



# Modele oddziaływań między dwiema populacjami

Biomatematyka

Dr Wioleta Drobik-Czwarono

# Układy równań różniczkowych zwyczajnych

# Układ równań różniczkowych zwyczajnych

- Jest formą reprezentacji matematycznej **układów dynamicznych**, czyli modeli zjawisk przyrodniczych, których ewolucja jest zdefiniowana jednoznacznie dla warunków początkowych (model deterministyczny)

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = f(t, x(t), y(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} = g(t, x(t), y(t)) \end{cases}$$

- ▶ Warunek początkowy:  $x(t_0)=x_0$ ,  $y(t_0)=y_0$
- ▶ Funkcje  $f$  i  $g$  to zadane funkcje ciągłe trzech zmiennych:  $t, x(t), y(t)$

# Przykładowy model

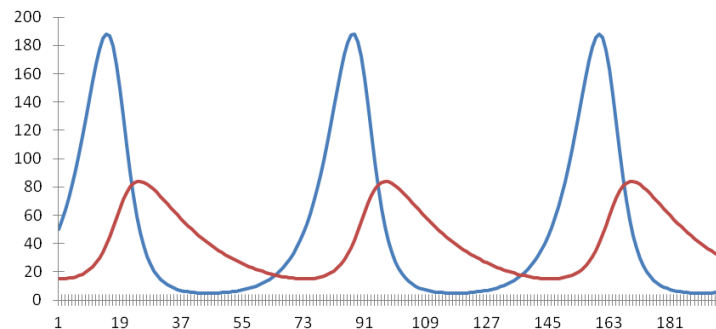
Model Lotki i Volterry reprezentowany przez układ dwóch równań różniczkowych. Niech:

$V = V(t)$  – stan populacji ofiar w chwili  $t$

$P = P(t)$  – stan populacji drapieżników w chwili  $t$

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = rV - aVP \\ \frac{dP}{dt} = -sP + abVP \end{cases}$$

Rozwiązania:



Zmienne:  $t$ ,  $V$ ,  $P$

Parametry:  $r$ ,  $a$ ,  $s$ ,  $b$

Warunek początkowy to początkowy stan populacji:

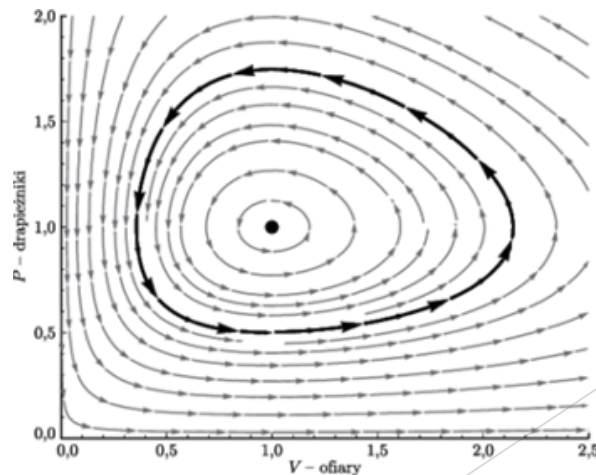
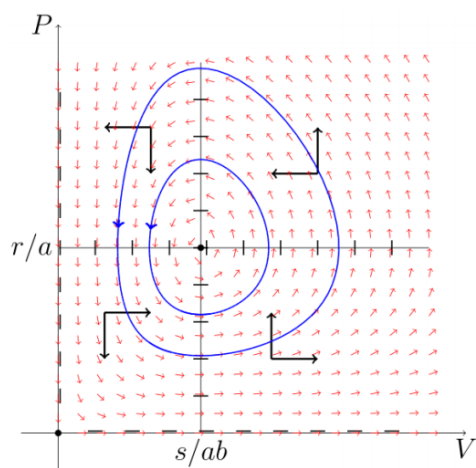
$$V(t_0) = V_0$$

$$P(t_0) = P_0$$

# Układy równań różniczkowych zwyczajnych

## ► Portret fazowy

- Portret fazowy danego układu równań różniczkowych to zobrazowanie przebiegu rozwiązań w przestrzeni, gdzie **rozwiązania są krzywymi opisanymi lokalnie jako funkcje**, a przebieg w czasie (zmienna niezależna  $t$ ) zaznaczamy strzałkami
- Inaczej: **zbiór trajektorii rozwiązań układu równań różniczkowych w przestrzeni** (na płaszczyźnie  $R^2$ )



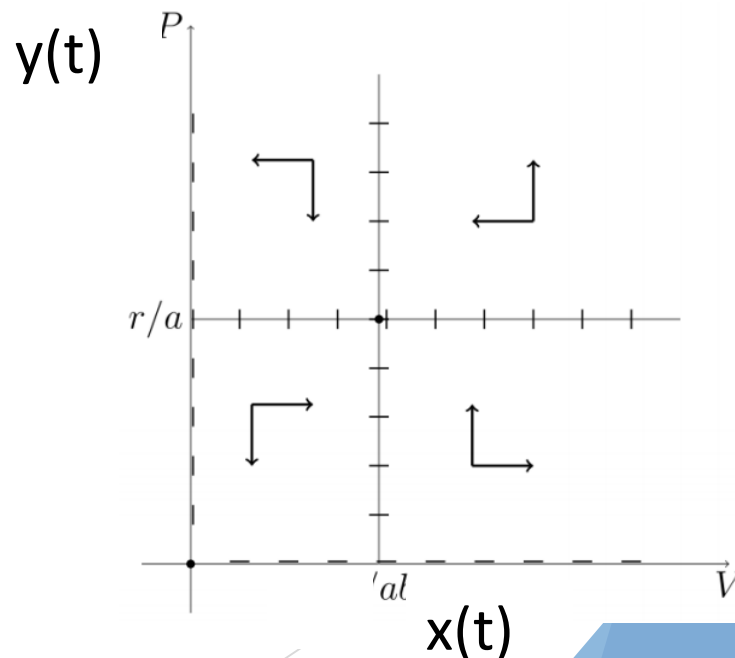
# Układy równań różniczkowych zwyczajnych

## ► Portret fazowy

- Wyznaczenie zaczynamy od znalezienia **izoklin zerowych**, czyli zbiorów punktów płaszczyzny, które otrzymujemy przyrównując do zera prawe strony równań z układu równań, np. izoklina zerowa zmiennej  $x$  to  $x'(t)=0$

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(t, x(t), y(t)) = 0$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = g(t, x(t), y(t)) = 0$$



# Układy równań różniczkowych zwyczajnych

- ▶ Przykładowy portret fazowy wraz z przykładowymi krzywymi fazowymi oraz izoklinami

Wyznaczamy izokliny

$$\frac{dV}{dt} = rV - aVP = 0$$

Dla jakiego P zmiana V będzie równa 0?

$$rV = aVP$$

$$rV/aV = aVP/aV$$

$$r/a = P$$

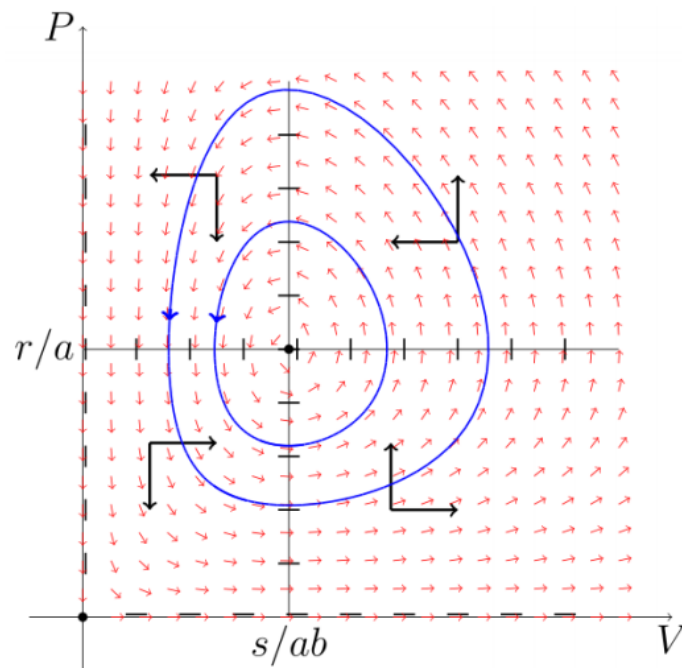
Dla jakiego V zmiana P będzie równa 0?

$$\frac{dP}{dt} = -sP + abVP = 0$$

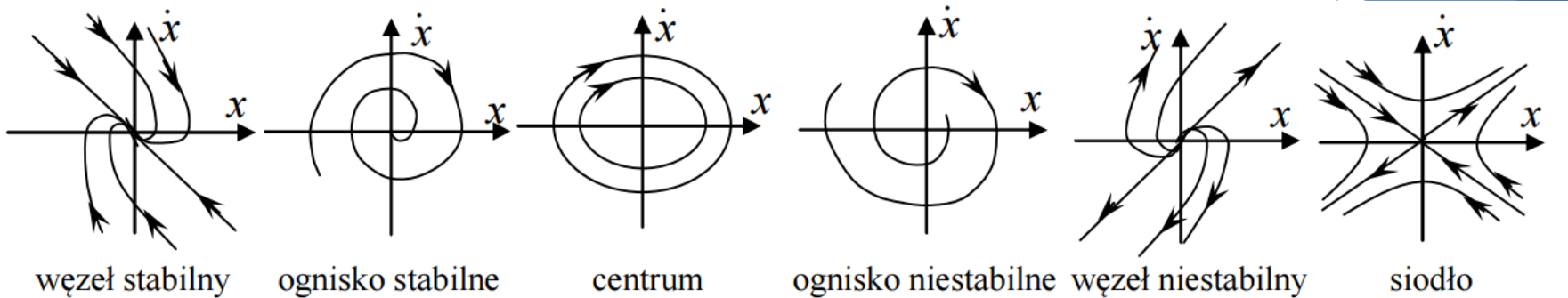
$$abVP = sP$$

$$abVP/abP = sP/abP$$

$$V = s/ab$$



# Typy portretów fazowych układów liniowych



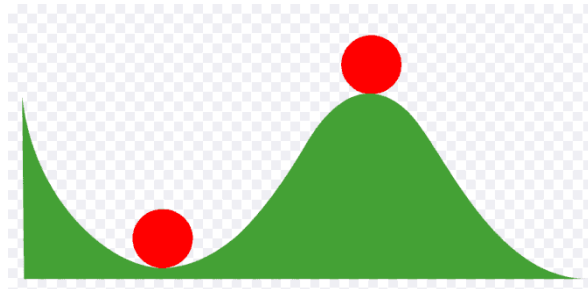
- ▶ Trajektoria prezentuje ewolucję stanu obiektu od określonego warunku początkowego
  - ▶ układ stabilny – rozwiązania układu równań dążą do punktu równowagi np. węzeł lub ognisko stabilne
  - ▶ układ niestabilny – rozwiązania układu równań oddala się od punktu równowagi
- ▶ Kierunek zmian w czasie określamy na podstawie pochodnych funkcji tworzących układ równań



# Stabilność stanu stacjonarnego

- ▶ Stan stacjonarny to punkt, w którym zeruje się pierwsze i drugie równanie układu

Układ stabilny

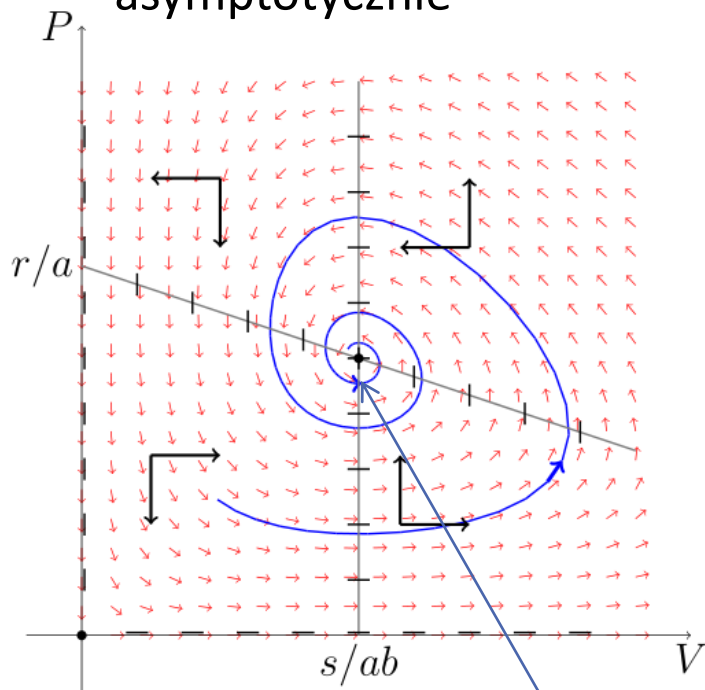


Układ niestabilny

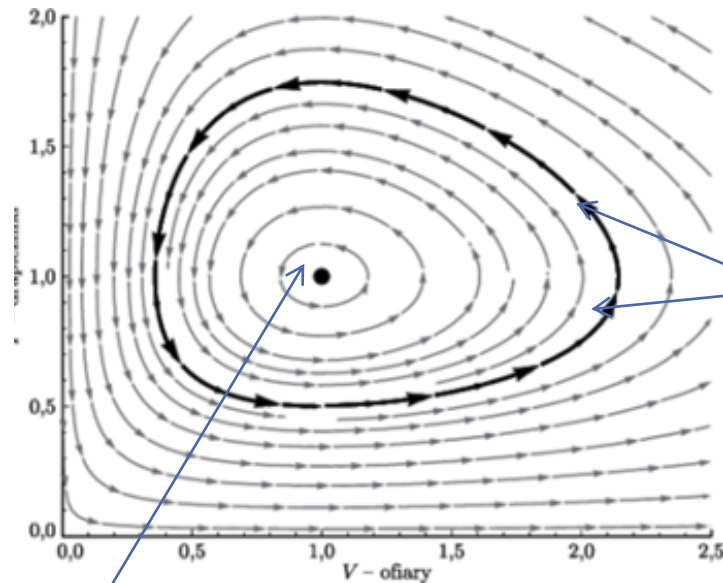
- ▶ Stan stacjonarny nazywamy **stabilnym w sensie Lapunowa**, jeżeli startując z pobliskiego warunku początkowego, trajektoria rozwiązania nie oddali się za bardzo od stanu stacjonarnego
- ▶ Stan stacjonarny nazywamy **stabilnym asymptotycznie**, jeżeli startując z pobliskiego warunku początkowego, trajektoria rozwiązania zbiega asymptotycznie do stanu stacjonarnego.

# Portret fazowy i stan stacjonarny

Stan stacjonarny stabilny  
asymptotycznie



Stan stacjonarny stabilny w  
sensie Lapunowa



przebieg  
w czasie

punkt  
stacjonarny

# Rozwiązanie równań różniczkowych

- ▶ Równania różniczkowe mogą być rozwiązane:
  - ▶ **analitycznie** – otrzymujemy rozwiązanie **dokładne**, wymaga zastosowania znanych wzorów i przekształceń algebraicznych
    - ▶ Dla wielu równań nie istnieje rozwiązanie analityczne!

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \longrightarrow \int \frac{dN}{N(1 - \frac{N}{K})} \longrightarrow N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K - N_0}{N_0}\right) e^{-r(T-t_0)}}$$

- ▶ **numerycznie** – otrzymujemy rozwiązanie z założoną dokładnością, polega na stosowaniu kolejnych przybliżeń

# Numeryczne rozwiązanie równań różniczkowych

- ▶ Równania różniczkowe zwyczajne

$$\frac{dy(t)}{dt} = f(t, y(t))$$

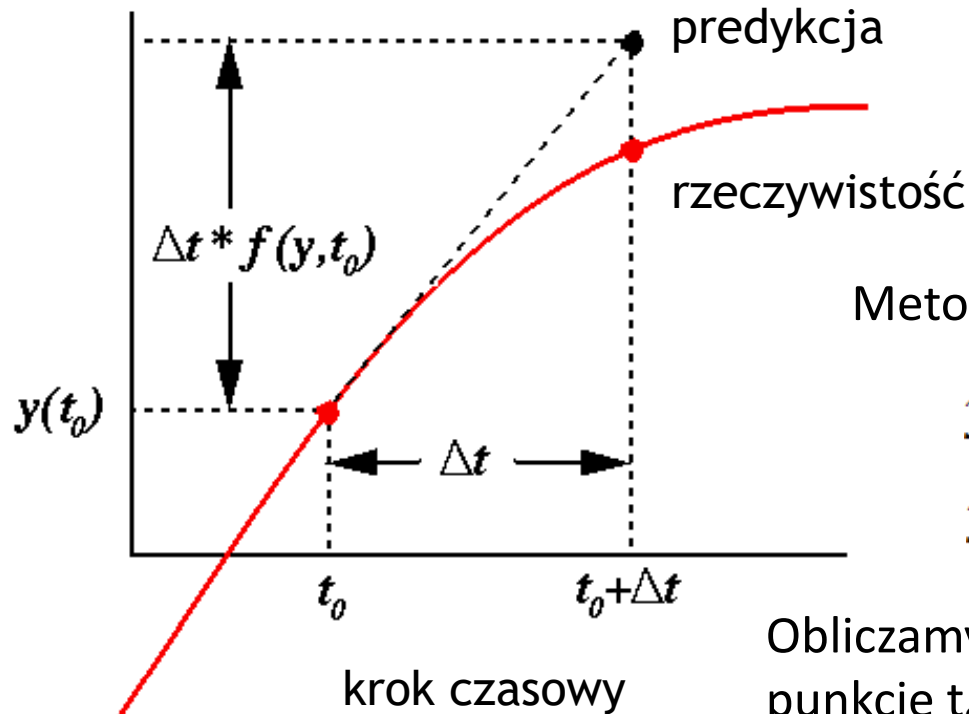
$$y(t_0) = y_0$$

- ▶ Z warunkiem początkowym
- ▶ Rozwiązanie numeryczne polega na wyznaczeniu dyskretnych wartości  $y_n = y(t_n)$  na podstawie pochodnej, gdzie  $n = 1, 2, \dots$ . Kolejne punkty znajdują się w odległości  $h$  (krok całkowania)

# Rozwiązanie równań różniczkowych

- Obliczamy wartość  $x$  w późniejszym czasie używając równania:

$$y(t_0 + \Delta t) = y(t_0) + \Delta t f(y(t_0))$$



Metoda Eulera

$$y_1 = y_0 + hf(y(t_0))$$

$$y_2 = y_1 + hf(y(t_1))$$

Obliczamy pochodną w punkcie  $t_0$  i dokonujemy ekstrapolacji na cały krok czasowy

# Rozwiązanie równań różniczkowych

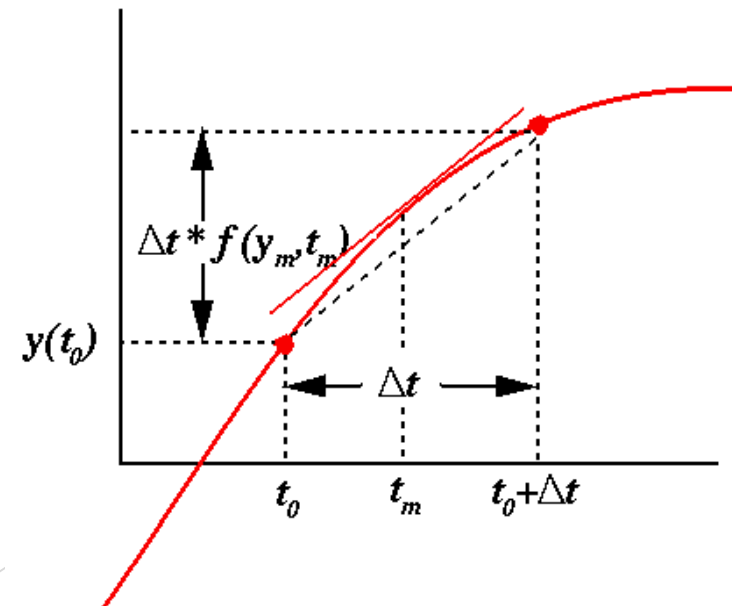
- ▶ Ulepszenie metody Eulera → metoda Runge-Kutty (R-K) drugiego rzędu
  - ▶ Pochodna jest obliczana w środku kroku czasowego

$$k_1 = hf(t_{n-1}, y_{n-1})$$

$$k_2 = hf\left(t_{n-1} + 0,5h, y_{n-1} + \frac{k_1}{2}\right)$$

$$y_n = y_{n-1} + k_2$$

Krok czasowy można nazwać  
krokiem całkowania:  $h = \Delta t$



# Modele oddziaływań między dwoma populacjami

# Współzawodnictwo gatunków

- ▶ Dwa gatunki  $N_1$  oraz  $N_2$  konkurują o to samo pożywienie
- ▶ Wielkość populacji obydwu gatunków zależy od ilości dostępnego pożywienia
- ▶ Zużycie pożywienia ( $Z$ ) jest proporcjonalne do liczebności gatunków

$$Z = h_1 N_1 + h_2 N_2$$

$h_1, h_2$  – współczynniki jednostkowego zużycia pożywienia gatunków  $N_1$  i  $N_2$

- ▶ Współczynniki wzrostu populacji obu gatunków w idealnych warunkach wynoszą  $\xi_i > 0$ , z kolei w wyniku zużycia pożywienia zmniejszają się o  $\Upsilon_i Z$



# Współzawodnictwo gatunków

Niech:

$N_1 = N_1(t)$  – zagęszczenie  $N_1$  w chwili  $t$

$N_2 = N_2(t)$  – zagęszczenia  $N_2$  w chwili  $t$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1(h_1N_1 + h_2N_2))N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \gamma_2(h_1N_1 + h_2N_2))N_2 \end{cases}$$

► Współczynniki wzrostu populacji

$$\lambda_i = \varepsilon_i - \gamma_i(h_1N_1 + h_2N_2) \longrightarrow \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \lambda_1N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \lambda_2N_2 \end{cases}$$

# Megafauna australijska

- ▶ Australia: Brak dużych stałocieplnych drapieżników, przy jednocześnie dużej populacji drapieżników zmiennocieplnych
- ▶ Pod koniec plejstocenu wielkie wymieranie dotknęło zwierzęta z całego globu, ale wszędzie – poza Australią – przetrwało wiele gatunków ssaków, w tym drapieżnych, osiągających dużą masę
- ▶ Dlaczego duże drapieżne torbacze wyginęły w Australii?



Flannery T. 1993. The case of missing meat eaters. *Nature History* 93 (6): 40  
Foryś i Matejek, 2014, [www.deltami.edu](http://www.deltami.edu)

# Megafauna australijska

- ▶ W plejstocenie megafauna australijska uległa wymarciu. Hipotezy:
  - ▶ Niewielkie rozmiary kontynentu – mała przestrzeń życiowa?
  - ▶ Małe mózgi torbaczy uniemożliwiły wyewoluowanie w skuteczne drapieżniki?
  - ▶ Australijscy roślinożercy są zmuszeni żyć w dużo większym rozproszeniu niż na innych kontynentach (ograniczone zasoby pokarmowe)



Faworyzowane są drapieżniki o mniejszych rozmiarach ciała lub wolniejszym metabolizmie

# Megafauna australijska

- ▶ Drapieżniki stałocieplne a zmiennocieplne?
  - ▶ Kręgowce zmiennocieplne mają 6 razy mniejsze zapotrzebowanie na energię niż torbacze, a dziesięć razy mniejsze niż łożyskowce. Gady potrafią przetrwać bez pokarmu znacznie dłużej niż ssaki – nie ma konieczności utrzymania ciepłoty ciała
  - ▶ Lew workowaty, wymarł w plejstocenie ~45 tys lat temu - potrzebował 6 razy więcej upolowanych ofiar niż ówczesny krokodyl (*Quinkana*), duże węże (*Wonambi*) czy jaszczurki (*Megalania*)

# Model Lotki-Volterry

- ▶ Umożliwiają uwzględnienie interakcji między dwiema populacjami
- ▶ Najstarszy znany model:
- ▶ Lata 20-ste XX wieku: model drapieżnik – ofiara – niezależnie przez Lotke i Volterre

1920 rok  
Model  
biochemiczny -  
zmiana stężeń  
dwóch  
reagujących ze  
sobą substancji  
chemicznych



Alfred James Lotka



Vito Volterra

1926 rok  
Model  
populacyjny -  
wzrost populacji  
ryb drapieżnych w  
Adriatyku po  
ograniczeniu  
połowów w trakcie  
I wojny światowej

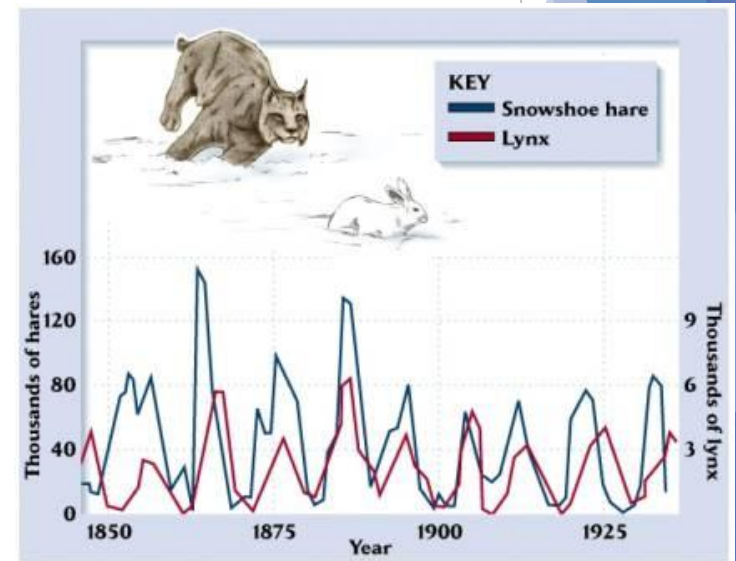


# Model Lotki-Volterra

- ▶ Model dotyczy zmian liczebności populacji dwóch gatunków:
  - ▶ **ofiar** (ang. prey)
  - ▶ **drapieżników** (ang. predator) żywiących się osobnikami pierwszego gatunku.



<https://www.math.duke.edu/education/webfeats/Word2HTML/Predator.html>



<http://mathnathan.com/2010/12/predator-prey-model/>

# Założenia modelu Lotki-Volterra

- ▶ W ekosystemie występują **dwa gatunki**, przy czym osobniki drugiego gatunku (ofiary, V) stanowią pożywienie osobników pierwszego gatunku (drapieżników, P)
  - ▶ Zagęszczenie populacji ofiar oznaczamy przez **V(t)**, a zagęszczenie populacji drapieżników oznaczamy przez **P(t)**

- ▶ Jeżeli:

- ▶  $V(t) = 0 \rightarrow$  brak ofiar oznacza śmierć drapieżników

$$\frac{dP}{dt} = -sP$$

- ▶  $P(t) = 0 \rightarrow$  brak drapieżników oznacza niekontrolowany (wykładniczy) wzrost populacji ofiar

$$\frac{dV}{dt} = rV$$

- ▶  $V(t) > 0$  oraz  $P(t) > 0 \rightarrow$  drapieżniki polują na ofiary

# Założenia modelu Lotki-Volterra

- ▶ Ofiary rozmnażają się niezależnie od polowań drapieżników co jest reprezentowane przez  $rV$
- ▶ Polowanie jest możliwe tylko przy bezpośrednim kontakcie – liczba kontaktów jest proporcjonalna do liczebności obu gatunków  $VP$ 
  - ▶ Ofiar ubywa proporcjonalnie do liczby spotkań co jest reprezentowane przez  $aVP$  gdzie  $a$  informuje o skuteczności polowań
- ▶ Drapieżnik zyskuje energie po upolowaniu ofiary, z czego część przeznaczona jest na rozmnażanie ( $b$ ) co jest reprezentowane przez  $abVP$



# Model Lotki-Volterra

Niech:

$V = V(t)$  – zagęszczenie ofiar w chwili  $t$

$P = P(t)$  – zagęszczenia drapieżników w chwili  $t$

The diagram shows the Lotka-Volterra model equations with arrows indicating the meaning of each term:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dV}{dt} = rV - aVP \\ \frac{dP}{dt} = -sP + abVP \end{array} \right.$$

Arrows point from the text descriptions to the corresponding terms in the equations:

- $rV$ : wewnętrzna dynamika rozwoju populacji ofiar
- $-aVP$ : prawdopodobieństwo spotkania się obu gatunków
- $-sP$ : część energii z upolowanej biomasy, którą drapieżnik przeznacza na rozród
- $abVP$ : wewnętrzna dynamika populacji drapieżników (spadek populacji)

$r$  – współczynnik rozrodczości ofiar

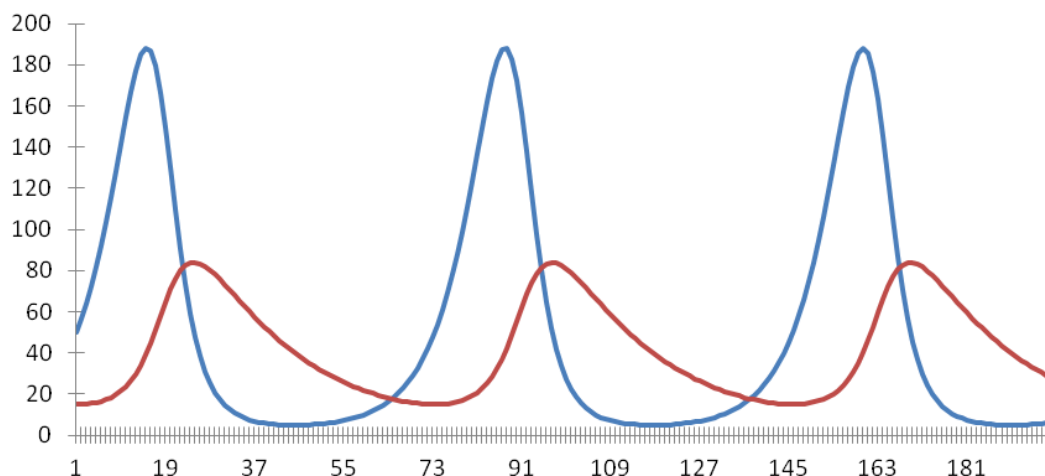
$a$  – współczynnik skuteczności polowań (interpretowany również jako biomasa upolowanych ofiar)

$b$  – współczynnik rozrodczości drapieżników (na jednostkę upolowanej ofiary)

$s$  – współczynnik śmiertelności drapieżników

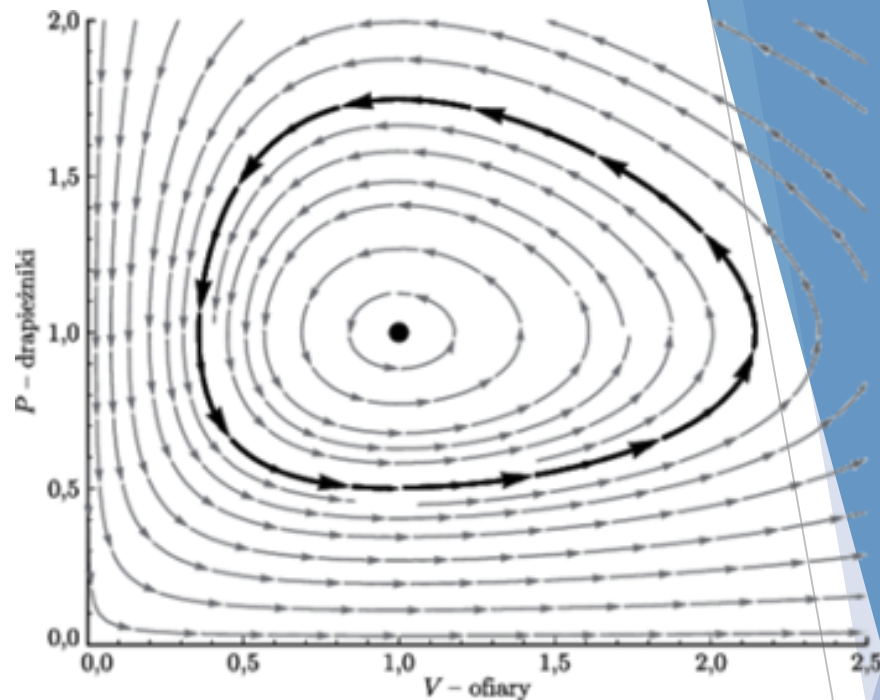
# Analiza asymptotyki rozwiązań układu równań

- ▶ Rozwiązaniem są funkcje **okresowe** (krzywe zamknięte na portrecie fazowym) **przesunięte w czasie**
- ▶ Równania oscylują wokół **dodatniego stanu stacjonarnego**, a ich wartości średnie są równe współrzędnym tego punktu niezależnie od trajektorii, czyli także od warunku początkowego (**prawo zachowania średnich**)

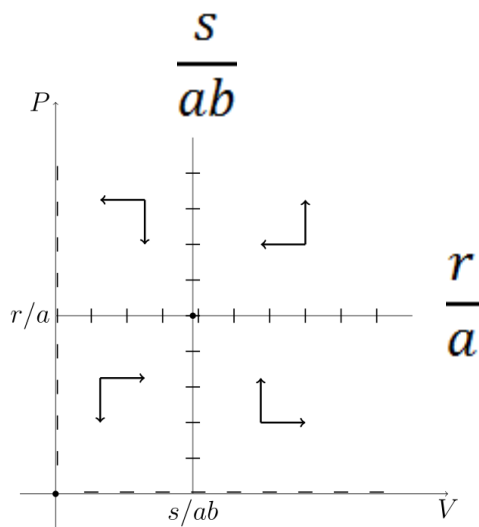


# Portret fazowy

Wyróżniony cykl  
odpowiada  
warunkowi  
początkowemu:  
 $V(t_0) = 1$   
 $P(t_0) = 0,5$



Dodatni stan stacjonarny układu – średnie są równe współrzędnym



$$(\bar{V}, \bar{P}) = \left( \frac{s}{ab}, \frac{r}{a} \right)$$

# DLACZEGO POPULACJA RYB DRAPIEŻNYCH W ADRIATYKU WZROSŁA PO WOJNIE?

- ▶ Z modyfikacją uwzględniającą odłów

$V = V(t)$  – zagęszczenie ofiar w chwili  $t$

$P = P(t)$  – zagęszczenia drapieżników w chwili  $t$

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = (r - d)V - aVP \\ \frac{dP}{dt} = -(s + d)P + abVP \end{cases}$$

Zakładamy

- takie samo tempo odławiania dla drapieżników i ofiar

- odłowy nie prowadzą do zagłady gatunku czyli  $d < r$

$r$  – współczynnik rozrodczości ofiar

$a$  – współczynnik skuteczności polowań (interpretowany również jako biomasa upolowanych ofiar)

$b$  – współczynnik rozrodczości drapieżników (na jednostkę upolowanej ofiary)

$s$  – współczynnik śmiertelności drapieżników

$d$  – współczynnik odłowu



# Dlaczego populacja ryb drapieżnych w Adriatyku wzrosła po wojnie?

- ▶ Aby populacja nie wyginęła odłowy muszą być dokonane tak aby  $d < r$ .
  - ▶ Przy zbyt intensywnych odłowach,  $d > r$ ,  $\frac{dV}{dt} < 0$  dla wszystkich  $t$ , populacja ofiar ginie
  - ▶ Gdy  $d < r$  dostajemy równanie Lotki-Volterry ze zmienionymi współczynnikami, a odławiane populacje mają średnie zagęszczenia równe:

$$V_{\text{śr}}^{\text{odławiane}} = \frac{s + d}{ab} > V_{\text{śr}} \quad P_{\text{śr}}^{\text{odławiane}} = \frac{r - d}{a} < P_{\text{śr}}$$



# DLACZEGO POPULACJA RYB DRAPIEŻNYCH W ADRIATYKU WZROSŁA PO WOJNIE?

- ▶ Odławianie powoduje **zmniejszenie średniej liczebności populacji drapieżników i zwiększenie średniej liczebności populacji ofiar**
  - ▶ Należy uważać przy ingerencji w ekosystem, np. tępiąc szkodniki
- ▶ Przy zaprzestaniu połowów populacje wróciły do naturalnego stanu i liczebność drapieżników wzrosła



# Model Lotki-Volterra

## ► Krytyka modelu:

- Brak stabilności strukturalnej → niewielka zmiana prawej strony równania może prowadzić do radykalnych zmian w dynamice rozwiązań
- Rozwiązania układu oscylują w taki sposób, że wzrost populacji drapieżników może wyprzedzać wzrost populacji ofiar co nie jest obserwowane w naturze
- Nie uwzględnia szeregu istotnych zmiennych
  - Wewnętrzna dynamika populacji ofiar zgodna z modelem Malthusa – brak zależności od zagęszczenia
  - Brak konkurencji międzygatunkowej
  - Brak mechanizmów obronnych u ofiar – np. kryjówek

# Ryś kanadyjski a zając snowshoe

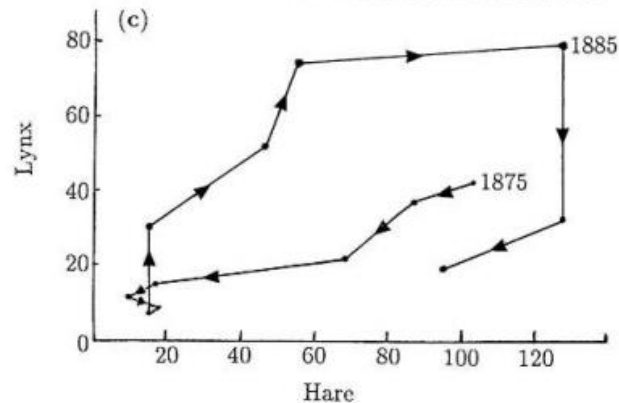
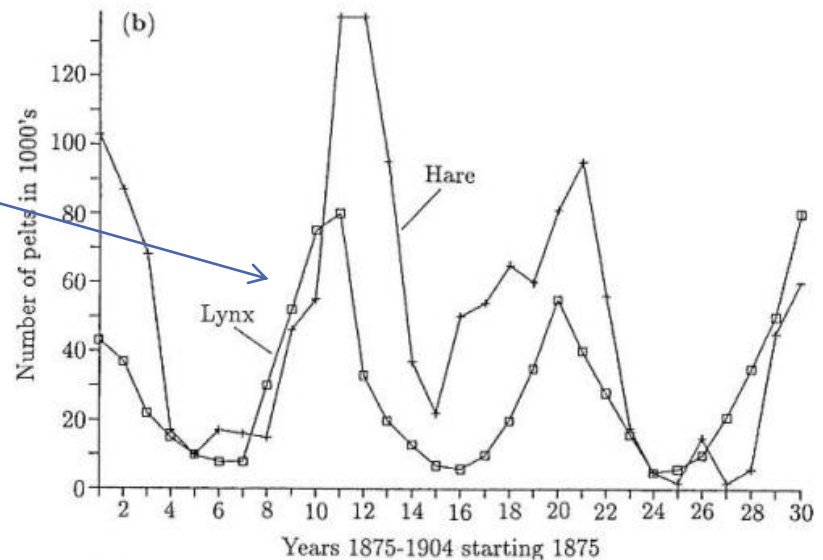
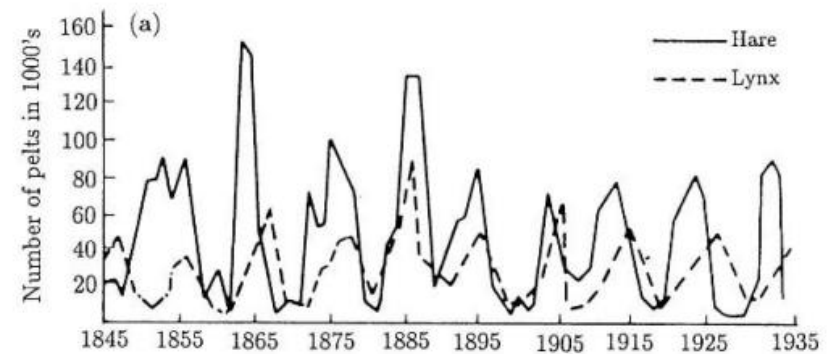
Na podstawie danych skupu skór z lat 1845 - 1930 przez Kompanię zatoki Hudsona.

Problemy z interpretacją: oscylacja liczebności rysi wyprzedza zające

Zające polują na rysie?

Zające zarażają rysie śmiertelną chorobą?

Problem ze zbieraniem danych – wpływ traperów?





# MODEL LOTKI-VOLTERRY

## z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar

- ▶ Zasadnicze znaczenie w środowisku australijskim
- ▶ Podstawowy model Lotki-Volterra zakłada **nieograniczoną pojemność środowiska** dla ofiar
- ▶ Niewielka liczebność drapieżników prowadzi do gwałtownego wzrostu populacji ofiar i przyczynia się do okresowości rozwiązań
- ▶ Zakładając, że pojemność środowiska jest ograniczona wprowadzamy **równanie logistyczne** zamiast wykładniczego dla wzrostu populacji ofiar

# MODEL LOTKI-VOLTERRY

## z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar

- Z modyfikacją uwzględniającą ograniczoną pojemność środowiska dla ofiar

$V = V(t)$  – zagęszczenie ofiar w chwili  $t$

$P = P(t)$  – zagęszczenia drapieżników w chwili  $t$

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = rV \left(1 - \frac{V}{k}\right) - aVP \\ \frac{dP}{dt} = -sP + abVP \end{cases}$$

$r$  – współczynnik rozrodczości gatunku ofiar

$a$  – współczynnik skuteczności polowań (interpretowany również jako biomasa upolowanych ofiar)

$b$  – współczynnik rozrodczości drapieżników (na jednostkę upolowanej ofiary)

$s$  – współczynnik śmiertelności drapieżników

$k$  – pojemność środowiska dla gatunku ofiar

# MODEL LOTKI-VOLTERRY

## Z OGRANICZONĄ POJEMNOŚCIĄ ŚRODOWISKA DLA OFIAR

- ▶ Z modyfikacją uwzględniającą ograniczoną pojemność środowiska dla ofiar
  - ▶ W populacji ofiar oprócz procesu rozrodczości występuje konkurencja o zasoby modelowana za pomocą funkcji kwadratowej
  - ▶ Zmiana izokliny dla drapieżników

$$\bar{P} = \frac{r}{a} \longrightarrow \bar{P} = \frac{r}{a} - \frac{r}{ak}V$$

# MODEL LOTKI-VOLTERRY

## Z OGRANICZONĄ POJEMNOŚCIĄ ŚRODOWISKA DLA OFIAR

- ▶ Liczba stanów stacjonarnych jest zależna od  $k$ 
  - ▶ Gdy pojemność środowiska jest niewielka  $k \leq s/ab$  - występują dwa rozwiązania stacjonarne:
    - A. Liczebności populacji wynoszą 0 osobników (0,0)
    - B. Populacja ofiar dąży do liczebności  $k$  ( $k, 0$ ), populacja drapieżników wymiera (liczebność ofiar jest zbyt mała aby populacja drapieżników mogła się wyżywić)
  - ▶ C. Gdy pojemność środowiska jest duża  $k > s/ab$  – istnieją trzy rozwiązania stacjonarne A, B oraz wynikające z prawa zachowania średnich
  - ▶ Gdy  $k=s/ab$  rozwiązania B i C pokrywają się

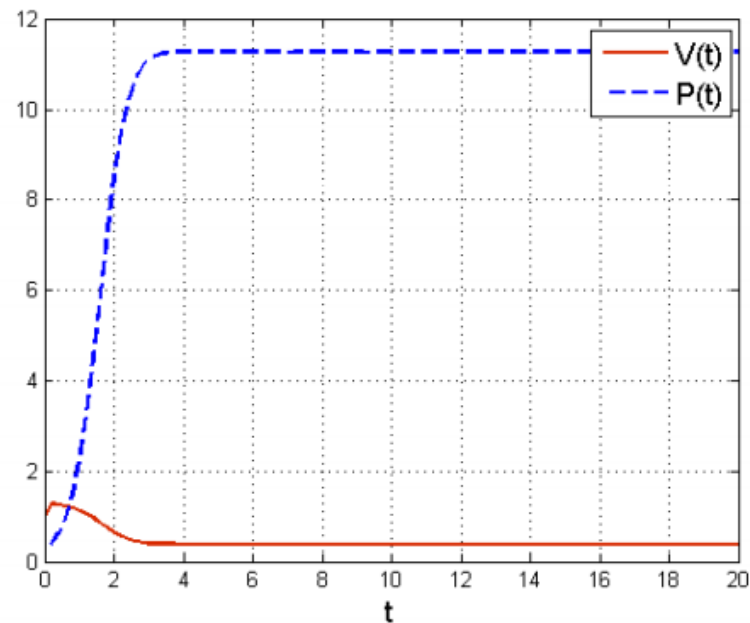
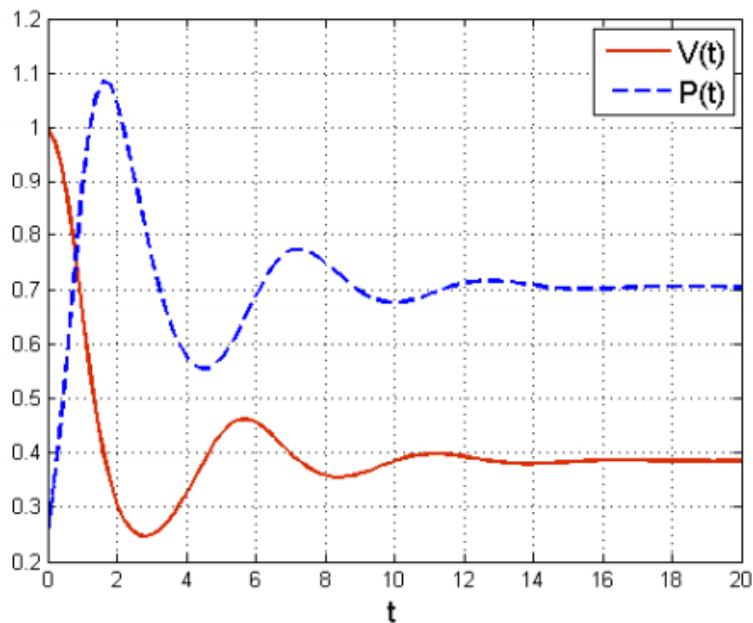
# MODEL LOTKI-VOLTERRY

## z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar

- Jeżeli rozwiązanie stacjonarne istnieje  $k > s/ab$  jest ono globalnie stabilne dla wszystkich dodatnich warunków początkowych
- Wraz z upływem czasu liczebności gatunku ofiar i drapieżników zbiegają się do wielkości określonych przez współrzędne rozwiązania stacjonarnego  $C$

$$C = \left( \frac{s}{ab}; \frac{r}{a \left( 1 - \frac{a}{abK} \right)} \right)$$

- Obydwa gatunki współwystępują w środowisku



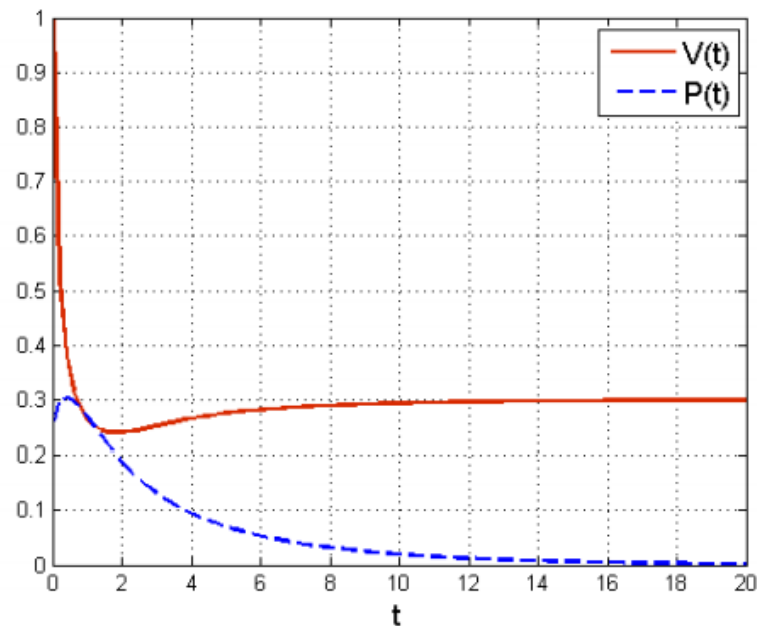
Przebieg przykładowych rozwiązań układu.

Wykresy na górze – istnieje dodatni stan stacjonarny

$$k > \frac{s}{ab}$$

Wykres na dole – nie istnieje dodatni stan stacjonarny

$$k \leq \frac{s}{ab}$$



# Drapieżniki stałocieplne a zmiennocieplne w Australii

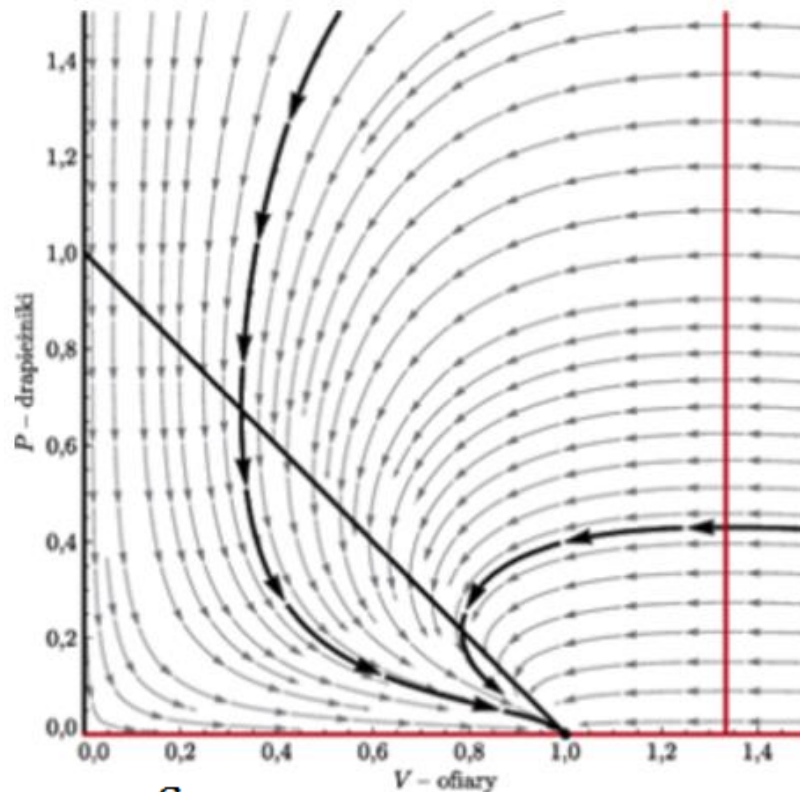
- ▶ Współczynniki **r** i **k** opisują populację ofiar i pozostają stałe dla różnych gatunków drapieżników
- ▶ Dwa zestawy parametrów dla drapieżników:
  - ▶ zmiennocieplne:  $a_1$ ,  **$b_1$** ,  $s_1$
  - ▶ stałocieplne:  $a_2$ ,  **$b_2$** ,  $s_2$
- ▶ Parametr **b** opisuje część energii pozyskanej z upolowanej ofiary na rozród
  - ▶ Zwierzęta zmiennocieplne mogą przeznaczyć więcej energii na reprodukcję, czyli będą miały większą wartość współczynnika **b**

# MODEL LOTKI-VOLTERRY Z OGRANICZONĄ POJEMNOŚCIĄ ŚRODOWISKA DLA OFIAR

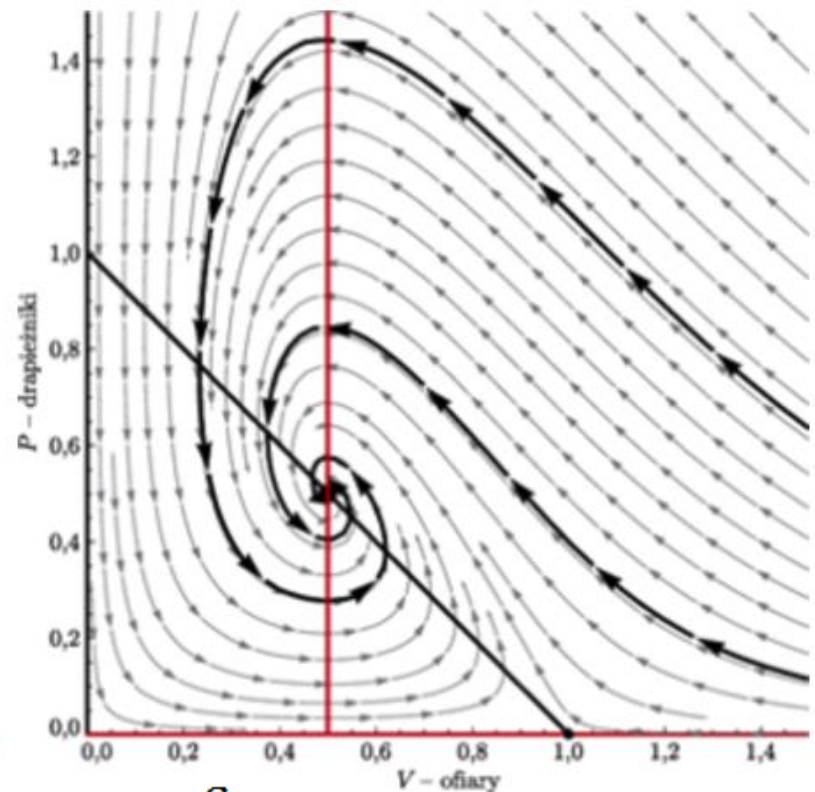
$b=0,75$

$r=2; k=1; a=1; s=1$

$b=2$



$k \leq \frac{s}{ab}$  drapieżnik stałocieplny



$k > \frac{s}{ab}$  drapieżnik zmiennocieplny



# Literatura

- ▶ Foryś U. 2005. Matematyka w biologii, Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa.
- ▶ Foryś U., Matejek P. 2014. O pewnym ciekawym zastosowaniu modelu drapieżnik-ofiara. deltami [http://www.deltami.edu.pl/temat/matematyka/zastosowania/2014/08/02/O\\_pewnym\\_ciekawym\\_zastosowaniu\\_m/](http://www.deltami.edu.pl/temat/matematyka/zastosowania/2014/08/02/O_pewnym_ciekawym_zastosowaniu_m/)
- ▶ Rudnicki R. 2015. Dynamika populacyjna. Monografia. [http://www.mimuw.edu.pl/~biolmat/Dynam\\_po.pdf](http://www.mimuw.edu.pl/~biolmat/Dynam_po.pdf)
- ▶ Sharov A. 2015. Quantitative population ecology – lecture notes. <http://alexei.nfshost.com/PopEcol/>
- ▶ Wrzosek D. 2014. Matematyka dla biologów. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego.

Dziękuję za uwagę