prva vrsta premajhno nosilno kapaciteto in prevelik koeficient tekmovanja, da bi se lahko uspešno borila za obstoj. Druga pa ima boljše sposobnosti. Nosilna kapaciteta je velika, prva vrsta pa jo malo moti (α_1 je majhen). Kritični količnik K_2/α_1 presega nosilno kapaciteto K_1 in to je znak dobrega tekmovaleca. Preživi torej boljši.

T2 Vzemimo obraten primer. Vrsta 1 je boljši tekmovalec kot vrsta 2. Zaradi simetrije modela bo gotovo preživela le vrsta 1.

$$\frac{K_1}{\alpha_1} > K_2 \qquad \frac{K_2}{\alpha_2} < K_1$$



Slika.5 T2

Podoben razmislek kot prej, nas pri $\alpha_1 < \frac{K_1}{K_2}$ in $\alpha_2 > \frac{K_2}{K_1}$ vodi do asimptotične rešitve $(K_1, 0)$. Preživi res boljši, to je prva vrsta.

Naslednji primer obravnava dva tekmovalca, ki sta zelo odvisna drug od drugega.

T3 T

$$\frac{K_1}{\alpha_1} < K_2 \quad \frac{K_2}{\alpha_2} < K_1$$

Kritični premenci se v tem primeru sekata.

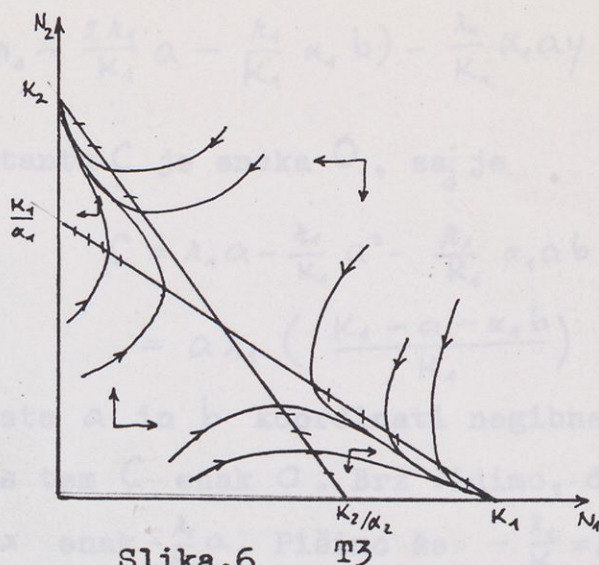
Sečišče je točka

$$\left(\frac{K_1 - \alpha_1 K_2}{1 - \alpha_1 \alpha_2}, \frac{K_2 - \alpha_2 K_1}{1 - \alpha_1 \alpha_2} \right) \quad (4)$$

ki je nestabilna točka mirovanja - nestabilno sedlo.

Vedenje sistema kaže Slika.6.

Vidimo torej, da rezultat ni vedno enak.



Slika.6

Ali izgine ena, ali druga vrsta pa je odvisno od začetne točke. Področji, iz katerih vodi razvoj k eni ali drugo končni točki sta odvisni še od stopenj rasti, ki ju imata vrsti.

Oglejmo si, kako leže ta področja v bližini negibne točke (4). Poiskali bomo linearni približek sistema (1,2). Lastne premice linearnega približka se bodo v negibni točki dotikale mejnih krivulj nelinearnega sistema (1,2).

Premaknimo izhodišče koordinatnega sistema v negibno točko (4), to pa zaradi lažje pisave označimo (a, b) . Vpeljimo novi spremenljivki

$$x = N_1 - a$$

$$y = N_2 - b$$

in vstavimo v sistem. Za prvo enačbo dobimo

$$\dot{x} = r_1(x+a) - \frac{r_1}{K_1}(x+a)^2 - \alpha_1 r_1(x+a)(y+b) \frac{1}{K_1}$$

Desna stran je potem enaka

$$x \left(r_1 - \frac{2r_1}{K_1} a - \frac{r_1}{K_1} \alpha_1 b \right) - \frac{r_1}{K_1} \alpha_1 a y - \frac{r_1}{K_1} \alpha_1 x y - \frac{r_1}{K_1} x^2 + C$$

Konstanta C je enaka 0 , saj je

$$\begin{aligned} C &= r_1 a - \frac{r_1}{K_1} a^2 - \frac{r_1}{K_1} \alpha_1 a b = \\ &= a r_1 \left(\frac{K_1 - a - \alpha_1 b}{K_1} \right) \end{aligned}$$

Ker sta a in b koordinati negibne točke, je števec in s tem C enak 0 . Brž vidimo, da je koeficient pri x enak $-\frac{r_1}{K_1} a$. Pišimo še $-\frac{r_1}{K_1} = A$, pa dobimo

$$\dot{x} = A a x + A a \alpha_1 y + A \alpha_1 x y + A x^2 \quad (5)$$

Ker je zgradba druge enačbe v prvotnem sistemu povsem podobna, sklepamo, da je nova kar

$$\dot{y} = B b \alpha_2 x + B b y + B \alpha_2 x y + B y^2 \quad (6)$$

če je

$$B = -\frac{r_2}{K_2}$$

Matrika linearne približka sistema (1,2) je iz (5) in (6)

$$L = \begin{bmatrix} A a & A a \alpha_1 \\ B b \alpha_2 & B b \end{bmatrix}$$

Karakteristični polinom pa je

$$p(\lambda) = \det(L - \lambda I) = \begin{vmatrix} Aa - \lambda & Aa\alpha_1 \\ Bb\alpha_2 & Bb - \lambda \end{vmatrix}$$

ali

$$p(\lambda) = \lambda^2 - (Aa + Bb)\lambda + ABa b (1 - \alpha_1 \alpha_2)$$

Lastni vrednosti matrike L sta ničli karakterističnega polinoma. Produkt lastnih vrednosti je enak svobodnemu členu

$$\lambda_1 \cdot \lambda_2 = ABa b (1 - \alpha_1 \alpha_2)$$

Če naj bo negibna točka (4) v pozitivnem kvadrantu, mora biti $\alpha_1 \alpha_2 > 1$. Zato je tudi $\lambda_1 \lambda_2 < 0$. Lastni vrednosti sta realni in različnih znakov, zato je negibna točka linearne približka nestabilno sedlo. Lastni premici sta določeni z enačbama

$$y = \lambda_1 x^2 \quad \text{in} \quad y = \lambda_2 x^2 \quad y = \frac{\lambda_1 - Aa}{Aa\alpha_1} x$$

Kako potekata, si oglejmo na zgledu.

Vzemimo model s parametri

$$\begin{array}{ll} K_1 & = 200 \\ K_2 & = 300 \\ r_1 & = 1 \\ r_2 & = 2 \\ \alpha_1 & = 1 \\ \alpha_2 & = 2 \end{array}$$

Matrika linearne približka je

$$L = \begin{bmatrix} -1/2 & -1/2 \\ -4/3 & -2/3 \end{bmatrix}$$

karakteristični polinom

$$p(\lambda) = \lambda^2 + 1.1667\lambda - 0.3333$$

Pripadajoči lastni vrednosti sta

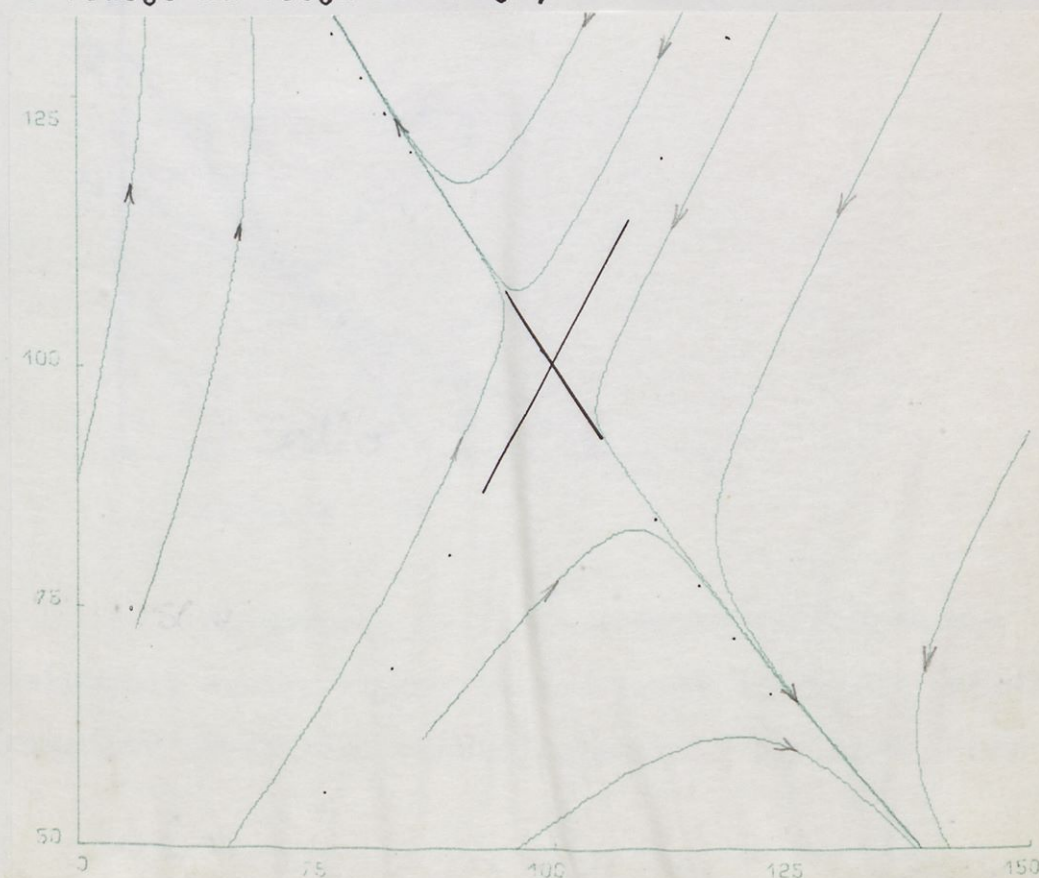
$$\lambda_1 = -1.40, \quad \lambda_2 = 0.24$$

lastni premici pa imata enačbi

$$y = 1.81x$$

$$y = -1.47x$$

Dovolj blizu negibne točke lahko vzamemo ti dve premici za približka mejnih krivulj. Kako pa se te vedejo na večji razdalji, ne vemo.



Slika.7 Sedlo (primer str. 24)

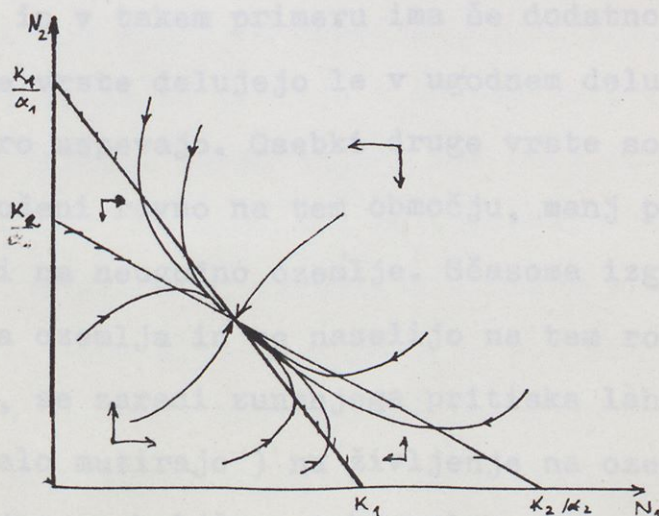
Nazadnje si ogledjmo še četrti primer medsebojnega tekmovanja. Tekmovalca naj bosta zelo malo odvisna drug od drugega, imata najtorej majhna koeficienta tekmovanja α_1 in α_2 :

$$\alpha_1 < \frac{K_1}{K_2} \quad \alpha_2 < \frac{K_2}{K_1}$$

T4 V tem primeru imamo

$$\frac{K_1}{\alpha_1} > K_2, \quad \frac{K_2}{\alpha_2} > K_1$$

, zato se kritični premici spet sekata v točki (4), le da je tokrat to stabilni vozle. Matrika linearne približka L ima negativno sled in pozitivno determinanto ($\text{tr} L < 0$, $\det L > 0$), kar pomeni, da sta lastni vrednosti negativni. Osnovni potek trajektorij kaže Slika.8.



Slika.8 T4

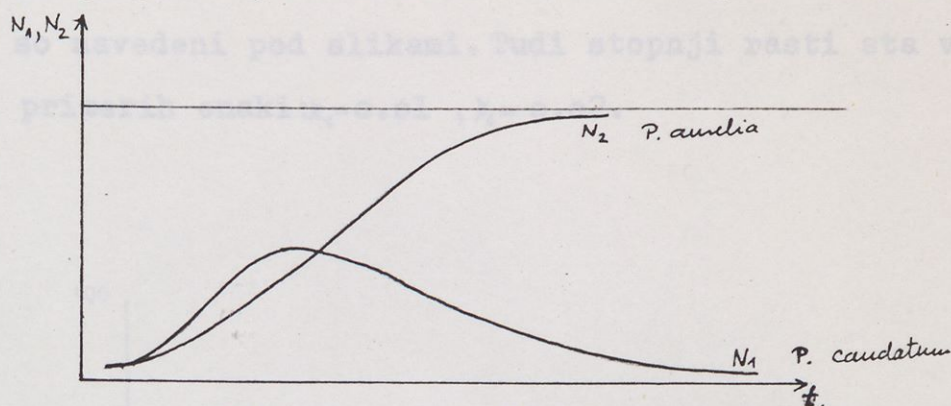
To pomeni, da v tem primeru preživita obe tekmujoči vrsti. Vendar pa je ta, za obe vrsti ugoden rezultat pravzaprav najmanj pogosten. Poglejmo zakaj.

G.7. ^{izdoločata} Vzemimo dve vrsti, ki v nekem okolju zahtevam za primer T4. Čez nekaj časa se znajdeti v točki (4). Poglejmo, kako se bosta razvijali v daljšem obdobju. Vrsti med sabo tekmujeta in kljub šibki medsebojni odvisnosti najprej in najbolj podlegajo šibki organizmi. Zato se vrsti kvalitativno izboljšujeta v skladu z naravnim izborom. S tem se tudi povečuje odpornost ene vrste (na primer prve), na vplive druge vrste in ta postane boljši tekmovalec. V modelu se to odraža na zvečanem α_2 in zmanjšanem α_1 . Sistem tipa T4 preide v sistem tipa T2. Preživi in ostane kot zmagovalec le prva vrsta, ki se ustali pri nosilni kapaciteti K_1 .

Zgodi pa se lahko, da je v okolici, ki jo opazujemo, ozemlje, ki je manj primerno za življenje obeh tekmujočih vrst. Druga vrsta se upira iztrebljanju in v takem primeru ima še dodatno obrambo. Osebki prve vrste delujejo le v ugodnem delu okolja, saj tam dobro uspevajo. Osebki druge vrste so zato najbolj ogroženi ravno na tem območju, manj pa na območju, ki meji na neugodno ozemlje. Sčasoma izginejo iz ugodnega dela ozemlja in se naselijo na tem robu. Če so sposobni, se zaradi zunanjega pritiska lahko prilagode (celo mutirajo) na življenje na ozemlju, ki je neugodno za boljšega tekmovalca. Tako se zmanjša vpliv prve vrste na drugo in lahko se vzpostavi novo ravnotežje v skladu z modelom T4.

Nazadnje omenimo še skladnost modelov z eksperimenti. Poskuse s tekmujočimi vrstami je delal

G.F. Gause. V svojih poskusih je opazoval dve vrsti paramecijev. Rezultati so se skladali z napovedmi modelov T1 (oz. T2 ali T3): ena vrsta je izginila, druga pa se je razvila do nosilne kapacitete.



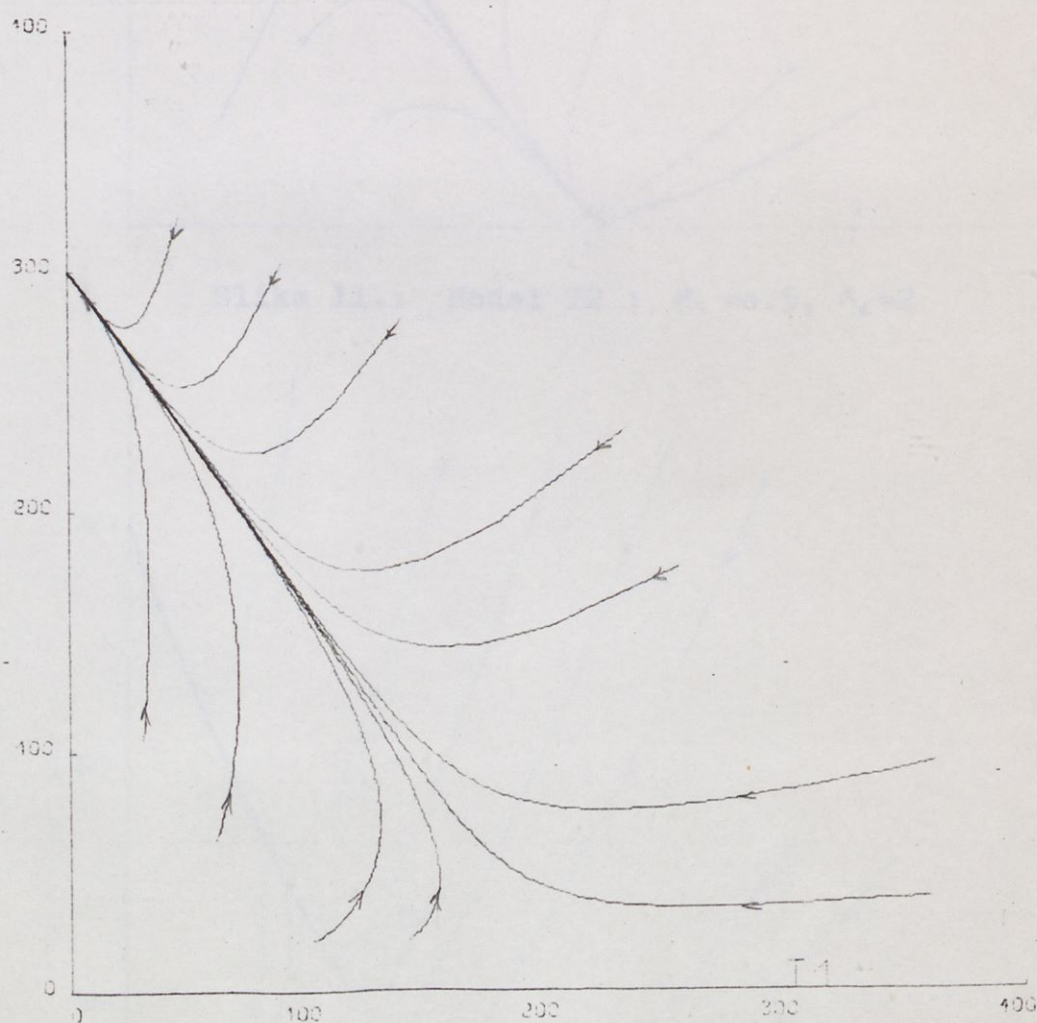
Slika.9 razvoj kulture paramecijev

V nekem drugem poskusu je slabšo vrsto (1 *P. Caudatum*) zamenjal z vrsto *P. Bursaria*. Kultura se je stabilizirala tako, da sta si vrsti razdelili območji: *P. Bursaria* na dnu kulture, *P. Aurelia* pa v preostanku. Vrsti sta si torej razdelili območji, vsaka je v svojem območju boljši tekmovalec in velikost vsake od vrst je v njenem delu bolj kontrolirana z notranjim tekmovanjem, kot pa z drugim tekmovalcem.

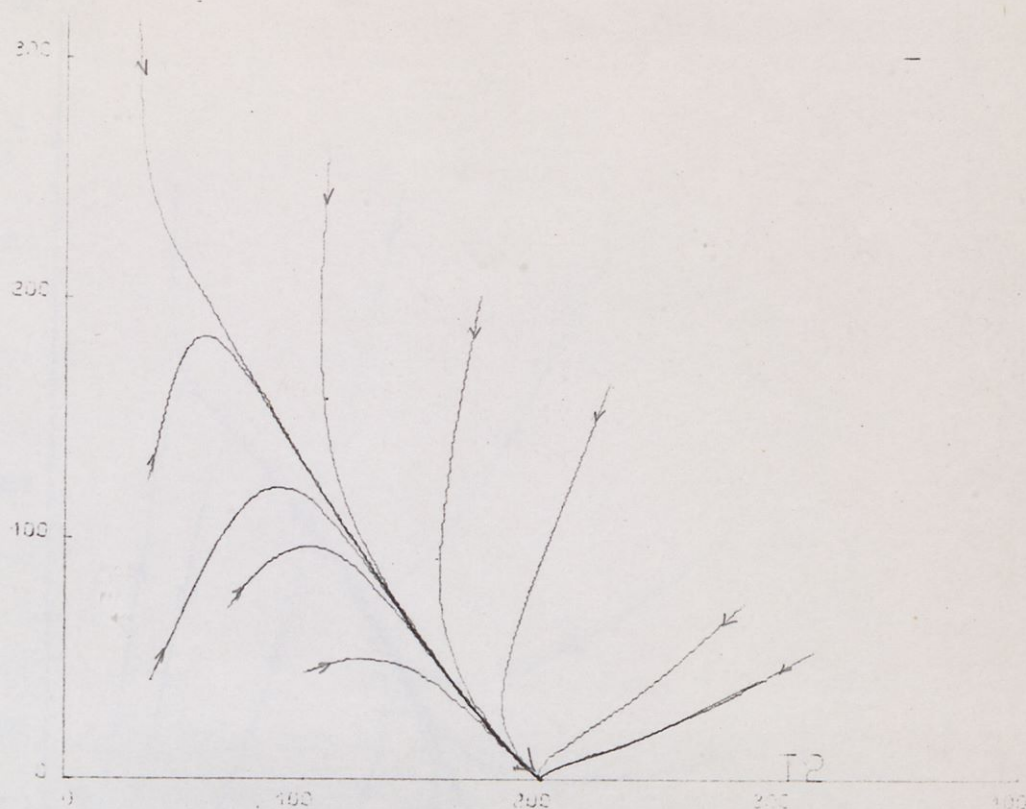
Na Škotskem so opazovali dve vrsti školjk, ki sta sposobni živeti na širokem območju plimnega pasu. Kjer živita skupaj, je ena omejena na zgornje dele plimnega pasu zaradi tekmovanja z drugo vrsto, ki je v spodnjem delu boljši tekmovalec. Dve vrsti školjk preživita na istem območju le zato, ker je vsaka bolje adaptirana na razmere v svojem delu okolja.

Podobne stvari opazimo tudi pri rastlinah, ki se naselijo na manj gostoljubni zemlji, če so izrinjene s kako drugo vrsto iz ugodnejšega okolja.

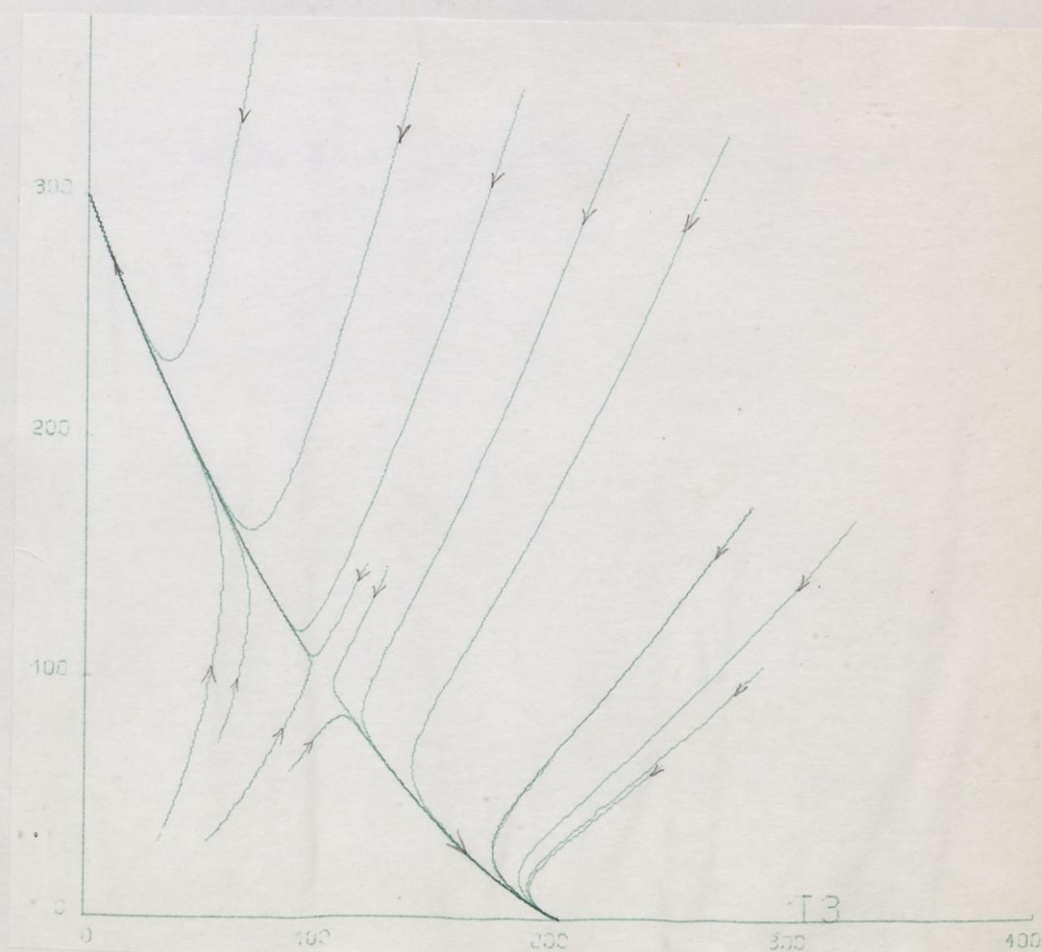
Na slikah 10., 11., 12., 13. so narisani fazni portreti posameznih modelov pri konkretnih parametrih. Nosilni kapaciteti sta v vseh primerih enaki in sicer $K_1=200$ in $K_2=300$. Koeficienti tekmovanja so navedeni pod slikami. Tudi stopnji rasti sta v vseh primerih enaki: $\alpha_1=0.01$, $\alpha_2=0.02$.



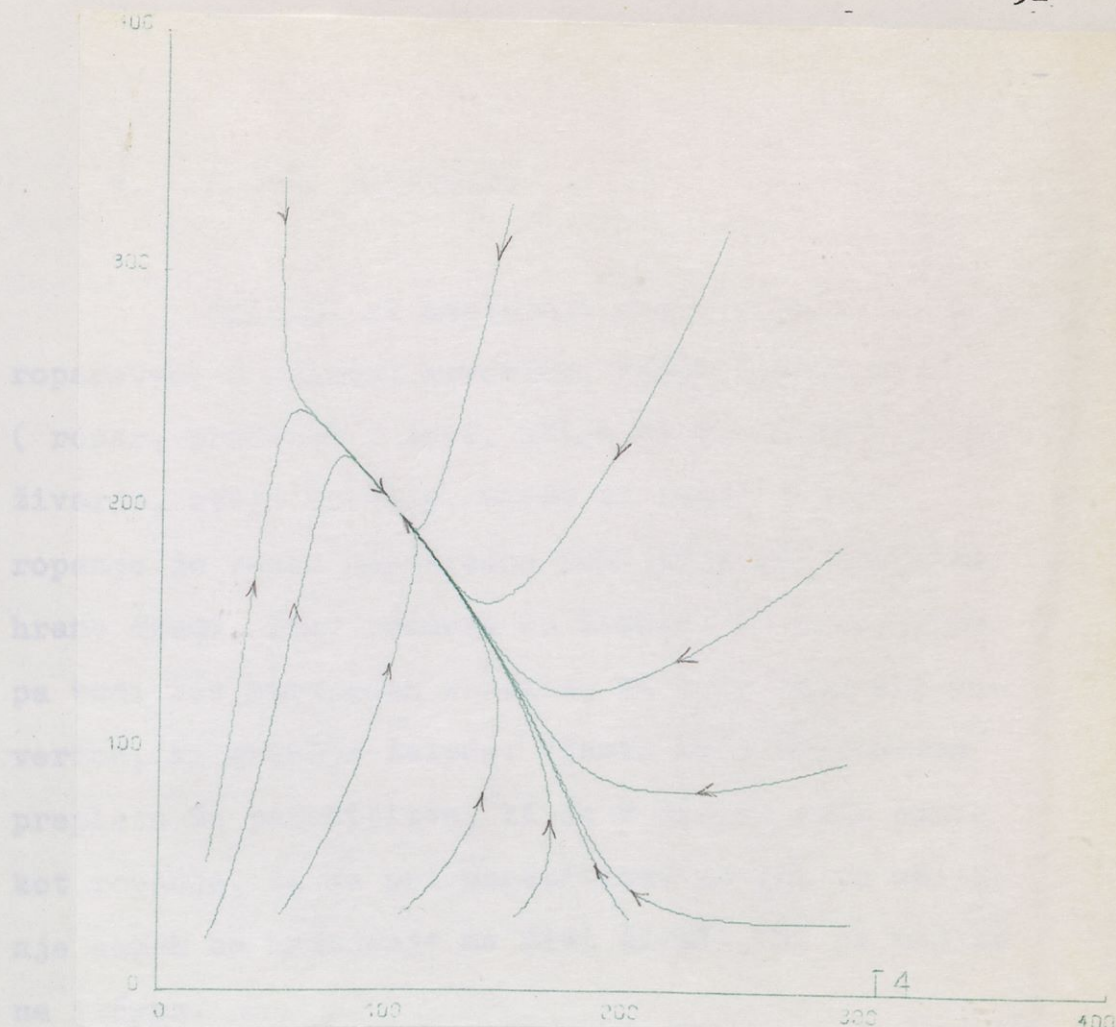
Slika.10: Model T1: $\alpha_1=1$, $\alpha_2=1$.



Slika 11.: Model T2 : $\alpha_1 = 0.5$, $\alpha_2 = 2$



Slika 12.: Model T3 : $\alpha_1 = 1$, $\alpha_2 = 2$



Slika 13.: Model T4 : $\alpha_1 = 0.5$, $\alpha_2 = 1$.

predlagala Lotka in Volterra. Potem bomo poskušali ugotoviti, ali je ta model in jih skušali odpraviti v nekaterih izboljšavah modela ropanja.

Označimo število "žrtev" s N_1 , število "roparjev" pa s N_2 . Pregledajmo, kaj vpliva na spremembo velikosti vrste. Privzamimo še, da ima vrsta žrtev dovolj hrane in prostora, roparji pa naj tudi ne bodo na tleh.

Žrtev se množijo glede na svojo stopnjo rasti λ , umirajo pa poleg tega še nenaravna smrti kot plin. Če torej, kako opisano uplenjeni del populacije žrtev, se modeli lažje od sebe. Najbolj pre-

4. MODELI ROPARSTVA

Oglejmo si naslednji zanimiv odnos v naravi: roparstvo. O ropanju govorimo, kadar kakšna žival (ropar, predator) lovi, ubija in se hrani z drugo živaljo, svojo žrtvijo. Širše bi lahko rekli: ropanje je vsako neposredno pobijanje ene vrste za hrano drugi. Taki primeri so lisice, ki love zajce, pa tudi lov mesojedih rastlin, ki love muhe ali veverica, ki grizlja želode. Včasih se z roparstvom prepleta še parazitizem, ki je v bistvu enak odnos kot ropanje, le da pri parazitizmu ne gre za ubijanje ampak za hranjenje na živi živali, ki pa naj se ne izčrpa.

Najprej bomo izpeljali model, ki sta ga predlagala Lotka in Volterra. Potem bomo poiskali pomanjkljivosti tega modela in jih skušali odpraviti v nekaterih izboljšavah modela ropanja.

Označimo število "žrtev" z N_1 , število "roparjev" pa z N_2 . Poglejmo, kaj vpliva na spremembo velikosti vrste. Privzemimo še, da ima vrsta žrtev dovolj hrane in prostora, roparji pa naj tudi ne bodo na tesnem.

Žrtve se množijo glede na svojo stopnjo rasti α_1 , umirajo pa poleg tega še nenaravne smrti kot plen. Po tem, kako opišemo uplenjeni del populacije žrtev, se modeli ločijo med seboj. Najprepro-

stejši je predlog Lotke in Volterre. Kot pri tekmo-
vanju naj bo uplenjeni del sorazmeren številu srečanj,
koeficient β_1 pa meri uspešnost roparjev prilovu.

Zapišimo prvo enačbo modela

$$\frac{dN_1}{dt} = \alpha_1 N_1 - \beta_1 N_1 N_2$$

Roparji se seveda bohotijo, če je hrane do-
volj, zato vzamemo, da se takrat hitreje množijo.
Stopnja umrljivosti novorojenih se zmanjša, saj ne
trpijo lakote. Rojevanje in njegova uspešnost bosta
opisana z $\beta_2 N_1 N_2$, β_2 je koeficient uspešnosti. Umira-
nje roparjev zaradi bolezni ali oslabeledosti pa vzame-
mo sorazmerno številu roparjev N_2 . Druga enačba se
potem glasi

$$\frac{dN_2}{dt} = \beta_2 N_1 N_2 - \alpha_2 N_2$$

Prepišimo še enkrat ves sistem, pa dobimo
model Lotka-Volterra

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (\alpha_1 - \beta_1 N_2) \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 (\beta_2 N_1 - \alpha_2) \quad (2)$$

Sistem ima dve točki mirovanja : izhodišče (0 , 0),
ki nas ne zanima in točko

$$\left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1} \right)$$

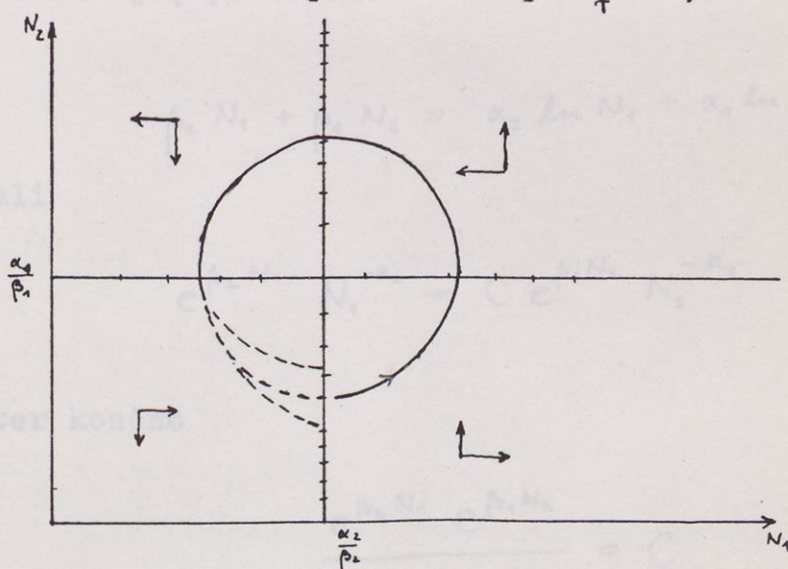
Poglejmo, kako je z grobim potekom rešitve. Spet si pomagajmo z razdelitvijo faznega portreta na območja, na katerih velikost posamezne vrste narašča ali pada. Pogoja sta

$$\dot{N}_1 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_2 \gtrless \frac{\alpha_1}{\beta_1}$$

in

$$\dot{N}_2 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_1 \gtrless \frac{\alpha_2}{\beta_2}$$

Fazni portret razpade tako, kot kaže slika.14.



Slika.14

Vprašanje je še, ali je cikel sklenjen, ali pa se zviija proti točki mirovanja (ali morda odviija). Poglejmo torej, kateri od črtkanih delov rešitve na (sl.14) je pravilen. Na to vprašanje lahko odgovorimo, če poiščemo prvi integral sistema. Storimo to takole. pomnožimo enačbo (1) z β_2 , enačbo (2) pa z β_1 in ju seštejmo. Tako dobimo

$$\beta_2 \dot{N}_1 + \beta_1 \dot{N}_2 = \alpha_1 \beta_2 N_1 - \alpha_2 \beta_1 N_2$$

Izrazimo še desno stran z odvodi. Pomnožimo (1) z $\frac{\alpha_2}{N_1}$,
, (2) pa z $\frac{\alpha_1}{N_2}$. ter ju ponovno seštejmo. Dobili smo
še

$$\alpha_2 \frac{\dot{N}_1}{N_1} + \alpha_1 \frac{\dot{N}_2}{N_2} = \beta_2 \alpha_1 N_1 - \beta_1 \alpha_2 N_2$$

Desni strani zadnjih dveh enačb sta enaki in tako
zapišemo diferencialno enačbo

$$\beta_2 \dot{N}_1 + \beta_1 \dot{N}_2 = \alpha_2 \frac{\dot{N}_1}{N_1} + \alpha_1 \frac{\dot{N}_2}{N_2}$$

Rešimo jo, pa dobimo

$$\beta_2 N_1 + \beta_1 N_2 = \alpha_2 \ln N_1 + \alpha_1 \ln N_2 + \ln C$$

ali

$$e^{\beta_2 N_1} N_1^{-\alpha_2} = C e^{\beta_1 N_2} N_2^{-\alpha_1}$$

ter končno

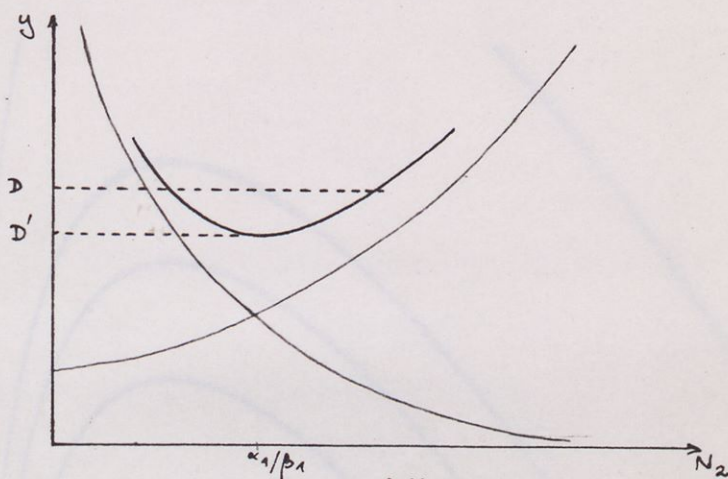
$$\frac{e^{\beta_2 N_1} e^{\beta_1 N_2}}{N_1^{\alpha_2} N_2^{\alpha_1}} = C$$

To pa je ravno iskani prvi integral.

Na vsaki rešitvi se prvi integral ohranja.
Izberimo točko faznega portreta (N_{10}, N_{20}) in opazujmo
rešitev, ki poteka skozi njo. Na vsej rešitvi zavzema
izbrani prvi integral vrednost $C = e^{\beta_1 N_{20}} e^{\beta_2 N_{10}} / N_{10}^{\alpha_2} N_{20}^{\alpha_1}$
Poglejmo, kolikokrat lahko pri izbrani abscisi N_{10}
rešitev seka vertikalo $N_1 = N_{10}$. Presečišča so dolo-
čena s prvim integralom

$$\frac{e^{\beta_1 N_2}}{N_2^{\alpha_1}} = C \frac{N_{10}^{\alpha_2}}{e^{\beta_2 N_{10}}} = D \quad (3)$$

Kakšen je potek funkcije $y = e^{\beta_1 N_2} / N_2^{\alpha_1}$. Opazujmo le prvi kvadrant, saj narava problema zahteva, da je $N_2 > 0$.



Slika. 15. $y = e^{\beta_1 N_2} / N_2^{\alpha_1}$

Kje ima funkcija minimum?

$$\frac{dy}{dN_2} = y \left(\beta_1 - \alpha_1 \frac{1}{N_2} \right)$$

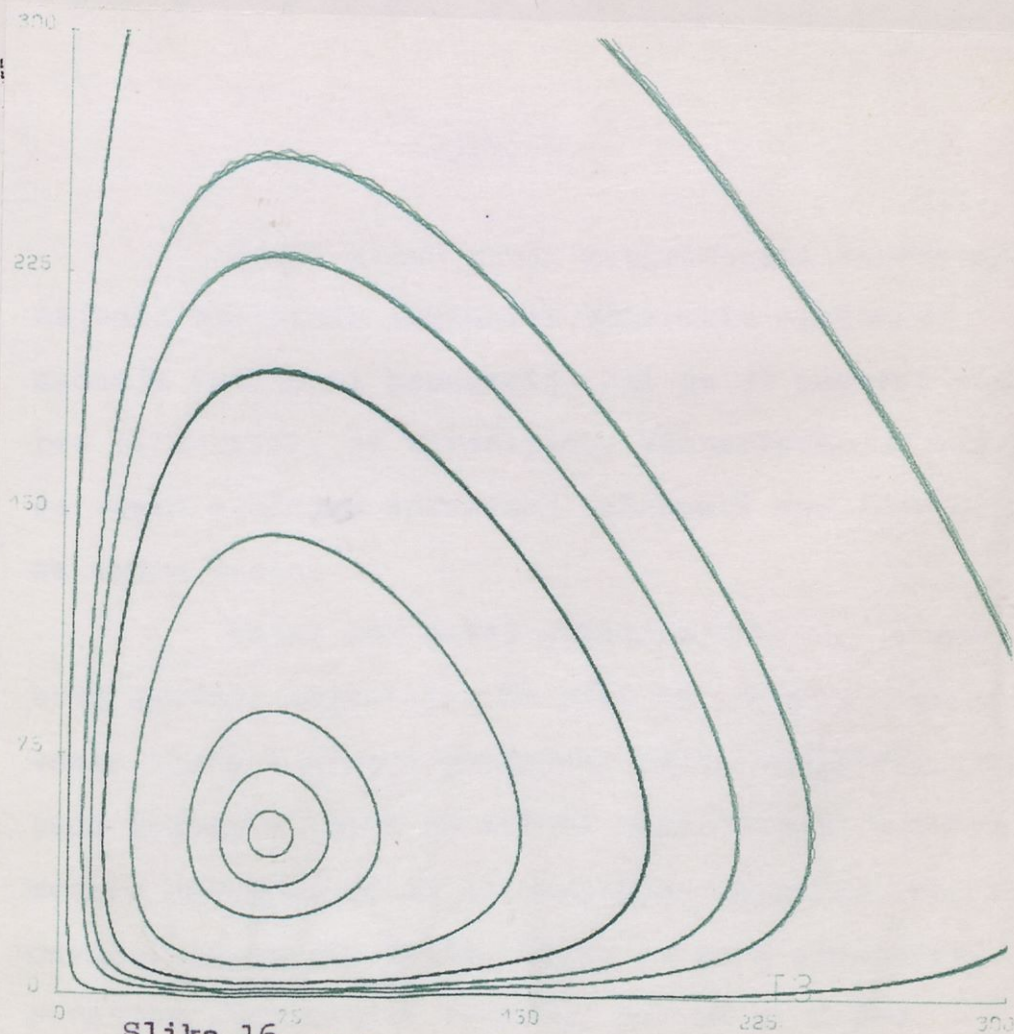
Odvod je enak nič v $N_2 = \frac{\alpha_1}{\beta_1}$.

Enačba (3) ima torej največ dve rešitvi.

Rešitve sistema (1,2) zato ne morejo biti spirale, ampak so sklenjene krivulje. Enačba (3) ima eno samo rešitev samo v točki minimuma, kjer je $\dot{N}_1 = 0$. Taka rešitev se dotika vertikalne $N_1 = N_{10}$. Rešitve so torej cikli, rečemo jim tudi Volterrovi cikli. (Sl.16)

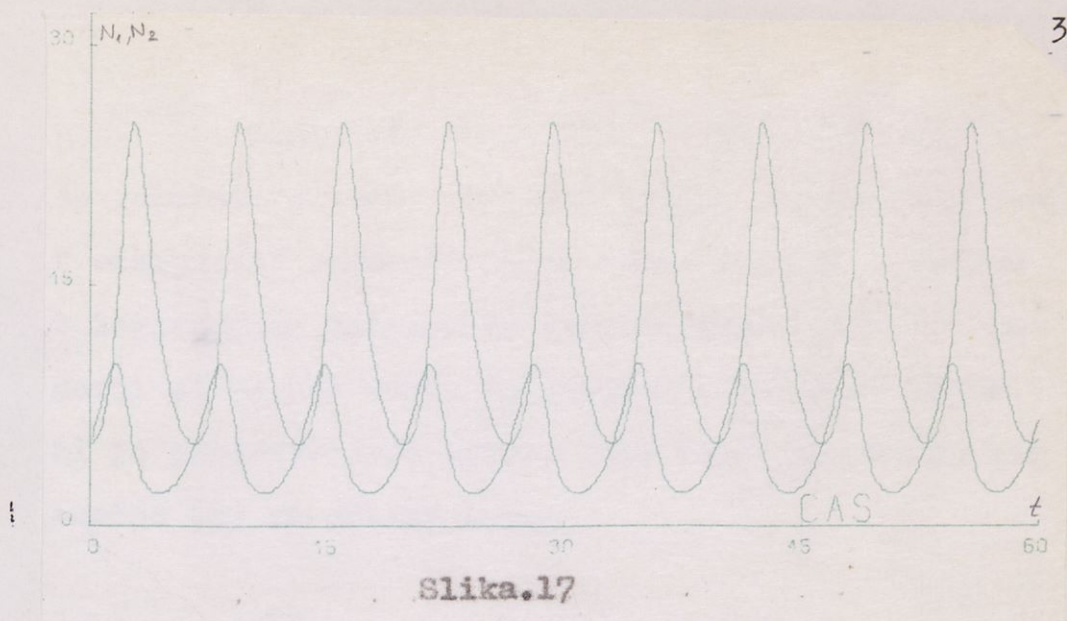
Poglejmo, kakšni so rezultati tega modela. Rešitve opisujejo ciklično spreminjanje populacij roparja in žrtve. V vsakem ciklu sledi roparska populacija rasti populacije žrtev, saj je na razpolago dovolj hrane. Potem se roparji preveč razmnože

in hrane zmanjkuje zaradi prevelikega števila roparjev. Kmalu nato začno roparji umirati (zaradi lakote in gostote) in s tem omogočijo žrtvam, da si opomorejo zaradi zmanjšane nevarnost, da jih kdo upleni. Hrane je vedno več in spet začno roparji svoj vzpon.



Slika.16 Volterrovi cikli. $\alpha_1=1$, $\beta_1=0.02$, $\alpha_2=2$, $\beta_2=.03$

Če privzamemo, da je okolje nespremenljivo, so koeficienti α_1 , α_2 , β_1 , β_2 konstantni. Amplitudi nihanja sta določeni z začetno gostoto populacij in ostajata ves čas enaki. Tako lahko roparska vrsta in njena nesrečna žrtev nihata v nedogled (Sl.17), vendar le v računalniku.



Model kljub svoji preprostosti napove eno najbolj zanimivih lastnosti roparskih sistemov: nihanje velikosti populacij. Ali pa so naravni cikli res Volterrovi, je vprašljivo. Volterrovskemu ciklu se vsaka slučajna sprememba velikosti ene populacije za vedno pozna.

Model ima nekaj pomanjkljivosti, ki jih bomo skušali odpraviti. Že praj smo omenili, da je vsaka vrsta v naravi podvržena nekim omejitvam. Tako tudi roparska vrsta in seveda njena žrtev. V našem modelu smo upoštevali le omejenost roparjev, saj so odvisni od svojih žrtev. Žrtve pa se v odsotnosti roparjev eksponentno namnože, kar pa ni možno.

Za roparje velja še **druga omejitev**. Pri velikem številu žrtev bi morali roparji, v skladu z modelom, pojesti **ogromno** hrane, za kar pa nimajo časa. Količina hrane, ki jo lahko ropar naenkrat poje je namreč navzgor omejena. Druga izboljšava bo odpravila prav to pomanjkljivost : omejili bomo količino hrane, ki jo ropar lahko zaužije.

Izpolnimo zdaj prvo obljubo. Vzemimo, da se roparski sistem razvija v težjih pogojih kot prej. V odsotnosti roparjev bi se žrtve množile v skladu z logističnim zakonom do nosilne kapacitete K . Roparji so na nek način že omejeni s količino hrane, ki jo predstavljajo žrtve. Zato lahko uporabimo kar enačbo (2) in dobimo model

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K - N_1}{K} \right) - \beta_1 N_1 N_2 \quad (4)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \beta_2 N_1 N_2 - \alpha_2 N_2$$

Lahko pa imajo roparji nosilno kapaciteto, ki je odvisna od količin hrane:

$$K_2 = b N_{x1}$$

Tedaj dobimo model

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K - N_1}{K} \right) - \beta_1 N_1 N_2$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{b N_1} \right) \quad (5)$$

Poglejmo, kaj nam povesta ta dva modela. Raziščimo najprej fazni portret sistema (4,2). Velja:

$$\dot{N}_1 \geq 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_2 \leq \frac{K}{\alpha} - \frac{N_1}{\alpha}$$

pri čemer je

$$\alpha = \frac{\beta_1 K}{r_1}$$

Kako se vede $\dot{N}_2$ vemo že od prej (enačba (2)):

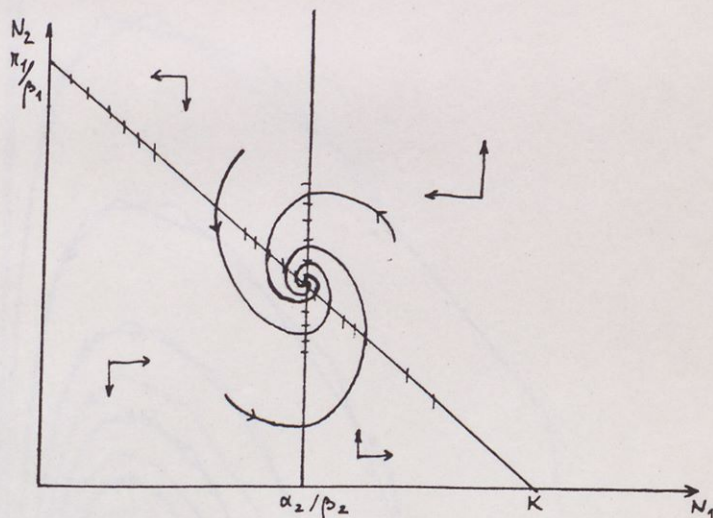
$$\dot{N}_2 \begin{matrix} \geq \\ < \end{matrix} 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_1 \begin{matrix} \geq \\ < \end{matrix} \frac{\alpha_2}{\beta_2}$$

Ločimo dva primera :

L1 Naj bo $K > \frac{\alpha_2}{\beta_2}$. Negibna točka

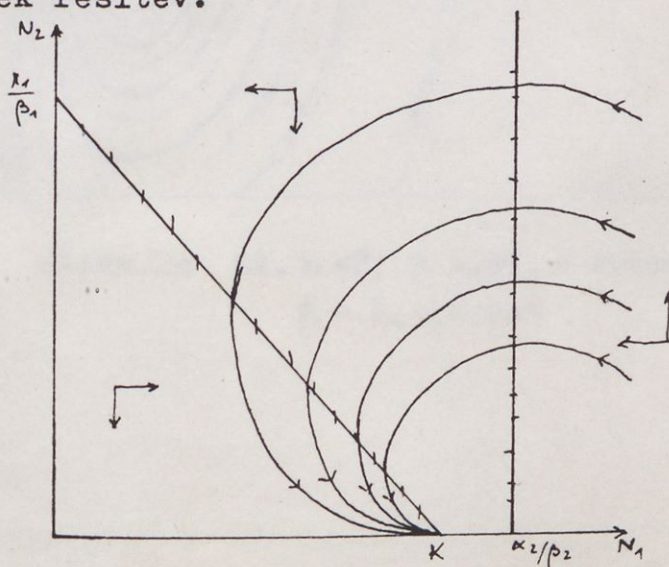
$$\left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \quad \frac{K}{a} - \frac{\alpha_2}{\beta_2 a} \right)$$

je stabilni fokus. Točka $(K, 0)$ je nestabilna točka mirovanja. Poglejmo sliko. (Sl.18).



Slika.18 L1

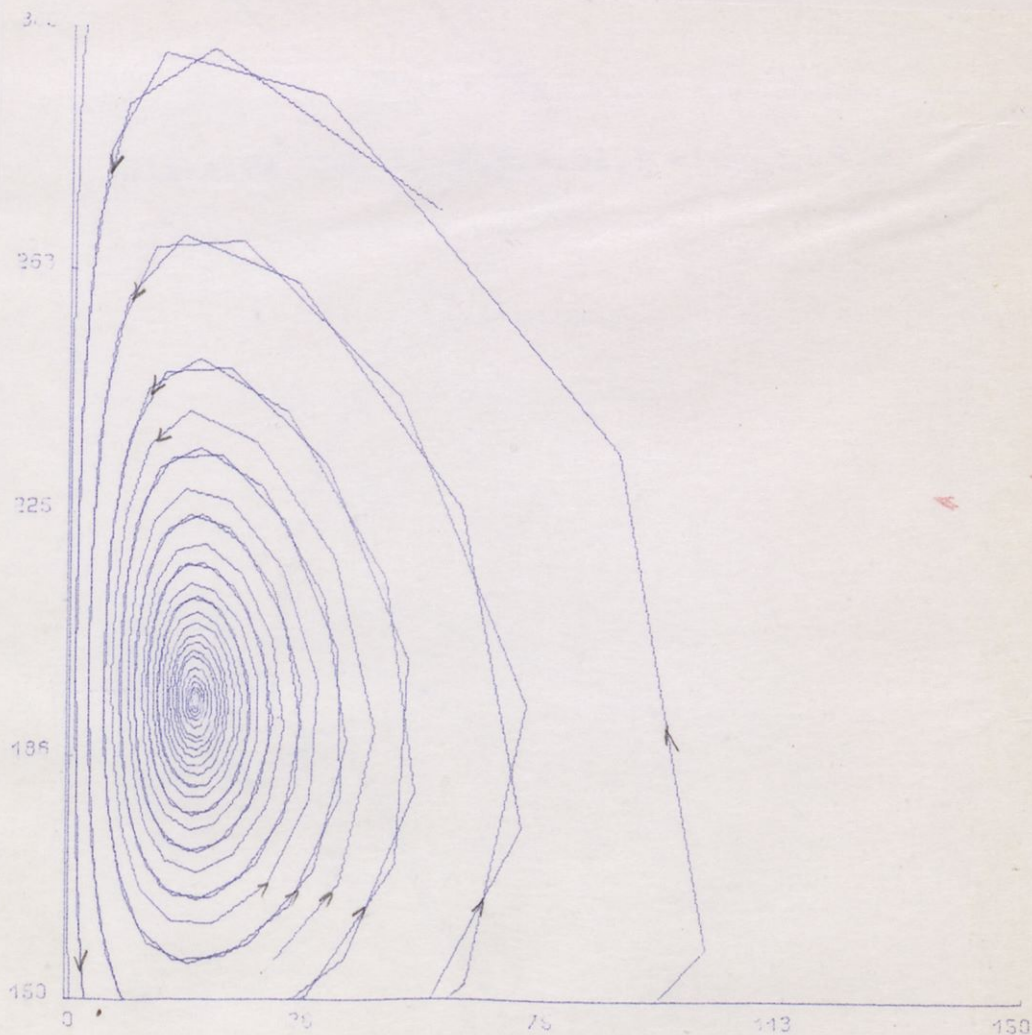
L2 naj bo $K < \frac{\alpha_2}{\beta_2}$. Tedaj je edina stabilna točka sistema točka $(K, 0)$. Na sliki 19 je približen potek rešitev.



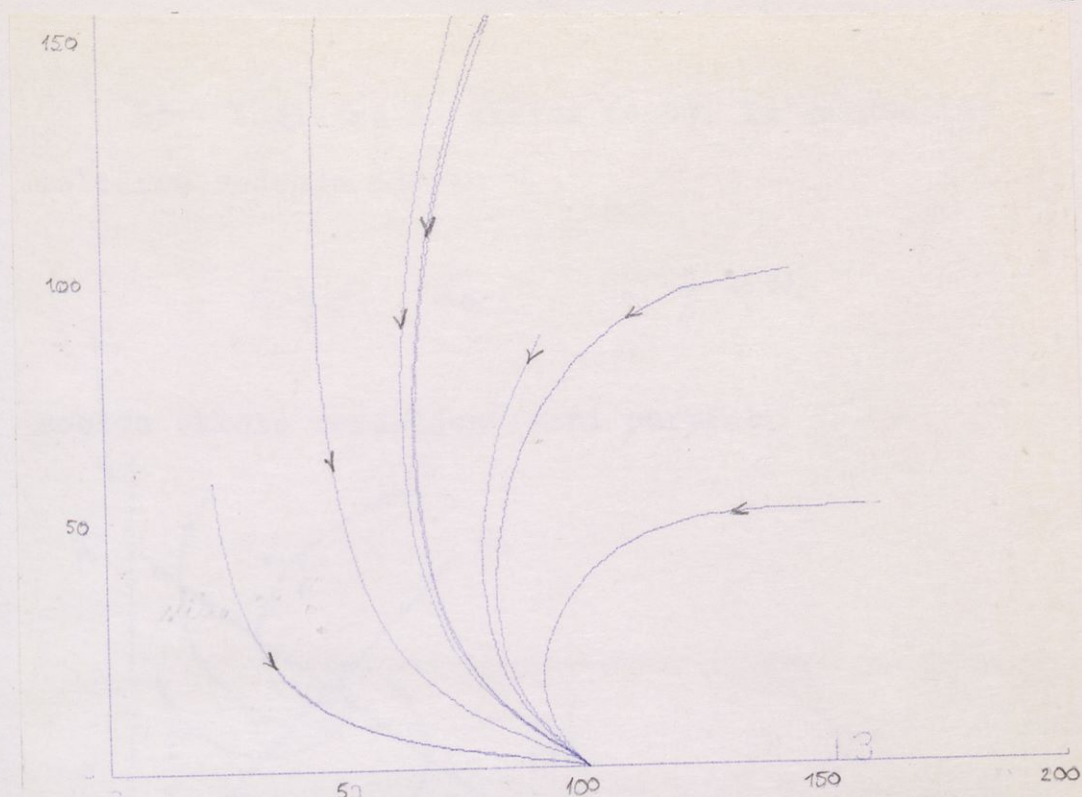
Slika.19 L2

Sistem je v primeru L2 nestabilen, saj roparji izumro. Če je $K < \frac{\alpha_1}{\beta_2}$ pomeni, da imajo roparji prevelik koeficient smrtnosti α_1 in premajhen koeficient uspešnosti lova β_2 . Tak ropar je torej pre-slab, da bi se ob takih količinah hrane obdržal.

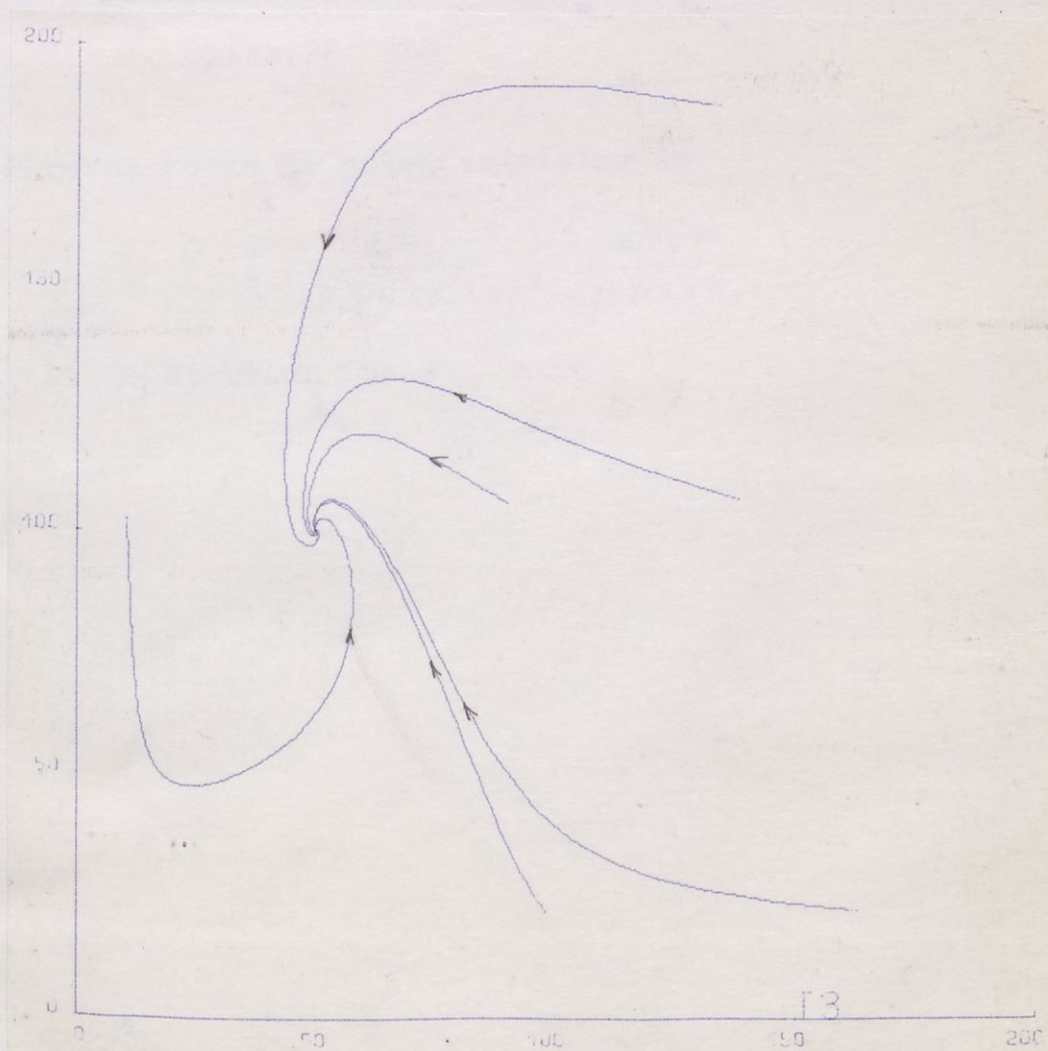
Sliki 20. in 21. kažeta izračunana števil-ska primera.



Slika.20 L1. $\lambda_1=2$, $\beta_1=.01$, $K=1000$,
 $\beta_2=.1$, $\alpha_2=.005$



Slika.21 L2. $\lambda_1=2, \beta_1=.01, K=100, \alpha_2=3, \beta_2=.02$

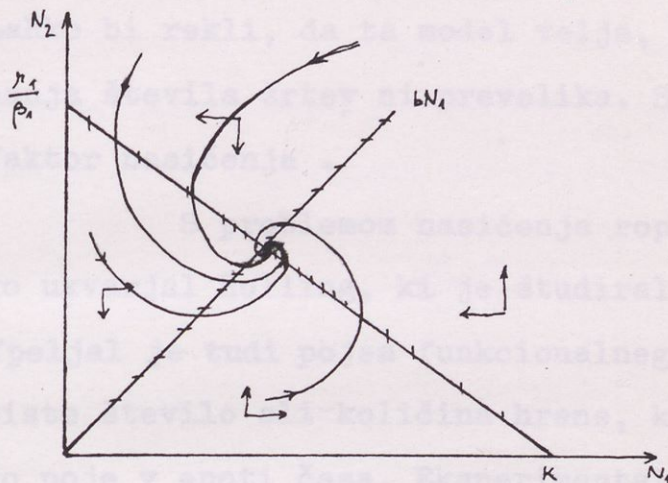


Slika.23 L3. $\lambda_1=2, \beta_1=.01, K=100, \lambda_2=1, b=2.$

L3 Poglejmo še sistem (4,5). Iz enačbe (5) določimo vedenje odvoda $\dot{N}_2$.

$$\dot{N}_2 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_2 \lessgtr b N_1$$

Dobimo takole razdeljen fazni portret:



Slika.22 L3

Mirovna točka je poleg trivialne še

$$\left(\frac{r_1 K}{\beta_1 b K + r_1}, \frac{b r_1 K}{\beta_1 b K + r_1} \right)$$

, ki je stabilni fokus.

Roparji navadno love zaradi lakote. Brž ko si lakoto poteše, ne lvijo več. Zato za vsak obrok nalove le določeno količino hrane, pa če je še toliko v okolici. Temu rečemo nasičenje roparjev. Volterra-Lotka model tega ne upošteva. Količina hrane, ki jo roparji pojedjo, narašča s številom žrtev. Lahko bi rekli, da ta model velja, če amplituda nihanja števila žrtev ni prevelika. Sicer pa vpeljemo faktor nasičenja .

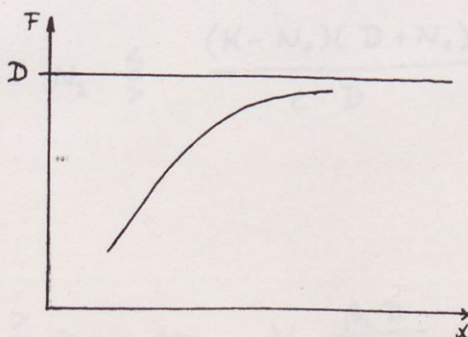
S problemom nasičenja roparjev se je veliko ukvarjal Holling, ki je študiral predvsem insekte. Vpeljal je tudi pojem funkcionalnega odgovora, ki je tisto število ali količina hrane, ki jo en ropar lahko poje v enoti časa. Eksperimentalno je ugotovil, da je funkcionalni odgovor najbolje opisan z

$$F(x) = \frac{Dx}{D+x}$$

če je x število žrtev. Oblika krivulje je odvisna od parametra D , ki je največja količina hrane, ki jo lahko ropar zaužije. Očitno je

$$\lim_{x \rightarrow \infty} F(x) = D$$

Osnovni potek funkcije $F(x)$ je približno takle



Slika.24 $F(x)$

Faktor nasičanja bomo imenovali funkcijo

$$C = \frac{D}{D+x}$$

Funkcionalni odgovor je potem $F = C \cdot x$.

Zgradimo nov model. Žrtve naj imajo **nosil-**no kapaciteto K , roparji pa naj se nasitijo z določeno količino hrane (največ D) in naj lovijo s koeficientom uspešnosti lova β_2 . Tako dobimo

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) - \beta_1 N_1 N_2 \cdot C \quad (6)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \beta_2 N_1 N_2 \cdot C - \alpha_2 N_2 \quad (7)$$

$$C = \frac{D}{D+N_1}$$

Kaj nam prinese ta komplikacija?

Spet preglejmo odvode:

$$\dot{N}_1 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad K - N_1 - e N_2 \frac{D}{D+N_1} \gtrless 0$$

če je

$$e = \frac{\beta_1 K}{r_1}$$

torej, kadar je

$$N_2 \begin{matrix} < \\ = \\ > \end{matrix} \frac{(K - N_1)(D + N_1)}{e \cdot D}$$

In

$$\dot{N}_2 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_1 \frac{\beta_2 D}{D+N_1} - \alpha_2 \gtrless 0$$

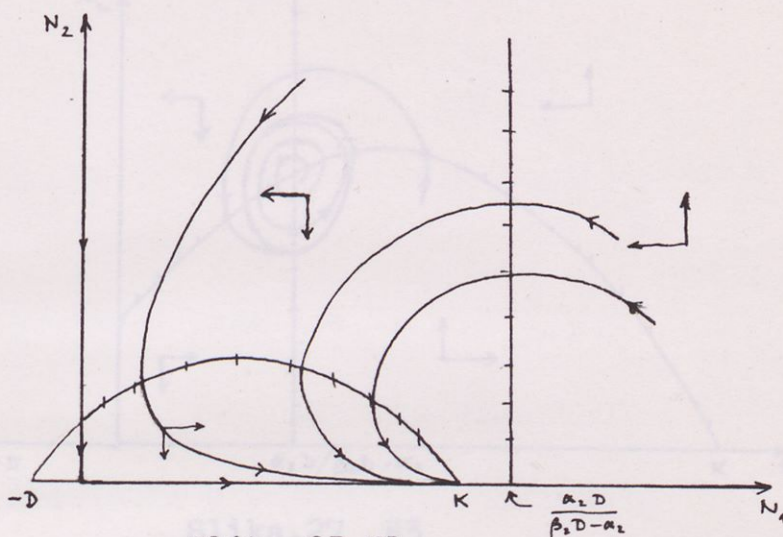
ali

$$N_1 \begin{matrix} > \\ < \end{matrix} \frac{\alpha_2 D}{\beta_2 D - \alpha_2}$$

H1 Naj bo najprej

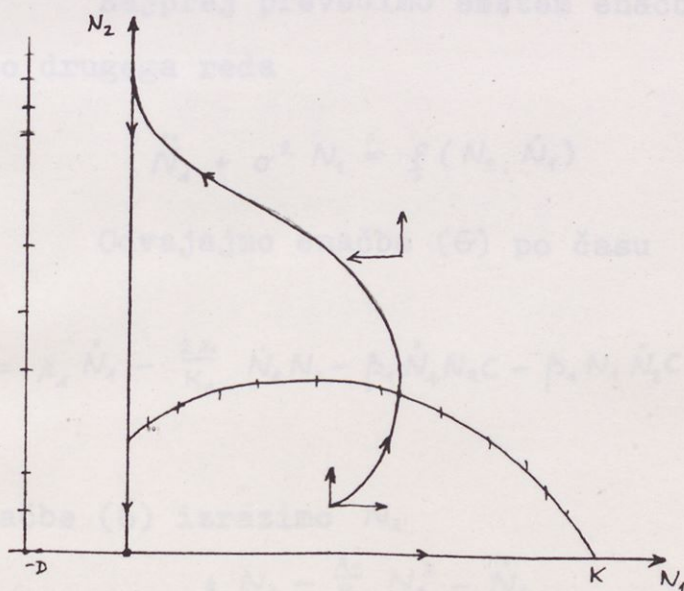
$$K < \frac{\alpha_2 D}{\beta_2 D - \alpha_2}$$

Tedaj je stabilna točka mirovanja točka $(K, 0)$
potek trajektorij pa kaže spodnja slika:



Slika.25 H1

H2 Če bi bil $\alpha_2 > \beta_2 D$ bi dobili nerealisti-
čen primer, primer nestabilnega sistema. N_2 namreč
v celem prvem kvadrantu narašča, in zato slej ko prej
zmanjka hrane in nato izumro še roparji. (sl.26)



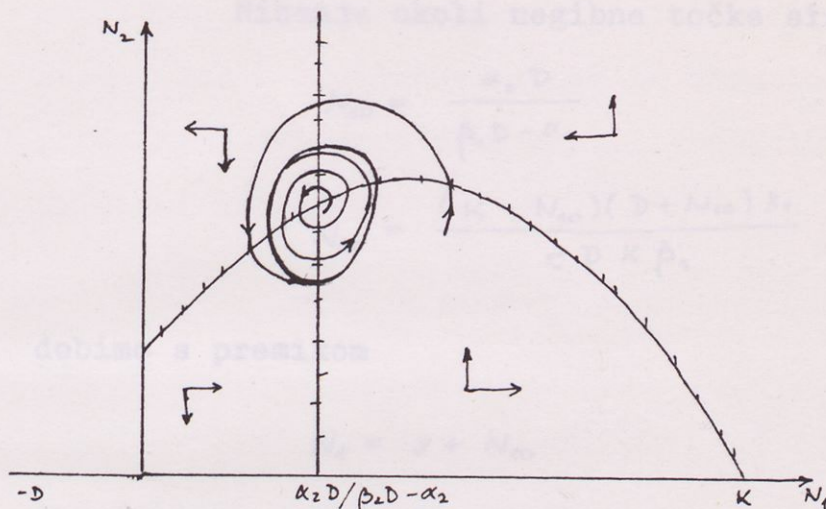
Slika. 26 H2

Oglejmo si še tretji primer.

H3 Naj bo

$$K > \frac{\alpha_2 D}{D\beta_2 - \alpha_2}$$

Fazni portret bi bil približno takle (Sl.27)



Slika.27 H3

Oglejmo si ta primer podrobneje. Radi bi ugotovili, ali v tem modelu nastopajo limitni cikli. Amplitudo in frekvenco nihanja v limitnem ciklu bomo poiskusili oceniti z metodo harmonične linearizacije.

Najprej prevedimo sistem enačb (6,7) v enačbo drugega reda

$$\ddot{N}_1 + \sigma^2 N_1 = f(N_1, \dot{N}_1)$$

Odvajajmo enačbo (6) po času

$$\ddot{N}_1 = \lambda_1 \dot{N}_1 - \frac{2\lambda_1}{K_1} \dot{N}_1 N_1 - \beta_1 \dot{N}_1 N_2 C - \beta_1 N_1 \dot{N}_2 C - \beta_1 N_1 N_2 \dot{C} \quad (9)$$

Iz enačbe (6) izrazimo N_2

$$N_2 = \frac{\lambda_1 N_1 - \frac{\lambda_1}{K_1} N_1^2 - \dot{N}_1}{\beta_1 N_1 C}$$

in vstavimo $\dot{N}_1$ iz (7) in N_2 v enačbo (9). Tudi v (7) upoštevajmo, kaj je N_2 , pa dobimo enačbo za nihanje okoli izhodišča.

$$\ddot{x} + \sigma^2 x = \frac{\dot{x}}{x} - a x \dot{x} + d \dot{x} - e x^2 + f - \frac{fD + g\dot{x}}{D+x} \quad (10)$$

Nihanje okoli negibne točke sistema (6,7)

$$N_{10} = \frac{\alpha_2 D}{\beta_2 D - \alpha_2}$$

$$N_{20} = \frac{(K - N_{10})(D + N_{10})K_1}{D K \beta_1}$$

dobimo s premikom

$$N_1 = x + N_{10}$$

Konstante v enačbi (10) so takele:

$$a = \frac{K_1}{K_1}$$

$$d = \beta_2 D - \alpha_2$$

$$e = a \cdot d$$

$$g = \beta_2 D^2 + 1$$

$$l = a \cdot g$$

$$\sigma^2 = e + l = a(d + g)$$

$$f = l(D + K_1)$$

Če bi bila desna stran enaka 0, bi v sistēmu potekalo nihanje

$$x = A \sin \omega t$$

Vendar nelinearni del na desni vpliva na amplitudo A in frekvenco nihanja. Razvijmo desno stran (10) v Fourierovo vrsto in ohranimo le prva člena razvoja. Tako bomo dobili linearni približek za desni nelinearni del $y = f(x, \dot{x})$

$$y_1 = g x + \frac{g'}{\omega} \dot{x}$$

saj je

$$\dot{x} = A \omega \cos \omega t$$

Koeficienta v razvoju bosta

$$g = \frac{B}{A}, \quad g' = \frac{C}{A}$$

če sta

$$B = \frac{1}{\pi} \int_{-\pi}^{\pi} f(A \sin v, A \omega \cos v) \sin v \, dv$$

$$C = \frac{1}{\pi} \int_{-\pi}^{\pi} f(A \sin v, A \omega \cos v) \cos v \, dv$$

Izračunajmo integrala B in C . Zaradi periodičnosti produktov $\sin v$ in $\cos v$ ostane za B le

$$\frac{1}{\pi} \int_{-\pi}^{\pi} A \omega^2 \cos^2 v \, dv = A \omega^2$$

in še integral zadnjega dela

$$g(x, \dot{x}) = \frac{fD + g\dot{x}}{D + x}$$

$$I = - \frac{1}{\pi} \int_{-\pi}^{\pi} \frac{fD + gA\omega \cos v}{D + A \sin v} \sin v \, dv$$

Preuredimo integrand v I:

$$\frac{fD + gA\omega \cos v}{D + A \sin v} \sin v = \frac{fD + gA\omega \cos v}{A(D/A + \sin v)} \sin v$$

Ker je

$$\frac{\sin v}{\sin v + D/A} = 1 - \frac{D/A}{D/A + \sin v}$$

dobimo

$$f \frac{D}{A} + g\omega \cos v - \frac{fD^2}{A^2(D/A + \sin v)} - \frac{Dg\omega \cos v}{A(D/A + \sin v)} \quad (11)$$

Predpostavljamo, da bo amplituda nihanja večja od največje količine hrane, ki jo lahko poje en ropar, torej $A > D$. Potem ostane le integral prvega sumanda (11) in je

$$I = -2fD/A$$

zato pa

$$B = A\omega^2 - 2fD/A$$

Izračunajmo še C. Dobimo

$$C = Ad\omega - J$$

če je

$$J = \frac{gA\omega}{\pi} \int_{-\pi}^{\pi} \frac{\cos^2 v}{D + A \sin v} \, dv$$

Za $A > D$ dobimo

$$J = \frac{2g\omega D}{A}$$

Tako dobimo

$$C = A d\omega - \frac{2g\omega D}{A}$$

in

$$g = \omega^2 - \frac{2fD}{A^2}, \quad g' = d\omega - \frac{2g\omega}{A^2} D$$

Predpostavljamo, da ima enačba (10) harmonično rešitev. Zato ima tudi kompleksno :

$$x = e^{i\omega t}, \quad \dot{x} = i\omega e^{i\omega t}$$

Vstavimo to rešitev v enačbo

$$\ddot{x} + \sigma^2 x = g x + \frac{g'}{\omega} \dot{x}$$

pa dobimo

$$-\omega^2 + \sigma^2 - (g + i g') = 0$$

Enačba razpade na dve

$$g' = 0$$

in

$$\sigma^2 - \omega^2 - g = 0$$

Iz prve dobimo približno za amplitudo

$$A = \sqrt{\frac{2gD}{d}}$$

in nato iz druge popravljen kotno hitrost

$$\omega^2 = \frac{\sigma^2 + 2fD/A^2}{2} = \frac{\sigma^2 + fd/g}{2}$$

Oglejmo si primer: Naj bodo parametri modela takile:

$$h_1 = 0.1$$

$$\alpha_1 = 0.1$$

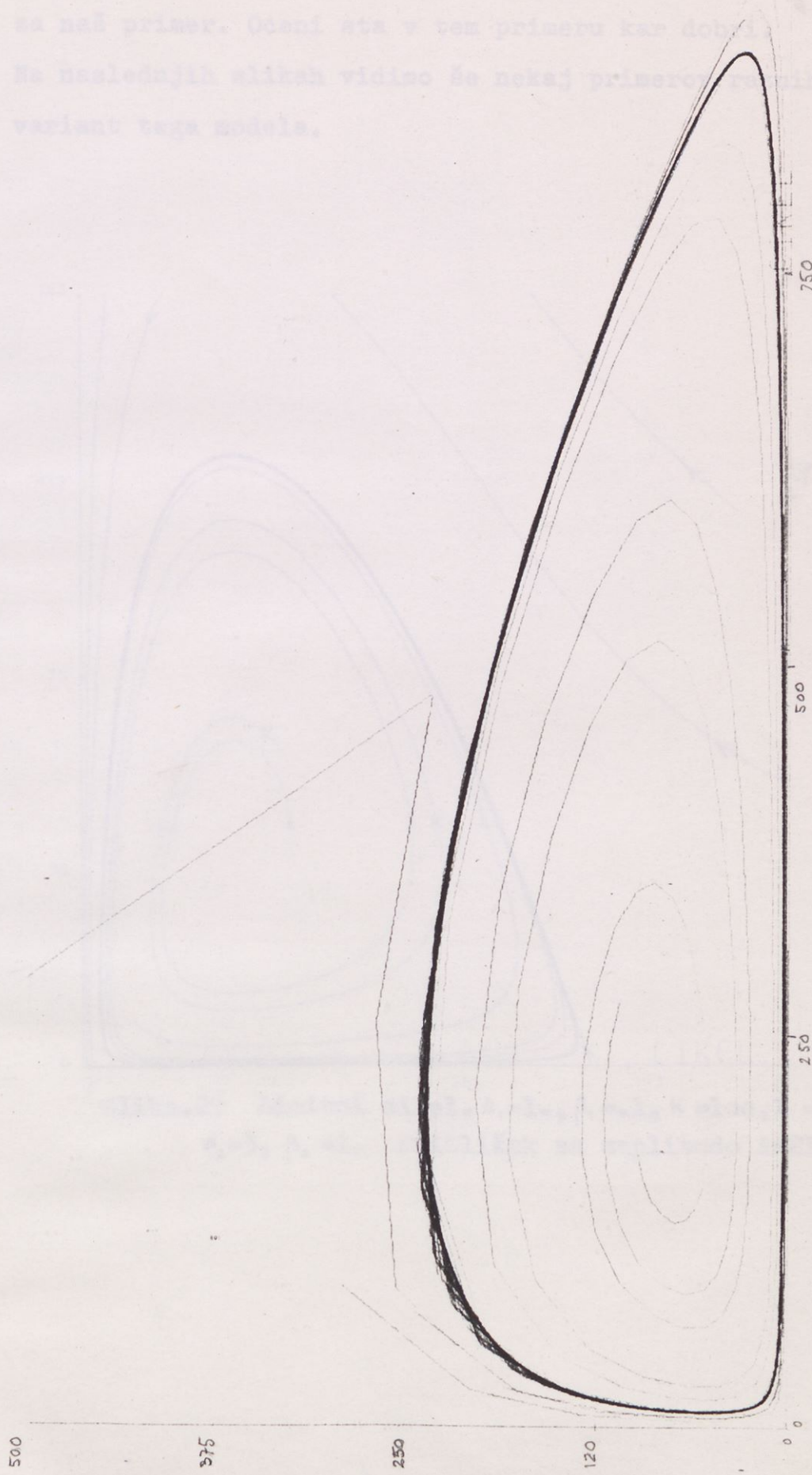
$$K = 1000$$

$$D = 200$$

$$\beta_1 = 0.002$$

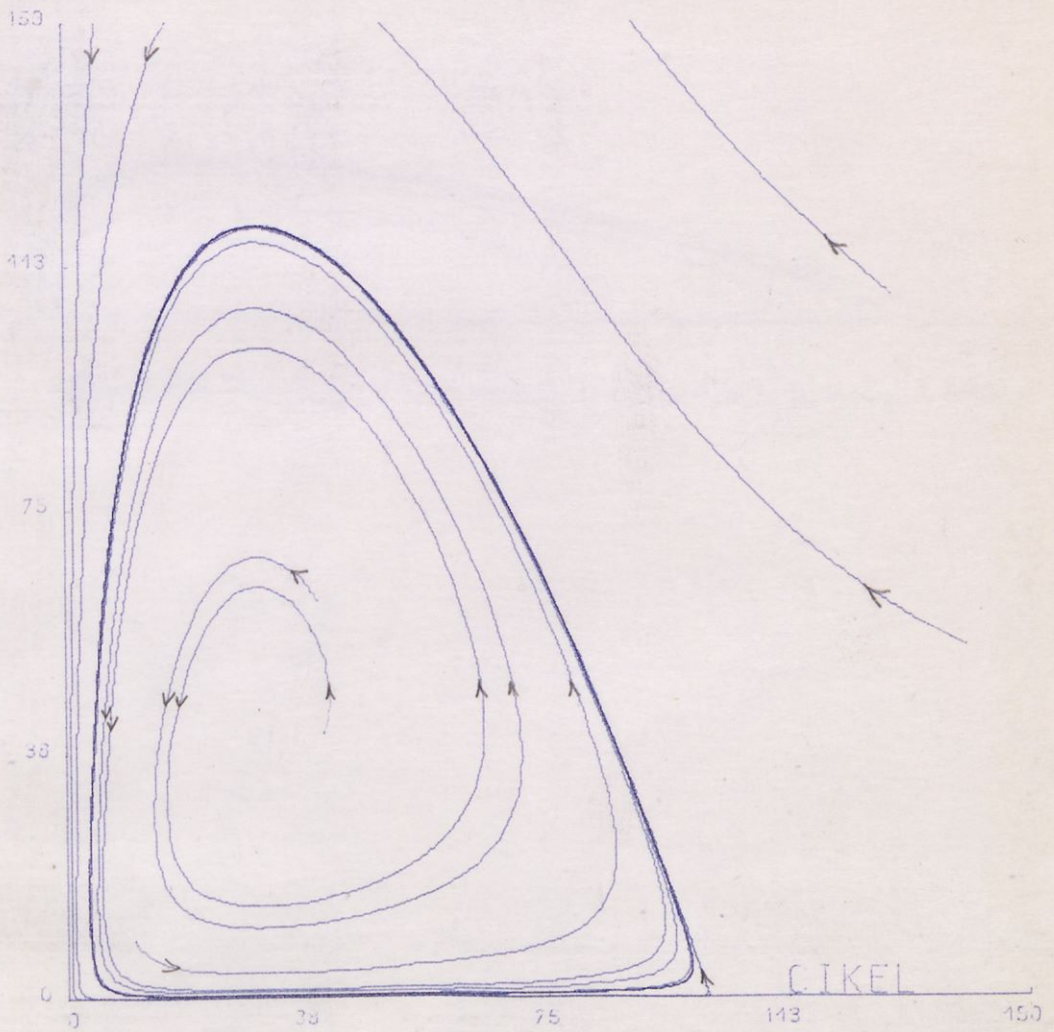
$$\beta_2 = 0.001$$

približka sta $A = 405$, $\omega = 0.09$ ($\sigma = 0.064$),

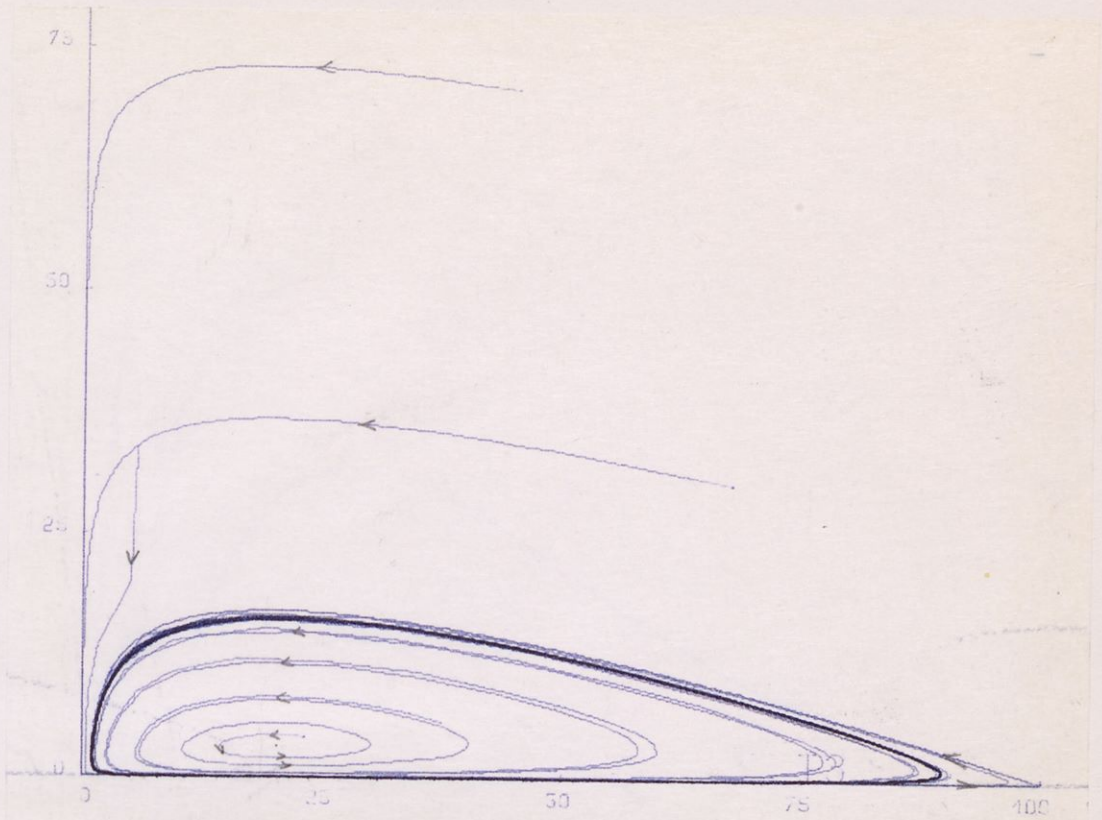


Slika.28. Limitni cikel za primer s strani 51 (H3)

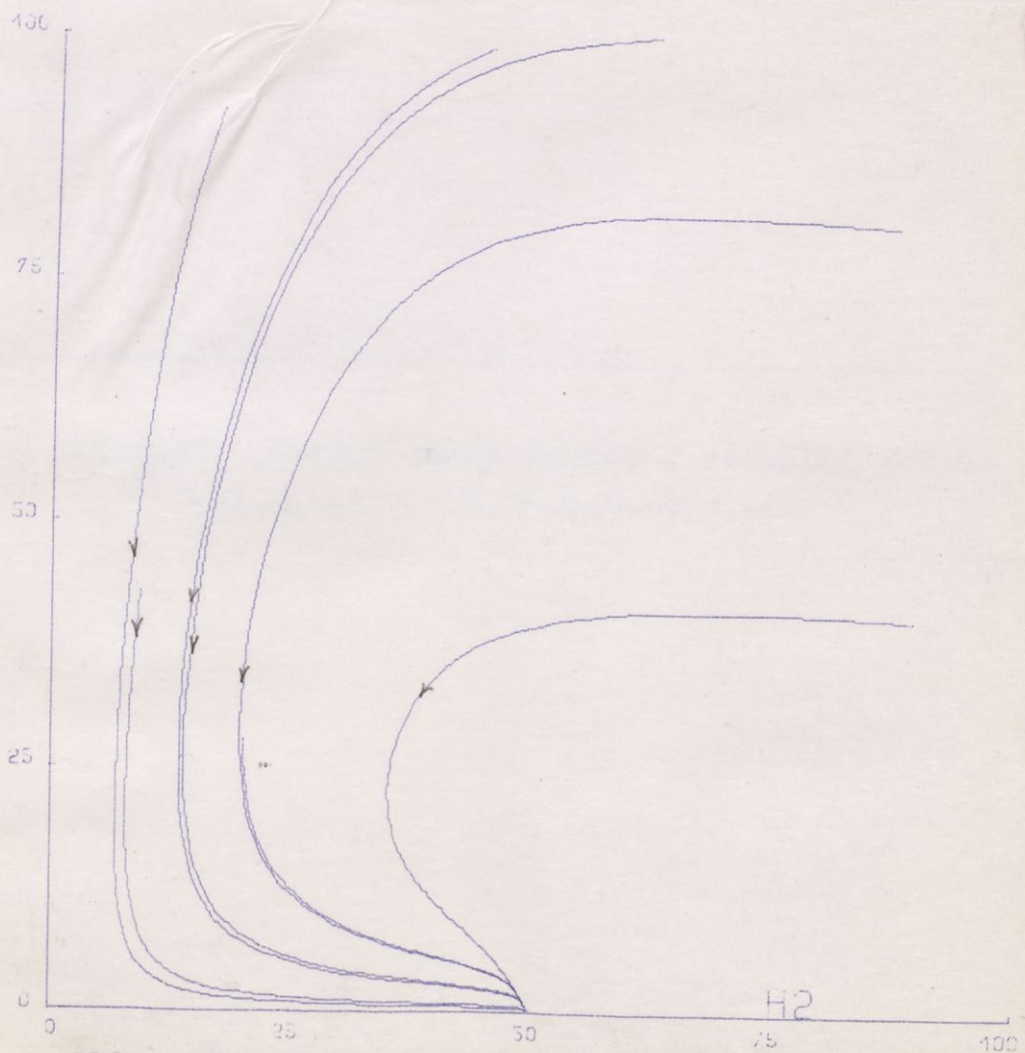
Na sliki 28. vidimo izračunani limitni cikel za naš primer. Ocení sta v tem primeru kar dobri. Na naslednjih slikah vidimo še nekaj primerov raznih variant tega modela.



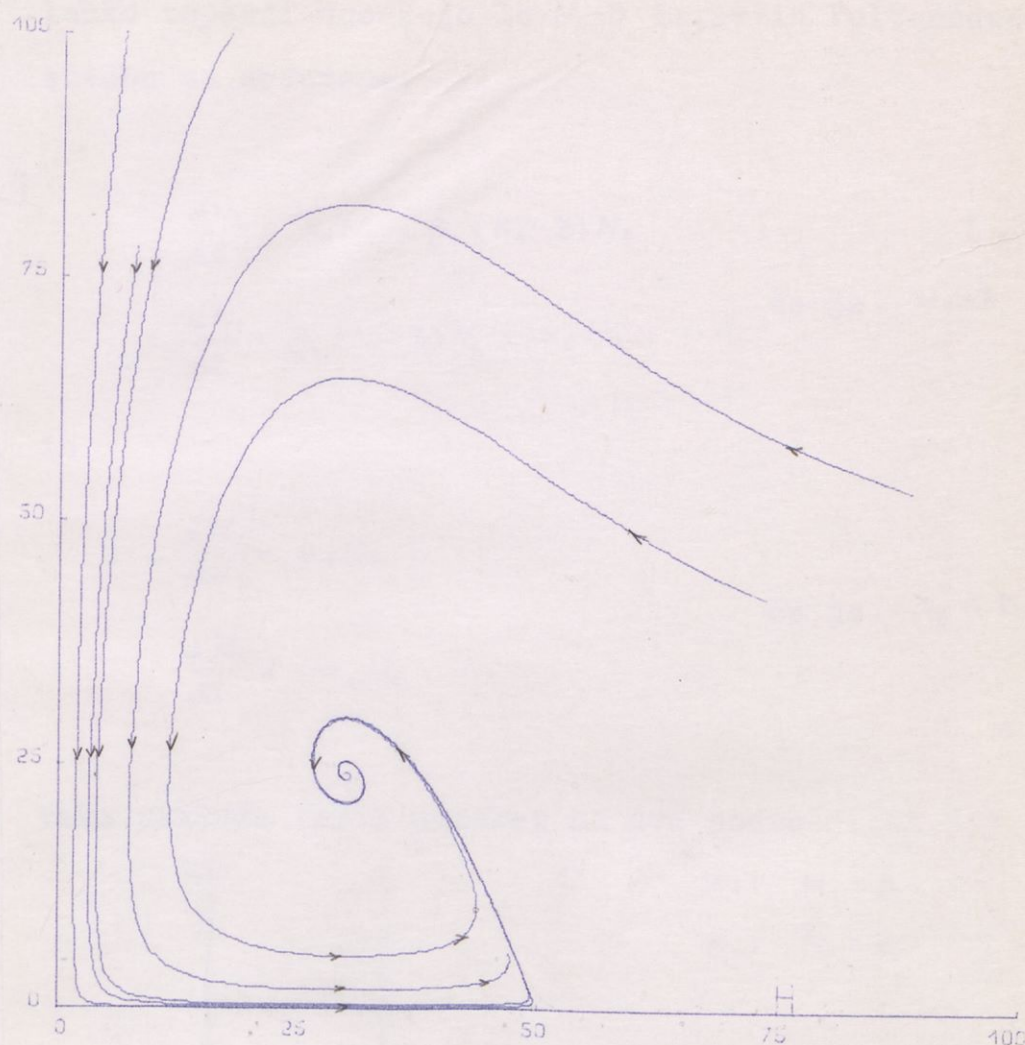
Slika.29 Limitni cikel. $\alpha_1=1.$, $\beta_1=.1$, $K=100$, $D=6$,
 $\alpha_2=5$, $\beta_2=1$. Približek za amplitudo $A=21$.



Slika.30 $r_1=2, \beta_1=1, K=100, D=20, \alpha_2=5, \beta_2=.5, A=40.$



Slika.31 Model H1. $r_1=1, \beta_1=.1, K=50, D=5.4, \alpha_2=5, \beta_2=1$



Slika.32 Limitni cikel preide v stabilni fokus.

$$k_1=1, \beta_1=.1, K=50, D=6, \alpha_2=5, \beta_2=1.$$

$$\dot{N}_1 \gtrless 0 \iff \alpha_1 N_1 - \beta_1 (N_1 - B) N_2 \gtrless 0$$

ali

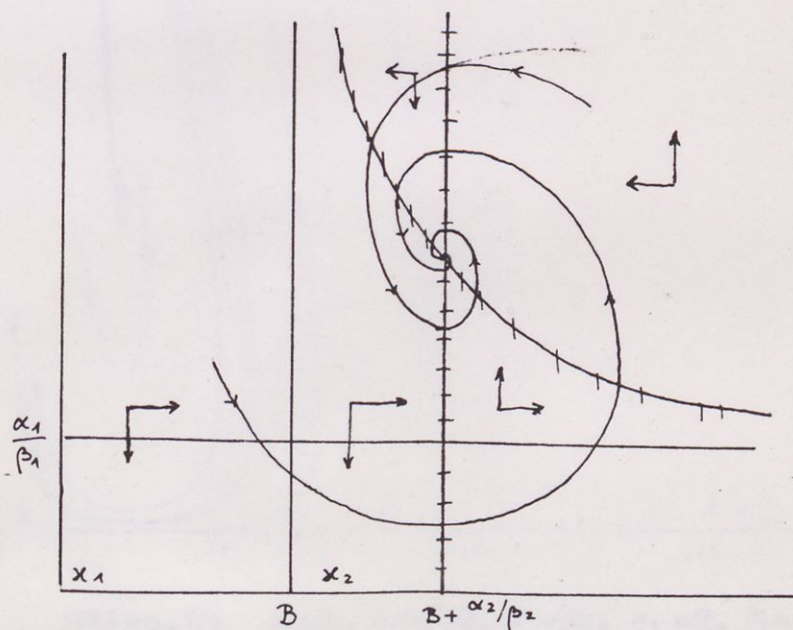
$$N_2 \gtrless \frac{\alpha_1 N_1}{\beta_1 (N_1 - B)} = \frac{\alpha_1}{\beta_1} + \frac{\alpha_1 B}{\beta_1 (N_1 - B)}$$

in

$$\dot{N}_2 \gtrless 0 \iff N_1 \gtrless B + \frac{\alpha_2}{\beta_2}$$

dobimo stabilen fokus v točki

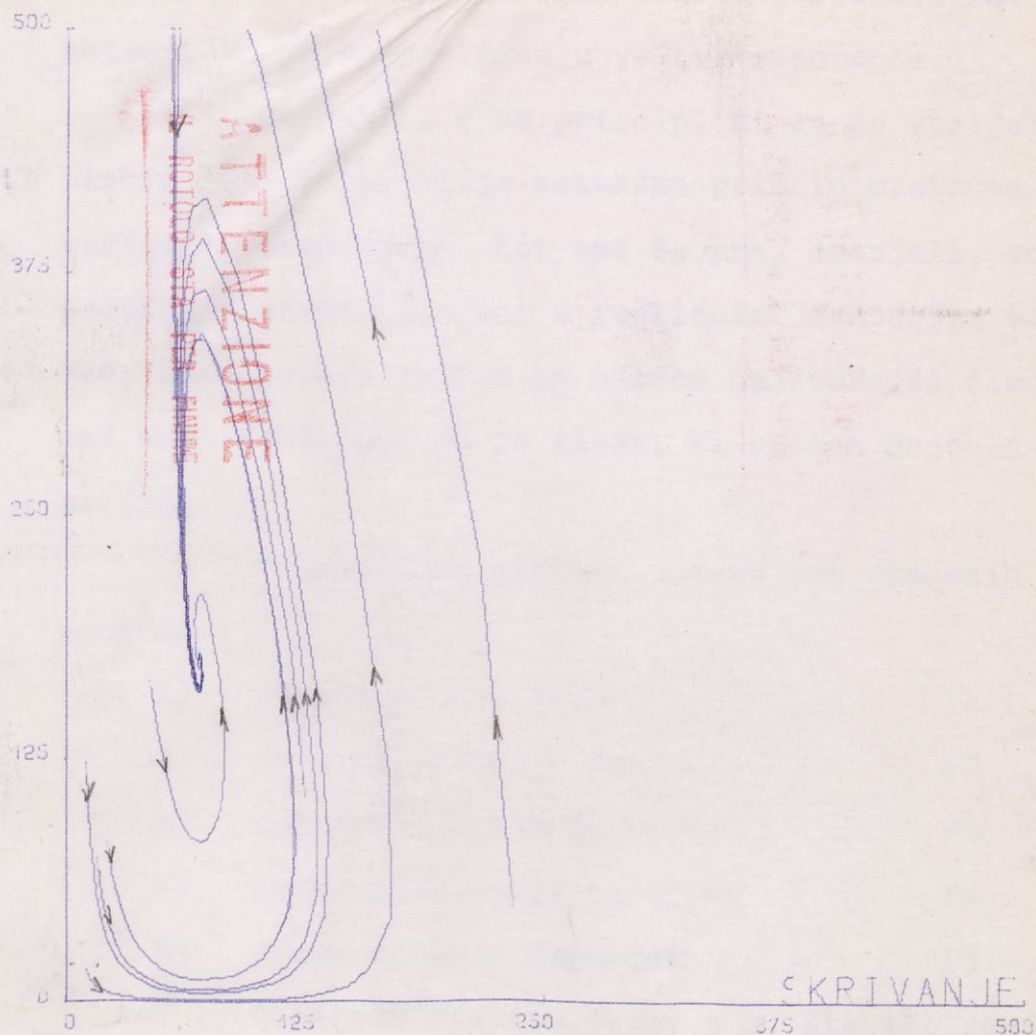
$$\left(B + \frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1} + \frac{\alpha_1 \beta_2}{\alpha_2 \beta_1} B \right)$$



Slika.34

Podrobnejši potek vidimo na sliki 35.

Za sledo od roparjev si ogledajmo še eno po-
 splošitev modela Lotka-Voltarra. Upoštevati bomo ome-
 jeno rast žrtev v odsotnosti roparjev in omejen nra-



Slika. 35 $\alpha_1 = 1, \beta_1 = .02, B = 50, \alpha_2 = 2, \beta_2 = .1$

$$\dot{x} = a_1 P_1 - a_2 P_2 - a_3 P_3$$

$$\dot{y} = b_1 P_1 - b_2 P_2$$

Poglejmo, kakšni so posamezni procesi.

- 1) Žrtvi se razmnožujejo (v odsotnosti roparja) z neko omejitvijo. Vse omejitve združimo v posilno kapaciteto žrtev B . Tako je lahko v okolju, ki ga opazujemo le P žrtev, če je

$$P_1 = \min\{x, B\}$$

Za slovo od roparjev si ogledjmo še eno posplošitev modela Lotka-Volterra. Upoštevali bomo omejeno rast žrtev v odsotnosti roparjev in omejen apetit roparjev. Vendar se bomo tokrat poslužili nove metode, ki je v modeliranju večkrat uporabna.

Uporabili bomo princip, ki ga je vpeljal Liebig leta 1855. To je nekakšen princip minimuma-princip ozkega grla. Kot smo že prej omenjali, so procesi v naravi omejeni z različnimi faktorji. O tem, kako proces poteka pa odloča najšibkejši člen med temi faktorji, to je tisti, ki proces najbolj omejuje.

V roparskem sistemu poteka pet osnovnih procesov:

- | | | |
|----|---------------------------|---------|
| 1) | razmnoževanje žrtev | P_1 |
| 2) | naravno umiranje žrtev | P_2 |
| 3) | roparsko pobijanje žrtev | P_3 |
| 4) | naravno umiranje roparjev | P_4 |
| 5) | razmnoževanje roparjev | P_3 . |

Označimo število žrtev z x , število roparjev pa z y . Enačbe modela se potem glase

$$\dot{x} = a_1 P_1 - a_2 P_2 - a_3 P_3$$

$$\dot{y} = b_3 P_3 - b_4 P_4$$

Poglejmo, kakšni so posamezni procesi.

1) Žrtve se razmnožujejo (v odsotnosti roparja) z neko omejitvijo. Vse omejitve združimo v nosilno kapaciteto žrtev E . Tako je lahko v okolju, ki ga opazujemo le P_1 žrtev, če je

$$P_1 = \min \{ x, E \}$$

Logistično krivuljo omejene rasti smo nadomestili z odsekoma linearno funkcijo P_1 .

2) Naravno umiranje žrtev naj bo sorazmerno velikosti populacije, to je kar $P_2 = x$.

3) Proces P_3 raje opišimo z razmnoževanjem roparja. Roparji se lahko množijo v razmerju z velikostjo populacije (y), ali pa so omejeni s količino hrane, to je žrtev (λxy , enako kot pri Volterri) Vse druge omejitve združimo v konstanto F . Tako dobimo

$$P_3 = \min \{ y, \lambda xy, F \}$$

4) Naravno umiranje roparjev naj bo odvisno le od velikosti roparske vrste. Torej bo $P_4 = y$

Prepišimo še enkrat ves model, pa dobimo

$$\dot{x} = a_1 P_1 - a_2 P_2 - a_3 P_3$$

$$\dot{y} = b_3 P_3 - b_4 P_4$$

$$P_1 = \min \{ x, E \}$$

$$P_2 = x$$

$$P_3 = \min \{ y, \lambda xy, F \}$$

$$P_4 = y$$

$$a_1, a_2, a_3, b_3, b_4 > 0 \quad ; \quad E, F > 0 \quad ; \quad \lambda > 0$$

Lastnosti modela so močno odvisne od parametrov. Fazni portret razpade na šest območij, ki jih bomo označevali s x_i , $i = 1 \dots 6$. Tako dobimo teledne sisteme diferencialnih enačb:

$$x_1: \quad P_1 = x \quad P_3 = y \quad \dot{x} = (a_1 - a_2)x - a_3 y$$

$$\dot{y} = (b_3 - b_4)y$$

$$x_2: \quad P_1 = x \quad P_3 = \lambda xy \quad \dot{x} = (a_1 - a_2)x - a_3 \lambda xy$$

$$\dot{y} = b_3 \lambda xy - b_4 y$$

$$x_3: \quad P_1 = x \quad P_3 = F \quad \dot{x} = (a_1 - a_2)x - a_3 F$$

$$\dot{y} = b_3 F - b_4 y$$

$$x_4: \quad P_1 = E \quad P_3 = y \quad \dot{x} = a_1 E - a_2 x - a_3 y$$

$$\dot{y} = b_3 y - b_4 y$$

$$x_5: \quad P_1 = E \quad P_3 = \lambda xy \quad \dot{x} = a_1 E - a_2 y - a_3 \lambda xy$$

$$\dot{y} = b_3 \lambda xy - b_4 y$$

$$x_6: \quad P_1 = E \quad P_3 = F \quad \dot{x} = a_1 E - a_2 x - a_3 F$$

$$\dot{y} = b_3 F - b_4 y$$

O tem, v katero območje spada točka (x, y) nam pomagajo soditi štirje logični predikati :

$$A_1 \equiv (x < E)$$

$$A_2 \equiv (y < F)$$

$$A_3 \equiv (y < \lambda xy) \equiv (\frac{1}{\lambda} < x)$$

$$A_4 \equiv (\lambda xy < F)$$

Da točka (x, y) pripada območju $x_1, \dots, x_6$, mora biti pravilna ustrezna konjunkcija teh štirih predikatov :

$$x_1: A_1 \wedge A_2 \wedge A_3$$

$$x_2: A_1 \wedge \bar{A}_3 \wedge A_4$$

$$x_3: A_1 \wedge A_2 \wedge \bar{A}_4$$

$$x_4: \bar{A}_1 \wedge A_2 \wedge A_3$$

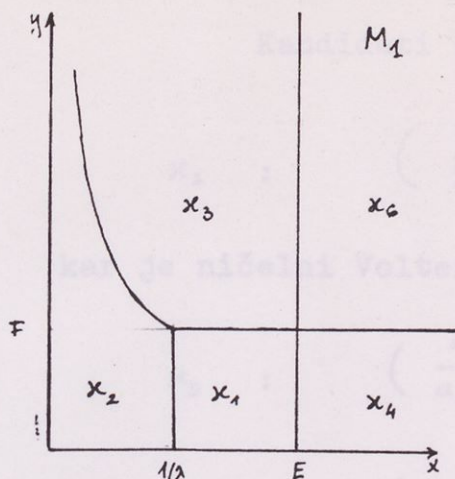
$$x_5: \bar{A}_1 \wedge \bar{A}_3 \wedge A_4$$

$$x_6: \bar{A}_1 \wedge \bar{A}_2 \wedge \bar{A}_4$$

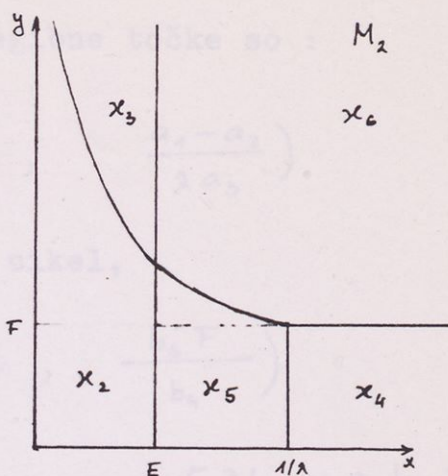
Prečna črtica pomeni negacijo predikata. Pogledjmo konjunkciji za območji x_1 in x_5 . V prvi nastopa konjunkcija $A_1 \wedge A_3 \equiv (\frac{1}{\lambda} < x < E) \equiv (\lambda E > 1)$ v drugi pa $\bar{A}_1 \wedge \bar{A}_3 \equiv (\frac{1}{\lambda} > x > E) \equiv (\lambda E < 1)$

Ker sta λ in E konstanti, je jasno, da v sistem modelu ne bomo našli obeh območij hkrati. Tako dobimo dva tipa modelov:

M1, za katere velja $\lambda E > 1$ in imajo območje x_1 in M2, za katere velja $\lambda E < 1$ in imajo območje x_5 ne pa območja x_4 . Vsa druga območja nastopajo v vseh modelih iz obeh razredov. Posebej vzemimo še primer, ko je $\lambda E = 1$. Tedaj ni prisotno niti območje x_1 , niti x_5 . Iz slik 36 in 36a je razvidno, da ti dve območji izgineta v mejo med območjema x_2 in x_4 .



Slika.36



Slika.36a

Omenimo še dve stvari, ki sta v zvezi z območji. V območju x_2 vladajo take razmere, da je sistem enačb analogen sistemu Volterra-Lotka. Ta model je razširitev njunega modela in mu daje veljavo le za majhno število žrtev. Spomnimo se, da smo želeli razširitev, ki bo omejevala razvoj žrtev in odpravila neskončen apetit roparjev. Majhno število žrtev opravi ti dve omejitvi samodejno.

Na kvadrante z negativnimi koordinatami x ali y meje le območja x_1 , x_2 , x_4 in x_5 . Za vrednosti $x = 0$ v območju x_2 je $\dot{x} = 0$. Za vrednosti $y = 0$, pa je v območjih x_1 , x_2 , x_4 in x_5 , $\dot{y} = 0$. To pomeni, da ostanejo rešitve, ki se začno v prvem kvadrantu za vselej v njem.

Poiščimo zdaj še točke mirovanja za posamezna območja. Brž opazimo, da imata območji x_1 in x_4 negibno točko lahko le na abscisni osi. Za x_1 dobimo $(0,0) \notin x_1$ in za x_4 : $(E,0) \notin x_4$. Tako ti dve območji negibnih točk sploh nikoli nimata.

Drugače je z območji x_2 , x_3 , x_5 in x_6 .

Kandidati za negibne točke so :

$$x_2 : \left(\frac{b_4}{\lambda b_3}, \frac{a_1 - a_2}{\lambda a_3} \right)$$

kar je ničelni Volterrov cikel,

$$x_3 : \left(\frac{a_3 F}{a_1 - a_2}, \frac{b_3 F}{b_4} \right)$$

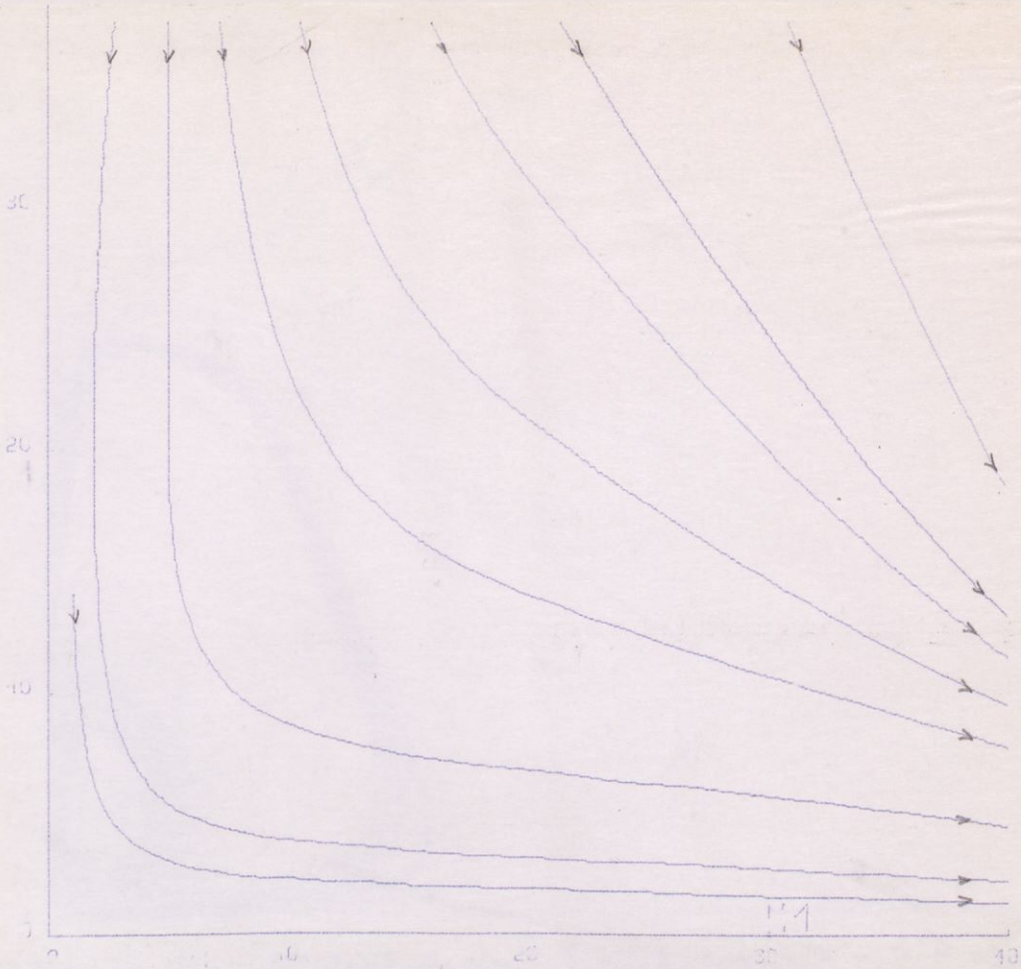
$$x_5 : \left(\frac{b_4}{\lambda b_3}, \frac{a_1 E \lambda b_3 - a_2 b_4}{\lambda a_3 b_4} \right)$$

$$x_6 : \left(\frac{a_1 E - a_3 F}{a_2}, \frac{b_3 F}{b_4} \right)$$

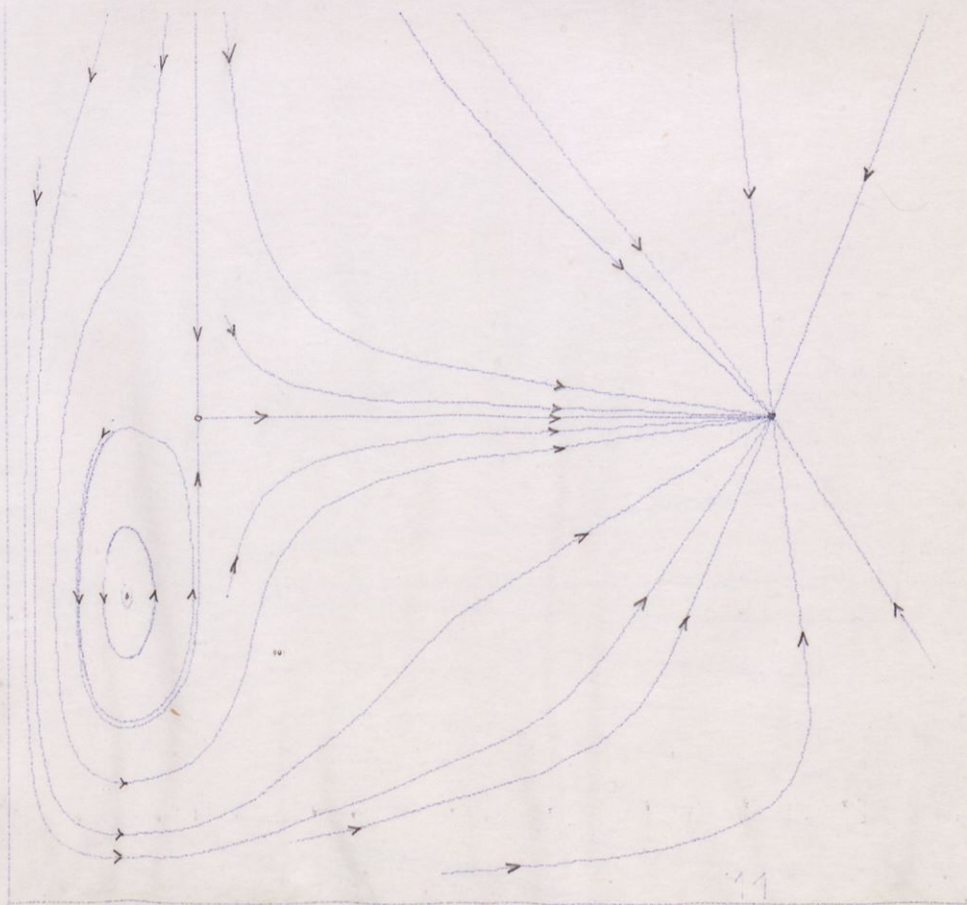
Pogoj, da je točka, ki je kandidat za točko mirovanja nekega območja res taka je, da pripada temu območju.

Preglejmo še razmere, ki vladajo na mejah med območji. Nekatero od trajektorij, ki se začenjajo v enem območju prehajajo v druga območja. Ali se to dogaja gladko? Odgovor je pritrdilen. Na vsaki meji se namreč spremeni vrednost vsaj enega procesa. Meje med območji so določene natanko z enakstmi omejitvenih faktorjev. To pa pomeni, da so odvodi v mejnih točkah za oba sistema (za obe območji) enaki. Trajektorije torej sekajo meje gladko.

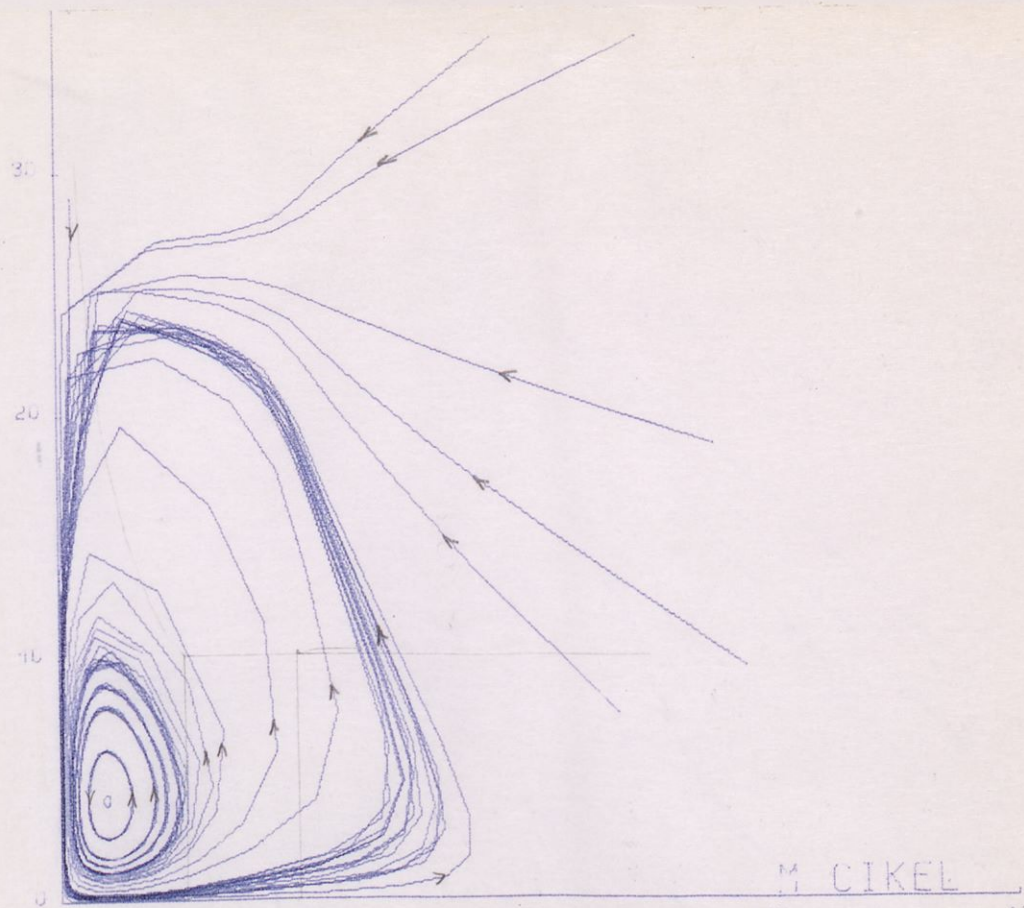
Oglejmo si še nekaj primerov. Na naslednjih slikah so narisani fazni portreti modelov obeh tipov. To pa zdaleč niso vsi možni primeri, saj je različnih modelov obeh tipov več kot 120. Pod slikami so navedeni parametri modelov.



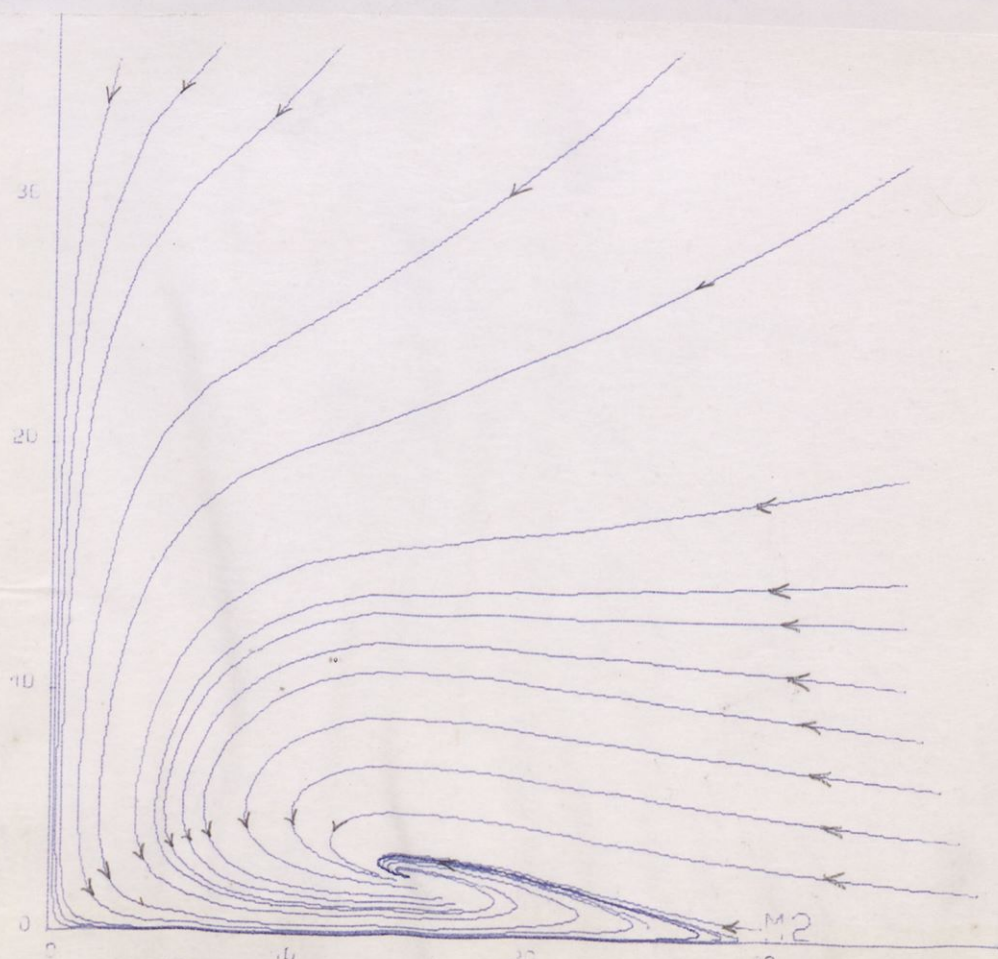
Slika.37 Ml. $a_1=3, a_2=1, a_3=1, b_3=1, b_4=1.5, \lambda=.1, E=20, F=10$



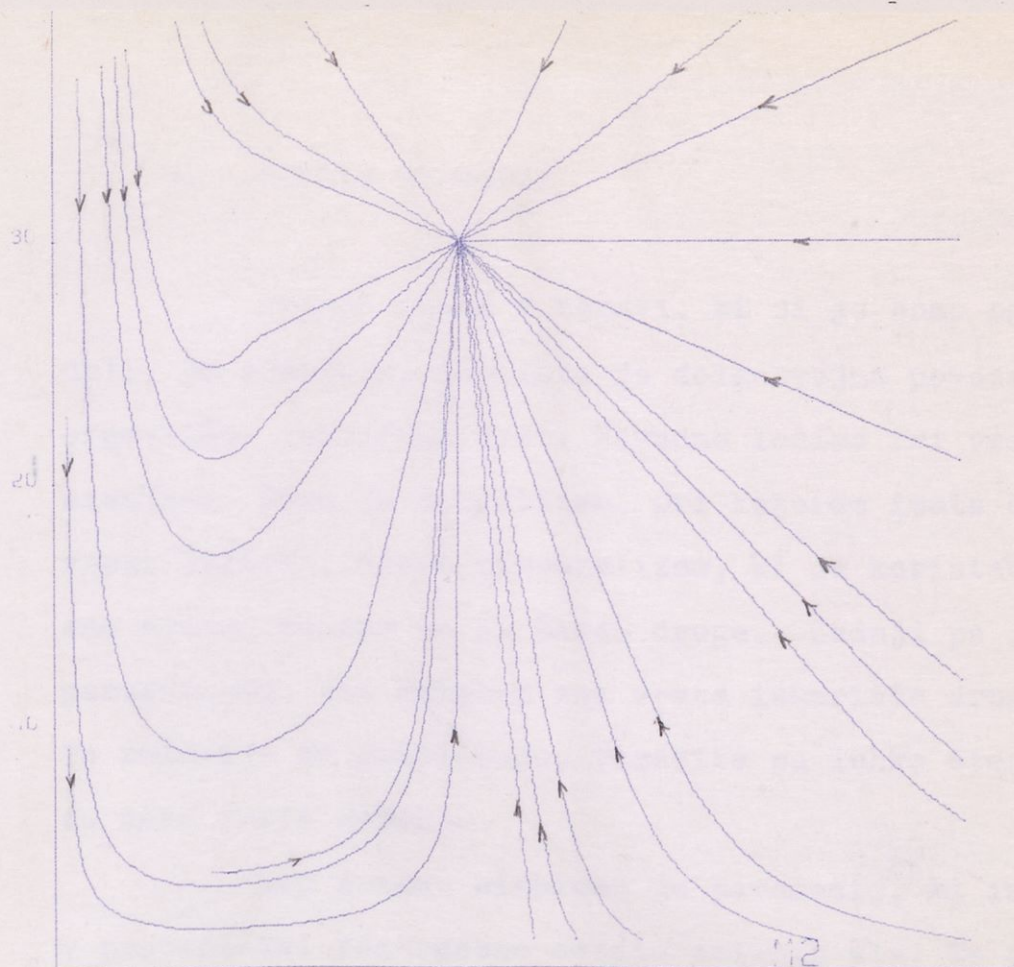
Slika.38 Ml. $a_1=2, a_2=1, a_3=.8, b_3=2, b_4=1, \lambda=.1, E=20, F=10$



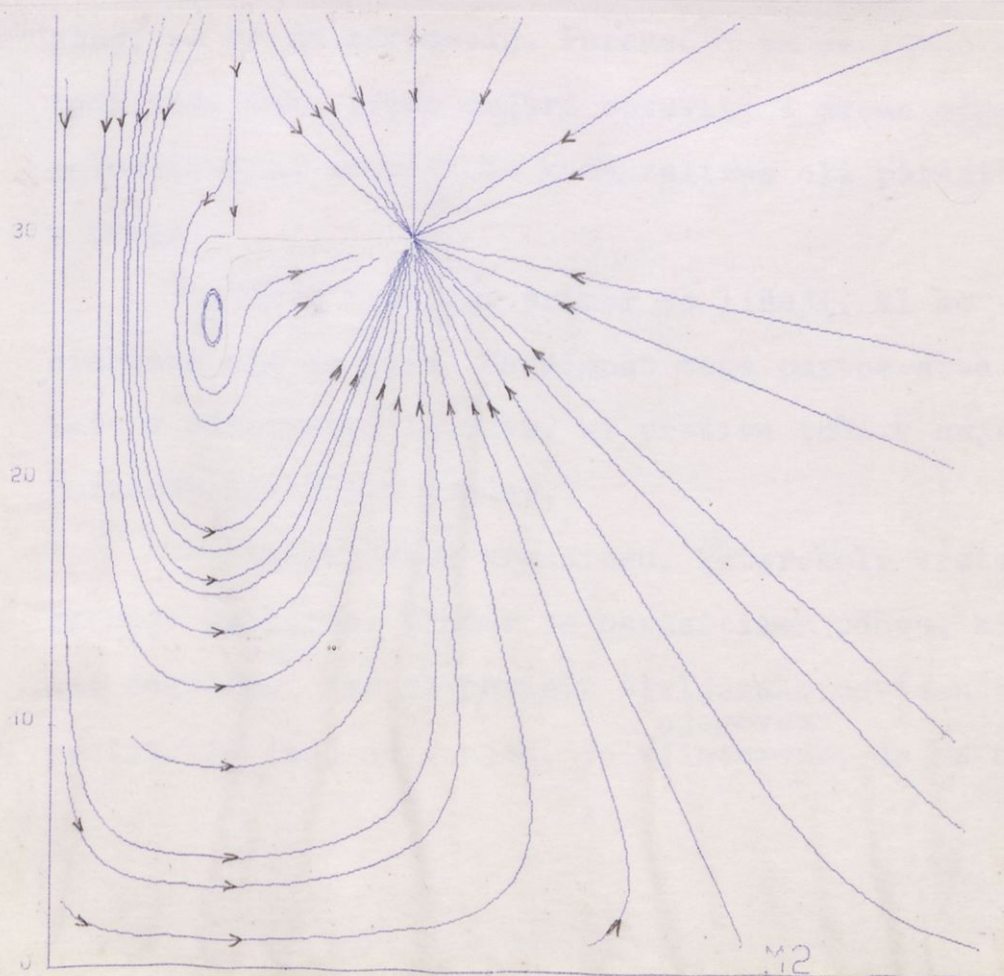
Slika.39 M1. $a_1=2, a_2=1, a_3=1.2, b_3=2.1, b_4=.8, \lambda =.2, E =10, F=10$
: stabilen limitni cikel.



Slika.40 M2. $a_1=1.5, a_2=.5, a_3=4, b_3=2, b_4=1.5, \lambda =.05, E =10, F=10$



Slika.41 M2. $a_1=2, a_2=1, a_3=.3, b_3=3, b_4=1, \lambda=.05, E=10, F=10$



Slika.42 M2. $a_1=2, a_2=1, a_3=.5, b_3=3, b_4=1, \lambda=.05, E=10, F=10$

5. MODELI SIMBIOZE

Zadnji odnos v naravi, ki si ga bomo ogledali, je simbioza. Simbioza je dolgotrajna povezanost organizmov različnih vrst. Navadno ločimo tri vrste simbioze. Prva je mutualizem, pri katerem imata obe vrsti koristi, druga komenzalizem, ki je koristen za eno vrsto, vendar ne na škodo druge. Zadnji pa je parazitizem, pri katerem ena vrsta izkorišča drugo. Te relacije se prepletajo, Parazite pa lahko štejemo za neke vrste roparje.

Lep primer simbioze je paramecij, ki ima v protoplazmi raztresene celice zelenih alg. Te alge so sposobne s fotosintezo proizvesti dovolj hrane zase, pa še za paramecij. Paramecij pa se lahko hrani tudi sam. Tako imamo najbrž opraviti z dvema odnosoma: mutualizem na svetlem in komenzalizem ali parazitizem v temi.

Drug znamenit primer so lišaji, ki so simbioza alg in gliv. Uspešnost tega partnerstva se kaže v odpornosti lišajev, ki prežive tudi v najtrših razmerah arktičnih tunder.

Skoraj vsak organizem, katerekoli vrste vsebuje parazite. Vendar je parazitizem odnos, ki se sam regulira. Ker je parazit življensko odvisen od gostitelja, saj je v njem, je v ^{njegovem} interesu, da ga ne

izčrpa preveč. Gostitelj mora ostati živ, če naj parazit živi. Denimo, da paraziti pobijejo nekaj gostiteljev. Najverjetneje bodo najprej pobili najšibkejše, tako, da bodo ostali le odporni, ki bodo svojo odpornost prenašali na potomce. Po drugi strani pa so hkrati z gostiteljem odmrli tudi "hudi" paraziti. Tako se morilska moč parazitov manjša, saj ostajajo le polhlevni. Tako se gostitelj in parazit razvijata v smeri obojestranske tolerance ne le po številčnosti, ampak tudi po plivu in njegovi jakosti.

Tudi za simbiozo lahko izpeljemo enačbe, ki so podobne enačbam Lotka-Volterra.

Vzemimo dve vrsti in označimo številčnost prve z N_1 , druge pa z N_2 . Razvijata naj se po logističnem zakonu z nosilnima kapacitetama K_1 in K_2 .

Naj se prva vrsta razvije tako, da bo v simbiozi z drugo vrsto kot gostiteljem. Prva vrsta si je s tem zagotovila še dodaten vir hrane (ali nova bivališča ...), zato se ji nosilna kapaciteta poveča.

$$K'_1 = K_1 + b N_2$$

Druga vrsta občuti vpliv svojega simbionta v sorazmerju s številom simbiiontov. Dodamo še člen $a N_1$ in dobimo enačbi

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 + b N_2}{K_1 + b N_2} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 + a N_1}{K_2} \right)$$

Način simbioze je odvisen od znaka in velikosti parametra a . Če je $a > 0$ je v okolju zaradi simbionta nekaj več gostiteljev. Odnos je mutualističen.

Če je $a = 0$ ali zelo majhen, je odnos komenzalizem.

Simbiont ima koristi od gostitelja, gostitelju pa se to malo pozna.

Kadar je $a < 0$ pomeni to izčrpavanje gostitelja. Simbiont je parazit.

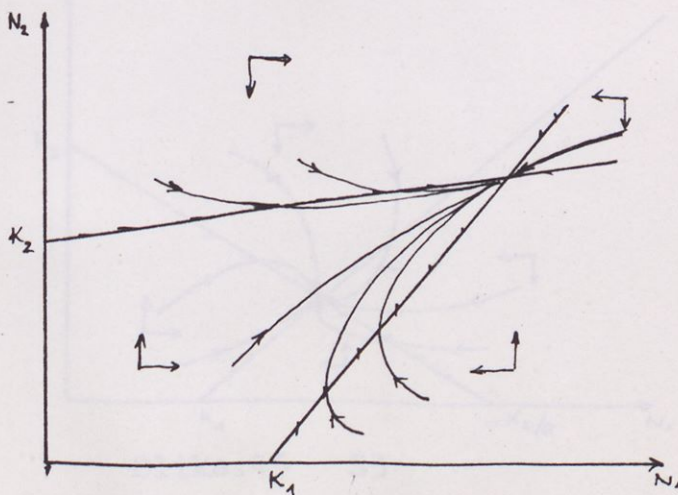
Preglejmo potek rešitev tega modela:

$$\dot{N}_1 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_2 \gtrless \frac{N_1}{b} - \frac{K_1}{b}$$

$$\dot{N}_2 \gtrless 0 \quad \Leftrightarrow \quad N_2 \gtrless a N_1 + K_2$$

Ločimo tri primere, glede na koeficient a .

S1 Mutualizem bomo opisovali z $a > 0$



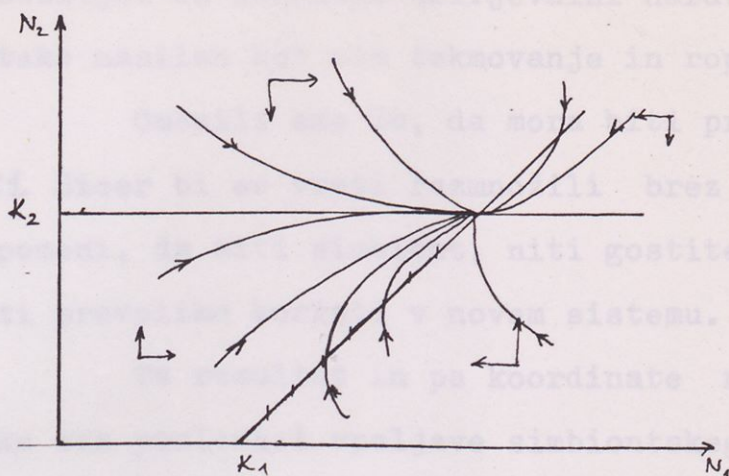
Slika.43 S1

Negibna točka je poleg trivialne še

$$\left(\frac{K_1 + bK_2}{1 - ab}, \frac{aK_1 + K_2}{1 - ab} \right)$$

ki je stabilen voz. Model je realističen le za $ab < 1$

S2 $a = 0$ (ali a zelo majhen) Komenzalizem

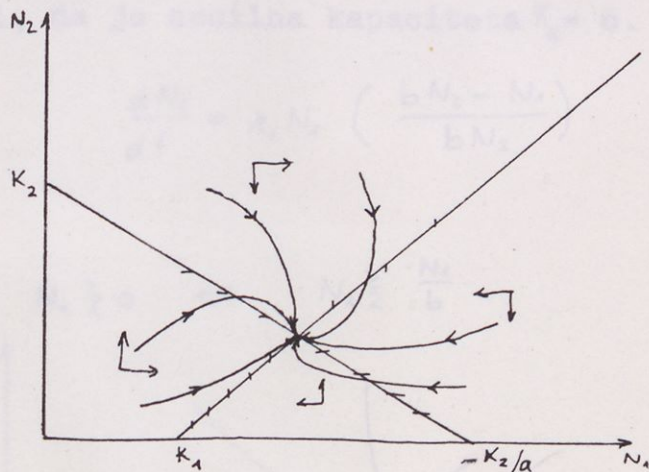


Slika.44 S2

Negibna točka $(K_1 + bK_2, K_2)$ je enakega tipa kot prejšnja.

Ostane še primer parazitizma

S3 $a < 0$



Slika.45 S3

Tudi v tem primeru se tip negibne točke ne spremeni, točka sama pa se izraža enako, kot v primeru S1.

Pri parazitizmu ni nobene omejitve glede velikosti a .

Model opisuje dejansko stanje v naravi. Simbioza je odnos, ki največ prinese k stabilnosti in sožitju. Je nekakšen umirjevalni naravni odnos, ne tako nasilen kot sta tekmovanje in roparstvo.

Omenili smo že, da mora biti pri mutualizmu $ab < 1$. Sicer bi se vrsti razmnožili brez vseh meja. To pomeni, da niti simbiot, niti gostitelj ne smeta imeti prevelike koristi v novem sistemu.

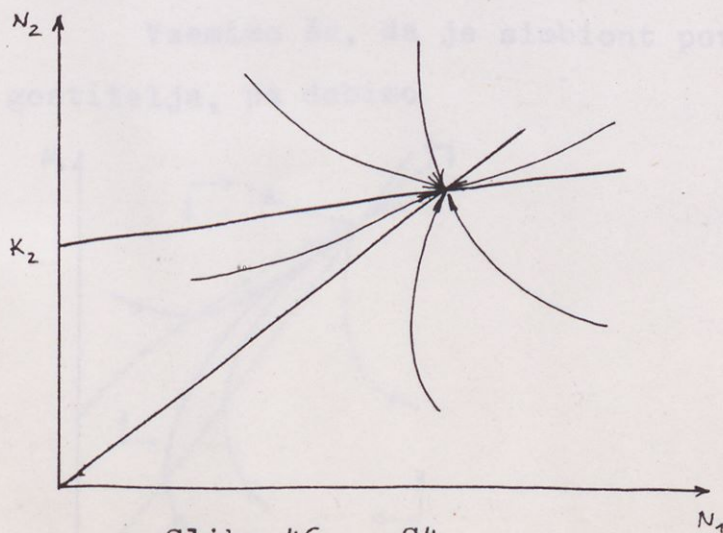
Ta rezultat in pa koordinate nove negibne točke sta posledici vpeljave simbiotskega odnosa v sistem. Stabilnost pa je posledica nosilnih kapacitet, ki smo jih predpisali obema vrstama.

S4 Zaradi zunanjih pogojev se ^hlahko zgodi, da se simbiot tako zelo naveže na gostitelja, da je povsem odvisen od njega. Povsod drugod izgine, le v gostiteljih še lahko živi nekaj simbiotov. To pa pomeni, da je nosilna kapaciteta $K_1 = 0$. Tedaj je

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{b N_2 - N_1}{b N_2} \right)$$

in

$$\dot{N}_1 \geq 0 \iff N_2 \geq \frac{N_1}{b}$$



Slika.46

S4

Na sliki 46 je $a \gg 0$. Za komenzalizem in parazitizem dobimo podobne rešitve.

S5 Končno lahko omejimo še vpliv simbiiontov na gostitelja. Vpeljemo faktor nasičenja vpliva na gostitelja. Vzemimo na primer obliko omejitve

$$C = \frac{D}{D+N_2}$$

Dokler je gostiteljev malo, je vliv velik, saj hočejo vsi simbionti v teh nekaj gostiteljev. Ko N_2 raste, se simbionti porazdele na več gostiteljev in vpliv na enega gostitelja se zmanjša. Enačba za gostitelje se glasi

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 + a N_1 C}{K_2} \right)$$

$$C = \frac{D}{D+N_2}$$

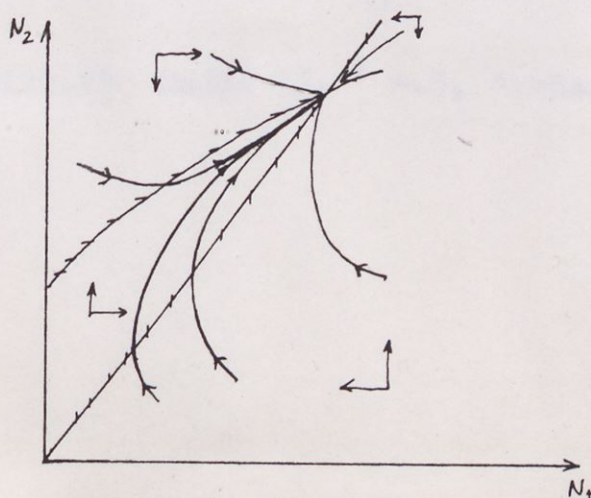
Dobimo kritično parabolo, ki pa ne da bistveno drugačnega rezultata.

$$\dot{N}_2 \geq 0 \iff K_2 - N_2 + a N_1 \frac{D}{D+N_2} \geq 0$$

to je, kadar velja

$$N_1 \geq \frac{(N_2 - K_2)(D + N_2)}{a D}$$

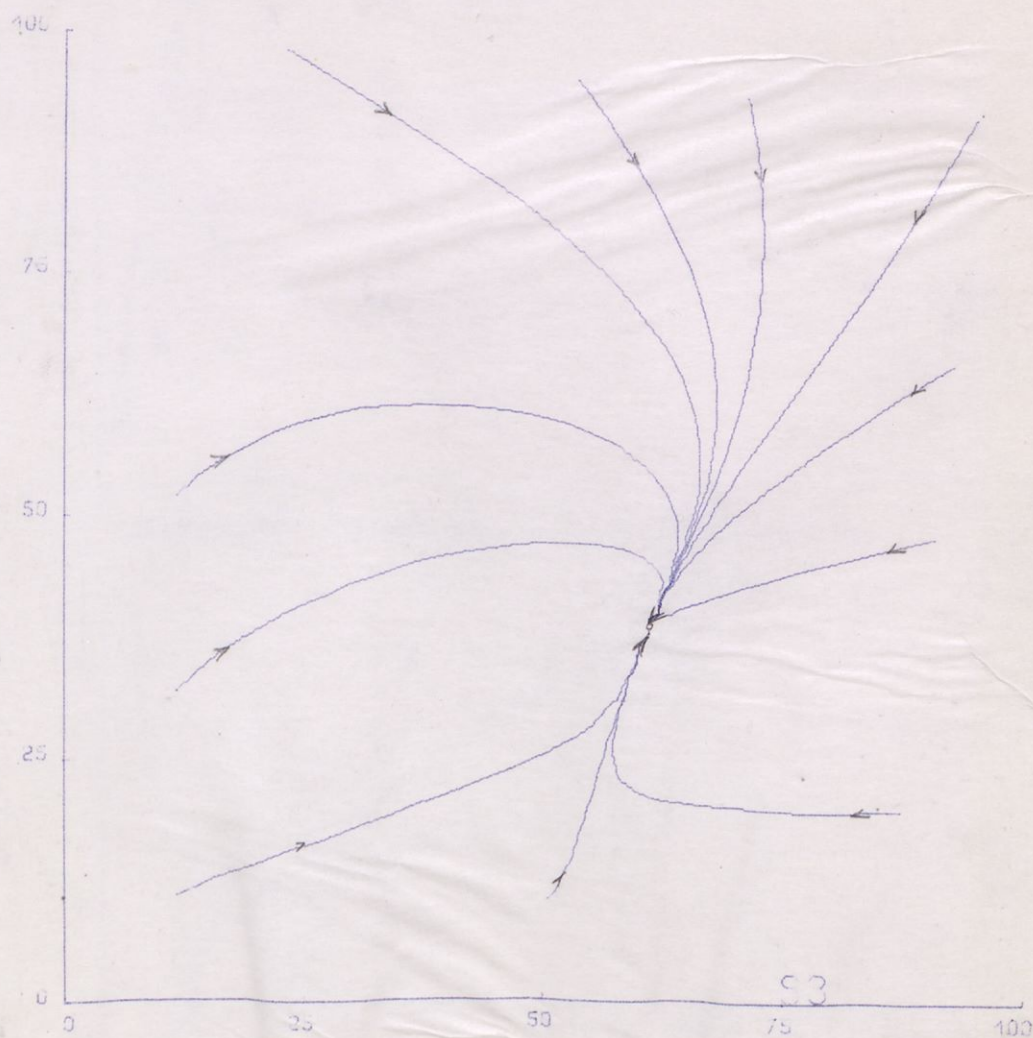
Vzemimo še, da je simbiонт povsem odvisen od gostitelja, pa dobimo



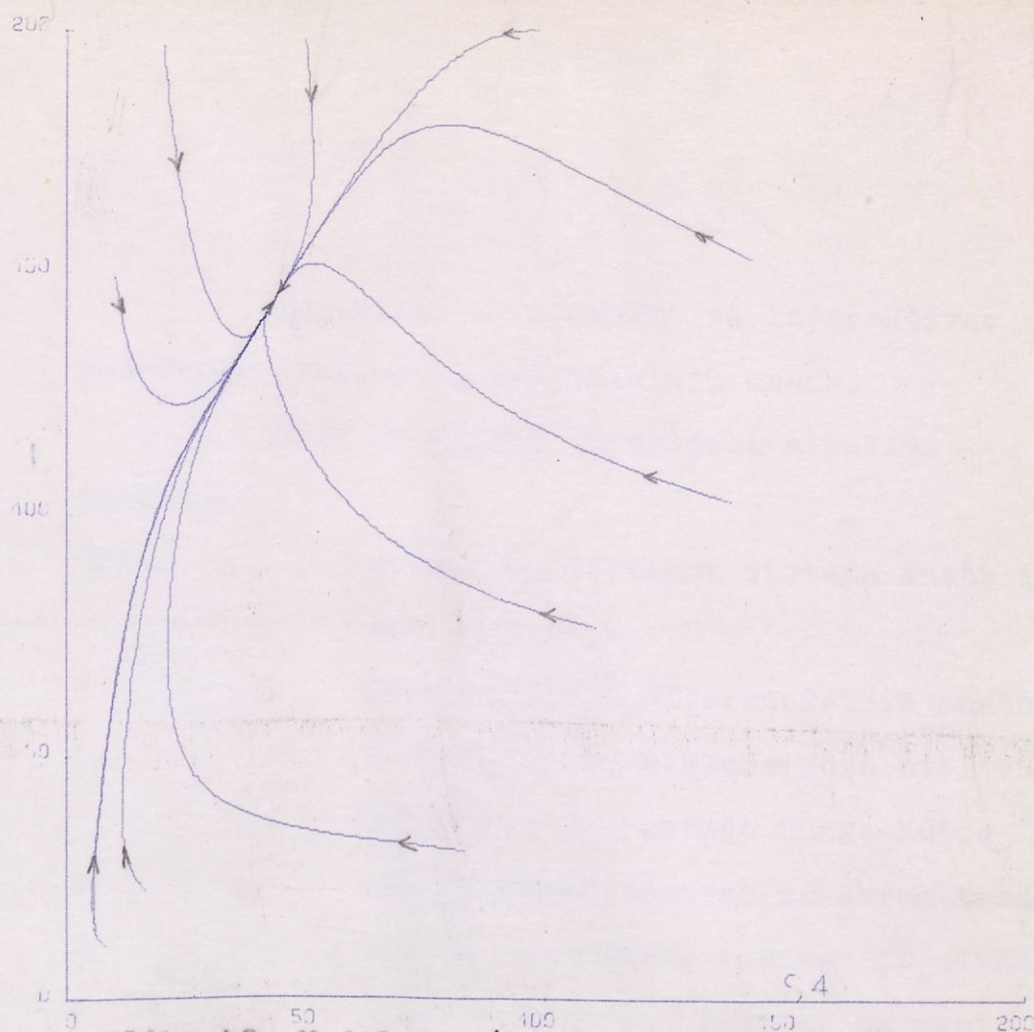
Slika. 47 S5

Kritična parabola deluje le za $N_1 > 0$. Negativna točka pa je stabilni vozlišče.

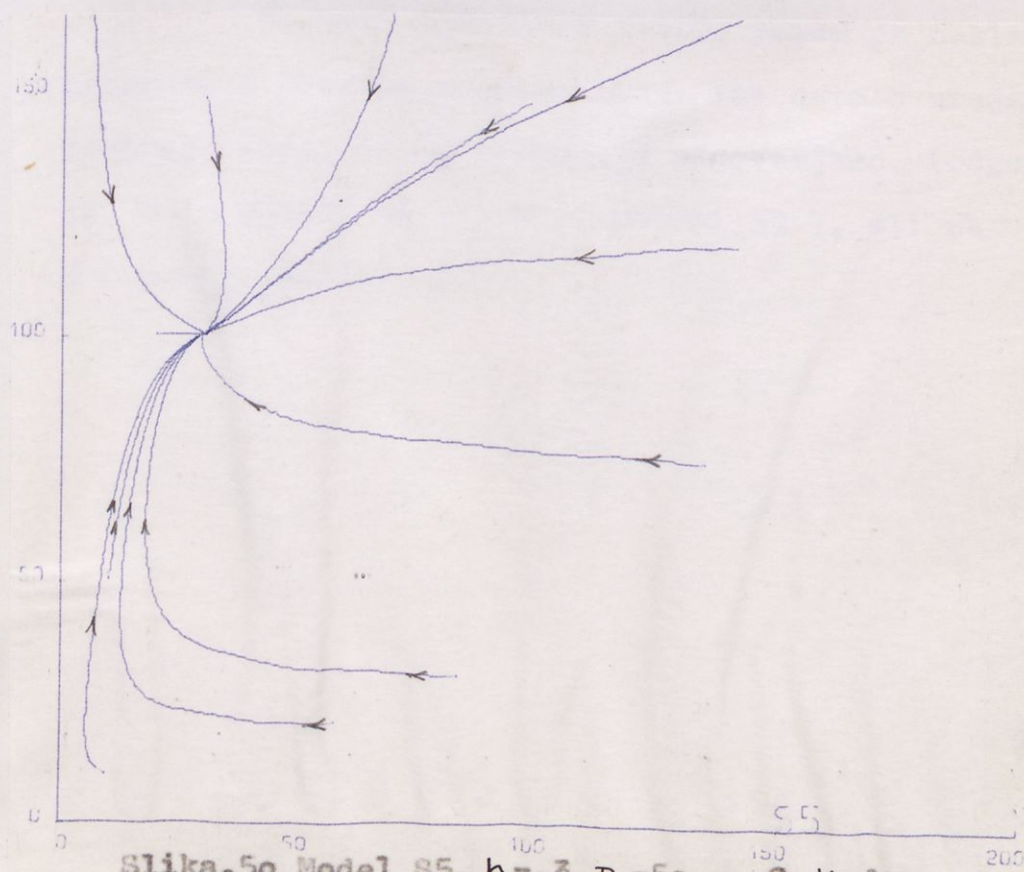
Na naslednjih slikah je nekaj izračunanih konkretnih primerov modelov simbioze



Slika.48 Model S3. $b = .3$, $K_1 = 50$, $a = -1$, $K_2 = 100$.



Slika.49 Model S4. $b = .3, a = 2, K_2 = 100.$



Slika.50 Model S5. $b = .3, D = 50, a = 2, K_2 = 100.$

DODATEK

Priloženi so programi za interaktivno reševanje sistemov diferencialnih enačb.

Delo je mogoče opravljati s petimi programi :

START	poizve za velikost sistema enačb in mej za slike
I	rešuje sistem diferencialnih enačb (desna stran sistema mora biti v funkciji F) z metodo Runge-Kutta
S	nariše fazni portret na ekran terminala
D	zbriše nezaželeno rešitev iz slike
P	preriše zgrajeno rešitev na papir

Najprej pokličemo START, potem pa naslednje programe v želenem vrstnem redu. Vse ostalo urejajo programi sami, le na vprašanja odgovarjamo. (odgovori so D (pomeni DA) , N (pomeni NE) , ali pa M (pomeni Morda)).

PROGRAM START (SPLOT,INPUT,OUTPUT,XRED,TAPE5=INPUT,TAPE6=OUTPUT,
* TAPE1=SPLOT,TAPE2=XRED)

LOGICAL SCH

INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)

INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV

COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,

* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,

* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)

N ---

DIMENZIJA SISTEMA ENACB (MAX 19)

KAZ(I,J) ---

KAZALCI DOBRIH RESITEV ;

KAZ(1,J) - ZNAK DOBRE RESITVE

55B SLABA RESITVE

3HEOF KONEC RESITEV

KAZ(2,J) - DOLZINA RESITVE

SHOW(NX,NY) ---

POLJE ZA FAZNI PORTRET

XS ---

SKALA X OSI ZA FAZNI PORTRET

YS ---

SKALA Y OSI ZA FAZNI PORTRET

XNORM ---

REDUKCIJSKI FAKTOR ZA X OS

YNORM ---

REDUKCIJSKI FAKTOR ZA Y OS

XMAX ---

MAKSIMUM X OSI

YMAX ---

MAKSIMUM Y OSI

XMIN ---

MINIMUM X OSI

YMIN ---

MINIMUM Y OSI

T ---

TREUTNI CAS (= XZ(N + 1))

XZ ---

POLJE ZA TREUTNO TOCKO RESITVE

TTIME ---

CELOTNI CAS RESEVANJA SISTEMA

PTIME ---

CASOVNI INTERVAL IZPISOV

TINT ---

PRIRASTEK CASA PRI INTEGRACIJI

INTEGRACIJSKI INTERVAL

V(1),V(2) ---

INDEKSA SPREMENLJIVK ZA IZPIS

V SLIKI PO CASU

VMIN ---

MINIMUM SKALE ZA RISANJE X(V(2))(T)

VMIN ---

MINIMUM SKALE ZA RISANJE XZ(V(2))(T)

VMAX ---

MAXIMUM SKALE ZA RISANJE XZ(V(2))(T)

SCH ---

LOGICNA KOLICINA ; OZNACIJE, DA

JE TREBA FAZNI PORTRET PONOVO

NAPOLNITI

VS ---

SKALA ZA SLIKO PO CASU

VNORM ---

REDUKCIJSKI FAKTOR ZA SLIKO PO CASU

NEOD ---

INDEKS NEODVISNE SPREMENLJIVKE

ODV ---

INDEKS ODVISNE SPREMENLJIVKE V

FAZNEM PORTRETU

OZNACUJETA PROJEKCIJSKO RAVNINO

ZA FAZNI PROSTOR

DUM ---

NEIZKORISCENE BESEDE

INTEGER SPR(7)

POSTAVIMO KONSTATE IN PARAMETRE

NX=60

NY=14

DO 2 I=1,40

KAZ(1,I)=1H


```

      KAZ(2,I)=0
2 CONTINUE

```

```

      3HEOF NAMESTO ZNAKA OZNACUJE KONEC DATOTEKE TAPE1

```

```

      KAZ(1,1)=3HEOF

```

```

      IZPRAZNI POLJE ZA FAZNI PORTRET

```

```

      DO 4 I=1,NY

```

```

        DO 4 J=1,NX

```

```

          SHOW(I,J)=1H

```

```

        CONTINUE

```

```

        WRITE(6,600)

```

```

600 FORMAT(23H STEVILO SPREMENLJIVK

```

```

      READ *, N

```

```

      POSTAVIMO ZACETNE PARAMETRE SLIK (= SPREMENIMO VSE 1 2 ... 7)

```

```

      DO 1 I=1,7

```

```

        SPR(I)=I

```

```

      1 CONTINUE

```

```

      CALL SPREM(SPR)

```

```

      SCH=.FALSE.

```

```

      ZAPISI PARAMETRE NA DATOTEKO XRED

```

```

      CALL SPRAVI (2)

```

```

      STOP

```

```

      END

```

```

      CALL VIZI (2)

```

```

      CALL KOP

```

```

      N1=N+1

```

```

      IF (N1 .GT. 100) GO TO 1

```

```

      WRITE(6,600)

```

```

600 FORMAT(135H ALL NADALJUSEN PREJUNJO RESULTEV

```

```

      READ(5,500) Q00

```

```

500 FORMAT(1A1)

```

```

      IF (Q00 .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (Q00 .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (Q00 .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (Q00 .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (Q00 .EQ. 1) GO TO 1

```

```

601 FORMAT(14H ZACELNI POGAJ 1 15.12H 1 IN 7. CAS

```

```

      READ *, IZ(1),J=1,N1, T

```

```

      1 WRITE(6,602)

```

```

602 FORMAT(14H ZNAK ZA SLIKO

```

```

      READ(5,500) ZNAK

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

      IF (ZNAK .EQ. 1) GO TO 1

```

```

C      PROGRAM I (SPLOT,INPUT,OUTPUT,XRED,TAPE5=INPUT,TAPE5=OUTPUT,
*      TAPE1=SPLOT,TAPE2=XRED)
C      PROGRAM ZA RESEVANJE SISTEMA N DIFERENCIALNIH ENACB.
C      UPORABLJA METODO RUNGE-KUTTA CETRTEGA REDA.C
C      RESITVE RISE NA FAZNI PORTRET, ENO SPREMENLJIVKO PO CASU.
C      RESITVE SPRAVLJA NA DATOTEKO SPLOT.
C      PRVI=.FALSE.
C
C      LOGICAL SCH
C      INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)
C      INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV
C      COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
*      XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
*      V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)
C      XN(EN)=XZ(EN)+KOEFL(1)*KIL-1,EN)
C      CONTINUE
C      TH= T + KOEF (L) * TINT
C      DO OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .
C      KIL,EN) = TINT * PTIME,XN,EN)
C      CONTINUE
C      REAL XX(4000), XN(20)
C      LOGICAL PRVI
C      INTEGER ODG,EN,ZNAK
C      REAL K(4,20),KOEFL(4)
C      DATA KOEFL / 0.,.5,.5,1./ )+2*(K(2,EN)+K(3,EN))+K(4,EN))/6.
C      XN(EN)=XZ(EN)+KOEFL(1)*KIL-1,EN)
C      CONTINUE
C      VZEMI PARAMETRE ZA SLIKE
C      CALL VZEMI (2)
C      CALL KAKO (NEOD) = XN(1) * XNORM
C      N1=N+1
C      IF (XN(1) > 0 .AND. XN(2) > 0) GO TO 3
C      WRITE(6,600)
C      600 FORMAT(35H ALI NADALJUJEM PREJSNJO RESITEV )
C      READ(5,500) ODG
C      500 FORMAT(A1)
C      IF ( ODG .EQ. 1HD ) GO TO 1
C      WRITE(6,601) N
C      601 FORMAT(16H ZACETNI POGOJ ( ,15,12H ) IN Z. CAS )
C      READ *, (XZ(J),J=1,N), T
C      1 WRITE( 6,602) ) CALL IZPIS (PRVI)
C      602 FORMAT(14H ZNAK ZA SLIKO )
C      READ(5,500) ZNAK
C      CE NADALJUJEM RESITEV, SE CELOTNI CAS POVECA ZA 30 IZPISOV
C      IF( ODG .EQ. 1HD) TTIME = TTIME + 30 * PTIME
C      RUNGE KUTTA MESTO ZA KAZALEC
C      DOLZ=0-1,40

```



```

C   DOLZ JE DOLZINA RACUNANE RESITVE
      TCON=0
C   TCON JE KONTROLA CASA ZA IZPIS
C
C   IZPIS GLAVE (PRVI IZPIS)
C
C   PRVI=.TRUE.
      CALL IZPIS (PRVI)
      PRVI=.FALSE.
C
C   SPRAVI RESITEV NA KASO NA KASO (=TAPE2)
6   CONTINUE
      DO 2 EN=1,N
        K(1,EN)=TINT * F(T,XZ,EN)
2   CONTINUE
      DO 3 L=2,4
        DO 4 EN=1,N
          XN(EN)=XZ(EN)+KOEFL(L) * K(L-1,EN)
4   CONTINUE
          TN= T + KOEFL(L) * TINT
          DO 3 EN=1,N
            K(L,EN) = TINT * F(TN,XN,EN)
3   CONTINUE
      DO 5 EN=1,N
        NOVA RESITEV
        XZ(EN)=XZ(EN)+(K(1,EN)+2*(K(2,EN)+K(3,EN))+K(4,EN))/6.
        XX(N1*DOLZ + EN) = XZ(EN)
5   CONTINUE
C   POSTAVI RESITEV V FAZNI PORTRET
C
C   IX = ( XZ(NEOD) - XMIN ) * XNORM
      IY = ( XZ(ODV) - YMIN ) * YNORM
      IF(IX .LE. 0 .OR. IX .GT. NX) GO TO 9
      IF(IY .LE. 0 .OR. IY .GT. NY) GO TO 9
      SHOW(NY-IY, IX) = ZNAK
9   CONTINUE
C   UREDI CASE, SPRAVI RESITEV V XX IN CE JE TREBA IZPISE
C
      DOLZ =DOLZ+1
      T=T+TINT
      TCON=TCON+TINT
      XX(N1*DOLZ)=T
      IF(TCON .GE. PTIME) TCON=0
      IF(TCON .EQ. 0) CALL IZPIS (PRVI)
      IF(T .LE. TTIME) GO TO 6
C
C   CAS JE POTEKEL. SPRAVI RESITEV NA DATOTEKO TAPE1 (=SP.OT)
C
      KLDOL= N1 * DOLZ
      WRITE (1) (XX(KL), KL=1,KLDOL)
C   POISCI PRAZNO MESTO ZA KAZALEC
C
      DO 7 J=1,40

```

```

C      PROGRAM S ISPLINT, INPUT, OUTPUT, XRED, TAPE5=INPUT, TAPE6=OUTPUT,
C      * IF (KAZ(1,J) .NE. 3HEOF ) GO TO 7
C      KAZ(1,J)=ZNAK
C      KAZ(2,J)=DOLZ
C      KAZ(1, J+1 ) = 3HEOF
C      GO TO 8
7 CONTINUE
8 CONTINUE
C      SPREMENILI SMO FAZNI PORTRET.
C      SPRAVIMO SPREMEMBO NA XRED ( =TAPE2 ) TIME,PTIME,TINT,
C      CALL SPRAVI(2)
C      STOP
C      END
C      REAL XX(4000)
C      CALL YLEN( 12)
C      CALL KAKO
C      IF (.NOT. SCH) GO TO 2
C      NEKAD SMO SPREMENILI NA NOVO IZPOLNI POLJE SHOW.
C      DO 3 J=1,NY
C      DO 3 J=1,NX
C      SHOW(J,J)=IN
3 CONTINUE
C      KENZO 1
C      DO 4 J=1,NY
C      IF (KAZ(1,J) .EQ. 3HEOF ) GO TO 5
C      KLDOL= KI * KZ(12,J)
C      READ (1) (XX(KL), KL=1,KLDOL)
C      IF (KAZ(1,J) .EQ. 3H ) GO TO 4
C      KI=KZ(12,J)
C      DO 2 J=1,KI
C      IX = ( XI * KI * (J-1) + NEODI ) - XMIN ) * X32RH
C      IY = ( XI * KI * (J-1) + ODV ) - YMIN ) * Y32RH
C      IF (IX .LE. 0 .OR. IX .GT. NX) GO TO 2
C      IF (IY .LE. 0 .OR. IY .GT. NY) GO TO 2
C      SHOW(IY,IX)=KAZ(1,J)
2 CONTINUE
4 CONTINUE
5 CONTINUE
C      SCH=FALSE.
C      WRITE(6,601) (YS(I), (SHOW(I,J), J=1,NX), I=1,NY)
600 FORMAT(110,2X,60A1)
C      NXS = NX/5 + 1
C      WRITE(6,601) (XS(I), I=1,NXS)
601 FORMAT(7X,15I5)
C      CALL SPRAVI(2)
C      END

```



```

PROGRAM S (SPLOT,INPUT,OUTPUT,XRED,TAPE5=INPUT,TAPE3=OUTPUT,
*          TAPE1=SPLOT,TAPE2=XRED)

```

```

C
C PROGRAM POKAZE FAZNI PORTRET NA DATOTEKI TAPE6
C

```

```

C LOGICAL SCH

```

```

C INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)

```

```

C INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV

```

```

C COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)

```

```

C
C OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .
C

```

```

C REAL XX(4000)

```

```

C CALL VZEMI (2)

```

```

C CALL KAKO

```

```

C N1=N+1

```

```

C IF(.NOT. SCH) GO TO 1

```

```

C NEKAJ SMO SPREMENILI. NA NOVO IZPOLNI POLJE SHOW.
C

```

```

C DO 3 I=1,NY

```

```

C DO 3 J=1,NX

```

```

C SHOW(I,J)=1H

```

```

C 3 CONTINUE

```

```

C REWIND 1

```

```

C DO 4 I=1,40

```

```

C IF(KAZ(1,I) .EQ. 3HEOF ) GO TO 5

```

```

C KLDOL= N1 * KAZ(2,I)

```

```

C DO 2 J=1,KLDOL

```

```

C READ (1) (XX(KL), KL=1,KLDOL)

```

```

C IF(KAZ(1,I) .EQ. 1H ) GO TO 4

```

```

C 2 CONTINUE

```

```

C KM=KAZ(2,I)

```

```

C DO 2 J=1,KM

```

```

C IX = ( XX( N1*(J-1)+ NEOD ) - XMIN ) * XNORM

```

```

C IY = ( XX( N1*(J-1)+ ODV ) - YMIN ) * YNORM

```

```

C IF(IX .LE. 0 .OR. IX.GT.NX) GO TO 2

```

```

C IF(IY .LE. 0 .OR. IY.GT.NY) GO TO 2

```

```

C SHOW(NY-IY,IX)=KAZ(1,I)

```

```

C 2 CONTINUE

```

```

C 4 CONTINUE

```

```

C 5 CONTINUE

```

```

C SCH=.FALSE.

```

```

C 1 WRITE(6,600) (YS(I),(SHOW(I,J),J=1,NX),I=1,NY)
600 FORMAT(I10,2X,60A1)

```

```

C NX5 = NX/5 + 1

```

```

C WRITE(6,601) (XS(I),I=1,NX5)

```

```

C 601 FORMAT( 7X,15I5)

```

```

C CALL SPRAVI (2)

```

```

C STOP

```

```

C END

```

```
PROGRAM D (SPLOT,INPUT,OUTPUT,XRED,TAPE5=INPUT,TAPE5=OUTPUT,
* TAPE1=SPLOT,TAPE2=XRED)
```

```
C
C
C
C
C
C
```

```
PROGRAM ZA BRISANJE NEZELENIH RESITEV (TERO PLOT)
ZBRISJE RESITEV Z ZNAKOM ZNAK IZ SLIKE (POLJE SHOW), TER UNICI
KAZALEC ZNAK V POLJU KAZ
```

```
LOGICAL SCH
```

```
INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)
```

```
INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV
```

```
COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
```

```
* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
```

```
* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)
```

```
C
C
C
C
C
C
```

```
OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .
```

```
INTEGER ZNAK
```

```
CALL VZEMI (2) NTEXT, N, SPLOT, DOLZ
```

```
WRITE(6,600)
```

```
600 FORMAT(20H KATERI ZNAK ZBRISEM (KOV, KI-JIH) ZBRISEM)
```

```
READ(5,500) ZNAK
```

```
500 FORMAT(A1) (Z)
```

```
C
```

```
DO 1 I=1,NY
```

```
100 DO 1 J=1,NX
```

```
200 IF (SHOW(I,J) .EQ. ZNAK) SHOW(I,J)=1H
```

```
1
```

```
CONTINUE (1) 200
```

```
C
```

```
UNICI KAZALEC (1H) 1 60 TO 5
```

```
C
```

```
110 DO 2 I=1,40
```

```
IF (KAZ(1,I) .EQ. ZNAK) KAZ(1,I)=1H
```

```
2 CONTINUE
```

```
C
```

```
CALL SPRAVI (2)
```

```
C
```

```
STOP (1) XMAX - XMIN 1/2 (YMAX - YMIN)
```

```
END (1) XMAX - XMIN 1/2 (YMAX - YMIN)
```

```
CALL PSKALE (1.5, 2.0, 0.0, DX, DY, XMIN, XMAX, YMIN, YMAX)
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```

```
C
```



```

PROGRAM P (SPLOT,INPUT,OUTPUT,XRED,TAPE5=INPUT,TAPE6=OUTPUT,
*          TAPE1=SPLOT,TAPE2=XRED)
C
C   NARISE VSE OBSTOJECE RESITVE NA DATOTEKO PLOTX .
C   TO DATOTEKO LAHKO POSLUJEMO NA RISALNO NAPRAVO.
C   CONTINUE
C
C   CE JE SliKA ISTA, LANKI POPRAVILNO SPREMENLJIVKE.
C   LOGICAL SCH = 7
C   INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)
C   INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV
C   COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
*              XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
*              TV,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)
C
C   REMIND 1
C   I = 0
C   I = 1 OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .
C   IF ( KAZ( 1,1 ) .EQ. 3HEOF ) GO TO 3
C
C   REAL XX(4000) ASLEDNJO RESITEV.
C   INTEGER TEXT, NTEXT , ODG , SPR(7) , DOLZ
C   KLDOL = N1 * KAZ( 2, 1 )
C   V TEXT JE SPRAVLJENIH NTEXT ZNAKOV, KI JIH IZRISEMO
C   IF ( KAZ( 1,1 ) .EQ. 1H ) GO TO 1
C   CALL VZEMI (2)
C   RESITEV JE VELJAVNA, NARISE
C   GO TO 110
100 WRITE (6,602) ( XX ( NEOD ), XX ( ODV ), 0 )
602 FORMAT (15H NOVA RISBA Š )
READ (5,501) ODG
501 FORMAT( A1 )
IF ( ODG .EQ. 1HN ) GO TO 5 * ODV
CALL PCLOSE
110 CALL KAKO
N1 = N + 1
C
C   DOLZINE RISBE V SMERI Y IN X LAHKO NOVO SliKO,
C   ALI PA NA ISTO, CE NE ZELIMO, ZAPREMO SLIKO.
C   DY = 5.
C   DX = DY * ( XMAX - XMIN ) / ( YMAX - YMIN )
603 CALL POPEN ( DX + 5. )
CALL PSCALE ( 1.5, 2.0, 0.0, DX, DY, XMIN, XMAX, YMIN, YMAX )
C   IF ( ODG .EQ. 1HN ) CALL PCLOSE
C   IF ( ODG .EQ. 1HN ) STOP
C   NARISE LOKALNI KOORDINATNI OSI IN SKALI
C   GO TO 100
C   CALL PLINE ( XMIN , YMAX , 0 )
C   CALL PLINE ( XMIN , YMIN , 1 )
C   CALL PLINE ( XMAX , YMIN , 1 )
C   CALL XSKAL ( XMIN , XMAX , 5 )
C   CALL YSKAL ( YMIN , YMAX , 5 )
C
C   WRITE ( 6 , 600 )
600 FORMAT ( 37H KAKSEN TEXTS ( H SPEC ). CE NE, 0 )
READ (5,500) NTEXT, TEXT
500 FORMAT( I1, 1X , A10 )

```

```

      IF ( NTEXT .GT. 0 ) CALL PTEXT ( XMAX - ( XMAX - XMIN ) /
      * , 0.2, 0.0, 0.14, NTEXT, TEXT )
C   PODPROGRAM ZA SPREMINJANJE PARAMETROV V PROGRAMIH
C   RISEMO RESITVE V ZADANE SPREHEDE, KI JIH ZELIMO NARISATI
C
C   5 CONTINUE
C   LOGICAL BOH
C   CE JE SLIKA ISTA, LAHKO POPRAVIMO SPREMENLJIVKE.
C   ( N1 = SPR(1) = 7 ) , V(2), NEOD, ODV
C   SPR(1) = 7 YHAX, XNLN, YMIN, T, XZ(20), TTIME, PTIME, TINT,
C   SPR(2) = 0 , VMAX, BOH, VS, VNORM, NEOD, ODV, BOH(7)
C
C   IF ( ODG .EQ. 1HN ) CALL SPREM ( SPR )
C
C   REWIND 1 13 SPREMENLJIVKE BLEJ V PROGRAMU START .
C   I = 0
C   1 I = I + 1
C   IF ( KAZ( 1, I ) .EQ. 3HEOF ) GO TO 3
C   DO 4 PREBERI NASLEDNJO RESITEV.
C   4 I = SPR(2)
C   SPR KLDOL = N1 * KAZ( 2, I )
C   IF READ (1) ( XX( J ), J = 1, KLDOL )
C   GO IF ( KAZ( 1, I ) .EQ. 1H ) GO TO 1
C
C   1 KAZ RESITEV JE VELJAVNA. NARISE
C   601 FORMAT(14H DELVINE CAS)
C   CALL TPLINE ( XX ( NEOD ), XX ( ODV ), 0 )
C   DOLZ = KAZ ( 2 , I )
C   DO 2 J = 1 , DOLZ
C   2 WRITE X = XX ( N1 * ( J - 1 ) + NEOD )
C   602 FORMAT Y = XX ( N1 * ( J - 1 ) + ODV )
C   CALL PLINE ( X , Y , 1 )
C   2 CONTINUE
C   GO TO 1
C   3 WRITE(6,603)
C   603 FORMAT LAHKO NARISEMO SE KAJ. RISEMO LAHKO NOVO SLIKO,
C   604 READ(5,501) REHODG IZPIS
C   IF ( ODG .EQ. 1HN ) CALL PCLOSE
C   IF ( ODG .EQ. 1HN ) STOP
C   GO TO 100
C   609 FORMAT(14H NEJE ZA SLIKO PO CASU T MIN MAX)
C   READ *, VMIN, VMAX
C   VNORM = .55 / ( VMAX - VMIN )
C   DY = 10. / VNORM

```



```

SUBROUTINE SPREM(SPR)
C
C   PODPROGRAM ZA SPREMINJANJE PARAMETROV V PROGRAMIH
C   V VEKTORJU SPR SO INDEKSI SPREMENB, KI JIH ZELIMO VNESTI
C   VS(I) = PV
C   10 CONTINUE
      LOGICAL SCH
      INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)
      INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV
      COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
      * XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
      * V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)
      XNORM = NX / (XMAX - XMIN)
      YNORM = NY / (YMAX - YMIN)
      607 FORMAT(14H YMIN YMAX
C   READ * OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .
      YNORM = NY / (YMAX - YMIN)
      INTEGER SPR(7)
C
      DO 8 I = 1,7
      L = SPR(I)
      SPR(I) = 0
      IF( L .EQ. 0 ) RETURN
      GO TO (1,2,3,4,5,6,7),L
C
      1 WRITE(6,601)
      601 FORMAT(14H CELOTNI CAS
      READ *, TTIME
      GO TO 8
C
      2 WRITE(6,602)
      602 FORMAT(20H INTERVAL ZA IZPIS
      READ *, PTIME
      GO TO 8
C
      3 WRITE(6,603)
      603 FORMAT(25H INTEGRACIJSKI INTERVAL
      READ *, TINT
      GO TO 8
C
      4 WRITE(6,604)
      604 FORMAT(25H SPREMENLJIVKE ZA IZPIS
      READ *, V
      DO 9 J = 1,2
      IF(V(J) .GE.1 .OR. V(J) .LE.N) GO TO 9
      WRITE(6,609) N
      609 FORMAT(5H *** ,3H1 - ,I3)
      GO TO 4
      9 CONTINUE
      GO TO 8
C
      5 WRITE(6,605)
      605 FORMAT(34H MEJE ZA SLIKO PO CASU : MIN MAX
      READ *, VMIN,VMAX
      VNORM = 50 / (VMAX - VMIN)
      DV = 10. / VNORM

```

```

VS(1) = VMINAKO
PV = VMIN
DO 10 J = 2,6
    PV = PV + DV
    VS(J) = PV
10 CONTINUE
GO TO 8
C
6 WRITE(6,606) N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
606 FORMAT(30H MEJE ZA FAZNI PORTRET /,TIME,PT,/,TINT,
* 10H XMIN,XMAX,N,V,S,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)
READ *, XMIN,XMAX
XNORM = NX / (XMAX - XMIN)
WRITE(6,607)
607 FORMAT(10H YMIN,YMAX /,VIVK GLEJ) / PROGRAMU START .
READ *, YMIN,YMAX
YNORM = NY / (YMAX - YMIN)
C
C SKALE
C
DY = 1. / YNORM
YS(1) = YMAX
PY = YMAX
DO 12 J = 2,NY
    IF PY = PY1 - DY GO TO 2
    YS(J) = PY
    RETURN
12 CONTINUE
    GO TO 1
DX = 5. / XNORM
NX5 = NX / 50 + 1
XS(1) = XMIN
PX = XMIN
DO 11 J = 2,NX5
    PX = PX + DX
    XS(J) = PX
11 CONTINUE
    NEOD,ODV
SCH = .TRUE.
GO TO 8
C
7 WRITE(6,608) 2 INTERVAL ZA 12F15
608 FORMAT(36H NOVI SPREMENLJIVKI ZA FAZNI PORTRET /,
* 26H X Y 2P1( Y = Y(X) )
READ *, NEOD,ODV
SCH = .TRUE.
8 CONTINUE
    FAZNI PORTRET
C
RETURN
END
30H 7 SPREMENLJIVKE
603 FORMAT(17HONASTEJ SPREMENBE
    READ (5,501) NSPR
501 FORMAT(17)
    NSPR = NSPR / 10
    SPR ( 8 - 1 ) = H - NSPR + 10
    GO TO 10
    CALL SPREM(SPR)
    RETURN

```


SUBROUTINE KAKO (PRV1)

PODPROGRAM SPRASUJE PO ZELENIH SPREMENBAH

INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)

INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV

LOGICAL SCH,N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,

INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40),PTIME,TINT,

INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV,DUM(7)

COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,

* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,

* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)

SPRIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START

INTEGER OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START

LOGICAL PRV1

INTEGER SPR(7) SPR PRV1 V IZPISU, CE SPR, IZPISU GLAVO

3 WRITE(6,600) V(1),V(2),VS(1),VS(2)

600 FORMAT(15H KAJ SPREMENBA,17X,1HX,11,6L9)

READ(5,500) KAJ

500 FORMAT(A1)

IF(KAJ .EQ. 1HD) GO TO 2

IF(KAJ .EQ. 1HN) RETURN

IF(KAJ .EQ. 1HM) GO TO 1

WRITE(6,601)

601 FORMAT(7H D DA /

* 7H N NE /

* 11H M MORDA)

GO TO 3

1 WRITE(6,602) TTIME,PTIME,TINT,V,VMIN,VMAX,XMIN,XMAX,YMIN,YMAX,

* NEOD,ODV IN = 50

602 FORMAT(10H STANJE /

* 30H 0 NI SPREMENBA /

* 30H 1 CELOTNI CAS ,F10.2/

* 30H 2 INTERVAL ZA IZPIS ,F10.2/

* 30H 3 INTEGRACIJSKI INTERVAL ,F10.2/

* 30H IZPIS /

* 30H 4 SPREMENLJIVKE XZ(1), XZ(2), XZ(3), XZ(4), XZ(5), XZ(6), XZ(7), XZ(8), XZ(9), XZ(10), XZ(11), XZ(12), XZ(13), XZ(14), XZ(15), XZ(16), XZ(17), XZ(18), XZ(19), XZ(20) ,2I5/

* 30H 5 MEJE ,2F6.0/

* 30H FAZNI PORTRET /

* 30H 6 MEJE ,2HX(2F6.0,6H) Y(,

* 2F6.0,1H) /

* 30H 7 SPREMENLJIVKE ,2I5)

2 WRITE(6,603)

603 FORMAT(17H ONASTEJ SPREMENBE)

READ(5,501) NSPR

501 FORMAT(I7)

DO 4 I = 1,7

M = NSPR

NSPR = NSPR / 10

SPR(8 - I) = M - NSPR * 10

4 CONTINUE

CALL SPREM(SPR)

RETURN

END

SUBROUTINE IZPIS (PRVI)

```

C
C LOGICAL SCH
C INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)
C INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV
C COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)
C
C
C
C
C OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .
C
C
C INTEGER SL(50) , V1 , V2
C LOGICAL PRVI
C
C PRVI POVE, ALI SMO PRVIC V IZPISU. CE SMO, IZPISE GLAVO
C
C IF (PRVI) WRITE(6,600) V(1),V(2), (VS(I),I=1,5)
600 FORMAT(3X,1HT, 8X,1HX,I1,7X,1HX,I1,6I9 )
C V1=V(1)
C V2=V(2)
C
C
C PRIPRAVIMO POLJE ZA SLIKO
C
C DO 1 I=1,50
1 SL(I)=1H
C SL(1)=1HI
C SL(50)=1HI
C
C IN JE INDEKS ZNAKA ZA VREDNOST. OMEJEN JE S 50.
C
C IN=(XZ(V2) - VMIN) * VNORM
C IF( IN .GT. 50 ) IN = 50
C DO 2 I=2,IN
2 SL(I)=1H-
C SL(IN)=1H+
C
C IZPIS VREDNOSTI
C
C WRITE(6,601) T, XZ(V1), XZ(V2), SL
601 FORMAT(F7.1,2F9.0,5X,50A1)
C RETURN
C END

```


SUBROUTINE SPRAVI (TAPE)

SPRAVI PARAMETRE SLIK NA DATOTEKO TAPE (TAPE)

INTEGER TAPE

LOGICAL SCH

INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)

INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV

COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)

OPIS SPREHENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .

INTEGER YRED(1013)

EQUIVALENCE (N,YRED(1))

MRED = 1013

REWIND TAPE

WRITE (TAPE) (YRED(I), I=1,MRED)

RETURN

END

SUBROUTINE FVZEMI (TAPE) . K)

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

VZEMI PARAMETRE SLIK Z DATOTEKE TAPE (TAPE)

INTEGER TAPE

LOGICAL SCH

INTEGER XS(15),YS(15),VS(15),KAZ(2,40)

INTEGER SHOW(14,60),V(2),NEOD,ODV

COMMON /RED/ N,KAZ,SHOW,NX,NY,XS,YS,XNORM,YNORM,
* XMAX,YMAX,XMIN,YMIN,T,XZ(20),TTIME,PTIME,TINT,
* V,VMIN,VMAX,SCH,VS,VNORM,NEOD,ODV,DUM(7)

03 VRNITVI KAKA FUNKCIJA IMATI VREDNOST

K - TE FUNKCIJE SISTEMA DIF. ENACS

OPIS SPREMENLJIVK GLEJ V PROGRAMU START .

REAL T, X(2),S,FF,L

INTEGER K

INTEGER YRED(1013)

EQUIVALENCE (N,YRED(1))

MRED = 1013

REWIND TAPE

READ (TAPE) (YRED(I), I=1,MRED)

RETURN

END

P3 = AHIN (X(2),FF, L * X(1) * X(2))

P4 = X(2)

IF (K .EQ. 1) F = 31*P1 - 32*P2 - 33*P3

IF (K .EQ. 2) F = 33*P3 - 34*P4

RETURN

END

FUNCTION F (T , X , K)

DESNA STRAN SISTEMA ENACB RISANJE SKALE V RAZMONU

$D X(K) / D T = F (K) (T , X)$

PARAMETRI

TH JE VISINA STEVILK

T CAS

TH = 0.07

X VEKTOR SPREMENLJIVK

POLZVENO ZA DIMENZIJE LOKALNEGA PRAVOKOTNIKA.

K POREDOVANJE STEVEC ENACB

POL PALCA PLO STARI. KOORDINATE ODGOVARJAJO PALCEM.

OB VRNITVI MORA FUNKCIJA IMETI VREDNOST

K - TE FUNKCIJE SISTEMA DIF. ENACB DY1 , XM1 , XMA , YM1 , YMA

$DX2 = DX1 * TH$

REAL T , X(2),E ,FF, L / DX1

INTEGER K

CALL PSKALE (X0 , Y0 , .5 , A , DX2 , L , XM1 , XM2 , -.5 , .5)

KONSTANTE V SISTEMU ENACB ZA MODEL POLETAEVA SL.37

$DX = (XM2 - XM1) / (N - 1)$

DATA A1 , A2 , A3 , B3 , B4 , L , E , FF

* / .2 , .1 , 0.08 , .2 , .1 , .01 , 200. , 100. ,

$IX = IX + 1$

P1 = AMIN (X(1), E , 100000.)

P2 = X(1)

P3 = AMIN (X(2),FF, L * X(1) * X(2))

P4 = X(2)

FORMAT (20.)

IF (K .EQ. 1) F = A1*P1 - A2*P2 - A3*P3

IF (K .EQ. 2) F = B3*P3 - B4*P4

RETURN

END

VNEHO SE V STARI LOKALNI PRAVOKOTNIK

CALL PSKALE (X0 , Y0 , K , DX1 , DY1 , XM1 , XMA , YM1 , YMA)

RETURN

END

SUBROUTINE XSKAL (XMIN, XMAX, N)

```

C
C   PODPROGRAM XSKAL SLUZI ZA RISANJE SKALE V RAZPONU
C   (XMIN, XMAX) NA X OS. INTERVAL RAZDELI NA N VREDNOSTI.
C
C   DC JE VISINA CRTICE NA OSI
C   TH JE VISINA STEVILK
C       DC = 0.03
C       TH = 0.07
C
C   POIZVEMO ZA DIMENZIJE LOKALNEGA PRAVOKOTNIKA.
C   ODPREMO NOV LOKALNI PRAVOKOTNIK, KIJE ZA
C   POL PALCA POD STARIM. KOORDINATE ODGOVARJAJO PALCEM.
C
C   CALL PSCASK ( X0 , Y0 , A , DX1 , DY1 , XMI , XMA , YMI , YMA )
C   DX2 = DX1 + TH
C   THX = TH * ( XMAX - XMIN ) / DX1
C   XM2 = XMA + THX
C   CALL PSCALE ( X0 , Y0 - .5 , A , DX2 , 1. , XMI , XM2 , -.5 , .5 )
C
C   DX = ( XMAX - XMIN ) / ( N - 1 )
C   XX = XMAX
C   DO 1 I = 1, N
C       IX = XX + 0.5
C       CALL PLINE ( XX , 0.0 , 0 )
C       CALL PLINE ( XX , DC , 1 )
C       ENCODE ( 4 , 2 , IT ) IX
C       FORMAT ( I4 )
C       CALL PTEXT ( XX - 3 * THX , - 2 * TH , 0.0 , TH , 4 , IT )
C       XX = XX - DX
C   1 CONTINUE
C
C   VRNEMO SE V STARI LOKALNI PRAVOKOTNIK
C   CALL PSCALE ( X0 , Y0 , A , DX1 , DY1 , XMI , XMA , YMI , YMA )
C   RETURN
C   END

```


SUBROUTINE YSKAL (YMIN, YMAX, N)

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

C

PODPROGRAM YSKAL SLUZI ZA RISANJE SKALE V RAZPONU
(YMIN, YMAX) NA Y OS. INTERVAL RAZDELI NA N VREDNOSTI.DC JE VISINA CRTICE NA OSI
TH JE VISINA STEVILK

DC = 0.03

TH = 0.07

POIZVEMO KAKSEN JE LOKALNI PRAVOKOTNIK
ODPREMO NOV LOKALNI PRAVOKOTNIK, POL PALCA
LEVO OD STAREGA. KOORDINATE V SMERI X SOVPADAJO
S PALCI.

CALL PSCASK (X0 , Y0 , A , DX1 , DY1 , XMI , XMA , YMI , YMA)

DY2 = DY1 + TH

YM2 = YMA + TH * (YMAX - YMIN) / DY1

CALL PSCALE (X0 - .5 , Y0 , A , 1. , DY2 , -.5 , .5 , YMI , YM2)

DY = (YMAX - YMIN) / (N - 1)

YY = YMIN

DO 1 I = 1, N

IY = YY + 0.5

CALL PLINE (0.0 , YY , 0)

CALL PLINE (DC , YY , 1)

ENCODE (4 , 2 , IT) IY

FORMAT (14)

CALL PTEXT (- 5 * TH , YY , 0.0 , TH , 4 , IT)

YY = YY + DY

CONTINUE

VRNEMO SE V STARI LOKALNI PRAVOKOTNIK

CALL PSCALE (X0 , Y0 , A , DX1 , DY1 , XMI , XMA , YMI , YMA)

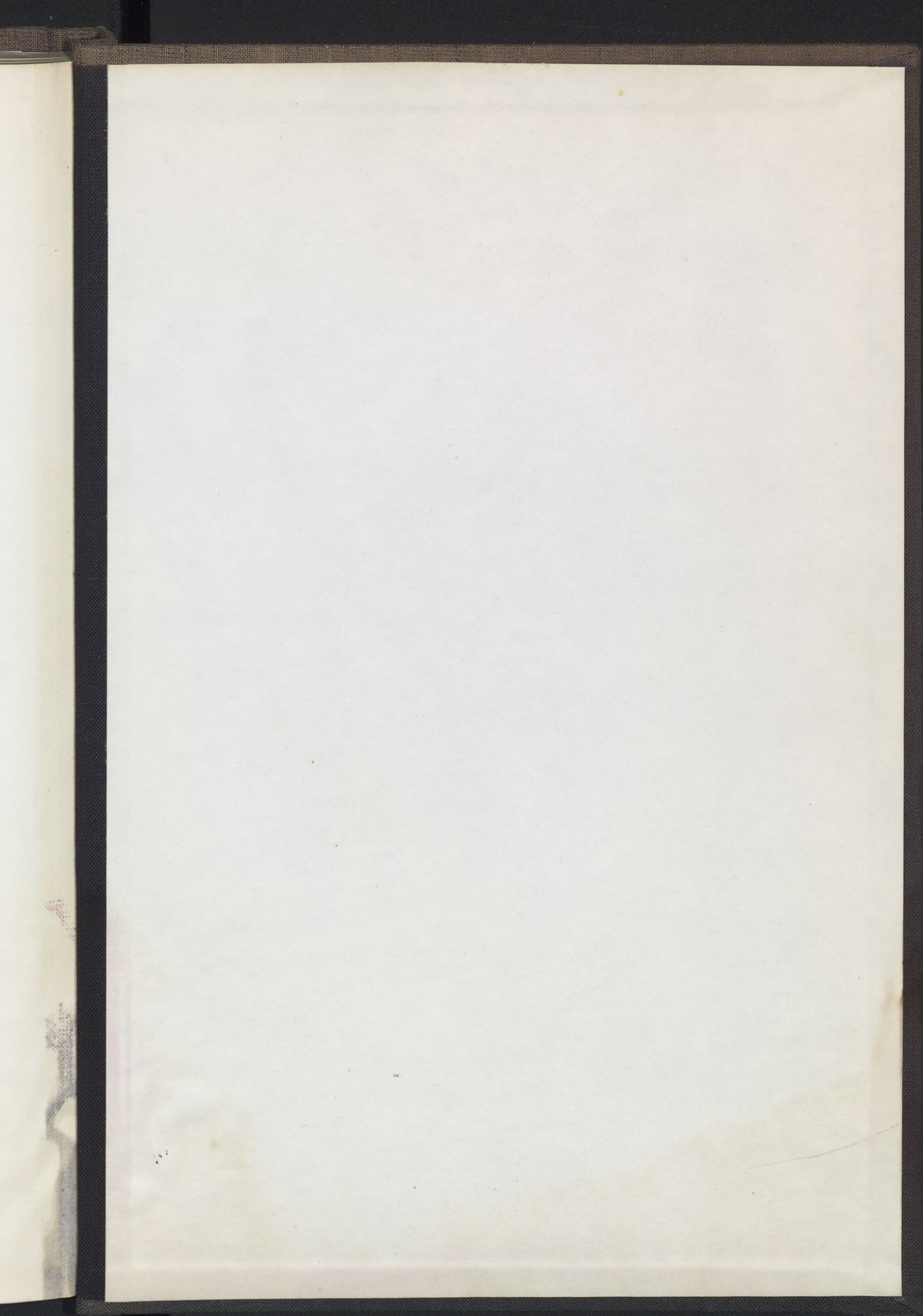
RETURN

END

Literatura

1. M. Braun, Differential equations and their applications, New York, Springer Verlag 1975.
2. Ju. I. Gil'derman, Lekcii po ^Vysšej matematike dlja biologov, Nauka, Moskva 1974.
3. F. Križanič, Navadne diferencialne enačbe in variacijski račun, Ljubljana, Državna založba slovenije 1974.
4. Ju. Odum, Osnovi ekologii, Moskva, Mir 1975.
5. R.H. Whitaker, Communities and ecosystems, New York, Macmillan Publishing 1975.
6. I.A. Poletaev, Modeli Volterra "hišnik-žertva" i nekatere ih obobščenija s ispol'zovanjem principa Libiha, Žurnal obščej biologii, T.XXXIV, No.1, str.43,57.





NARODNA IN UNIVERZITETNA KNJIZNICA

GS

II 752 797



202412887

COBISS ©