

## 2. Predator-prey problemi

Kada je 1915. godine Italija objavila rat Austro-Ugarskoj monarhiji (1867-1918), obje strane su se bojale za svoje morske luke. Mine su postavljene oko mnogih jadranskih luka, što je spriječilo uobičajen izlov konzumne ribe. Tri godine kasnije kada je završio rat i kada su uklonjene mine očekivalo se da će ribari imati puno bolje ulove nego li prije rata jer je bilo dovoljno vremena da se riblji fond poveća. Na veliko iznenađenje, skoro na cijelom Jadranu situacija je bila suprotna. Ilustracije radi, navest ćemo neke rezultate istraživanja do kojih je došao talijanski biolog Umberto D'Ancona (1896-1964), inače rođen u Rijeci (Fiume). On je sredinom dvadesetih godina prošlog stoljeća izučavao veličinu populacije raznih vrsta riba u okolici mnogih jadranskih luka. Podaci u sljedećoj tablici odnose se na luku Rijeka, a prikazuju postotak grabežljivaca (morski psi, itd.) u ukupnom izlovu dane godine.

god.	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
%	11.9	21.4	22.1	21.2	36.4	27.3	16.0	15.9	14.8	10.7

Povećanje broja grabežljivca tijekom ratnih godina D'Ancona je objašnjavao time što je zbog smanjenog izlova za grabežljivce bilo više hrane pa se njihov broj povećavao. Međutim, nije znao objasniti fenomen zašto se u isto vrijeme smanjivao broj konzumne ribe kada nije bilo izlova. Zbog tog razloga D'Ancona se obratio poznatom talijanskom matematičaru Viti Volterra (1860-1940).

Da bi objasnio navedeni fenomen, Volterra je 1926. godine podijelio ribe u grabežljivce (engl. predator) i plijen (engl. prey) te sformulirao tzv. *predator-prey* matematički model. Nezavisno od Volterra, američki matematičar, fizičar i kemičar Alfred James Lotka (1880-1949) je do istog modela došao još 1920. godine, i to u primjenjenim istraživanjima iz kemije.

### 2.1. Lotka-Volterrin model predacije

Radi boljeg razumijevanja ovog modela, pretpostavimo da u određenom staništu obitavaju samo jedna vrsta predatora i samo jedna vrsta plijena. Neka je  $x(t)$  veličina populacije plijena, a  $y(t)$  veličina populacije predatora u trenutku  $t$ .

Svi modeli predacije temelje se na ideji da su stope rasta populacija predatora i plijena funkcije veličine obaju populacija:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, y) \quad (2.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(x, y). \quad (2.2)$$

Prema Volterru rast tih rivalskih populacija opisan je sustavom diferencijalnih jednadžbi:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy \quad (2.3)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \delta xy. \quad (2.4)$$

gdje su  $\alpha, \beta, \gamma$  i  $\delta$  neke nenegativne konstante.

Pojasnimo značenje desne strane od (2.3) i (2.4):

- $\alpha$  je stopa rasta populacije plijena u odsutnosti predatora. Drugim riječima, Volterra je pretpostavio da za plijen hrane ima u izobilju te da je njihovo stanište dovoljno veliko tako da u odsutnosti predatora njihova populacija može neograničeno rasti po Malthusovom zakonu  $\frac{dx}{dt} = \alpha x$ .
- $\beta y$  je stopa mortaliteta populacije plijena uzrokovana predacijom. Prema Volterru broj kontakata u jedinici vremena između predatora i plijena proporcionalan je produktu  $xy$ . Samo jedan dio tih kontakata će završiti predacijom. Taj je udio u jednadžbi (2.3) prikazan koeficijent  $\beta$  koji predstavlja *efikasnost predacije*.
- Stopa rasta populacije predatora proporcionalna je broju uhvaćenog plijena  $x$ . Međutim, predator ne može svu energiju sadržanu u plijenu upotrijebiti za svoj rast. Zbog toga je efikasnost kojom predator konzumiranu hranu pretvara u populacijski rast u jednadžbi (2.4) prikazana koeficijentom  $\delta$ .
- $\gamma$  je stopa mortaliteta populacije predatora čiji je uzrok izvan sustava (nije ovisna o broju jedinki plijena)

Sustav jednadžbi (2.3)-(2.4) poznat je pod nazivom Lotka-Volterrin sustav. Uočimo da desne strane tih jednadžbi ne ovise eksplicitno o vremenu  $t$ . Takvi se sustavi diferencijalnih jednadžbi zovu *autonomni* ili *stacionarni*.

## 2.2. Kvalitativna teorija autonomnih sustava

Lotka-Volterrin model je autonomni sustav diferencijalnih jednadžbi oblika:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y). \end{aligned} \quad (2.5)$$

Sa stajališta kinetike, svako rješenje  $t \mapsto (x(t), y(t))$  ovog sustava opravdano je zvati *gibanjem*. Naime, mijenjanjem varijable  $t$  (vrijeme) točka  $(x(t), y(t))$  opisuje krivulju u  $\mathbb{R}^2$  koja se zove *trajektorija* ili *orbita* promatranog gibanja (rješenja). Dakle, trajektorija rješenja  $t \mapsto (x(t), y(t))$  je krivulja

$$\mathcal{C} = \{(x(t), y(t)) : t \in \mathbb{R}\}.$$

Ako postoji točka  $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2$  za koju vrijedi  $f(x_0, y_0) = g(x_0, y_0) = 0$ , zovemo je *ravnotežna točka* ili *točka ekvilibrijuma*. Očito, ako je  $(x_0, y_0)$  točka ravnoteže, onda je  $x(t) := x_0, y(t) := y_0$  rješenje sustava (2.5).

U pogledu egzistencije i jedinstvenosti Cauchyjeva problema vrijedi sljedeći teorem (vidi Braun [2, str. 414]):

**Teorem 2.1.** *Neka su zadani  $t_0 \in \mathbb{R}$  i  $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2$ . Ako su funkcije  $f, g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  klasi  $C^1$  na  $\mathbb{R}^2$ , onda sustav (2.5) ima jedinstveno rješenje  $t \mapsto (x(t), y(t))$  koje zadovoljava početni uvjet  $x(t_0) = x_0, y(t_0) = y_0$ .*

Sljedeća lema govori nam da autonomni sustav ima beskonačno mnogo (općih) rješenja:

**Lema 2.2.** *Neka je  $\tau \in \mathbb{R}$ . Ako je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  rješenje sustava (2.5), onda je i*

$$t \mapsto (x_\tau(t), y_\tau(t)) := (x(t + \tau), y(t + \tau)) \quad (2.6)$$

*rješenje sustava (2.5).*

**Dokaz.** Kako je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  rješenje sustava (2.5), za svaki  $t$  je  $\frac{dx}{dt}(t) = f(x(t), y(t))$  i  $\frac{dy}{dt}(t) = g(x(t), y(t))$ . Zamijenimo li  $t$  s  $t + \tau$  i uvažimo li (2.6), dobivamo

$$\begin{aligned} \frac{dx_\tau}{dt}(t) &= \frac{dx}{dt}(t + \tau) = f(x(t + \tau), y(t + \tau)) = f(x_\tau(t), y_\tau(t)) \\ \frac{dy_\tau}{dt}(t) &= \frac{dy}{dt}(t + \tau) = g(x(t + \tau), y(t + \tau)) = g(x_\tau(t), y_\tau(t)) \end{aligned}$$

□

Sada ćemo dokazati sledeći rezultat o jedinstvenosti trajektorije.

**Korolar 2.3. (O jedinstvenosti trajektorije)** *Neka je zadana točka  $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2$ . Ako su funkcije  $f, g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  klasi  $C^1$  na  $\mathbb{R}^2$ , onda sustav (2.5) ima jedinstvenu trajektoriju koja sadrži točku  $(x_0, y_0)$ .*

**Dokaz.** Prema teoremu 2.1. sustav (2.5) ima jedinstveno rješenje  $t \mapsto (x(t), y(t))$  koje zadovoljava početni uvjet  $x(0) = x_0, y(0) = y_0$ . Time je pokazano da postoji trajektorija koja sadrži točku  $(x_0, y_0)$ . Sada pretpostavimo da trajektorija nekog drugog rješenja  $t \mapsto (\tilde{x}(t), \tilde{y}(t))$  sadrži točku  $(x_0, y_0)$ . Tada postoji  $t_0 \in \mathbb{R}$  takav da je  $(\tilde{x}(t_0), \tilde{y}(t_0)) = (x_0, y_0)$ . Uočimo da je  $t_0 \neq 0$ . Naime, kada bi bilo  $t_0 = 0$ , onda bi prema teoremu 2.1. za svaki  $t \in \mathbb{R}$  imali  $\tilde{x}(t) = x(t)$  i  $\tilde{y}(t) = y(t)$ . Prema lemi 2.2. je  $t \mapsto (\tilde{x}(t + t_0), \tilde{y}(t + t_0))$  također rješenje sustava (2.5). Kako oba rješenja  $t \mapsto (\tilde{x}(t + t_0), \tilde{y}(t + t_0))$  i  $t \mapsto (x(t), y(t))$  u točki  $t = 0$  primaju istu vrijednost  $(x_0, y_0)$ , prema teoremu 2.1. je  $(\tilde{x}(t + t_0), \tilde{y}(t + t_0)) = (x(t), y(t))$  za svaki  $t \in \mathbb{R}$ . Zbog toga se trajektorija rješenja  $\tilde{x}(t), \tilde{y}(t)$  podudara s trajektorijom rješenja  $x(t), y(t)$ . □

**Korolar 2.4. (O periodičnosti rješenja)** *Neka je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  rješenje sustava (2.5). Ako postoje  $t_0 \in \mathbb{R}$  i  $T > 0$  takvi da je  $(x(t_0 + T), y(t_0 + T)) = (x(t_0), y(t_0))$ , onda je*

$$(x(t + T), y(t + T)) = (x(t), y(t)), \quad \text{za svaki } t \in \mathbb{R}.$$

*Drugim riječima, rješenje je periodičko s periodom  $T > 0$ .*

**Dokaz.** Pomoću leme 2.2. zaključujemo da je  $t \mapsto (x(t + T), y(t + T))$  također rješenje sustava (2.5). Kako po pretpostavci oba rješenja  $t \mapsto (x(t + T), y(t + T))$  i  $t \mapsto (x(t), y(t))$  u točki  $t_0$  poprimaju istu vrijednost, tvrdnja slijedi iz teorema 2.1. □

**Primjedba 2.5.** Korolar 2.4. ima izuzetno važnu primjenu. Pretpostavimo da je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  periodičko rješenje sustava (2.5) s periodom  $T > 0$ . Tada to rješenje u svakom vremenskom intervalu  $[t_0, t_0 + T]$  obiđe svoju trajektoriju. To znači da je trajektorija zatvorena krivulja.

Obratno, pretpostavimo da je trajektorija  $\{(x(t), y(t)) : t \in \mathbb{R}\}$  zatvorena krivulja koja ne sadrži ni jednu ravnotežnu točku i pokažimo da je tada  $t \mapsto (x(t), y(t))$  periodičko rješenje. U tu svrhu prvo uočimo da se svako rješenje od (2.5) po svojoj trajektoriji giba brzinom  $v(x, y) = \sqrt{f^2(x, y) + g^2(x, y)}$ . Kako po pretpostavci na toj zatvorenoj trajektoriji nema ravnotežnih točaka, minimalna vrijednost brzine  $v(x, y)$  na toj trajektoriji je strogo veća od nule. Zato, nakon nekog konačnog vremena  $T > 0$  trajektorija se mora vratiti u početnu točku  $(x_0, y_0) = (x(t_0), y(t_0))$ . Prema korolaru 2.4. rješenje  $t \mapsto (x(t), y(t))$  je periodičko.

### 2.3. Kvalitativna analiza Lotka-Volterrinog modela

Prvo uočimo da Lotka-Volterrin model (2.3)-(2.4) ima dvije ravnotežne točke:  $(0, 0)$  i  $(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta})$ . Prvoj ravnotežnoj točki odgovara neinteresantno rješenja  $t \mapsto (x(t), y(t)) = (0, 0)$ , a drugoj  $t \mapsto (x(t), y(t)) = (\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta})$ . Nadalje, kako  $t \mapsto (x(t), y(t)) = (x_0 e^{\alpha t}, 0)$  te  $t \mapsto (x(t), y(t)) = (0, y_0 e^{-\gamma t})$  rješenja sustava (2.3)-(2.4), slijedi da su  $x$  i  $y$  poluosi trajektorije toga sustava. Zato prema korolaru 2.3. svaka trajektorija  $\{(x(t), y(t)) : t \in \mathbb{R}\}$  koja u nekom trenutku  $t_0$  starta u prvom kvadrantu (tj.  $x(t_0) > 0$  i  $y(t_0) > 0$ ) cijelo vrijeme ostaje u prvom kvadrantu.

Nama su interesantne samo one trajektorije koje se cijel nalaze u prvom kvadrantu. Te trajektorije su rješenja diferencijalne jednačbe

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}} = \frac{-\gamma x + \delta xy}{\alpha x - \beta xy} = \frac{y(-\gamma + \delta x)}{x(\alpha - \beta y)}.$$

Separacijom varijabli tu jednačbu možemo zapisati kao

$$\frac{\alpha - \beta y}{y} dy = \frac{(-\gamma + \delta x)}{x} dx$$

odakle integracijom dobivamo  $\alpha \ln y - \beta y + \gamma \ln x - \delta x = k_1$ , gdje je  $k_1$  konstanta integracije. Antilogaritmiranjem dobiveno rješenje možemo zapisati u obliku

$$\frac{y^\alpha x^\gamma}{e^{\beta y} e^{\delta x}} = K, \quad (2.7)$$

gdje je  $K > 0$  konstanta integracije. Dakle, sve trajektorije iz prvog kvadranta implicitno su zadane jednačbom (2.7). Za različite vrijednosti konstante  $K > 0$  dobivamo različite trajektorije.

**Teorem 2.6.** *Vrijedi:*

(i) Neka su zadani  $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ . Za svaki  $K > 0$  skup točaka

$$\mathcal{C}_K := \left\{ (x, y) : x > 0, y > 0, \frac{y^\alpha x^\gamma}{e^{\beta y} e^{\delta x}} = K \right\}$$

je prazan, jednočlan ili je zatvorena krivulja iz prvog kvadranta.

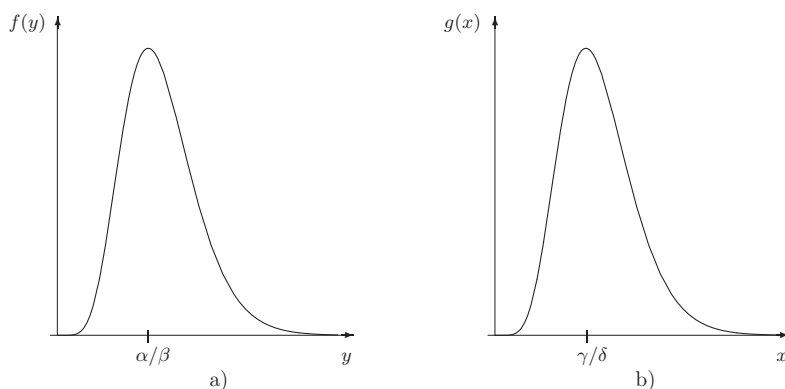
(ii) Neka je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  rješenje Lotka-Volterrinog modela sa svojstvom da je  $x(t_0) > 0$  i  $y(t_0) > 0$  za neki  $t_0 \in \mathbb{R}$ . Tada je to rješenje periodičko, a cijela njegova trajektorija je sadržana u prvom kvadrantu.

**Dokaz.** (i) Prvo ćemo izučiti ponašanje funkcija  $f, g : (0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$  definiranih formulama  $f(y) = \frac{y^\alpha}{e^{\beta y}}$  i  $g(x) = \frac{x^\gamma}{e^{\delta x}}$ . Uočimo da su  $f$  i  $g$  strogo pozitivne funkcije,  $f(0) = 0$ ,  $\lim_{y \rightarrow \infty} f(y) = 0$ ,  $g(0) = 0$  i  $\lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = 0$ .

Derivacija funkcije  $f$  glasi

$$f'(y) = \frac{y^{\alpha-1}(\alpha - \beta y)}{e^{\beta y}},$$

odakle dobivamo da je  $y_0 = \alpha/\beta$  jedina stacionarna točka te funkcije. Lako je pokazati da  $f$  u  $y_0$  postiže maksimalnu vrijednost  $M_y := f(y_0) = (\alpha/\beta)^\alpha / e^\alpha$ . Slično se može zaključiti da  $g$  u točki  $x_0 = \gamma/\delta$  postiže maksimalnu vrijednost  $M_x := g(x_0) = (\gamma/\delta)^\gamma / e^\gamma$ .



Slika 4. a) Graf funkcije  $f$ ; b) Graf funkcije  $g$

Jednadžbu (2.7) možemo zapisati u obliku

$$f(y)g(x) = K, \quad (2.8)$$

odakle zaključujemo:

- Ako je  $K > M_x M_y$ , onda jednadžba (2.7) nema pozitivno rješenje  $x > 0$ ,  $y > 0$ ,
- Ako je  $K = M_x M_y$ , onda jednadžba (2.7) ima samo jedno pozitivno rješenje:  $x = \gamma/\delta$ ,  $y = \alpha/\beta$ .

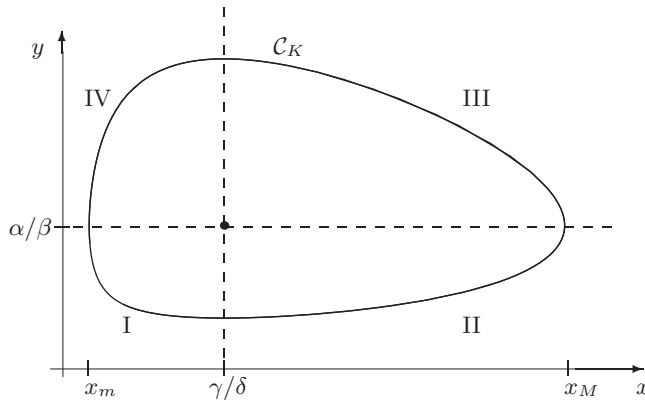
Preostaje razmotriti slučaj  $K < M_x M_y$ . Neka je  $K = \lambda M_y$ , gdje je  $\lambda \in (0, M_x)$ . Tada jednačba  $g(x) = \lambda$  ima dva rješenja:  $x_m < \gamma/\delta$  i  $x_M > \gamma/\delta$ . Nadalje, (2.8) se može zapisati u ekvivalentnom obliku

$$f(y) = \left( \frac{\lambda}{g(x)} \right) M_y$$

odakle lako slijedi:

- Ako je  $x < x_m$  ili  $x > x_M$ , onda je  $g(x) < \lambda$  i zato jednačba (2.7) nema rješenje  $y > 0$ ,
- Ako je  $x = x_m$  ili  $x = x_M$ , onda je  $y = \alpha/\beta$  jedino rješenje jednačbe (2.7),
- Za svaki  $x \in (x_m, x_M)$  jednačba (2.7) ima dva različita rješenja. Pri tome manje rješenje  $y_1(x)$  je manje od  $\alpha/\beta$ , a veće rješenje  $y_2(x)$  je veće od  $\alpha/\beta$ .

Kada  $x \rightarrow x_m$  ili  $x \rightarrow x_M$ , onda  $y_1(x) \rightarrow \alpha/\beta$  i  $y_2(x) \rightarrow \alpha/\beta$ . To znači da je  $\mathcal{C}_K$ ,  $K > 0$ , zatvorena krivulja. Na slici 5 prikazan je tipičan oblik jedne krivulje  $\mathcal{C}_K$ .

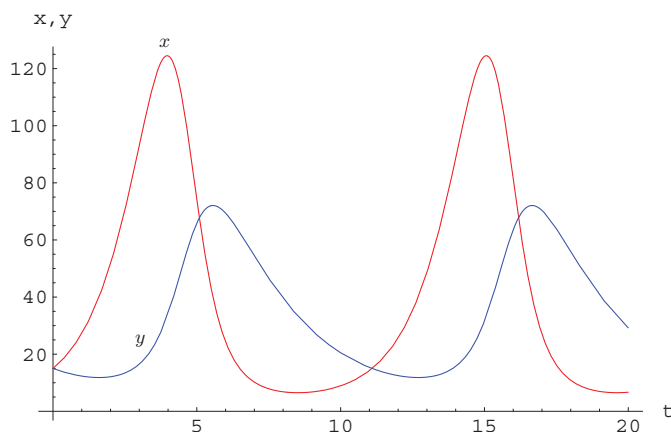


Slika 5. Lotka-Volterrina krivulja

(ii) Neka je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  rješenje Lotka-Volterrinog modela sa svojstvom da je  $x(t_0) > 0$  i  $y(t_0) > 0$  za neki  $t_0 \in \mathbb{R}$ . U uvodnim razmatranjima pokazali smo da cijela trajektorija tog rješenja leži u prvom kvadrantu. U razmatranjima pod (i) pokazali smo da postoji konstanta  $K \leq M_x M_y$  takva da je  $\mathcal{C}_K$  trajektorija tog rješenja. Ako je  $K = M_x M_y$ , onda je  $\mathcal{C}_K = \{(\gamma/\delta, \alpha/\beta)\}$ , tj.  $(x(t), y(t)) = (\gamma/\delta, \alpha/\beta)$  pa je rješenje očito periodičko. Ako je  $K < M_x M_y$ , onda zatvorena krivulja  $\mathcal{C}_K$  ne sadrži ni jednu ravnotežnu točku pa je rješenje  $t \mapsto (x(t), y(t))$  periodičko, kao što je pokazano u primjedbi 2.5.  $\square$

Svaka trajektorija može se podijeliti na četiri dijela, kao što je to napravljeno na slici 5. Uočimo:

- U prvom dijelu broj predatora opada zbog pomanjkanja plijena, a populacija plijena raste zbog manjeg broja predatora,
- U drugom dijelu populacija plijena je dovoljno narasla te nastavlja i nadalje rasti, tako da ima dovoljno hrane za predatore pa i njihov broj počinje rasti,
- U trećem dijelu broj predatora se toliko povećava da se počinje smanjivati populacija plijena,
- U četvrtom dijelu, zbog velikog broja predatora nastavlja se smanjivanje populacije plijena. Osim toga, zbog nedostatka hrane (plijena) istovremeno opada i broj predatora.

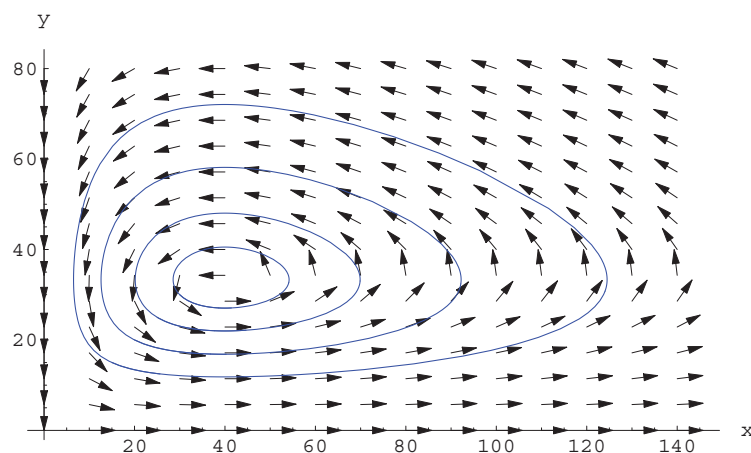


Slika 6. Kretanje populacija plijena i predatora tijekom dva perioda

**Vektorsko polje Lotka-Volterrinog modela.** Neka je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  rješenje Lotka-Volterrinog sustava (2.3)-(2.4). Uređeni par  $(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt}) = (\alpha x - \beta xy, -\gamma y + \delta xy)$  za dani  $t$  zgodno je tretirati kao vektor u ravnini. Funkciju

$$F(x, y) = (\alpha x - \beta xy, -\gamma y + \delta xy).$$

zovemo *vektorsko polje* pridruženo rješenju  $t \mapsto (x(t), y(t))$ .

Slika 7. Vektorsko polje  $F$ 

D'Anconini podaci predstavljaju prosječne vrijednosti tijekom pojedine godine. Da bi se ti podaci usporedili s modelom, potrebno je izračunati "prosječne vrijednosti" od  $x(t)$  i  $y(t)$  koje nam daje model. O tome nam govori sljedeća lema.

**Lema 2.7.** *Neka je  $t \mapsto (x(t), y(t))$  periodičko rješenje Lotka-Volterrinog sustava, s periodom  $T > 0$ . Definirajmo prosječne vrijednosti:*

$$\bar{x} := \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt, \quad \bar{y} := \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt.$$

Tada je

$$\bar{x} = \frac{\gamma}{\delta}, \quad \bar{y} = \frac{\alpha}{\beta}.$$

Drugim riječima, prosječne vrijednosti od  $x(t)$  i  $y(t)$  su jednake ravnotežnim vrijednostima.

**Dokaz.** Iz (2.3) slijedi

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \alpha - \beta y,$$

odakle integriranjem dobivamo

$$\int_0^T \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} dt = \int_0^T (\alpha - \beta y) dt \quad (2.9)$$

Kako je

$$\int_0^T \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} dt = \ln x(T) - \ln x(0) = 0,$$

iz (2.9) slijedi

$$\bar{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{\alpha}{\beta}.$$



Slično, koristeći (2.4) lako je pokazati da je  $\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{\gamma}{\delta}$ .  $\square$

**Lotka-Volterrin model s izlovom.** Uočimo da u osnovni Lotka-Volterrin model (2.3)-(2.4) nije uključen efekat izlov ribe (plijena). Volterra (1926) je pokazao da ukoliko se ubaci dodatna konstanta smrtnost ( $\varepsilon$ ) u obje populacije (plijena i predatora), ravnotežna veličina populacije predatora će se smanjiti, dok će se ravnotežna veličina populacije plijena povećati. Dakle, određeni dodatni izvor smrtnosti (na primjer izlovljavanje od strane čovjeka) će povećati populaciju plijena na račun njihovih predatora. Sada ćemo objasniti ovaj iznenađujući rezultat. Neka konstanta  $\varepsilon > 0$  predstavlja intenzitet izlova (ovisi o broju angažiranih brodova i postavljenih mreža). Zbog izlova stopa rasta populacije plijena se umanjuje za  $\varepsilon x$ , a populacije predatora za  $\varepsilon y$ . Modificirani sustav diferencijalnih jednadžbi glasi:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy - \varepsilon x = (\alpha - \varepsilon)x - \beta xy \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma y + \delta xy - \varepsilon y = -(\gamma + \varepsilon)y + \delta xy.\end{aligned}$$

Ovaj sustav dobiva se iz sustava (2.3)-(2.4) tako da se  $\alpha$  zamijeni s  $\alpha - \varepsilon$  i  $\gamma$  s  $\gamma + \varepsilon$ . Prema tome, nove prosječne vrijednosti glase:

$$\bar{x} = \frac{\gamma + \varepsilon}{\delta}, \quad \bar{y} = \frac{\alpha - \varepsilon}{\beta}.$$

Time smo pokazali da izlov povećava prosječnu veličinu populacije plijena i smanjuje prosječnu veličinu populacije predatora. Obratno, smanji li se izlov, doći će do smanjenja populacije plijena i do povećanja populacije predatora. Ovaj zaključak, poznat kao *Volterrin princip*, objašnjava D'Anconino iznenađenje koje smo naveli na početku.

Volterrin princip ima spektakularno značenje u postupku tretiranja insekticidima, koji istovremeno ubija insekte predatore i insekte plijen. Ovaj princip nam kaže da će se kod tretiranja insekticidima smanjiti populacija insekata predatora i povećati broj insekata koji su njihov plijen. Ta činjenica je potvrđena i u praksi.

**Primjedba 2.8. Kompeticijski Lotka-Volterrin model.** *Kompeticija je takmičenje za resurse (hrana, prostor, spolni partner itd). Taj odnos je negativan za obje populacije (predatora i plijena). Kako bi uzeli u obzir i kompeticiju, mnogi biolozi i ekolozi predlažu sljedeći predator-plijen model:*

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy - \varepsilon x^2 \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma y + \delta xy - \rho y^2.\end{aligned}$$

Ovdje faktor  $\varepsilon x^2$  dolazi zbog unutarnje konkurencije (kompeticije) plijena za ograničenim životnim prostorom i njegovim resursima. Slično,  $\rho y^2$  dolazi zbog konkurencije među predatorima prilikom lova svoga plijena.