TALLINNA ÜLIKOOL

MATEMAATIKA ja LOODUSTEADUSTE INSTITUUT

MATEMAATIKA OSAKOND

Maria Arpo

LOTKA-VOLTERRA MUDEL

Bakalaureusetöö

Juhendaja: lektor Tõnu Tõnso

Autor: …..…………………….”…….” ….…….2011

Juhendaja:…………………..…..“…….” ……….2011

Tallinn 2011

SISUKORD

SISSEJUHATUS

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on anda ülevaade Lotka-Volterra mudelist ja võrranditest, mis võimaldavad näidata matemaatika rakendusvõimalusi bioloogiliste öko-süsteemide probleemide lahendamisel, ning tutvustada selle mudeli tausta, sisu ja võimalusi edasiarendusteks. Töö on valdavalt referatiivne, autori omapoolseks panuseks on erinevate näidete numbriline ning graafiline lahendamine programmi Mathematica 6.0 abil ja nende analüüsimine ning kommenteerimine. Valdavalt on kasutatud inglisekeelseid materjale.

Töö algab kirjeldusega klassikalisest Lotka-Volterra kahe liigi mudelist, kus antakse lühiülevaade mudeli loomisest ja arengust. Selles osas on valdavalt kasutatud Wikipedia veebi-entsüklopeedia inglisekeelset lehekülge [10].

Edasi tuleb juba lähemalt juttu võrrandite populatsioonidünaamilisest sisust ja tähendusest ning süsteemi dünaamikast. Nende teemade puhul olid lisaks allikale [10] abiks artiklid [3, 5] ja raamatud [2, 6].

Järgneva jäneste ja rebaste populatsioonide näite probleemi püstitus ja algandmed on võetud raamatust [2], näite teise lahendusviisi puhul oli eeskujuks raamatu [6] käsitlus.

Järgmises peatükis vaadeldakse peamiselt Lotka-Volterra mudeli edasiarendust kolme liigi juhtumile. Siin on valdavalt kasutatud artiklit kolmeliigilisest toiduahelast [1]. Selle artikli olulisemaid arvnäiteid on käesolevas töös iseseisvalt diferentsiaalvõrrandite süsteemide numbrilise lahendamise teel üle kontrollitud ja saadud on samad tulemused, mis artiklis [1]. Ka on selles peatükis vaadeldud Lotka-Volterra kolme liigi mudeli erijuhtumeid ning nende üldistusvõimalust $n+1$ liigilistele süsteemidele, mida on põhjalikumalt käsitletud artiklis [4]. Lotka-Volterra mudeleid saab rakendada populatsioonide arengudünaamika paremaks mõistmiseks, väljasuremisohus olevate liikide kaitseks ja kahjuritõrje efektiivsemaks muutmiseks.

Lisaks tavapärastele kokkuvõtvatele järeldustele kirjeldab käesoleva töö kokkuvõte ka Lotka-Volterra mudelite puudusi ja pakub välja nende mudelite edasiarendamise võimalusi.

Autor tänab lektor Tõnu Tõnsot heade näpunäidete ja soovituste eest käesoleva bakalaureusetöö kirjutamisel.

MUDEL

Lotka-Volterra võrrandid (tuntud ka kui kiskja-saaklooma võrrandid) on paar esimest järku mittelineaarseid diferentsiaalvõrrandeid, mida kasutatakse sageli selliste bioloogiliste süsteemide dünaamika kirjeldamiseks, kus puutuvad kokku kaks erinevat liiki: kiskja ja saakloom. Lotka-Volterra võrrandid kirjutatakse tavaliselt välja nii:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y)$$

$$\frac{dy}{dt} = -y(\gamma - \delta x),$$

kus

- y on kiskja (nt. huntide) arvukus
- x on tema saaklooma (nt. jäneste) arvukus
- $\frac{dy}{dt}$ ja $\frac{dx}{dt}$ näitavad eelmise kahe populatsiooni muutumist ajas
- t on aeg
- α, β, γ, δ on parameetrid, mis iseloomustavad kahe populatsiooni vastasmõju.

Lotka-Volterra süsteem on näide üldisest kiskja-saaklooma mudelist, mida sageli kutsutakse ka Kolmogorovi mudeliks:

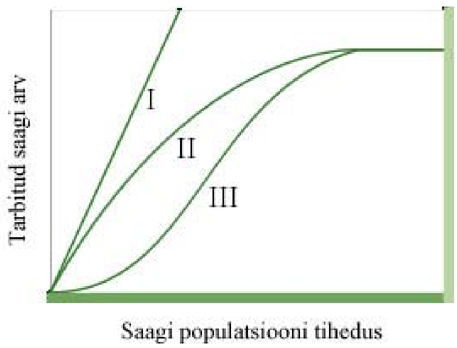
$$\frac{dx}{dt} = f(x, y)x$$

$$\frac{dy}{dt} = g(x, y)y,$$

kus $f(x, y)$ ja $g(x, y)$ on funktsioonid, mis tähistavad vastavalt saagi ja kiskja kasvumäära isendi kohta. Neid funktsioone nimetatakse ka troofilisteks funktsioonideks. Kolmogorovi mudel on antud üldisemas raamistikus, see modelleerib kiskja-saagi vastastikuse mõju, konkurentsi ja haigustega ökoloogilise süsteemi dünaamikat. [10]

AJALUGU

Lotka-Volterra kiskja-saaklooma mudeli pakkus algselt välja ameerika biofüüsik Alfred James Lotka nn autokatalüütiliste keemiliste reaktsioonide teoorias 1910. aastal. 1920. aastal laiendas Lotka (Kolmogorov'i mudeli abil) oma mudelit "orgaanilistele süsteemidele", kasutades näitena taimeliiki ja taimetoidulist loomaliiki, ning 1925. aastal kasutas ta neid võrrandeid, et analüüsida kiskja-saaklooma vastasmõju oma raamatus biomatemaatika kohta (*Elements of Physical Biology*), saades võrrandid, mida tunneme praegu. Itaalia matemaatik Vito Volterra, kes analüüsis statistiliste meetoditega Aadria mere kalade arvukuse muutumist, jõudis samade võrranditeni iseseisvalt 1926. aastal. C.S. Holling laiendas seda mudelit omakorda kahes 1959. aastal ilmunud artiklis, milles ta näitas, et kiskja poolt tarbitud saakloomade arv võib sõltuda saakloomade populatsiooni tihedusest kolme erineva seaduspärasuse kohaselt.



Joonis 1

Esimesel juhtumil on tegemist lineaarse kasvuga (klassikaline Lotka-Volterra mudel), teisel juhtumil toimub „hüperboolne“ lähenemine teatavale piirväärtusele ja kolmandal juhtumil on tegemist logistilise kasvuga. [8]

Nii Lotka-Volterra mudelit kui ka Holling'i laiendust on kasutatud põdra ja hundi populatsiooni modelleerimiseks Isle Royale Rahvuspargis, kus kiskja-saaklooma suhteid on kirjeldatud rohkem kui 50 teadusliku artikliga ja mis on seega üks paremini uuritud kiskja-saaklooma suhteid. [11]

Lotka-Volterra võrrandit on pikka aega kasutatud ka majandusteoorias, esmalt Richard Goodwin'i poolt 1965. aastal [3]. Majanduses on ühendatud paljud, kui mitte kõik, tööstusharud. Erinevate tööstusharude dünaamika modelleerimiseks pakuti välja troofiliste funktsioonide rakendamist erinevate valdkondade vahel ja väiksemate sektorite ignoreerimist, võttes arvesse ainult kahe tööstussektori vastasmõju.

VÕRRANDITE POPULATSIOONIDÜNAAMILISEST SISUST

Lotka-Volterra mudeli rakendamisel kasutatakse kiskja ja saagi populatsioonide keskkonna ja arengu kohta mitmeid täiendavaid eeldusi:

1. Saaklooma populatsiooni toidulaud on piiramatu.
2. Kiskja populatsiooni toiduvarud sõltuvad täielikult saaklooma populatsiooni suurusest.
3. Populatsiooni muutuse määr on proportsionaalne tema suurusega.
4. Keskkonna tingimused ei muutu protsessi käigus ühe liigi kasuks ja geneetiline kohanemine on nii aeglane, et selle võib vaatluse alt välja jätta.

Kuna kasutatakse diferentsiaalvõrrandeid, on lahendus ette määratud ehk deterministlik ja pidev. See omakorda tähendab, et nii kiskja kui saaklooma generatsioonid muutuvad pidevalt.

Saakloom

Esialgses saaklooma võrrandis sulgude avamisel saame :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy.$$

Eeldatavalt on saakloomal piiramatu toiduvaru ja nende paljunemine toimub eksponentsiaal-selt, kui ei puututa kokku kiskjaga. See eksponentsiaalne kasv on esindatud ülalnäidatud vale-mis liikme αx kaudu. Saaklooma jahtimise määr on eeldatavasti proportsionaalne kiskjate ja saakloomade kohtumise sagedusega, see on valemis esindatud liikme βxy abil. Kui x või y on null, siis ei saa kiskja ja saakloom kohtuda. Nende kahe termini abil võib ülalnäidatud valemit tõlgendada järgmiselt: saagi arvukuse muu-tus avaldub tema enda juurdekasvu ja jahi tulemusena toimuva arvukuse vähenemise vahena.

Kiskja

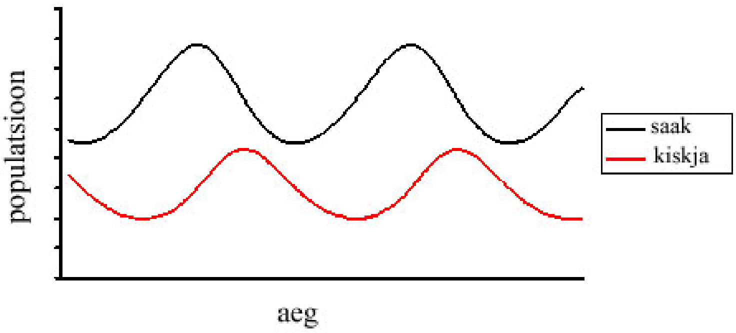
Kiskja võrrandiks saame sulgude avamisel:

$$\frac{dy}{dt} = \delta xy - \gamma y.$$

Selles võrrandis tähistab δxy kiskja populatsiooni kasvu. (Paneme tähele sarnasust liikmega βxy saaklooma võrrandis. Kiskjate populatsiooni kasvumäär sõltub kiskja ja saaklooma kohtumise tõenäosusest, aga ei ole tingimata võrdne saagi tarbmise määraga.) Kiskja kao määra esindab liige γy, mis on tingitud kas loomulikust surmast või emigratsioonist. Kui saakloomi ei ole, siis kiskjate arvukus hakkab eksponentsiaalselt kahanema. Seega võrrand väljendab muutust kiskja populatsioonis kui juurdekasvu ja loomuliku surma vahet. [10]

VÕRRANDITE LAHENDID

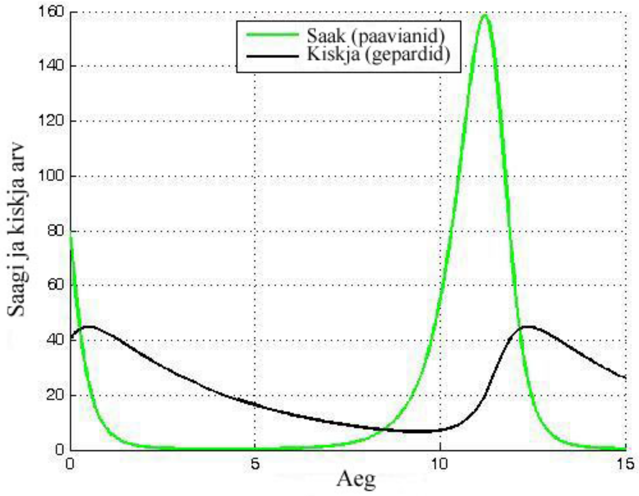
Võrranditel on perioodilised lahendid, aga need lahendid ei esitu ühe lihtsa trigonomeetrilise funktsiooni abil. Võrrandite lineariseerimisel saame aga lahendi, mis sarnaneb lihtsale harmoonilisele liikumisele, kus kiskja arvukus läheneb saagi omale.



Joonis 2

Näiteprobleem

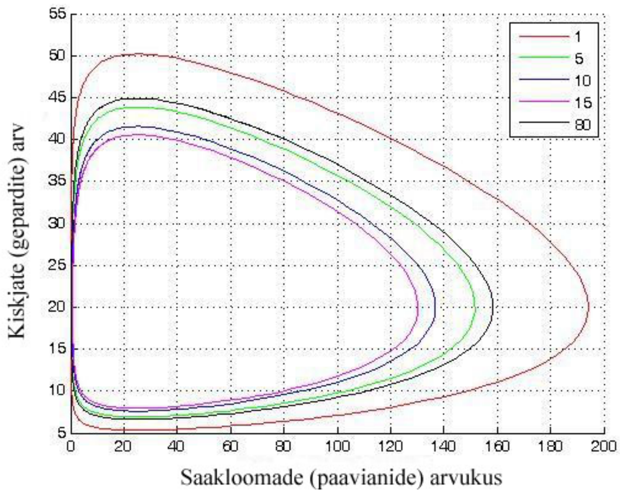
Võtame kahte liiki loomad, paavian (saak) ja gepard (kiskja). Kui algselt on 80 paaviani ja 40 gepardit, siis saab graafiku abil näidata nende kahe liigi populatsioonide arvukuse muutumist ajas.



Joonis 3

Samuti saab joonestada lahendi, mis vastab antud kahe liigi arvukuse perioodilisele muutumisele. Kujutades paavianide arvukust x ja gepardite arvukust y samadel ajahetkedel arvupaaride hulgana, saame nn faasidiagrammi.

Kui t kasvab, siis liikumine mööda faasidiagrammi toimub Lotka-Volterra mudelis vastupäeva. Erinevatele algväärtustele vastavad faasidiagrammil erinevad kontsentrilised kinnised jooned.



Joonis 4

Graafikud illustreerivad selgelt Lotka-Volterra mudeli tõsist probleemi: teatud algväärtuste puhul võib paavianide arvukus langeda nii madalale tasemele, et nii paavianid kui ka seejärel gepardid surevad välja (kui paaviane ja gepardeid on vähem kui üks). Mudel seda väljasuremist ei arvesta, vaid lubab arvukusel taastuda isegi 10^{-18} tasemelt. Sellist modelleerimise probleemi kutsutakse ka „atto-fox (ingl.k) probleemiks", kus atto-fox on imaginaarne 10^{-18} rebast (kiskjat). [10]

SÜSTEEMI DÜNAAMIKA

Süsteemis kasvab kiskjate arv jõudsalt, kui on piisavalt saaki, kuid lõpuks kasutavad kiskjad ära oma toiduvarud ja nende arv hakkab kahanema. Kui kiskjate arvukus on madal, hakkab saagi arvukus taas tõusma. Selline dünaamika jätkub kasvamise ja kahanemise tsüklis.

Populatsiooni tasakaal

Mudelis esineb populatsiooni tasakaal, kui kummagi populatsiooni tase ei muutu, näiteks kui mõlemad tuletised on võrdsed nulliga.

$$x(\alpha - \beta y) = 0$$

$$-y(\gamma - \delta x) = 0$$

Kui lahendada see süsteem *x* ja *y* suhtes, siis

$$\{y = 0, x = 0\},$$

$$\left\{y = \frac{\alpha}{\beta}, x = \frac{\gamma}{\delta}\right\}.$$

Seega leidub 2 tasakaalupunkti.

Esimene lahend esindab mõlema liigi väljasuremist. Kui mõlemad populatsioonid on nullis, on nad seda lõpmatuseni. Teine lahend esindab fikseeritud punkti, kus mõlemad populatsioonid säilitavad oma praeguse nullist erineva arvukuse ja teevad seda lihtsustatud mudelis lõpmatuseni. Populatsioonide tasemed, kus tasakaal saavutatakse, sõltuvad parameetrite α, β, γ, δ valitud väärtustest.

Fikseeritud punktide stabiilsus

Fikseeritud punkti stabiilsust saab kindlaks teha osatuletiste abil lihtsustamise teel, samas teine fikseeritud punkt nõuab veidi keerulisemat meetodit.

Kiskja-saaklooma mudeli jakobiaan on:

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

Esimene fikseeritud punkt

Kui arvutada punktis (0,0), saame jakobiaani:

$$J(0,0) = \begin{vmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{vmatrix}.$$

Selle maatriksi omaväärtused on

$$\lambda_1 = \alpha, \qquad \lambda_2 = -\gamma,$$

kus γ ja α on alati nullist suuremad, seega ülevalolevad väärtused erinevad alati teineteisest. Seega on fikseeritud punkt oma olemuselt sadulpunkt.

Oluline on selle fikseeritud punkti stabiilsus. Kui see oleks stabiilne, meelitaks see ligi nullist erineva arukusega populatsioone ja nii võib süsteemi dünaamika viia mõlema liigi väljasuremiseni esialgse arvukuse paljudel juhtudel. Kuid kuna fikseeritud punkt on sadulpunkt ja seega ebastabiilne, näeme, et mõlema liigi väljasuremine on selles mudelis keeruline. Nimelt saab see juhtuda vaid juhul, kui saak kunstlikult täielikult likvideerida, mis tooks kaasa kiskja suremise nälja tõttu. Kui kiskjad likvideerida, kasvab selles lihtsas mudelis saagi arvukus piiramatult.

Teine fikseeritud punkt

Arvutades jakobiaani teises fikseeritud punktis, saame

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

Selle maatriksi omaväärtused on

$$\lambda_1 = i\sqrt{\alpha\gamma}, \qquad \lambda_2 = -i\sqrt{\alpha\gamma}.$$

Kuna omaväärtused on mõlemad imaginaarsed, ei ole see fikseeritud punkt hüperboolne, seega ei saa lineaaranalüüsist mingisuguseid järeldusi teha.

Diferentsiaalvõrrandite süsteemi lahendades võime esitada lahendid ilmutamata kujul järgmisel viisil: $K = \frac{y^\alpha}{e^{\beta y}} \cdot \frac{x^\gamma}{e^{\delta x}}$. Andes K-le erinevaid väärtusi, saame nn taseme kõverad, mille puhul on tegemist suletud trajektooridega fikseeritud punkti ümber. Järelikult kiskja ja saagi populatsioonide tasemed korduvad ja võnguvad ümber selle fikseeritud punkti.

Konstandi K suurima väärtuse saame lahendades optimeerimisülesande:

$$\frac{y^\alpha}{e^{\beta y}} \cdot \frac{x^\gamma}{e^{\delta x}} = \frac{y^\alpha x^\gamma}{e^{\delta x + \beta y}} \to \max_{x,y>0} \quad .$$

K maksimaalne väärtus saavutatakse statsionaarses punktis $\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$ ja saadakse valemiga

$$K^* = \left(\frac{\alpha}{\beta e}\right)^\alpha \left(\frac{\gamma}{\delta e}\right)^\gamma,$$

kus e on Euleri arv. [10]

MUDEL REBASTE JA JÄNESTE NÄITEL

Kontekst: Eeldame, et mõned jänesed ja rebased elavad kinnises piirkonnas, kus jänestele on piisavalt toitu ja rebaste toidulaud sõltuvab jänestest arvukusest. Jäneste toidulauał pole praktilisi piiranguid, sest rebased ei lase neil liialt paljuneda. Teeme ka lihtsustava eelduse, et jänestel pole teisi looduslikke vaenlasi peale rebaste ning jänesed on rebaste ainsaks toiduks.

Eesmärk: Arendada välja mudel, mis võimaldab ennustada elus olevate jäneste ja rebaste arvukust mingil ajahetkel. [2]

Matemaatilise mudeli formuleerimine: Muutujad on $x(t)$ – jäneste arv ajahetkel t ja $y(t)$ – rebaste arv ajahetkel t. Et mudeliga jätkata, peame tegema mõned oletused. Eeldame, et kui jänesed jääksid üksi, see tähendab rebaste puudumisel, tõuseks nende arvukus umbes 4 korda ühes ajaühikus. Saame jäneste arvukuse tõusu väljendada diferentsiaalvõrrandiga

$$\frac{dx}{dt} = 1{,}4x, \quad kui\ y = 0.$$

Paneme tähele, et selle võrrandi täpne lahend on $x(t) = x(0)e^{1{,}4t}$, mis on näide eksponentsiaalsest kasvust teguriga $e^{1{,}4}$, mis on umbes 4,0552. Kui ei oleks ainsatki jänest, sureksid rebased nälga. Eeldame, et rebaste arvukus väheneks ühes ajaühikus 10% võrra. See tähendab, et:

$$\frac{dy}{dt} = -0{,}1y, \quad \text{kui } x = 0.$$

Selle võrrandi täpne lahend on $y\,(t) = y\,(0)\,e^{-0{,}1t}$, mis tähendab eksponentsiaalset kahanemist teguriga $e^{-0{,}1}$, mis on umbes 0,904837.

Kui jänesed ja rebased eksisteerivad koos, on mõistlik oletada, et kiirus, millega rebased jäneseid tapavad, on proportsioonis nii jäneste kui rebaste arvukusega. Samuti, mida rohkem neile seal süüa on, seda tervemaks muutuvad rebased ja seda rohkem noori rebaseid sünnib. Kui need vastasmõjud lisada eespool olevale jäneste kohta käivale diferentsiaalvõrrandile, võtab see kuju

$$\frac{dx}{dt} = 1{,}4x - 0{,}02xy \qquad (1).$$

Siin liige xy on proportsionaalne jänese ja rebase kohtumise tõenäosusega ning sellised kohtumised mõjuvad negatiivselt jäneste arvukusele ning positiivselt rebaste arvukusele. Konstant 0,02 näitab ühes ajaühikus ühe rebase poolt tapetud jäneste populatsiooni osakaalu.

(Väärtus 0,02 on valitud nii, et tulemused vastaksid ligikaudu reaalsete populatsioonide arvukuse muutumisele etteantud tingimuste korral.)

Siin x ja y on liikide arvukused, seega probleemi lahendamisel vaatleme neid võrrandeid mitte kogu xy tasandil vaid selle esimeses veerandis, s.t. $x \geq 0$ ja $y \geq 0$.

Sarnaselt esitub meie diferentsiaalvõrrand rebaste kohta

$$\frac{dy}{dt} = 0{,}001xy - 0{,}1y \qquad (2).$$

Siin konstant 0,001 tähistab seda, kui palju sünnib rebaseid juurde ühe ajaperioodi jooksul iga ärasöödud jänese kohta (taas reaalsete populatsioonide arvukuse jälgimisel leitud hinnang-väärtus).

Tasakaalupunktide uurimiseks võtame

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dy}{dt} = 0,$$

see tähendab, et

$$1{,}4x - 0{,}02xy = 0{,}001xy - 0{,}1y = 0.$$

Üheks lahendiks on ilmselgelt

$$x = 0, \qquad y = 0,$$

mille puhul puudub igasugune elutegevus. Teise lahendi saame võrrandisüsteemist

$$\begin{cases} 1{,}4x - 0{,}02xy = 0 \\ 0{,}001xy - 0{,}1y = 0. \end{cases}$$

$$x = 100, \qquad y = 70.$$

Selle mudeli kohaselt ja nendel tingimustel elaksid 100 jänest ja 70 rebast „harmooniliselt“ koos ja nende arvukus jääks samale tasemele määramata ajaks.

Teine moodus lahendamiseks:

Jagades võrrandi (2) võrrandiga (1), saame ühe harilikku diferentsiaalvõrrandi:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{-0{,}1 + 0{,}001\,xy}{1{,}4x - 0{,}02\,xy}$$

$$y\,(-0{,}1 + 0{,}001\,x)\,dx = x\,(1{,}4 - 0{,}02\,y)\,dy$$

See on eralduvate muutujatega võrrand. Eraldame muutujad:

$$xy\left[\frac{-0{,}1 + 0{,}001\,x}{x}\,dx - \frac{1{,}4 - 0{,}02\,y}{y}\,dy\right] = 0.$$

Lahendid $x = 0$ ja $y = 0$ jätame kõrvale kui ülesande sisust lähtudes ebahuvitavad.

Integreerime

$$\int \frac{-0{,}1 + 0{,}001\,x}{x}\,dx + \int \frac{-1{,}4 + 0{,}02\,y}{y}\,dy = C$$

$$-0{,}1\,\ln x + 0{,}001x - 1{,}4\,\ln y + 0{,}02\,y = C$$

$$\ln(x^{-0{,}1}e^{0{,}001x}y^{-1{,}4}e^{0{,}02y}) = \ln C_1, \qquad kus\ \ln C_1 = C.$$

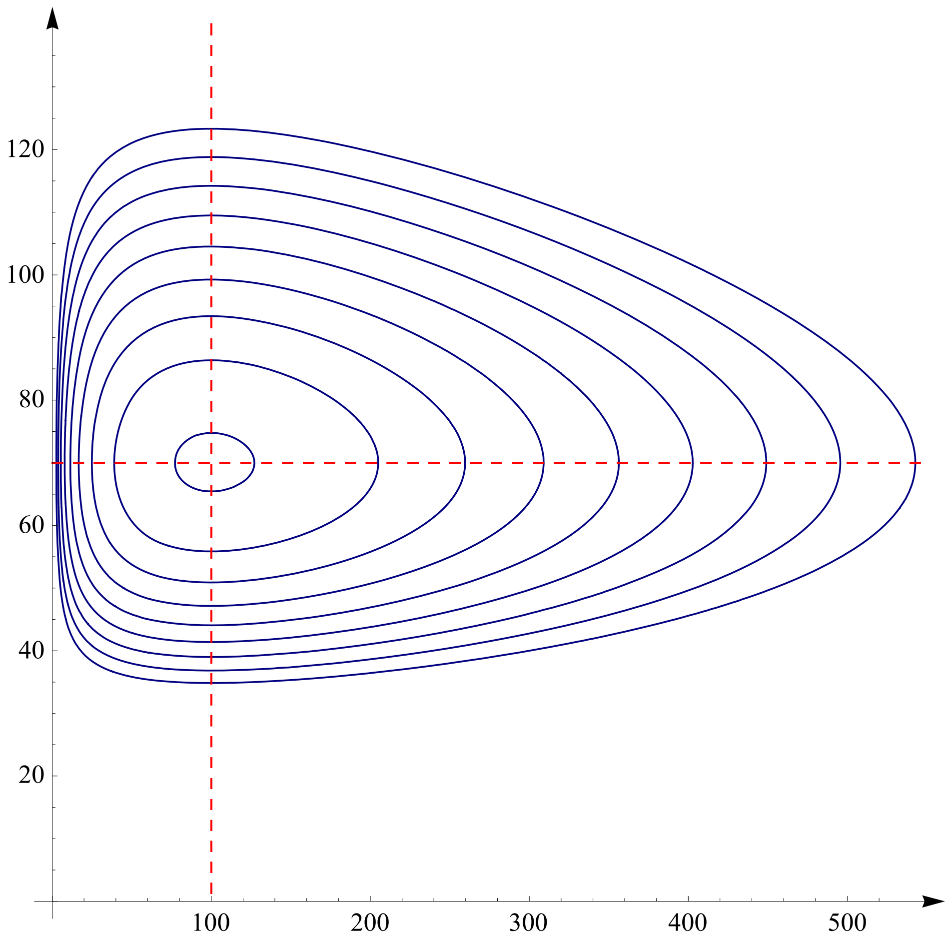
Siit

$$\frac{e^{0{,}001x}}{x^{0{,}1}} \cdot \frac{e^{0{,}02y}}{y^{1{,}4}} = C_1.$$

Viimane seos esitabki lahendeid ilmutamata kujul. Selle lähemal uurimisel ilmneb, et lahendid kujutavad endast kinnisi kõveraid ümber punkti, mille koordinaatideks on

$$x = \frac{0{,}1}{0{,}001} = 100, \quad y = \frac{1{,}4}{0{,}02} = 70.$$

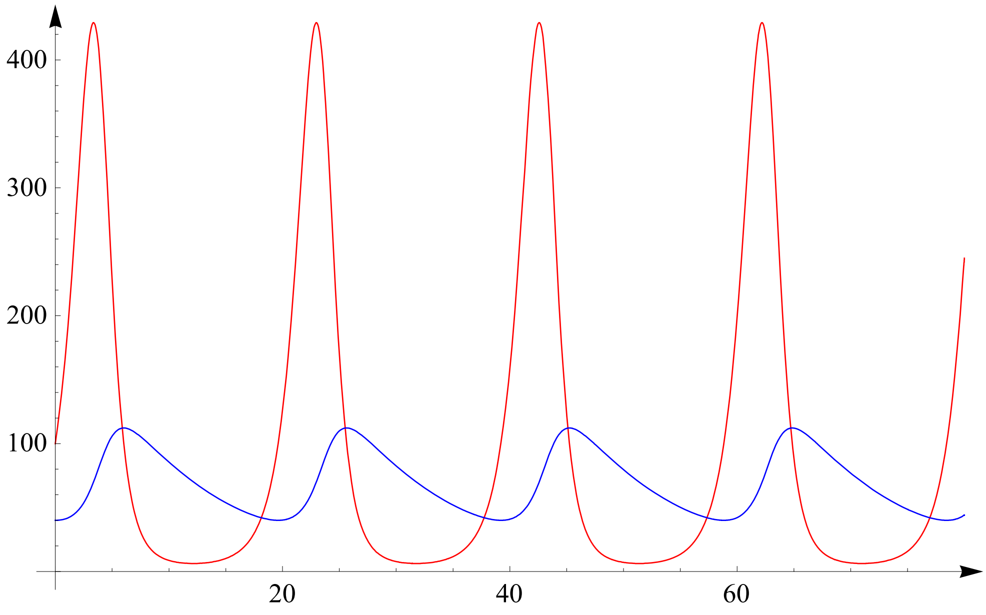
Andes C_1-le erinevaid väärtusi, saame suletud trajektoorid tasakaalupunkti $(100,70)$ ümber:



Joonis 5

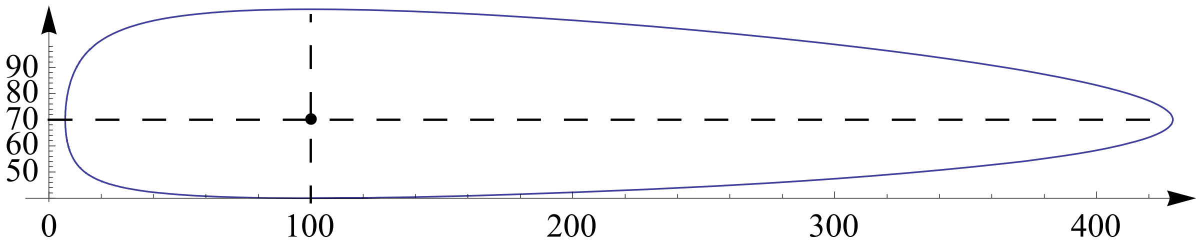
Oleme jõudnud sama tulemuseni kahel erineval moel.

Kui me proovime algväärtusi $x(0) = 100$ ja $y(0) = 40$, saame me tsüklilise käitumise nii jäneste kui rebaste populatsioonides.



Joonis 6

Jäneste populatsioon võngub 6 ja 430 vahel, kogu tsükkel kordub umbes iga 19,6 ajaühiku tagant. Rebaste populatsioon võngub 40 ja 112 vahel sama perioodiga.



Joonis 7

Faasidiagrammil näeme jäneste ja rebaste populatsioonide tasemeid ühendatult, trajektoor on suletud kõver. Esialgne punkt on märgitud punktina (100,40) ja liikumine mööda trajektoori toimub vastupäeva. Punkt (100,70) on tasakaalupunkt. Punktides vahemikus (100,40) ja (430,70), kasvavad mõlemad populatsioonid. Paneme tähele, et selles piirkonnas $x > 100$ ja $y < 70$ ning $\frac{dx}{dt} > 0$ ja $\frac{dy}{dt} > 0$, mis kinnitavad just öeldut. Sektsioonis, mis jääb punktide (430,70) ja (100,112) vahele, olles ületanud horisontaalse joone $y = 70$, saame $\frac{dx}{dt} < 0$ ja $\frac{dy}{dt} > 0$. Meie interpretatsioon sellest on, et nüüd on nii palju rebaseid, et jäneste arvukus langeb. Sektsioonis, mis jääb punktide (100,112) ja (6,70) vahele, ei ole rebastele piisavalt toitu, nii et langeb ka nende arvukus ($x < 100$ ja $y > 70$, seega $\frac{dx}{dt} < 0$ ja $\frac{dy}{dt} < 0$). Viimases faasidiagrammi piirkonnas on nii vähe rebaseid, et jäneste arvukus hakkab taas tõusma ning jõuame tagasi alguspunkti. Paneme tähele, et y maksimaalne ja minimaalne väärtus esinevad, kui $x = 100$, tasakaalu väärtus, ja $\frac{dy}{dx} = 0$, samas kui x maksimaalne ja minimaalne väärtus esinevad, kui $y = 70$, so tasakaalupunkti väärtus, ja $\frac{dy}{dx} = \infty$. Ilma diferentsiaalvõrrandeid lahendamata aga tegelikke maksimum- ja miinimumväärtusi leida ei saa.

Kui alustame teistsuguste $x(0)$ ja $y(0)$ väärtustega, saame sarnase käitumise trajektoori kujul, mis on samuti suletud kõver ümber tasakaalupunkti.

aeg	jänesed	rebased
0	100	40
1	180,51	41,49
2	303,25	47,68
3	416,81	62,20
4	389,09	85,57
5	228,37	105,79
6	102,38	112,19
7	45,075	108,82
8	22,21	101,66
9	12,78	93,54
10	8,65	85,53
11	6,85	77,98
12	6,26	71,02
13	6,55	64,67
14	7,72	58,93
15	10,15	53,79
16	14,70	49,27
17	23,16	45,41
18	39,10	42,36
19	69,46	40,40
20	126,29	40,20
21	224,08	43,17
22	354,99	52,14
23	429,05	70,61
24	332,23	94,78
25	169,75	109,92
26	73,78	111,64
27	33,63	106,26
28	17,56	98,53
29	10,77	90,38
30	7,76	82,52

Tabel 1

Antud tabelis on toodud 30 ajaühiku jooksul jäneste ja rebaste arvukused. Siit näeme, et alustasime 100 jänese ja 40 rebasega. Jäneste arvukus tõuseb 3. ajaühikuni ja hakkab siis langema. Rebaste arvukus jätkab tõusu aga kuni 6. ajaühikuni. Peale 12. ajaühikut hakkab jäneste arvukus vaikselt taas tõusma, rebaste arvukus jätkab aga langemist. 20. ajaühikuks on jäneseid juba nii palju, et ka rebaste arvukus saab hakata kasvama. Taas 3 ajaühiku möödudes ehk 23. ajaühikuks on rebaseid aga juba nii palju, et jäneste arvukus langeb taas. Jällegi omakorda 3 ajaühiku möödudes, 26. ajaühikuks, on jäneseid jäänud nii väheks, et ka rebaste arvukus hakkab vähenema.

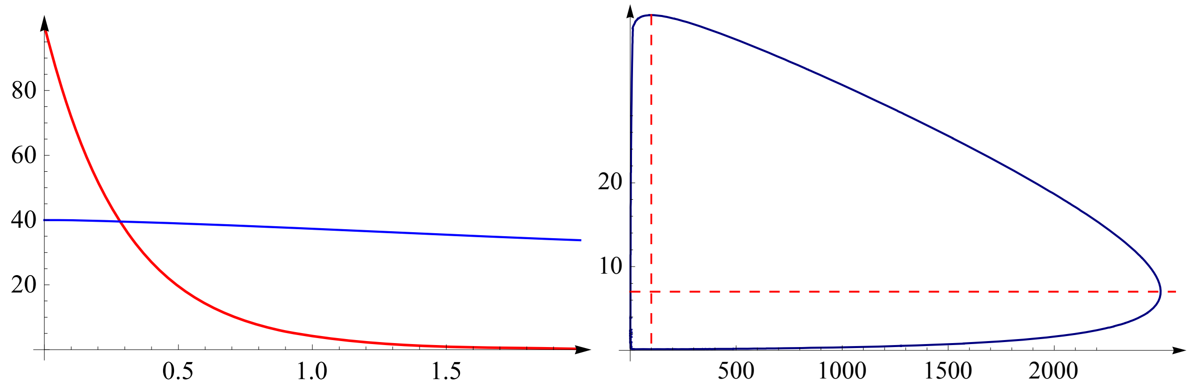
Seega näeme ka siin tabelis samasugust tsüklit nagu joonisel 6.

Meenutame, et valisime diferentsiaalvõrrandite kordajad n-ö etteantuna ja joonised ning tabel näitavad nende kordajate puhul saadud tulemusi. Sarnaseid kõveraid on saadud ka reaalsete andmete põhjal, näiteks Kanada ilveste ja jäneste vastasmõju uurimuses [12].

Kui me aga teeme tingimused jäneste jaoks väga ebasoodsaks, alandades nende sündimust, ja hindame ümber rebaste mõju jäneste populatsioonile nii, et jäneste kohta käiv diferentsiaal-võrrand oleks kujul

$$\frac{dx}{dt} = 0{,}7x - 0{,}1xy,$$

jättes teise diferentsiaalvõrrandi muutmata ja alustades 100 jänese ja 40 rebasega, näeme, et juba pärast 1,5 ajaühiku möödumist on meil vähem kui 1 jänest ja umbes 35 rebast.



Joonis 8

Kui me vaatamata jäneste katastroofile jätkame oma mudeliga, ilmneb, et jäneste populatsioon saavutab miinimumi $3{,}42099 \times 10^{-8}$ peale 18 ajaühiku möödumist ja siis taastub, samal ajal rebaste populatsioon saavutab miinimumi 0,134858 pärast 59 ajaühikut, peale mida mõlemad populatsioonid kasvavad üheaegselt.

Nüüd taipame, et reaalsuse mõttes oleksime pidanud alustama sellest, et meie mudel rakendub vaid juhul, kui $x > 1$ ja $y > 1$. Kokkuvõte viimasest mudeli käigust on, et jänesed oleksid pärast 1,5 ajaühiku möödumist välja surnud ja rebased peaksid pärast seda kas leidma alternatiivse toiduallika või ka ise surema.

LOTKA-VOLTERRA KOLME LIIGI TOIDUAHEL

Ökosüsteem, mida siin modelleerime, on kolmest liigist koosnev toiduahel, kus madalaima astme saagile x, peab jahti keskastme liik y, mis on omakorda toiduks kõrgema astme kiskjale z. Näiteid sellistest kolmeliigilistest ökosüsteemidest: hiir-madu-kakk, tammetõrud-orav-kull, uss-punarind-pistrik, jänesekapsas-jänes-ilves.

Sellist ökosüsteemi iseloomustab mudel:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -cy + dxy - eyz \\ \frac{dz}{dt} = -fz + gyz, \end{cases}$$

kus $a, b, c, d, e, f, g > 0$. Siin a, b, c, d on ümbertähistatult $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ meie esialgses kahe liigi Lotka-Volterra mudelis ja e, f, g tähistavad teise ja kolmanda liigi vastasmõju:

- e tähistab kiskja z mõju liigile y,
- f tähistab kiskja z loomulikku surma saagi puudumisel,
- g tähistab kiskja z populatsiooni kasvu (saagi olemasolu korral).

Kuna populatsioonid on mittenegatiivsed, siis ka siinkohal võtame vaatluse alla piirkonna $\{(x, y, z) | x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\} \subset \mathbb{R}^3$.

Märkame, et kõrgema astme kiskja puudumisel, st. kui $z = 0$, taandub mudel klassikalistele Lotka-Volterra võrranditele, kus tasakaalupunktiks on $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}, 0\right)$.

Kui vaatleme mudelit xz-tasandil, ehk kui $y = 0$, taanduvad võrrandid kujule:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax \\ \frac{dy}{dt} = 0 \\ \frac{dz}{dt} = -fz. \end{cases}$$

$\frac{dz}{dt} = -fz$ viitab sellele, et kui $t \to \infty$, siis z läheneb eksponentsiaalselt 0-le. Samas viitab $\frac{dx}{dt} = ax$ sellele, et kui $t \to \infty$, siis x kasvab eksponentsiaalselt. See tuleneb sellest, et liik x on vaba kiskjatest ja liigil z puudub toiduallikas.

Trajektoorid xz-tasandil saab tuletada eralduvate muutujatega võrrandist

$$\frac{dz}{dx} = \frac{dz}{dt} \bigg/ \frac{dx}{dt} = \frac{-fz}{ax},$$

mille lahend on $z = Kx^{-f/a}$.

Vaadeldes yz-tasandit, kus $x = 0$, saame võrrandid:

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = 0 \\ \dfrac{dy}{dt} = -cy - eyz \\ \dfrac{dz}{dt} = -fz + gyz. \end{cases}$$

Kuna $\frac{dy}{dt} \leq -cy$, saame, et $y \to 0$, kui $t \to \infty$. See omakorda tähendab, et $z \to 0$, kui $t \to \infty$.

Paneme tähele, et ka $\frac{dz}{dy}$ on samuti eralduvate muutujatega võrrand ning selle lahendid yz-tasandil on kujul:

$$-f \ln y + gy = -c \ln z - ez + K.$$

Kui alustame selliselt, et $y > \frac{f}{g}$, siis z saavutab maksimumi, kui y langeb tasemele $\frac{f}{g}$. Bioloogiliselt tähendab see, et nendes tingimustes võib kiskja z arvukus ajutiselt kasvada, kuniks on ära kulutatud kogu söögivaru ehk liik y. Seejärel sureb liik z tavaliselt siiski välja, kuna puudub täiendav toiduvaru. Kokkuvõttes surevad madalama astme saagi x puudumisel kõik liigid lõpuks välja. [1]

Tasakaalupunkt ja lineaaranalüüs

Diferentsiaalvõrrandisüsteemide analüüsimisel on tihtipeale kasulik vaadelda lahendeid, mis ajas ei muutu, see tähendab, mille puhul $\frac{dx}{dt} = 0$, $\frac{dy}{dt} = 0$ ja $\frac{dz}{dt} = 0$. Selliseid lahendeid nimetatakse tasakaalupunktideks või fikseeritud punktideks.

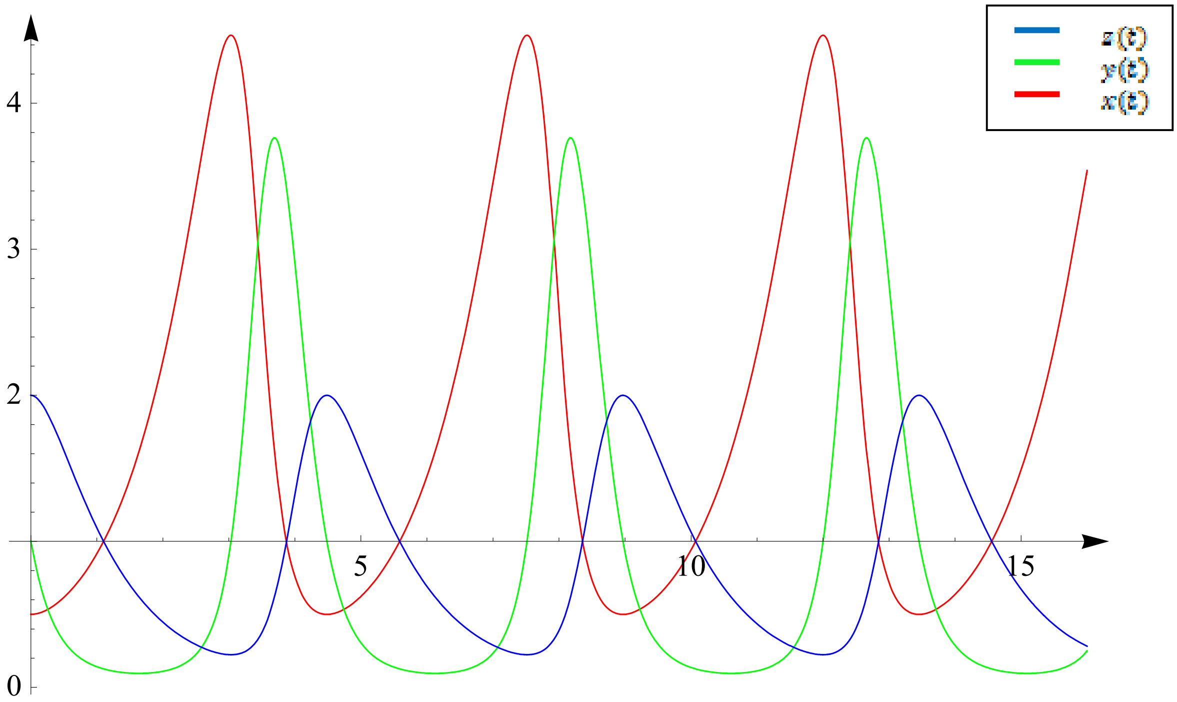
Kolme liigi mudelil on kaks tasakaalupunkti: $(0; 0; 0)$ ja $(\frac{c}{d}; \frac{a}{b}; 0)$.

Allikas [1] vaadeldakse põhjalikumalt kolme liigi toiduahela tasakaalupunkti erijuhtumit $\frac{a}{b} = \frac{f}{g}$ ehk $ga = fb$.

Kasutades programmi Mathematica 6.0 diferentsiaalvõrrandisüsteemide lahendamise ja nende lahendite graafilise interpreteerimise võimalusi, lavastasime ise läbi erinevad juhtumid ning jõudsime samade lõpptulemusteni, mida esitab allikas [1]. Koostatud programmilõigud võib leida ka käesoleva tööga kaasasoleva CD pealt.

Kasutades algtingimusi $(x, y, z) = (\frac{1}{2}, 1, 2)$ ja parameetreid

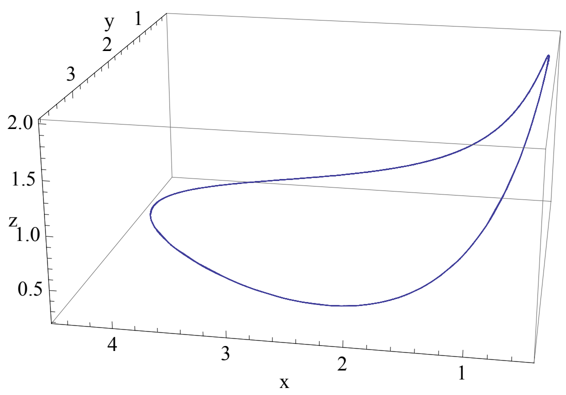
$a = b = c = d = e = f = g = 1$, saame järgmise graafiku:



Joonis 9

See graafik iseloomustab hästi erijuhtumit $ga = fb$. Bioloogiliselt jäävad kõik kolm liiki püsima ning nende arvukus muutub aja jooksul perioodiliselt ühise perioodiga. Paneme tähele maksimumide asukohti. Näeme, et madalama astme saaklooma x populatsioon saavutab maksimumi esimesena, talle järgneb keskastme liigi y maksimum ja viimasena saavutab maksimumi tippkiskja z.

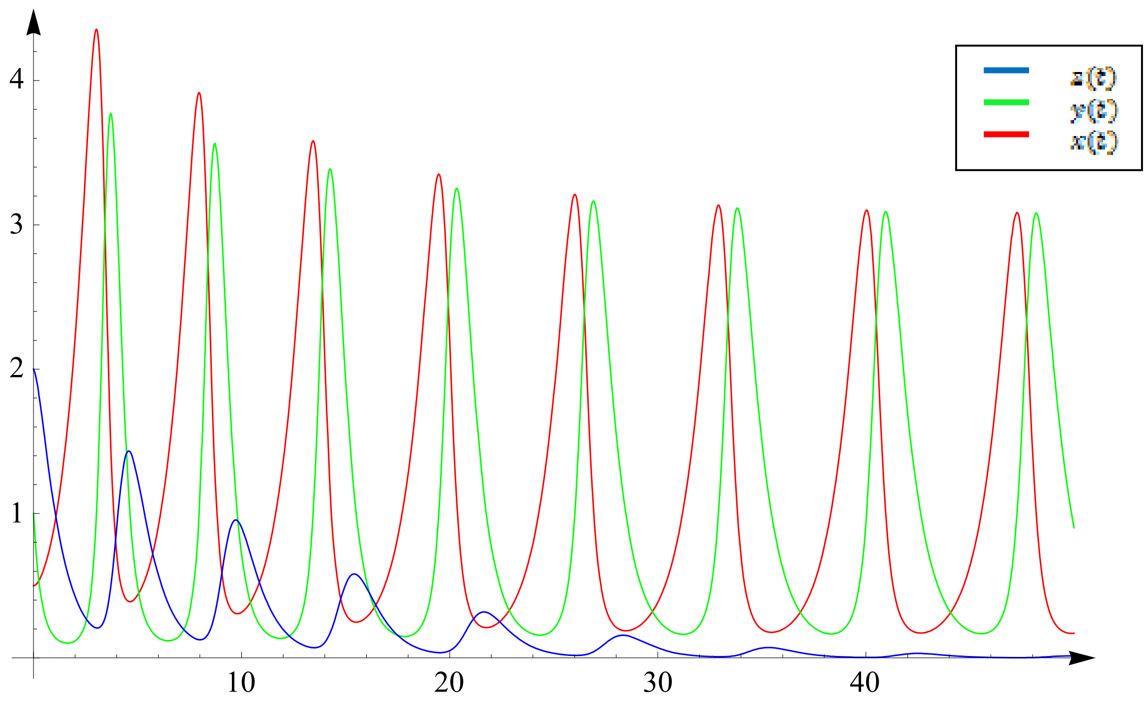
Kujutame samu tulemusi ka faasidiagrammil:



Joonis 10

Järgnevalt vaatleme juhtumeid, kus $ga \neq fb$.

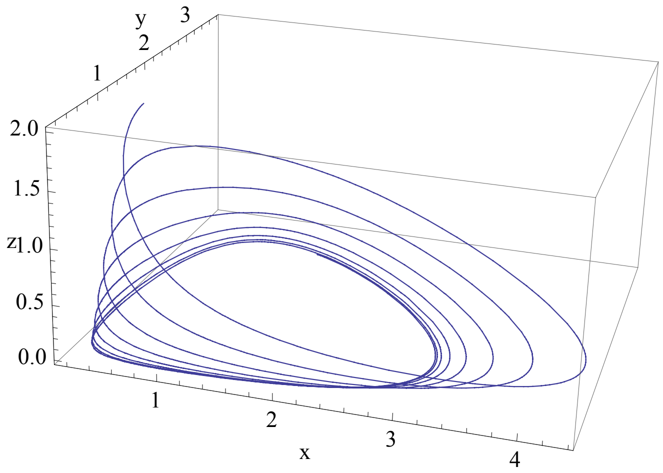
Esmalt käsitleme juhtu $ga < fb$. Algtingimustel $(x, y, z) = (0.5, 1, 2)$ parameetritega $a = b = c = d = e = f = 1$ ja $g = 0.88$, saame joonise:



Joonis 11

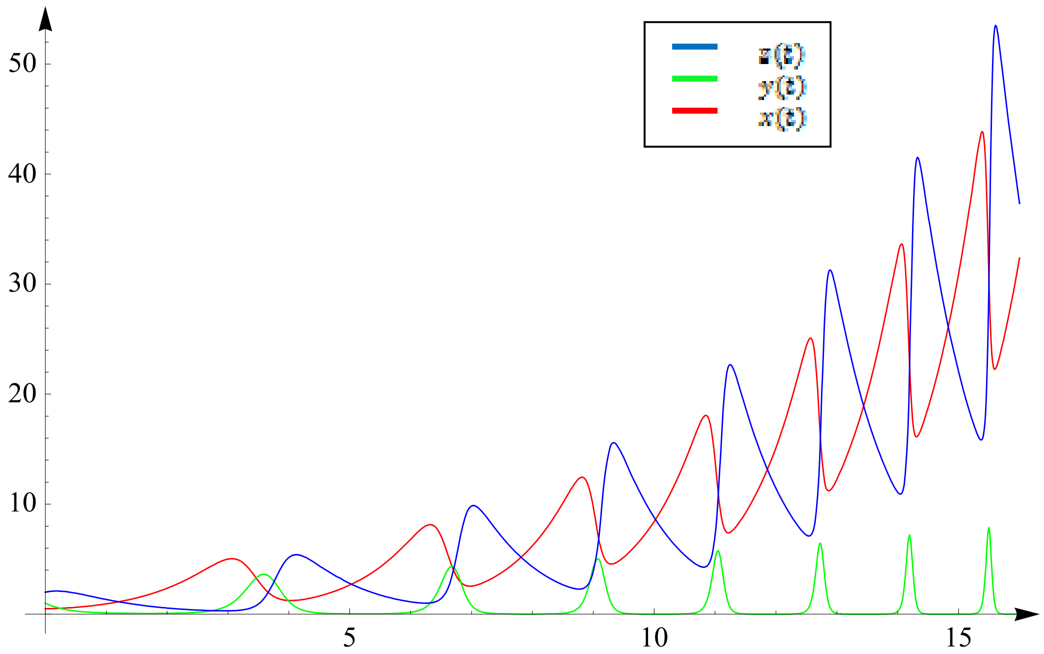
Graafikult näeme, et tippkiskja arvukus hakkab lähenema nullile; saakloomade *x* ja *y* arvukuse puhul toimub lähenemine perioodilisele võnkumisele.

Faasidiagrammilt näeme, et siin liiguvad lahendid spiraalselt alla *xy*-tasandi poole ja lõpptulemusena saame Lotka-Volterra kahe liigi mudeli faasidiagrammi.



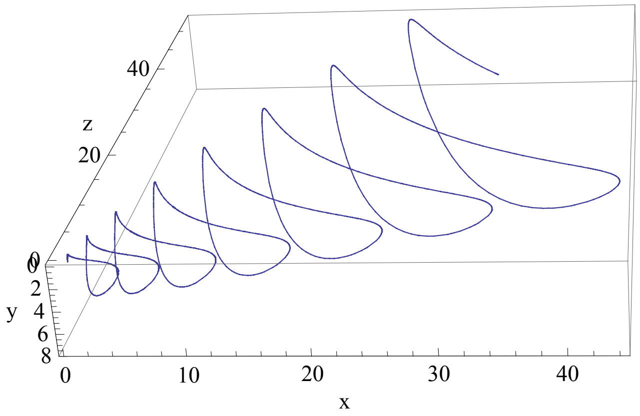
Joonis 12

Vaatleme nüüd ka juhtu $ga > fb$. Lahend algtingimustel $(x, y, z) = (\frac{1}{2}, 1, 2)$ parameetritega $a = b = c = d = e = f = 1$ ja $g = 1.6$:



Joonis 13

ja vastav faasidiagramm:



Joonis 14

Kokkuvõttes saame öelda, et üldine pikaajaline tippkiskja z püsimajäämine sõltub ainult parameetritest a, b, f, g. Kui $ag < fb$, siis liik z sureb välja, samas kui $ag \geq fb$ korral jääb liik z ellu ja juhtumil $ag > fb$ kasvab ta arvukus piiramatult. See on ka intuitiivselt aimatav, kuna a ja g suuremad väärtused on ilmselgelt liigile z kasulikud (a – saaklooma x eksponentsiaalne juurdekasv, g – kiskja z populatsiooni kasv), samal ajal b ja f suuremad väärtused on liigile z kasvu aeglustava mõjuga ($b -$ liigi y mõju liigile x, $e -$ kiskja z mõju liigile y). Huvitav on täheldada, et parameetrid, mis on otseselt seotud kesktaseme liigiga y, s.o c, d ja e, ei avalda mingil viisil mõju sellele, kas liik z sureb välja või ei. Liik y käitub vaid kui kanal alam- ja ülemliigi vahel. Lisaks ei luba mudel liigi y väljasuremist, seni kuni liik x on püsiv.

Kolme liigi mudeli erijuhud

Vaatleme lühidalt Lotka-Volterra kolme liigi mudeleid kujul kaks saaklooma + üks kiskja ning üks saakloom + kaks kiskjat. Need on $2+1$-dimensioonilised süsteemid. Siin

eeldatakse, et võib välja jätta saakloomade omavahelise konkurentsi ja kiskjate omavahelise konkurentsi. Sellistel juhtudel sureb üks liik alati välja ja süsteem käitub asümptootiliselt kahe liigi Lotka-Volterra süsteemina.

Kiskja-saaklooma kolme liigi vastasmõjude kohta kerkib kaks võimalust: kahe saaklooma-ühe kiskja süsteem:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_1 y) \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - b_2 y) \\ \dot{y} = y(-c + d_1 x_1 + d_2 x_2) \end{cases} \qquad (1)$$

ja kahe kiskja-ühe saaklooma süsteem:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a - b_1 y_1 - b_2 y_2) \\ \dot{y}_1 = y_1(-c_1 + d_1 x) \\ \dot{y}_2 = y_2(-c_2 + d_2 x) \end{cases} \qquad (2).$$

Siin x_1, x_2 on saaklooma populatsioonid ja y_1, y_2 on kiskja populatsioonid ning a_i, b_i, c_i, d_i on positiivsed konstandid.

Võrrandid (1) eeldavad, et saaklooma populatsioonid x_1, x_2 ei ole saavutanud ega ei ole võimelised saavutama oma keskkonna mahutavust kiskluse tõttu või mingitel muudel põhjustel ja et liikidevaheline konkurents puudub või on ebaoluline. Sellised olukorrad (otsese konkurentsi puudumine kahe saaklooma liigi vahel, kellel on ühine kiskja) ei ole tavalised, kuid nad ei ole ebareaalsed ja on kindlasti evolutsiooni käigus esile kerkinud. Kunstliku võõrliikide lisamise tulemusena on leitud mõningaid näiteid sellistest süsteemidest Uus-Meremaal [4]. Kiivi(lind) – jänes – kärp on üks näide sellisest süsteemist. Hõivates erinevaid ökoloogilisi niššе (põõsas kiivi jaoks ja avarad väljad jänesele) ei võistle kiivid ja jänesed omavahel. Kummagi liigi populatsioonid ei küündi kaugeltki oma keskkonna mahutavuseni kiskluse ja jäneste populatsiooni kunstliku kontrollimise tõttu. Seega saab kiivi-jänes-kärp vastasmõju adekvaatselt hinnata ühtede ja samade võrranditega (1).

Võrrandid (2) kirjeldavad situatsiooni, kus kaks kiskja liiki sõltuvad ühisest saakloomast ja need kaks kiskja liiki ei puutu omavahel otseselt kokku (vähemalt mitte tavaliselt), ei pea üksteisele jahti ja üks ei sõltu teisest kui toiduallikast. Sellised situatsioonid ei ole ebatavalised ja võivad esile kerkida mitmetel erinevatel juhtudel. [4]

Üldistus *n* +1-dimensioonilistele süsteemidele

Eelmises punktis esitatule analoogilist lähenemist saab lihtsasti laiendada ka süsteemidele, kus on palju saakloomade liike ja üks kiskja või üks saakloom ja palju kiskjate liike.

Süsteemi, mis koosneb n saaklooma liigist ja ühest kiskjast, eeldusel, et saaklooma liikide vastasmõju on ebaoluline, saab kirjeldada järgmiste võrrandite abil:

$$\dot{x}_1 = x_1(a_1 - b_1 y), \dots, \dot{x}_n = x_n(a_n - b_n y)$$
$$\dot{y} = y(-c + \sum_{i=1}^{n} d_i x_i)$$

Indeksite järjekord valitakse nii, et $p_1 \geq p_2 \geq \cdots \geq p_n$, kus $p_i = {a_i}/{b_i}$ on x_i ellujäämis-tõenäosus.

Süsteemi ühe saaklooma ja n kiskja liigiga, eeldusel, et liikidevaheline otsene konkurents kiskjate puhul on olematu või ebaoluline, saab kirjeldada võrranditega:

$$\dot{x} = x(a - \sum_{i=1}^{n} b_i y_i)$$
$$\dot{y}_1 = y_1(-c_1 + d_1 x), \dots, \dot{y}_n = y_n(-c_n + d_n x)$$

Siin valitakse indeksite järjekord nii, et $q_1 \leq q_2 \leq \cdots \leq q_n$, kus $q_i = {d_i}/{c_i}$ on y_i ellujäämis-tõenäosus. [4]

Lotka-Volterra kolme liigi mudelite rakendusvõimalusi

Kolme ja enama liigi mudelitest saab teha mitmeid rakenduslikke järeldusi.

Artikkel [4] pakub 2+1 ja 1+2 mudelite baasil mõne bioloogilise liigi elimineerimise võimalust. Taimtoidulise liigi saab elimineerida kisklusega, kui leidub teine taimtoiduline liik kõrgema ellujäämistõenäosusega, kes tagab kiskjale püsiva toiduvaru, isegi kui otsene konkurents nende kahe taimtoidulise liigi vahel puudub. Ebaedukas kiskjaliik elimineeritakse lõpliku aja jooksul, kui leidub teine kiskjaliik suurema ellujäämistõenäosusega. Sellised tulemused viivad meid järelduseni, et kisklus, mitte ainult konkurents, on evolutsiooni käigus mõnede liikide väljasuremise põhjuseks. Nagu juba mainitud, on selliseid situatsioone uuritud Uus-Meremaal, kus põliste ja sissetoodud liikide kokkupuutumisel on laastavad tagajärjed põlistele liikidele. Katsetulemused viivad järelduseni, et põlisliigid viiakse sellega Uus Meremaal väljasuremiseni, mitte ainult ebaõnnestunud konkurentsi tulemusena vaid ka juhul, kui konkurents puudub. Näiteks ülalmainitud juhul (kiivi-jänes-kärp süsteemis) võib kiivi saada elimineeritud lõpliku aja jooksul vaid kiskluse tulemusena. Selline tulemus aitab paremini mõista loodusliku valiku mehhanismi.

Samuti annavad saadud tulemused uue vaatenurga kahjuritõrje probleemile. Tavaliselt tähendab bioloogiline kahjuritõrje kiskja süsteemi sissetoomist, kes vähendaks kahjuri populatsiooni arvukust aksepteeritavale tasemele. Selline lähenemine antud probleemile on aga vaid lühiajaline lahendus, kuna mõne aja möödudes jõuab süsteem dünaamilise tasakaaluni. Kahjuritõrje oleks tunduvalt efektiivsem, kui samaaegselt kiskja sissetoomisega, toodaks juurde ka täiendav saaklooma liik, kes tagaks kiskjale pikaajalise toiduvaru. Ei ole vajalik, et uus saaklooma liik konkureeriks kahjuriga ressursside pärast. Tegelikult oleks isegi parem, kui konkurentsi ei toimuks, kuna ressursid võivad olla just need, mida kahjuritõrjega püütakse kaitsta. Sissetoodul saakloomal peab aga olema suurem ellujäämistõenäousus kui kahjuril. Sellistel asjaoludel hävitatakse kahjuri liik lõpliku aja jooksul täielikult. Loomulikult peaks uus saakloom olema kahjutu või vähem kahjulik kui esialgne. Nii on lihtsa kiskja-saaklooma mudeli analüüsimisega jõutud väga huvitava bioloogilise tulemuseni. [4]

KOKKUVÕTE

Lotka-Volterra kahe liigi mudel võimaldab kirjeldada kiskja ja saaklooma püsivat kooseksisteerimist, kusjuures mõlema liigi arvukus on perioodiliselt muutuv ja teineteise suhtes faasinihkega. See mudel on paljude tänapäeval kasutatavate populatsioonidünaamika mudelite aluseks. Kahjuks ilmnevad Lotka-Volterra kahe liigi mudeli originaalkujul aga nii mõnedki probleemid.

Kuna Lotka-Volterra mudeli tasakaalupunktid ei ole stabiilsed, siis kiskja ja saaklooma populatsioonid kõiguvad perioodiliselt lõpmatult, kusjuures selline käitumine toimub väga erinevate algparameetrite puhul. Kuigi looduses esineb taolisi tsükleid, ei ole selline olukord kuigi tavaline.

Lotka-Volterra mudeli teiseks puuduseks on see, et eeldatakse, et saaklooma populatsioon kasvab kiskja puudumisel tõkestamatult. Reaalsusele paremini vastav oleks selline mudel, kus eeldaksime, et saaklooma arvukus kasvaks kiskja puudumisel mitte eksponentsiaalselt, vaid logistilise seaduspärasuse kohaselt. Käesolevat bakalaureusetööd ette valmistades sai veebilehe [7] abiga vaadeldud ka selliseid mudeleid, kus saaklooma arvukus muutub logistilise seaduspärasuse kohaselt, aga kuna mudel sai loodud mitte diferentsiaal- vaid hoopis diferentsvõrrandite abil, siis bakalaureusetööle kehtivate mahupiirangute tõttu tuli see antud käsitlusest veidi erineva metoodikaga osa bakalaureusetööst välja jätta.

Reaalsete mudelite koostamisel tuleb vältida ka „atto-fox“ efekte ja arvestada sellega, et liigid võivad konkureerida ressursside pärast, liigid võivad „abistada“ teineteist (näiteks kasulikud parasiidid) ja liigid võivad teisi liike täielikult hävitada.

Kõiki neid lisatingimusi saab arvesse võtta, aga see muudab mudeleid keerukamaks. Paljudel juhtudel tasuks diferentsiaalvõrrandisüsteemide asemel kasutada diferentsvõrrandite süsteeme. Nende puhul on kergem vältida „atto-fox“ probleemi, kiskjate ja saakloomade arvukust saab muuta täisarvuliseks ja mudeli saab erinevate sündmuste tõenäosusi arvestades muuta jäikdeterministlikust stohhastiliseks.

Käesolevas bakalaureusetöös sai põhjalikult kirjeldatud Lotka-Volterra mudelit kahe liigi puhul. Kolme ja enama liigi juhtumeid sai vaadeldud põgusamalt ja referatiivsemalt. Näidetes olevad diferentsiaalvõrrandite süsteemid on numbriliselt lahendatud tarkvarapaketi Mathematica 6.0 programmeerimisvõimalusi kasutades. Sama programmiga on tehtud ka enamik töös olevatest joonistest. Artiklis [4] toodud näiteid õnnestus diferentsiaalvõrrandite numbrilise lahendamise teel kontrollida ja graafiliselt taasesitada. Tööga kaasas oleva CD peal on vastavasisulised Mathematica tööfailid, programm Model.exe koos menüüfailiga mod_menu.txt ja tööfailidega logistilise seaduspärasusega mudeli kohta – LogLoVo1.MOD ja LogLoVo2.MOD ning töö lõppversioon (LotkaVolterraMudel[1].pdf)

LOTKA-VOLTERRA MODEL

Maria Arpo

Summary

The present bachelor's thesis introduces the Lotka-Volterra model, also known as predator-prey model. The Lotka-Volterra model is based on a system of differential equations frequently used to describe the dynamics of biological systems in which two species, a predator and its prey, interact. It was proposed in 1925 by the American biophysicist Alfred Lotka and in 1926 by the Italian mathematician Vito Volterra. The Lotka-Volterra model is one of the earliest predator-prey models to be based on sound mathematical principles. It forms the basis of many models used today in the analysis of population dynamics.

The thesis introduces a thorough description of the two-species model, along with examples and a population dynamical analysis. In the case of the three-species model some special cases and their generalisation for $n+1$-dimensional systems are viewed.

The systems of differential equations in our examples are numerically solved and graphically presented with the help of the program Mathematica 6.0. In the case of the three-species model we were able to check the examples in the article [4] and also get the same results graphically.

In the end of the thesis some disadvantages of the Lotka-Volterra model and possibilities for utilization of the model are proposed. For example the Lotka-Volterra models can be used for a better understanding of the dynamics of population growth, to protect species that are in danger of extinction and to make pestcontrol more effective.

KASUTATUD KIRJANDUS

1. Chauvet, E., Paullet, J.E., Previte, J.P., Walls, Z. (2002). A Lotka-Volterra Three-species Food Chain. *Mathematics Magazine*, 75(4), 243-255.
2. Edwards, D., Hamson, M. (2001). Guide to Mathematical Modelling. London: Palgrave.
3. Gandolfo, G. (2008).Giuseppe Palomba and the Lotka-Volterra equations. *Rendiconti Lincei*, 19(4), 347-357.
4. Korobeinikov, A., Wake G. C. (1999). Global properties of the three-dimensional predator-prey Lotka-Volterra systems. *Journal of Applied Mathematics & Decision Sciences,* 3(2), 155-162.
5. Mollison, D. (1991). Dependence of epidemic and population velocities on basic parameters. *Math Biosciences*, 107, 255-287.
6. Vainikko, G. (1986). Harilikud diferentsiaalvõrrandid. Tallinn: Valgus.
7. http://ejad.best.vwh.net/java/population/facts_math.html#sigmoid (07.03.2011)
8. http://en.wikipedia.org/wiki/Functional_response (15.11.2010)
9. http://en.wikipedia.org/wiki/Logistic_function#In_ecology:_modeling_population_growth (15.11.2010)
10. http://en.wikipedia.org/wiki/Lotka%E2%80%93Volterra_equation (15.11.2010)
11. http://en.wikipedia.org/wiki/Wolves_and_Moose_on_Isle_Royale (15.11.2010)
12. https://www.math.duke.edu/education/prep02/Word2HTML/MathType%20export/Predator-prey.htm (06.01.2011)
13. http://www.scholarpedia.org/article/Predator-prey_model (06.01.2011)