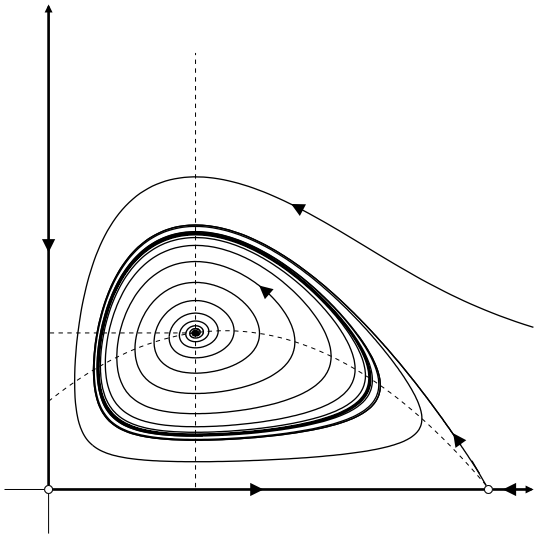
MASARYKOVA UNIVERZITA • PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Josef Kalas
Zdeněk Pospíšil

SPOJITÉ MODELY V BIOLOGII



Brno 2026 **Elektronické vydání**

Předmluva

Vývoj matematiky byl vždy ovlivňován potřebami jiných vědních oborů. Aplikace matematiky v těchto oborech měly pozitivní vliv nejen na rozvoj těchto disciplín, ale i na matematiku samotnou. Toto vzájemné ovlivňování se je patrné zejména ve vztahu matematiky a fyziky, matematiky a technických věd. V současné době matematika proniká do řady dalších různých oborů, např. ekonomie, chemie, medicíny, biologie, ekologie, sociálních věd. Tento proces je přirozený a nezbytný, poněvadž disciplíny s vysokým stupněm matematizace mohou mnohem lépe popisovat, vysvětlovat a předpovídat různé jevy, které jsou předmětem studia příslušné disciplíny.

Na rozdíl od fyziky je stupeň matematizace v biologických vědách dosud podstatně nižší. Jeho základní úrovní je kvantifikace jevů živé přírody. V této souvislosti se většinou mluví o biometrice; ta využívá převážně pojmů a metod matematické statistiky. Získané kvantitativní údaje je třeba nějakým způsobem zpracovávat, veškeré při tom používané matematické postupy bývají zastřešeny pojmem biomatematika. Matematicky formulovanými teoriemi v biologii — přesným popisem pozorovaných jevů, jejich vysvětlováním, tj. nacházením souvislostí s jevy jednoduššími nebo základnějšími, a předpovídáním nových jevů nebo alespoň upozorněním na jevy dosud opomíjené — se zabývá matematická biologie. Ta je součástí teoretické biologie a v současnosti prožívá bouřlivý rozvoj. Její kořeny však sahají do vzdálenější minulosti; za jednu z prvních prací v oboru matematické biologie lze považovat matematicky zformulované zákony dědičnosti publikované v roce 1865 v Brně J. G. Mendelem. Aby výsledky dosahované v oblasti matematické biologie byly matematicky korektní a biologicky relevantní, je třeba, aby vědečtí pracovníci v tomto oboru měli potřebné vzdělání jak v oblasti biologie, tak i v oblasti matematiky.

Matematické modelování v biologii je významnou součástí matematické biologie. Učební text „Spojité modely v biologii“ je věnován, jak už název

napovídá, pouze jistým spojitým deterministickým matematickým modelům v oblasti biologie, konkrétně modelům popisovaným soustavou autonomních diferenciálních rovnic. Učební text je určen pro posluchače odborného studia matematiky a odborného studia matematické biologie na Přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity v Brně, kteří se se spojitými matematickými modely setkávají v předmětu Diferenciální rovnice a spojité modely. Domníváme se však, že učební text přinese užitek i dalším zájemcům o tuto pěknou a zajímavou oblast matematických aplikací v biologii.

Učební text nepředpokládá žádné předběžné znalosti z biologie, potřebné biologické minimum je uváděno v příslušných partiích. Naproti tomu studium textu vyžaduje základní znalosti teorie obyčejných diferenciálních rovnic, zejména problematiky existence a jednoznačnosti řešení lineárních i nelineárních diferenciálních rovnic, globálních vlastností řešení a spojité závislosti řešení na počátečních podmínkách, základů teorie autonomních rovnic a teorie stability. Tyto znalosti lze získat např. z učebnice Kalas, Ráb: „Obyčejné diferenciální rovnice“ [KR].

Učební text je rozdělen do desíti kapitol. Významná je druhá kapitola, ve které jsou uvedeny některé doplňující poznatky týkající se teorie autonomních diferenciálních rovnic, které jsou v dalších kapitolách využívány. Do výše zmíněného kursu Diferenciální rovnice a spojité modely jsou obvykle zahrnuty kapitoly 3–6 a odstavec 8.2 kapitoly osmé. Zbývající části učebního textu tvoří jakousi nadstavbu, určenou pro hlubší zájemce o uvedenou problematiku; odstavec 9.2 je ukázkou jedné metody kvalitativní teorie diferenciálních rovnic, jejíž rozpracování bylo bezprostředně motivováno potřebami biologie.

Většina kapitol je také doplněna odkazy na původní vědecké práce. V seznamu literatury jsou vedle učebnice [KR], na niž tento text bezprostředně navazuje, uvedeny některé knižní publikace, jejichž obsahem je teorie diferenciálních rovnic, aplikace matematiky ve vědách o životě, a matematická biologie. Výjimkou je článek [9]; jeho uvedením chceme upozornit na skutečnost, že i Otakar Borůvka (1899–1995), člověk, jehož přínos k rozvoji matematiky na Masarykově universitě je v mnoha ohledech naprosto zásadní, se zabýval také významem matematiky v biologii. Všimněme si ještě blíže knih v češtině a slovenštině, které se matematiky v biologii nebo matematické biologie dotýkají. [29] a [43] jsou knížky zabývající se popularizací matematiky a pojednávají mimo jiné o matematickém modelování v biologii. Výhradně této tématice se na popularizační úrovni věnují také knihy [15] a [20]. Sborník [26] obsahuje převážně práce o obecných až filosofických otázkách spojených s využitím matematiky při popisu a vysvětlování života.

Rozsáhlá učebnice ekologie [7] se při formulaci některých svých závěrů odvolává na matematické modely dynamiky populací. Kniha [33] je zaměřena především na využití výpočetní techniky při řešení některých biologických problémů; přitom jsou zmíněny i vybrané jednoduché matematické modely. Učebnice biomatematiky [19] se také dotýká problematiky spojitých modelů. Slovenská publikace [41] je věnována spojitým a diskrétním modelům růstu a vztahu populací, skripta [25] jsou stručným kompendiem spojitých (obyčejné i parciální diferenciální rovnice, integrodiferenciální rovnice, rovnice se zpožděním), diskrétních a simulačních modelů populačního růstu a dynamiky populací ve vztahu dravec-kořist nebo konkurence.

Je třeba zdůraznit, že učební text se nezabývá modely popisovanými parciálními diferenciálními, integrodiferenciálními a funkcionálními diferenciálními rovnicemi, ani diskrétními a stochastickými modely. Tyto modely jsou v biologických aplikacích intenzivně používány a pracovníci v oblasti matematické biologie by s nimi měli být rovněž obeznámeni.

Autoři děkují doc. RNDr. Miroslavu Doupovcovi, CSc., RNDr. Ladislavu Adamcovi, CSc., RNDr. Martinu Kolářovi, PhD a prof. MUDr. Ludvíku Novákovi, DrSc. za pečlivé pročtení rukopisu učebního textu a připomínky k němu.

Brno 2001 Autoři

Poznámka k elektronickému vydání

Tato skripta byla prvním textem spojujícím diferenciální rovnice a biologii na Masarykově univerzitě. Mohou tedy být historickým dokumentem *sui generis.*

Elektronický text je převážně převzat z prvního vydání, bylo v něm opraveno několik překlepů a přidáno několik drobných, doufejme upřesňujících, poznámek. Z důvodu použití jiné verze typografického systému TEX jsou v elektronické podobě textu jinak zalomeny řádky, stránkování se od prvního (tištěného) vydání odlišuje. Většími změnami je pouze nahrazení „fejkového“ obrázku 7.3 skutečným grafem prvního integrálu systému (7.7), (7.8) (v roce 2001 nebyla žádná dostupná tiskárna schopna jej vygenerovat v rozumném čase) a modifikace oddílu 10.3.

Za pětadvacet let od prvního vydání se mnohé změnilo. Některá témata — např. kapitoly 3, 5, 6, oddíly 7.4, 8.2 — se již stala součástí obecného matematického vzdělání. V současnosti jsou přednášena jinak, elegantněji a snad srozumitelněji. Jiná témata — např. oddíl 7.3, kapitola 9 — byla od té doby téměř zapomenuta[1].

Výrazně jiný je také přístup k matematickému modelování biologických procesů. Zhruba od poloviny minulého století byla matematická biologie chápána jako součást teoretické biologie. Měla sloužit k vyjasňování předpokladů, na nichž biologické teorie stojí; pisatel této úvodní poznámky stále tento pohled zastává. Ovšem s rozvojem výpočetní techniky a s masívním sběrem dat se matematické modelování stává společenskou silou[2] a nějaké porozumění procesům je spíše překážkou rychlého jednání. S prudkým nástupem jazykových modelů AI se jakékoliv vědění stává zbytečným[3]; pisateli této poznámky je z toho smutno.

Brno 2026 Zdeněk Pospíšil

[1] Ztráta zájmu o permanenci společenstev možná souvisí se změnou apokalyptického očekávání. Na přelomu tisíciletí byl environmentální žal vyvoláván vymíráním druhů, v současnosti očekáváním klimatické katastrofy.

[2] Jak ukázalo „řízení“ pandemie čínského koronaviru v letech 2020–2022.

[3] Pregnantně je to je vyjádřeno ve vzkazu ze studentské ankety k předmětu M5858 Spojité deterministické modely v podzimním semestru 2025: „. . . zkoušku jsem (vlastně asi legálně) napsal s AI, tak nás to paní cvičící učila, proč dělat něco co za nás zvládne udělat otrok, téměř nic jsem se nenaučil.“

Obsah

Předmluva **i**

1 Úvodní informace **1**
1.1 Pojem modelu a modelování 1
1.2 Třídění modelů, proces matematického modelování 2

2 Autonomní rovnice **5**
2.1 Invariantní a ω-limitní množiny 5
2.2 Autonomní rovnice v $\mathbb{R}^2$ - existence, jednoznačnost a stabilita cyklů 9
2.3 Charakteristické směry 13
2.4 Singulární body v nekonečnu 19
2.5 Cvičení 25

3 Některé jednoduché modely **27**
3.1 Růstové modely 27
3.2 Model radioaktivního rozpadu 28
3.3 Model samočištění jezera 29
3.4 Model růstu rostlin 29
3.5 Model růstu populace živých organismů 30
3.6 Model růstu kulovitých bakterií 32
3.7 Model rovnováhy počtu druhů na ostrově 34
3.8 Model regulace glykémie inzulínem 37
3.9 Poznámky k literatuře 41
3.10 Cvičení 42

4 Analýza matematického modelu **45**
4.1 Model bakteriálního růstu v chemostatu 45
4.2 Dimenzionální analýza modelu 48

4.3 Matematická analýza modelu chemostatu 49
4.4 Poznámky k literatuře 57
4.5 Cvičení 57

5 Modely koexistence dvou biologických druhů 59
5.1 Model konkurence mezi dvěma biologickými druhy 60
5.2 Model symbiózy dvou druhů 67
5.3 Klasický Lotkův–Volterrův model společenstva dravec-kořist 69
5.4 Model společenstva dravec-kořist s vnitrodruhovou konkurencí kořisti 75
5.5 Poznámky k literatuře 81
5.6 Cvičení 82

6 Teorie epidemií 83
6.1 Základní pojmy 83
6.2 Jednoduché epidemie (model SI) 84
6.3 Obecný případ epidemie s konstantní celkovou velikostí populace 86
6.4 Model SIR bez vitální dynamiky 87
6.5 Model SIRS bez vitální dynamiky 91
6.6 Model šíření kapavky 95
6.7 Poznámky k literatuře 101
6.8 Cvičení 102

7 Modely dynamiky jedné populace 103
7.1 Obecný logistický růst populace 104
7.2 Dynamika klimaxové populace 107
7.3 Dynamika populace závislé na přeměně energie z prostředí . 109
7.4 Dynamika populace pod predačním tlakem 116
7.5 Model dynamiky populace v ostrůvkovitém prostředí 121
7.6 Poznámky k literatuře 126
7.7 Cvičení 127

8 Realističtější modely společenstva dravec-kořist 129
8.1 Modely dravec-kořist Gauseho typu 130
8.2 Model společenstva dravec-kořist s limitním cyklem 138
8.3 Regulace velikosti populace kořisti působením dravců 145
8.4 Modely dravec-kořist Leslieho typu 156
8.5 Poznámky k literatuře 163
8.6 Cvičení 167

9 Stabilita biologických společenstev 169
9.1 Přípravné úvahy . . . 170
9.2 Permanence obecných systémů . . . 171
9.3 Kolmogorovovy modely společenstva populací . . . 182
9.4 Model konkurence tří populací . . . 190
9.5 Koexistence dvou konkurujících si populací zprostředkovaná dravcem . . . 198
9.6 Poznámky k literatuře . . . 206
9.7 Cvičení . . . 209

10 Modely chování 211
10.1 Tvorba párů v bisexuální populaci . . . 211
10.2 Model pohybu mravenců . . . 221
10.2.1 Proč jsou cesty mravenců tak hezky přímé? . . . 221
10.2.2 Pohyb jednoho mravence . . . 227
10.3 Vývoj vzorců chování . . . 230
10.3.1 Obecný model soupeření . . . 231
10.3.2 Model soupeření „jestřábů“ a „holubic“ . . . 238
10.3.3 Model soupeření o zdroje s definovaným vlastnictvím 240
10.4 Poznámky k literatuře . . . 242

Přehled symbolů 245

Literatura 246

Rejstřík 251

Kapitola 1

Úvodní informace

1.1 Pojem modelu a modelování

Modelem nazýváme zjednodušené zobrazení zkoumané skutečnosti (například ekonomického jevu, technického procesu, problému řízení, biologického, fyzikálního, chemického, ekologického, medicínského objektu, vědecko-technického rozvoje, systémů s účastí lidí) realizované k určitému cíli. Zkoumanou skutečnost nazýváme *originálem* (*prototypem* popřípadě *předmětem modelování*). *Modelování* je účelové zobrazování vyšetřovaných vlastností originálu pomocí vhodně zvolených vlastností modelu. Jedná se tedy o reprodukci vybraných vlastností studovaného objektu na modelu, tj. analogickém objektu simulujícím chování a vlastnosti původního studovaného objektu. Modelování je dnes velmi rozšířenou pracovní metodou nacházející uplatnění v různých oblastech.

Uveďme nyní některé motivy, které vedou k používání modelování:

a. pro daný soubor A faktů není známa žádná teorie, avšak tento soubor faktů má některé společné vlastnosti s jiným souborem B faktů, pro něž existuje určitá teorie; teoreticky strukturovaný soubor B faktů může sloužit jako model daného souboru A faktů

b. pro daný objekt zkoumání platí rozvinutá teorie, v níž je matematicky obtížné docházet k některým výsledkům; pojmy této teorie lze někdy interpretovat pomocí vhodného modelu daného objektu tak, že na tomto modelu lze dojít k požadovaným výsledkům snáze než v rámci původní teorie

c. dvě existující teorie, jež jsou dosud bez vzájemných kontaktů, lze nezřídka modelovým přístupem spojit

d. danou teorii lze pomocí modelu doplňovat (zejména ve smyslu kvantifikace)

e. model umožňuje interpretovat některé teorie a tvoří tak jakýsi spojovací článek mezi teorií a skutečností

f. modely umožňují studium objektů experimentálně nedostupných (objekty mikrosvěta, makrokosmu a podobně)

g. modely umožňují „experimentovat“ tam, kde experiment na reálném objektu zkoumání by byl nehospodárný (například v oblasti řízení hospodářství, velkých výrobních celků a drahých technických zařízení)

h. model může sloužit jako standard ideálního nebo idealizovaného chování, na jehož pozadí můžeme posuzovat realitu.

1.2 Třídění modelů, proces matematického modelování

Modely jsou tříděny nejrůznějšími způsoby. Uvedeme zde jen některé z nich.

A. Třídění podle zobrazovaných vlastností originálu:

— *substanciální modely* (shodují se s originálem ve všech nebo v některých základních vlastnostech — například stejný materiál)

— *strukturní modely* (zobrazují především vnitřní uspořádání prvků, z nichž se skládá zkoumaný originál; v matematice, fyzice, chemii, astronomii se jich používalo odedávna)

— *funkční modely* (zobrazují různé funkce resp. chování originálu; v kybernetice vytvořený pojem *černé schránky* a její teorie je fakticky teorií funkčního modelování konkrétních objektů)

— *smíšené modely* (kombinace předchozích případů — v praxi se modely objevují jen zřídka v ryzí formě)

B. Třídění podle povahy zobrazující funkce:

— *materiální modely*

— *ideální modely*

Materiální modely fungují na základě objektivních zákonů nezávisle na činnosti lidí. Člověk může měnit pouze podmínky existence objektu. Přitom není podstatné, zda model vznikl bez účasti člověka nebo jeho činností — například člověkem vytvořený model technického zařízení funguje na základě fyzikálních a chemických zákonů. Materiální modely se dále dělí na *fyzické*, které předpokládají fyzickou podobu s originálem, a na *matematické*, které se liší od fyzických logickou výstavbou. Ideální modely existují jen v činnosti lidí a fungují podle zákonů logiky. Dělí se dále na *představy* a na *znakové modely*. Představy, kterými jsou zde míněny pouze představy vznikající v procesu vědeckého poznání, jsou výsledkem nejen smyslového vnímání reality, ale zároveň i produktem abstraktního myšlení. Mezi znakové modely patří například formální systém výrokového kalkulu.

C. Třídění z hlediska formálně konstruktivního

— *modely matematické* (vytvořené pomocí matematických výrazových prostředků)

— *modely schematické* (všechny modely nematematické)

Matematické modely se dělí na *stochastické*, které obsahují jako své prvky náhodné veličiny, a *deterministické*, tj. takové, které nejsou stochastické. Z jiného hlediska lze matematické modely dělit na *statické*, které jsou nezávislé na čase, a *dynamické*, do nichž je včleněn čas. Deterministické dynamické matematické modely se dále dělí na *spojité*, které pracují se spojitými veličinami a na *diskrétní* pracující s diskrétními veličinami.

Někdy je užitečné matematické modely ještě rozlišovat na *demonstrativní* a *explikativní*. Demonstrativní modely obsahují parametry, které nemají interpretovatelný význam. Typickým příkladem je například vyrovnávání experimentálních dat nějakou regresní funkcí. Explikativní modely jsou založeny na jasných (pozorovatelných a kvantifikovatelných) pojmech.

Přestože reálné procesy v sobě zahrnují moment nahodilosti, je vyšetřování deterministických modelů většinou mnohem jednodušší, jsou snáze analyzovatelné a numericky vypočitatelné a v mnoha případech dávají dobrý souhlas s experimentálními daty. O řadě stochastických modelů je dokázáno, že jsou ekvivalentní s deterministickými modely. Spojité deterministické modely mají často podobu systému diferenciálních rovnic.

Proces matematického modelování lze rozdělit na čtyři etapy:

1. sestavení modelu (to jest zápis vlastností a zkoumaných zákonitostí objektu pomocí matematických termínů)
2. matematická analýza modelu a získání teoretických důsledků

3. zkoumání, zda hypotetický model je v souladu s praktickými poznatky (to jest vyjasnění otázky, zda výsledky pokusů a pozorování souhlasí s teoretickými důsledky modelu) a přijetí modelu (v případě, že tato otázka je zodpovězena kladně)
4. následná analýza modelu v souvislosti s nahromaděním nových poznatků o zkoumaném objektu a případné vylepšení modelu.

Důležitý je problém *identifikace* koeficientů, to jest určení hodnot parametrů vystupujících v modelu. Je nutno zdůraznit, že matematické modely jsou pouze přibližným popisem reálné skutečnosti (vybíráme pouze některé vlastnosti reálných objektů, nedokonalá znalost zákonitostí popisujících chování reálného světa, nepřesné měření vstupních údajů, různé aproximace zjednodušující skutečnost — například předpoklad spojitosti diskrétních veličin, předpoklad současnosti jevů). V mnohých případech lze modely akceptovat jen v případě velkých hodnot veličin, které model popisuje (například v případě, že odpovídající zákonitosti byly zjištěny statisticky).

Poznamenejme, že souhlas modelu a výsledků pozorování nemusí vždy být dokladem správnosti (adekvátnosti a přesnosti) modelu. Při malém počtu pokusů a velké složitosti modelu (tj. mnoha parametrech) lze dojít snadno k souhlasu teorie a měření. Naopak nesouhlas modelu s pozorováním může být dobrým impulsem k dalšímu výzkumu. Z tohoto důvodu je užitečné začínat s co možná nejjednodušším matematickým modelem reálného procesu a komplikovat ho teprve po vyjasnění, v čem je zjednodušený model nevyhovující. Posloupnost modelů lépe a lépe popisujících jeden jev nebo proces může být sama o sobě zajímavá.

Pozornost budeme věnovat zejména spojitým deterministickým dynamickým modelům. Z etap procesu matematického modelování nás bude zajímat zejména etapa 2., to jest matematická analýza modelu.

Kapitola 2

Autonomní rovnice

2.1 Invariantní a ω-limitní množiny

Uvažujme rovnici

$$x' = f(x), \tag{2.1}$$

kde $f \in C(D, \mathbb{R}^m)$, $D \subseteq \mathbb{R}^m$, přičemž D je otevřená množina. Předpokládejme jednoznačnost každé počáteční úlohy pro rovnici (2.1). Množina $M \subseteq D$ se nazývá *invariantní*, jestliže pro každé řešení $x(t)$ rovnice (2.1) splňující $x(0) \in M$ platí $x(t) \in M$ pro $t \in (-\infty, \infty)$. Je-li tato vlastnost platná pouze pro $t \geq 0$ (resp. $t \leq 0$), nazývá se M *pozitivně* (resp. *negativně*) *invariantní*.

Označme C^+ trajektorii rovnice (2.1) odpovídající řešení $x(t)$, $t \geq t_0$. *ω-limitním bodem* trajektorie C^+ rozumíme libovolný bod $x_0 \in \mathbb{R}^m$ takový, že existuje posloupnost $\{t_n\}_{n=1}^{\infty}$, $t_n \to \infty$ tak, že $x(t_n) \to x_0$ při $n \to \infty$. Množinu všech ω-limitních bodů trajektorie C^+ značíme $\Omega(C^+)$ a nazýváme *ω-limitní množinou* trajektorie C^+.

Obdobným způsobem, je-li C^- trajektorie rovnice (2.1) odpovídající řešení $x(t)$, $t \leq t_0$, definujeme (pomocí posloupnosti $\{t_n\}_{n=1}^{\infty}$, $t_n \to -\infty$) *α-limitní bod* trajektorie C^- a *α-limitní množinu* $A(C^-)$ trajektorie C^-. Trajektorie C^+ a C^- jsou někdy nazývány *polotrajektoriemi* odpovídajícími řešení $x(t)$; C^+ je tzv. kladná polotrajektorie, C^- záporná polotrajektorie. Je-li C trajektorie rovnice (2.1) odpovídající řešení $x(t)$ definovanému pro $t \in (-\infty, \infty)$, tj. je-li $C = C^+ \cup C^-$ pro vhodné polotrajektorie C^+, C^-, rozumíme její *limitní množinou* množinu $\Lambda(C) = A(C^-) \cup \Omega(C^+)$.

Poznámka. Platí

$$\Omega(C^+) \subseteq \overline{C^+}, \qquad A(C^-) \subseteq \overline{C^-}, \qquad \Lambda(C) \subseteq \overline{C}.$$

Věta 1. *Množina $\Omega(C^+)$ je uzavřená. Má-li C^+ v D kompaktní uzávěr, pak je množina $\Omega(C^+)$ souvislá.*

Důkaz. Označme $x(t)$ řešení rovnice (2.1), jemuž odpovídá polotrajektorie C^+.

Uzavřenost: Důkaz uzavřenosti provedeme sporem. Předpokládejme, že $\overline{\Omega(C^+)} \setminus \Omega(C^+) \neq \emptyset$, tj. že množina $\overline{\Omega(C^+)} \setminus \Omega(C^+)$ obsahuje aspoň jeden prvek x^*. Buď $n \in \mathbb{N}$ libovolné. Poněvadž $\overline{\Omega(C^+)}$ je uzávěr množiny $\Omega(C^+)$, existuje bod $x_n \in \Omega(C^+)$ takový, že $|x_n - x^*| < \frac{1}{2n}$. Z definice ω-limitní množiny plyne existence aspoň jednoho čísla $t_n > n$ takového, že $|x(t_n) - x_n| < \frac{1}{2n}$. Pak $|x(t_n) - x^*| \leq |x(t_n) - x_n| + |x_n - x^*| < \frac{1}{2n} + \frac{1}{2n} = \frac{1}{n}$. Při $n \to \infty$ zřejmě platí $t_n \to \infty$ a zároveň $x(t_n) \to x^*$. Je tedy $x^* \in \Omega(C^+)$, což je spor.

Souvislost: Vzhledem k uzavřenosti a poznámce je $\Omega(C^+)$ kompaktní. Předpokládejme, že $\Omega(C^+)$ není souvislá. Pak se dá psát jako sjednocení dvou uzavřených (a tedy kompaktních) množin C_1 a C_2 takových, že $d(C_1, C_2) = \delta > 0$. Zřejmě existuje posloupnost $\{t_n\}_{n=1}^{\infty}$, $t_n \to \infty$ taková, že $d(x(t_{2n+1}), C_1) \to 0$, $d(x(t_{2n}), C_2) \to 0$ při $n \to \infty$. Pro velká n proto existuje bod t_n^* takový, že $t_n < t_n^* < t_{n+1}$ a $d(x(t_n^*), C_i) \geq \delta/4$ $(i = 1, 2)$. Posloupnost $\{x(t_n^*)\}$ má alespoň jeden hromadný bod (řekněme x_0), protože C^+ má kompaktní uzávěr. Zřejmě $x_0 \in \Omega(C^+)$ a $d(x_0, C_i) \geq \delta/4$ $(i = 1, 2)$. Spor. □

Věta 2. *Nechť $x_0 \in D \cap \Omega(C^+)$. Je-li $x_0(t)$ úplné řešení Cauchyovy úlohy*

$$x' = f(x), \qquad x(0) = x_0 \tag{2.2}$$

s maximálním intervalem existence (ω_-, ω_+), pak $x_0(t) \in \Omega(C^+)$ pro $t \in (\omega_-, \omega_+)$. Má-li C^+ v D kompaktní uzávěr, existuje řešení $x_0(t)$ na $(-\infty, \infty)$ a pro odpovídající trajektorii C_0 platí

$$C_0 \cup A(C_0^-) \cup \Omega(C_0^+) \subseteq \Omega(C^+).$$

Důkaz. Označme $x(t)$ řešení rovnice (2.1), jemuž odpovídá trajektorie C^+. Existuje posloupnost $\{t_n\}_{n=1}^{\infty}$ taková, že $t_n \to \infty$, $x(t_n) \to x_0$. Označíme-li $x_n := x(t_n)$, pak $x_n(t) := x(t + t_n)$ je řešením úlohy

$$x' = f(x), \qquad x(0) = x_n.$$

Platí $f_n(t, x) := f(x) \rightrightarrows f(x)$ pro $n \to \infty$ na každé kompaktní podmnožině množiny $(-\infty, \infty) \times D$ a $[0, x_n] \to [0, x_0]$. Počáteční problém (2.2) má právě jedno úplné řešení $x_0(t)$ definované na intervalu (ω_-, ω_+) a podle známé věty o stejnoměrné konvergenci řešení posloupnosti počátečních problémů

(viz např. [KR, věta 6.1, kapitola IV]) existuje posloupnost $\{x_n(t)\}$ taková, že

$$x_n(t) \rightrightarrows x_0(t)$$

na každém kompaktním podintervalu intervalu (ω_-, ω_+). Pro $t \in (\omega_-, \omega_+)$ zřejmě platí $x_0(t) \in \Omega(C^+)$. Tím je dokázána první část věty. Druhá část plyne z toho, že $\Omega(C^+) \subseteq \overline{C^+} \subset D$, trajektorie řešení $x_0(t)$ proto leží v kompaktní množině mající kladnou vzdálenost od hranice množiny D a řešení $x_0(t)$ je tedy definováno pro všechna $t \in (-\infty, \infty)$. □

Poznámka. Z předcházející věty plyne, že je-li $\Omega(C^+) \subseteq D$, pak je $\Omega(C^+)$ invariantní.

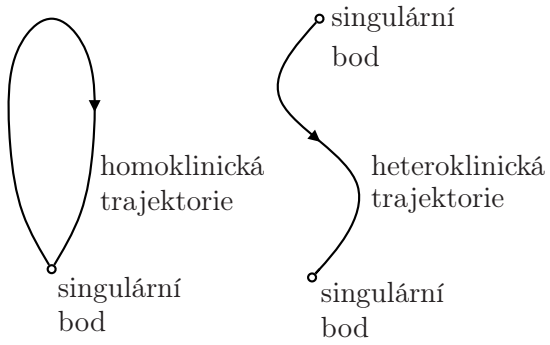
Důsledek 1. *Jestliže se množina $\Omega(C^+)$ skládá z jediného bodu $x_0 \in D$, pak x_0 je stacionárním bodem a $\lim_{t\to\infty} x(t) = x_0$ pro řešení $x(t)$ jemuž odpovídá trajektorie C^+.*

Trajektorie odpovídající řešení $x(t)$, $t \in (-\infty, \infty)$, rovnice (2.1) takovému, že $\lim_{t\to\infty} x(t) = x_1$, $\lim_{t\to-\infty} x(t) = x_2$, kde $x_1 \in D$, $x_2 \in D$, $x_1 \neq x_2$, jsou stacionární body rovnice (2.1), se nazývá *heteroklinická*. Trajektorie odpovídající řešení $x(t)$ rovnice (2.1) takovému, že $\lim_{t\to\infty} x(t) = \lim_{t\to-\infty} x(t) = x_1$, kde $x_1 \in D$ je stacionární bod rovnice (2.1), se nazývá *homoklinická* (viz obr. 2.1). Trajektorie C_0 odpovídající úplnému řešení $x_0(t)$, $t \in (\omega_-, \omega_+)$ taková, že $C_0 \subseteq \Omega(C^+)$, $C^+ \not\subseteq C_0$ pro nějakou polotrajektorii C^+, se nazývá (ω-) *limitní trajektorií* . Jestliže kromě toho je řešení $x_0(t)$ periodické, nazývá se trajektorie C_0 (ω-) *limitním cyklem*. Podobně, nahradíme-li polotrajektorii C^+ polotrajektorií C^-, definujeme (α-) *limitní trajektorii* a (α-) *limitní cyklus*.

Poznámka. Z podmínky $C^+ \not\subseteq C_0$ plyne, že ne každý cyklus je limitním cyklem.

Věta 3. *Nechť $V \subset D$ je neprázdná pozitivně invariantní kompaktní konvexní množina rovnice (2.1). Pak (2.1) má alespoň jeden singulární bod v množině V.*

Důkaz. Nechť $x(\cdot\,; p)$ značí řešení rovnice (2.1) splňující $x(0; p) = p$. Uvažujme pro každé $T > 0$ zobrazení $a_T : V \to V$ definované vztahem $a_T(p) = x(T; p)$. Vzhledem ke spojité závislosti řešení na počátečních podmínkách je zobrazení a_T spojité a podle Brouwerovy věty o pevném bodu má alespoň jeden pevný bod ve V. Buď nyní $\{T_n\}_{n=1}^{\infty}$ posloupnost kladných čísel taková, že $T_n \to 0$ pro $n \to \infty$. Označme p_n odpovídající pevné body zobrazení a_{T_n}. Platí $x(T_n; p_n) = p_n \in V$. Vzhledem ke kompaktnosti existuje



Obr. 2.1

posloupnost vybraná z posloupnosti $\{p_n\}$, kterou opět označíme $\{p_n\}$, která je konvergentní; řekněme, že $p_n \to p \in V$. Posloupnost vybranou odpovídajícím způsobem z posloupnosti $\{T_n\}$ značíme opět $\{T_n\}$.

Ukážeme, že p je singulárním bodem rovnice (2.1). Při libovolném pevně zvoleném $t \geq t_0$ platí

$$|x(t;p) - p| \leq |x(t;p) - x(t;p_n)| + |x(t;p_n) - p_n| + |p_n - p|.$$

Zřejmě $|p_n - p| \to 0$ při $n \to \infty$. Vzhledem ke spojité závislosti řešení na počátečních podmínkách platí $|x(t;p) - x(t;p_n)| \to 0$. Funkce $x(t;p_n)$ je T_n-periodická v proměnné t, neboť funkce $x(t+T_n;p_n)$ splňuje pro $t=0$ podmínku $x(T_n;p_n) = p_n = x(0;p_n)$. Obě funkce $x(t;p_n)$, $x(t+T_n;p_n)$ jsou totiž řešením rovnice (2.1) splňující tutéž počáteční podmínku, tedy $x(t+T_n;p_n) = x(t;p_n)$. Protože existuje $N_n^t \in \mathbb{N} \cup \{0\}$ a $q_n^t \in \langle 0,1)$ tak, že $t = N_n^t T_n + q_n^t T_n$, máme

$$x(t;p_n) = x(N_n^t T_n + q_n^t T_n; p_n) = x(q_n^t T_n; p_n).$$

Nyní $|q_n^t T_n| \leq T_n \to 0$, $p_n \to p$, tedy vzhledem ke spojité závislosti řešení na počátečních podmínkách platí

$$|x(t;p_n) - p_n| = |x(q_n^t T_n; p_n) - x(0;p_n)| \to 0$$

pro $n \to \infty$. Tudíž $x(t;p) = p$ pro všechna t. □

2.2 Autonomní rovnice v $\mathbb{R}^2$ - existence, jednoznačnost a stabilita cyklů

Uvažujme o rovnici

$$x' = f(x), \tag{2.1}$$

kde $f \in C(D, \mathbb{R}^2)$, přičemž $D \subseteq \mathbb{R}^2$ je otevřená množina. Nadále předpokládáme jednoznačnost každé počáteční úlohy pro rovnici (2.1).

Věta 4. *Nechť $x(t)$, $t \in (-\infty, \infty)$, je periodické řešení rovnice (2.1), jehož trajektorie je cyklus C ležící v D i se svým vnitřkem Γ. Pak Γ obsahuje stacionární bod rovnice (2.1).*

Důkaz věty se v obecném případě provádí pomocí teorie indexu – viz např. Hartman [18]. Je-li množina Γ konvexní, je věta důsledkem předcházející věty.

Věta 5. (Dulacovo kritérium) *Je-li $f \in C^1(D, \mathbb{R}^2)$, přičemž $f(x_1, x_2) = (f_1(x_1, x_2), f_2(x_1, x_2))$ a existuje-li $q \in C^1(D, \mathbb{R})$ tak, že výraz*

$$\frac{\partial(q(x_1, x_2) f_1(x_1, x_2))}{\partial x_1} + \frac{\partial(q(x_1, x_2) f_2(x_1, x_2))}{\partial x_2}$$

je v nějaké jednoduše souvislé oblasti $B \subseteq D$ stále větší nebo roven nule nebo stále menší nebo roven nule, přičemž není identicky roven nule v žádné otevřené podmnožině množiny B, pak v B neexistuje uzavřená trajektorie rovnice (2.1).

Důkaz. Důkaz provedeme sporem. Předpokládejme, že v oblasti B existuje uzavřená trajektorie C odpovídající ω-periodickému řešení $(x_1(t), x_2(t))$ rovnice (2.1), přičemž $\omega > 0$. Nechť $G \subseteq B$ je množina bodů ležících na C a v jejím vnitřku. Pak užitím Greenovy věty obdržíme

$$\begin{aligned} 0 &= \int_{t_0}^{t_0+\omega} q(x_1(t), x_2(t))[-f_1(x_1(t), x_2(t)) f_2(x_1(t), x_2(t)) \\ &\qquad + f_2(x_1(t), x_2(t)) f_1(x_1(t), x_2(t))]\,\mathrm{d}t \\ &= \int_{t_0}^{t_0+\omega} q(x_1(t), x_2(t))[-x_1'(t) f_2(x_1(t), x_2(t)) \\ &\qquad + x_2'(t) f_1(x_1(t), x_2(t))]\,\mathrm{d}t \end{aligned}$$

$$= \oint_\gamma -(q(x_1,x_2)f_2(x_1,x_2))\mathrm{d}x_1 + (q(x_1,x_2)f_1(x_1,x_2))\mathrm{d}x_2$$
$$= \varepsilon \iint_G \left[\frac{\partial(q(x_1,x_2)f_1(x_1,x_2))}{\partial x_1} + \frac{\partial(q(x_1,x_2)f_2(x_1,x_2))}{\partial x_2}\right] \mathrm{d}x_1\mathrm{d}x_2,$$

kde $\varepsilon = \pm 1$ podle toho, je-li křivka $\gamma : x = x(t)$, $t \in \langle t_0, t_0+\omega\rangle$ orientovaná kladně nebo záporně. Poněvadž dvojný integrál v posledním vzorci je různý od nuly, dostáváme spor. □

Důsledek 2. (Bendixsonovo kritérium) *Je-li* $f \in C^1(D,\mathbb{R}^2)$,

$$f(x_1,x_2) = (f_1(x_1,x_2), f_2(x_1,x_2))$$

a výraz

$$\frac{\partial f_1(x_1,x_2)}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2(x_1,x_2)}{\partial x_2}$$

je v nějaké jednoduše souvislé oblasti $B \subseteq D$ *stále větší nebo roven nule nebo stále menší nebo roven nule, přičemž není identicky roven nule v žádné otevřené podmnožině množiny* B*, pak v* B *neexistuje uzavřená trajektorie rovnice* (2.1).

Věta 6. *Nechť* $f \in C(D,\mathbb{R}^2)$, $f(x_1,x_2) = (f_1(x_1,x_2), f_2(x_1,x_2))$ *a nechť existují reálná čísla* α, β *tak, že výraz* $(x_1-\alpha)f_1(x_1,x_2)+(x_2-\beta)f_2(x_1,x_2)$ *je v nějaké oblasti* $B \subseteq D$ *stále větší nebo roven nule nebo stále menší nebo roven nule, přičemž množina* $\{[x_1,x_2] \in B : (x_1-\alpha)f_1(x_1,x_2) + (x_2-\beta)f_2(x_1,x_2) = 0\}$ *neobsahuje žádné uzavřené trajektorie rovnice* (2.1). *Pak v* B *neexistuje uzavřená trajektorie rovnice* (2.1).

Důkaz. Důkaz provedeme sporem. Existuje-li v B uzavřená trajektorie, pak aspoň v jednom jejím bodě je výraz $(x_1-\alpha)f_1(x_1,x_2)+(x_2-\beta)f_2(x_1,x_2)$ různý od nuly; řekněme, že to nastane v bodě $[x_{10},x_{20}]$. Je-li $(x_1(t),x_2(t))$ příslušné řešení takové, že $(x_1(0),x_2(0)) = (x_{10},x_{20})$, pak $(x_1(t)-\alpha)^2 + (x_2(t)-\beta)^2 > (x_{10}-\alpha)^2 + (x_{20}-\beta)^2$ nebo $(x_1(t)-\alpha)^2 + (x_2(t)-\beta)^2 < (x_{10}-\alpha)^2 + (x_{20}-\beta)^2$ pro $t > 0$, což plyne z toho, že

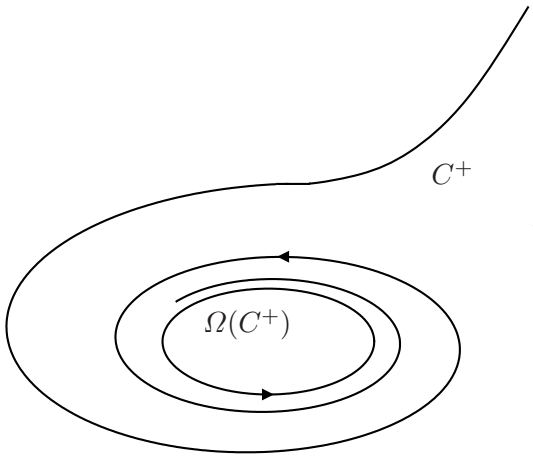
$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\left[(x_1(t)-\alpha)^2 + (x_2(t)-\beta)^2\right] = 2(x_1(t)-\alpha)f_1(x_1(t),x_2(t)) + 2(x_2(t)-\beta)f_2(x_1(t),x_2(t)).$$

To však je spor s tím, že řešení $(x_1(t),x_2(t))$ je periodické. □

Následující dvě věty, které pojednávají o struktuře ω-limitní množiny, uvedeme bez důkazu. Jejich důkaz lze nalézt např. v monografii P. Hartmana [18].

Věta 7. (Poincaré-Bendixson) *Nechť C^+ je trajektorie řešení $x(t)$, $t \geq 0$, rovnice (2.1), mající kompaktní uzávěr v D. Předpokládejme, že ω-limitní množina $\Omega(C^+)$ neobsahuje stacionární body. Pak $\Omega(C^+)$ je cyklus.*

Poznámka. Při uvedené formulaci Poincarého–Bendixsonovy věty jsme brali v úvahu předpoklad jednoznačnosti, který byl učiněn v začátku této kapitoly. Bez tohoto předpokladu by formulace věty byla poněkud složitější. Situace popisovaná Poincarého–Bendixsonovou větou je ilustrována na obrázku 2.2.

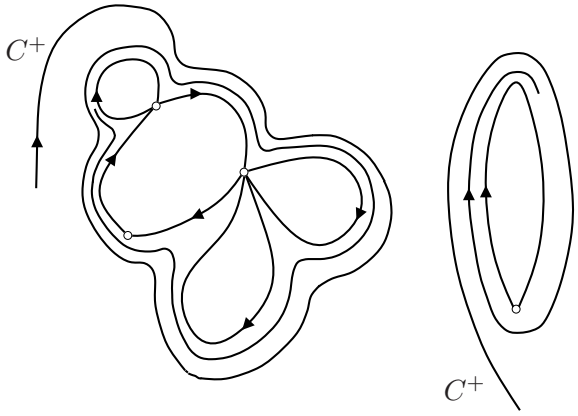


Obr. 2.2

Věta 8. (Struktura ω-limitní množiny dvourozměrného autonomního systému obsahující stacionární body) *Nechť jsou splněny předpoklady Poincarého–Bendixsonovy věty s tím rozdílem, že ω-limitní množina $\Omega(C^+)$ obsahuje konečný počet $k \geq 1$ stacionárních bodů. Je-li $\Omega(C^+)$ tvořena jediným bodem, je použitelný důsledek 1. Je-li $\Omega(C^+)$ tvořena více než jedním bodem, pak $\Omega(C^+)$ sestává ze stacionárních bodů $x^{[1]}$, $x^{[2]}$, $\ldots x^{[k]}$ a konečného nebo nekonečného systému trajektorií $C_0 : x = x_0(t)$, $t \in (-\infty, \infty)$ neprocházejících stacionárními body a majících vlastnost, že li-*

mity $x_0(\pm\infty) = \lim x_0(t)$ *při* $t \to \pm\infty$ *existují a splývají s jedním z bodů* $x^{[1]}, x^{[2]}, \ldots x^{[k]}$.

Poznámka. Případ $x_0(-\infty) = x_0(+\infty)$ není v předcházející větě vyloučen. Množina $\Omega(C^+)$ tedy může obsahovat jak homoklinické tak heteroklinické trajektorie, viz obr. 2.3.



Obr. 2.3

Nechť $C_\omega : x = x_\omega(t)$, $t \in (-\infty, \infty)$, je cyklus rovnice (2.1) odpovídající periodickému řešení $x_\omega(t)$ s periodou $\omega > 0$. Cyklus C_ω se nazývá *orbitálně stabilní* (*orbitálně stabilní zvnějšku*resp. *orbitálně stabilní zvnitřku*)při $t \to \infty$, jestliže ke každému $\varepsilon > 0$ existuje $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$ takové, že jestliže bod x_0 leží ve vzdálenosti menší než δ od cyklu C_ω (a ve vnějšku cyklu C_ω resp. ve vnitřku cyklu C_ω), pak polotrajektorie $C_0^+ : x = x_0(t)$ řešení $x_0(t)$ počátečního problému $x' = f(x)$, $x(0) = x_0$ zůstává pro všechna $t \geq 0$ v ε-okolí cyklu C_ω.

Cyklus C_ω se nazývá *asymptoticky orbitálně stabilní* (*asymptoticky orbitálně stabilní zvnějšku* resp. *asymptoticky orbitálně stabilní zvnitřku*) při $t \to \infty$, jestliže existuje $\delta > 0$ takové, že jestliže bod x_0 leží ve vzdálenosti menší než δ od cyklu C_ω (a ve vnějšku cyklu C_ω resp. ve vnitřku cyklu C_ω), pak pro polotrajektorii $C_0^+ : x = x_0(t)$ řešení $x_0(t)$ počátečního problému $x' = f(x)$, $x(0) = x_0$ platí $\Omega(C_0^+) = C_\omega$.

Věta 9. *Nechť* $C_\omega : x = x_\omega(t)$, $t \in (-\infty, \infty)$, *je cyklus rovnice* (2.1) *odpovídající periodickému řešení* $x_\omega(t)$ *s periodou* $\omega > 0$. *Pak*

(i) pro to, aby C_ω *byl asymptoticky orbitálně stabilní zvnějšku cyklus*

rovnice (2.1) při $t \to \infty$, je nutné a stačí, aby trajektorie C_ω byla ω-limitní množinou pro polotrajektorii C_0^+ některého řešení $x_0(t)$, $t \geq 0$, ležící ve vnějšku C_ω;

(ii) pro to, aby C_ω byl orbitálně stabilní zvnějšku cyklus při $t \to \infty$ je nutné a stačí, aby trajektorie C_ω byla ω-limitní množinou pro některou polotrajektorii C_0^+ ležící ve vnějšku C_ω nebo aby pro každé $\varepsilon > 0$ existovala uzavřená trajektorie rovnice (2.1) ležící ve vnější části ε-okolí trajektorie C_ω.

Poznámka. Analogická věta platí pro asymptotickou orbitální stabilitu, asymptotickou orbitální stabilitu zvnitřku, orbitální stabilitu, orbitální stabilitu zvnitřku.

2.3 Charakteristické směry

Pišme rovnici

$$x' = f(x), \tag{2.1}$$

kde $f \in C(D, \mathbb{R}^2)$, přičemž $D \subseteq \mathbb{R}^2$ je otevřená množina, ve tvaru

$$\begin{aligned} x_1' &= P(x_1, x_2) \\ x_2' &= Q(x_1, x_2). \end{aligned} \tag{2.3}$$

Předpokládejme, že $[0,0] \in D$,

$$P(0,0) = Q(0,0) = 0$$

a že každý počáteční problém pro systém (2.3) je jednoznačný. Zavedením polárních souřadnic $x_1 = r\cos\Theta$, $x_2 = r\sin\Theta$ přejde (2.3) na tvar

$$\begin{aligned} r' &= P(r\cos\Theta, r\sin\Theta)\cos\Theta + Q(r\cos\Theta, r\sin\Theta)\sin\Theta, \\ r\Theta' &= Q(r\cos\Theta, r\sin\Theta)\cos\Theta - P(r\cos\Theta, r\sin\Theta)\sin\Theta. \end{aligned} \tag{2.4}$$

Směr $\Theta = \Theta_0$ se nazývá *charakteristickm* pro systém (2.3), jestli existuje posloupnost (r_1, Θ_1), (r_2, Θ_2), …, (r_n, Θ_n), … taková, že

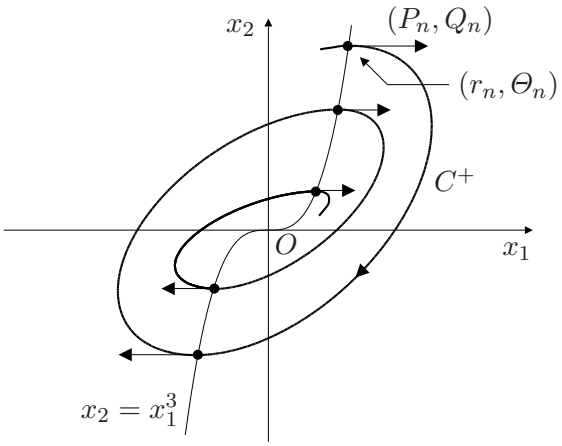
$$\begin{aligned} &1.\ 0 < r_n \to 0, \quad \Theta_n \to \Theta_0 && \text{při } n \to \infty, \\ &2.\ (P_n, Q_n) \neq (0,0) && \text{pro } n \in \mathbb{N}, \\ &3.\ \frac{Q_n\cos\Theta_0 - P_n\sin\Theta_0}{\sqrt{P_n^2 + Q_n^2}} \to 0 && \text{pro } n \to \infty, \end{aligned} \tag{2.5}$$

kde jsme položili

$$P_n = P(r_n \cos \Theta_n, r_n \sin \Theta_n), \quad Q_n = Q(r_n \cos \Theta_n, r_n \sin \Theta_n).$$

Poznámka. 1. Podmínka (2.5) označuje, že úhel mezi vektory (P_n, Q_n) a $(\cos \Theta_0, \sin \Theta_0)$ se blíží k nule $(\mathrm{mod}\, \pi)$ při $n \to \infty$.

2. Buď $(x_1(t), x_2(t))$ řešení systému (2.3) definované pro $t \to \infty$, pro které platí $(0,0) \neq (x_1(t), x_2(t)) \to (0,0)$ při $t \to \infty$. Nechť $\Theta(t)$ je spojité prodloužení úhlu $\mathrm{arctg}(x_2(t)/x_1(t))$. Existuje-li konečná limita $\lim_{t\to\infty} \Theta(t) = \Theta_0$, tj. blíží-li se polotrajektorie C^+ odpovídající řešení $(x_1(t), x_2(t))$ ke stacionárnímu bodu $[0,0]$ ve směru Θ_0, pak $\Theta = \Theta_0$ je charakteristický směr systému (2.3). Opačné tvrzení neplatí, jak je vidět z obrázku 2.4.



Obr. 2.4

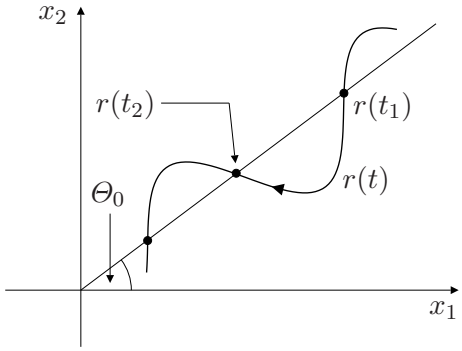
Zde $r_n \to 0$, $\Theta_n \to \Theta_0 = 0$, $(P_n, Q_n) = (\kappa_n, 0)$, kde $\kappa_n > 0$. Poněvadž $[Q_n \cos \Theta_0 - P_n \sin \Theta_0] / (P_n^2 + Q_n^2)^{1/2} = 0 \to 0$ při $n \to \infty$, je $\Theta_0 = 0$ charakteristický směr systému (2.3). Neexistuje však trajektorie blížící se ke stacionárnímu bodu $[0,0]$ ve směru $\Theta_0 = 0$.

Lemma 1. *Nechť pro malá* $|x_1|$, $|x_2|$ *platí* $P^2(x_1, x_2) + Q^2(x_1, x_2) > 0$ *nebo* $= 0$ *podle toho, je-li* $x_1^2 + x_2^2 > 0$ *nebo* $= 0$. *Nechť* (2.3) *má řešení* $(x_1(t), x_2(t))$ *takové, že* $0 < x_1^2(t) + x_2^2(t) \to 0$ *při* $t \to \infty$. *Nechť* $r(t) = (x_1^2(t) + x_2^2(t))^{1/2} > 0$, $\Theta(t)$ *je spojitým prodloužením úhlu* $\mathrm{arctg}(x_2(t)/x_1(t))$

a směr $\Theta = \Theta_0$ není charakteristický. Pak pro všechna dostatečně velká t taková, že $\Theta(t) = \Theta_0 \pmod{2\pi}$ platí buď stále $\Theta'(t) > 0$, nebo stále $\Theta'(t) < 0$.

Důkaz. Zřejmě $\Theta'(t) \neq 0$ pro všechna dostatečně velká t taková, že $\Theta(t) = \Theta_0 \pmod{2\pi}$. V opačném případě totiž existuje posloupnost $\{t_n\}$ taková, že $t_n \to \infty$, $\Theta(t_n) = \Theta_0 \pmod{2\pi}$ a $\Theta'(t_n) = 0$. Ale pak pro $(r_n, \Theta_n) = (r(t_n), \Theta_0)$ platí (2.5), neboť čitatel v podmínce 3. je roven nule vzhledem k nulovosti pravé straně druhé rovnice systému (2.4) v bodě t_n. To však není možné, poněvadž směr $\Theta = \Theta_0$ není charakteristický.

Předpokládejme, že lemma neplatí. Pak existuje posloupnost $\{t_n\}$ taková, že $t_n \to \infty$, $r(t_1) > r(t_2) > \ldots$, $(-1)^n \Theta'(t_n) > 0$ a $\Theta(t_n) = \Theta_0 \pmod{2\pi}$. Označme $R(r, \Theta)$ pravou stranu druhé rovnice v (2.4), takže



Obr. 2.5

platí nerovnost $(-1)^n R(r(t_n), \Theta_0) > 0$. Protože $R(r, \Theta)$ je spojitá vzhledem k $r > 0$, existuje posloupnost r_n^* taková, že $r(t_n) > r_n^* > r(t_{n+1})$ a $R(r_n^*, \Theta_0) = 0$. Protože $P^2(x_1, x_2) + Q^2(x_1, x_2) \neq 0$ při $x_1^2 + x_2^2 \neq 0$, plyne odtud, že platí (2.5) s $(r_n, \Theta_n) = (r_n^*, \Theta_0)$, tj. směr Θ_0 je charakteristický. Spor. □

Věta 10. *Nechť funkce $P(x_1, x_2)$, $Q(x_1, x_2)$ a řešení $(x_1(t), x_2(t))$ mají tytéž vlastnosti jako v lemmatu 1. Předpokládejme, že každý Θ-interval $\alpha < \Theta < \beta$ obsahuje necharakteristické směry. Pak buď existuje konečná limita*

$$\lim_{t \to \infty} \Theta(t) = \Theta_0, \tag{2.6}$$

nebo trajektorie odpovídající řešení $(x_1(t), x_2(t))$ je spirála, tj.

$$|\Theta(t)| \to \infty \qquad \text{při } t \to \infty.$$

V případě (2.6) je směr $\Theta = \Theta_0$ charakteristickým směrem.

Důkaz. Předpokládejme opak: Θ se při $t \to \infty$ neblíží ani konečné, ani nekonečné hodnotě. Pak existují čísla α, β taková, že při $t \to \infty$ máme $(-\infty \leq) \liminf_{t\to\infty} \Theta(t) < \alpha < \beta < \limsup_{t\to\infty} \Theta(t)\, (\leq \infty)$. Podle předpokladu v Θ-intervalu (α, β) existuje necharakteristický směr, řekněme Θ_1. Protože úhel $\Theta(t)$ je spojitou funkcí proměnné t, lze v libovolném okolí bodu ∞ najít bod t^* v němž $\Theta(t^*) = \alpha < \Theta_1$ a bod t^{**} takový, že $\Theta(t^{**}) = \beta > \Theta_1$. Tudíž v libovolném okolí bodu ∞ existují body, kde $\Theta(t) = \Theta_1$, $\Theta'(t) \geq 0$ a jiné body, kde $\Theta(t) = \Theta_1$, $\Theta'(t) \leq 0$. To však je ve sporu s lemmatem 1. Tedy $\Theta(t)$ při $t \to \infty$ blíží ke konečné nebo nekonečné limitě. Poslední tvrzení plyne ze druhé části poznámky následující za definicí charakteristického směru. □

Věta 11. *Je-li $\psi(r)$ kladná a spojitá funkce pro $r > 0$ taková, že platí $\lim_{r\to 0+} \psi(r) = 0$ a limity*

$$\begin{aligned} p(\Theta) &= \lim_{r\to 0+} \frac{P(r\cos\Theta, r\sin\Theta)}{\psi(r)}, \\ q(\Theta) &= \lim_{r\to 0+} \frac{Q(r\cos\Theta, r\sin\Theta)}{\psi(r)} \end{aligned} \tag{2.7}$$

existují stejnoměrně pro Θ blízká Θ_0, přičemž $p^2(\Theta) + q^2(\Theta) \neq 0$, pak $\Theta = \Theta_0$ je charakteristickým směrem právě tehdy, když $q(\Theta_0)\cos\Theta_0 - p(\Theta_0)\sin\Theta_0 = 0$.

Důkaz. Existuje číslo $R > 0$ a reálná čísla Θ_1, Θ_2, $\Theta_1 < \Theta_2$ taková, že $\Theta_0 \in (\Theta_1, \Theta_2)$ a že funkce

$$p^*(r,\Theta) = \frac{P(r\cos\Theta, r\sin\Theta)}{\psi(r)}, \qquad q^*(r,\Theta) = \frac{Q(r\cos\Theta, r\sin\Theta)}{\psi(r)}$$

jsou definovány na množině $M = \{(r,\Theta) \in \mathbb{R}^2 : 0 < r < R, \Theta_1 < \Theta < \Theta_2\}$. Vzhledem ke stejnoměrnosti limit (2.7) a spojitosti funkcí P, Q, platí

$$\begin{aligned} p(\Theta_0) &= \lim_{\Theta\to\Theta_0} \lim_{r\to 0+} p^*(r,\Theta) = \lim_{r\to 0+} \lim_{\Theta\to\Theta_0} p^*(r,\Theta) \\ &= \lim_{\substack{(r,\Theta)\to(0,\Theta_0) \\ (r,\Theta)\in M}} p^*(r,\Theta), \\ q(\Theta_0) &= \lim_{\Theta\to\Theta_0} \lim_{r\to 0+} q^*(r,\Theta) = \lim_{r\to 0+} \lim_{\Theta\to\Theta_0} q^*(r,\Theta) \\ &= \lim_{\substack{(r,\Theta)\to(0,\Theta_0) \\ (r,\Theta)\in M}} q^*(r,\Theta). \end{aligned}$$

Odtud dostáváme

$$\begin{aligned}
&q(\Theta_0)\cos\Theta_0 - p(\Theta_0)\sin\Theta_0 = \\
&= \lim_{\substack{(r,\Theta)\to(0,\Theta_0)\\(r,\Theta)\in M}} [q^*(r,\Theta)\cos\Theta_0 - p^*(r,\Theta)\sin\Theta_0] \\
&= \lim_{\substack{(r,\Theta)\to(0,\Theta_0)\\(r,\Theta)\in M}} \left[\frac{\tilde{Q}\cos\Theta_0 - \tilde{P}\sin\Theta_0}{\sqrt{\tilde{P}^2+\tilde{Q}^2}}\right] \lim_{\Theta\to\Theta_0}\lim_{r\to 0+} \sqrt{p^{*2}(r,\Theta)+q^{*2}(r,\Theta)} \\
&= \lim_{\substack{(r,\Theta)\to(0,\Theta_0)\\(r,\Theta)\in M}} \left[\frac{\tilde{Q}\cos\Theta_0 - \tilde{P}\sin\Theta_0}{\sqrt{\tilde{P}^2+\tilde{Q}^2}}\right] \sqrt{p^2(\Theta_0)+q^2(\Theta_0)},
\end{aligned}$$

kde $\tilde{P} = P(r\cos\Theta, r\sin\Theta)$, $\tilde{Q} = Q(r\cos\Theta, r\sin\Theta)$. Z tohoto vztahu a z definice charakteristického směru vyplývá tvrzení věty. □

Poznámka. Definici charakteristického směru i jeho vlastnosti lze zřejmým způsobem přenést ze stacionárního bodu $[0,0]$ na obecný stacionární bod $[x_1^*, x_2^*]$.

Věta 12. *Nechť $f \in C(D,\mathbb{R}^2)$, kde $D \subseteq \mathbb{R}^2$ je otevřená množina, $(0,0) \in D$. Buď $A = (a_{ij})_{i,j=1}^2$ konstantní matice taková, že $\det A \neq 0$. Předpokládejme, že*

$$\lim_{(x_1,x_2)\to(0,0)} \frac{|f_1(x_1,x_2)| + |f_2(x_1,x_2)|}{|x_1|+|x_2|} = 0.$$

Pak ke každému charakteristickému směru Θ_0 rovnice

$$x' = Ax + f(x), \tag{2.8}$$

kde $x = (x_1,x_2)$, $f(x) = (f_1(x_1,x_2), f_1(x_1,x_2))$, existuje reálný vlastní vektor matice A mající směr Θ_0 a naopak směr Θ_0 každého reálného vlastního vektoru matice A je charakteristickým směrem rovnice (2.8).

Důkaz. Zavedeme-li označení $P(x_1,x_2) = a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + f_1(x_1,x_2)$, resp. $Q(x_1,x_2) = a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + f_2(x_1,x_2)$, pak

$$\frac{P(r\cos\Theta, r\sin\Theta)}{r} \rightrightarrows p(\Theta), \qquad \frac{Q(r\cos\Theta, r\sin\Theta)}{r} \rightrightarrows q(\Theta)$$

pro $r \to 0+$ na libovolném Θ-intervalu, přičemž je $p(\Theta) = a_{11}\cos\Theta + a_{12}\sin\Theta$, $q(\Theta) = a_{21}\cos\Theta + a_{22}\sin\Theta$. Platí

$$\begin{aligned}
p^2(\Theta) + q^2(\Theta) &= (a_{11}^2 + a_{21}^2)\cos^2\Theta \\
&\quad + 2(a_{11}a_{12} + a_{21}a_{22})\cos\Theta\sin\Theta + (a_{12}^2 + a_{22}^2)\sin^2\Theta > 0
\end{aligned}$$

pro všechna $\Theta \in \mathbb{R}$, neboť $(a_{11}a_{12} + a_{21}a_{22})^2 - (a_{11}^2 + a_{21}^2)(a_{12}^2 + a_{22}^2) = -(\det A)^2 < 0$. Jsou tedy splněny předpoklady věty 11 s $\psi(r) = r$ a charakteristické směry jsou určeny rovnicí

$$a_{21}\cos^2\Theta_0 + (a_{22} - a_{11})\cos\Theta_0 \sin\Theta_0 - a_{12}\sin^2\Theta_0 = 0. \tag{2.9}$$

Tato rovnice má reálná řešení právě tehdy, když

$$(a_{11} - a_{22})^2 + 4a_{12}a_{21} \geq 0. \tag{2.10}$$

Charakteristická rovnice matice A je $\lambda^2 - (a_{11}+a_{22})\lambda + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0$. Označíme-li $\lambda_{1,2}$ kořeny této rovnice, pak

$$A - \lambda_{1,2}E = \begin{bmatrix} \frac{a_{11}-a_{22}\mp\sqrt{(a_{11}-a_{22})^2+4a_{12}a_{21}}}{2} & a_{12} \\ a_{21} & -\frac{a_{11}-a_{22}\pm\sqrt{(a_{11}-a_{22})^2+4a_{12}a_{21}}}{2} \end{bmatrix}.$$

Matice A má tedy reálné vlastní vektory právě tehdy, když je splněna nerovnost (2.10). Souřadnice vlastního vektoru $v = (v_1, v_2)$ matice A jsou řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} \frac{a_{11} - a_{22} \mp \sqrt{(a_{11} - a_{22})^2 + 4a_{12}a_{21}}}{2}\, v_1 + a_{12}\, v_2 = 0, \\ a_{21}\, v_1 - \frac{a_{11} - a_{22} \pm \sqrt{(a_{11} - a_{22})^2 + 4a_{12}a_{21}}}{2}\, v_2 = 0. \end{aligned} \tag{2.11}$$

Tvrzení věty nyní snadno plyne z (2.9), (2.11), vezmeme-li v úvahu, že pro řešení rovnice (2.9) platí

$$\cos\Theta_0/\sin\Theta_0 = (a_{11} - a_{22} \pm \sqrt{(a_{11} - a_{22})^2 + 4a_{12}a_{21}})/(2a_{21})$$

v případě $a_{21} \neq 0$ a

$$\sin\Theta_0/\cos\Theta_0 = (a_{11} - a_{22} \mp \sqrt{(a_{11} - a_{22})^2 + 4a_{12}a_{21}})/(2a_{12})$$

v případě $a_{12} \neq 0$. □

Důsledek 3. *Předpokládejme, že funkce P, Q jsou spojité a mají spojité parciální derivace druhého řádu v okolí bodu $[x_{10}, x_{20}]$ a že $P(x_{10}, x_{20}) = Q(x_{10}, x_{20}) = 0$. Nechť*

$$A = \begin{bmatrix} \frac{\partial P(x_{10}, x_{20})}{\partial x_1} & \frac{\partial P(x_{10}, x_{20})}{\partial x_2} \\ \frac{\partial Q(x_{10}, x_{20})}{\partial x_1} & \frac{\partial Q(x_{10}, x_{20})}{\partial x_2} \end{bmatrix},$$

kde $\det A \neq 0$. *Pak ke každému charakteristickému směru* Θ_0 *systému*

$$\begin{aligned} x_1' &= P(x_1, x_2), \\ x_2' &= Q(x_1, x_2) \end{aligned} \tag{2.12}$$

v bodě $[x_{10}, x_{20}]$ *existuje reálný vlastní vektor matice* A *mající směr* Θ_0 *a naopak směr* Θ_0 *každého reálného vlastního vektoru matice* A *je charakteristickým směrem systému* (2.12) *v bodě* $[x_{10}, x_{20}]$.

Důkaz. V důkazu se využije věta 12, podobně jako v [KR] se v kapitole VI užitím věty 6.1 dokazovala věta 6.2. □

Poznámka. Pro větší názornost při aplikacích důsledku 3 v modelech budeme v dalším i vlastní vektory matice A nazývat charakteristickými směry.

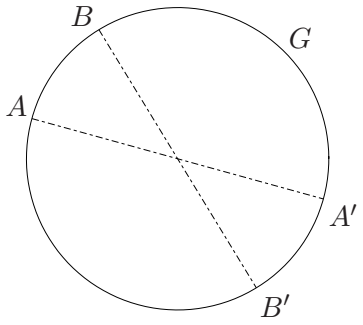
2.4 Singulární body v nekonečnu

Uvažujme systém

$$\begin{aligned} x_1' &= P(x_1, x_2), \\ x_2' &= Q(x_1, x_2), \end{aligned} \tag{2.13}$$

kde funkce P, Q jsou vzájemně nesoudělné polynomy stupňů p, q. V některých případech je vhodné rozšířit systém (2.13) na tzv. Poincarého sféru, což umožňuje lépe popsat chování trajektorií ve velké vzdálenosti od počátku. K tomuto účelu rozšíříme rovinu $\mathbb{R}^2$ na projektivní rovinu $\mathfrak{P}^2$ tak, že k $\mathbb{R}^2$ přidáme jistou přímku – klasickou „nekonečně vzdálenou přímku“. Nechť rovina $\mathfrak{P}^2$ je vztažena k homogenním souřadnicím X_1, X_2, Z. Jestliže bod roviny $\mathfrak{P}^2$ neleží na přímce $Z = 0$, přiřazujeme mu kartézské souřadnice $x_1 = X_1/Z$, $x_2 = X_2/Z$ a ztotožňujeme ho s bodem $[x_1, x_2]$ roviny $\mathbb{R}^2$. Je tedy $\mathbb{R}^2 = \mathfrak{P}^2 \setminus L$, kde L je přímka $Z = 0$.

Mezi směry v $\mathbb{R}^2$a body na L existuje vzájemně jednoznačný vztah. Jako model projektivní roviny $\mathfrak{P}^2$ lze vzít uzavřený kruh G se ztotožněnými diametrálně položenými body. Množina takto „slepených“ bodů odpovídá přímce L. Uvažovaný kruh G je někdy nazýván *Poincarého kruh.* Tento model lze přenést na euklidovskou sféru $S^2 \subseteq \mathbb{R}^3$. Tato sféra je rovníkem E rozdělena na dvě otevřené polosféry H', H''. Je možno ztotožnit G například s $\overline{H'} = H' \cup E$ a přenést výše řečené na uzavřenou polosféru $\overline{H'}$. „Slepené“ body přecházejí v diametrálně protilehlé body rovníku E. Jestliže bodu $M \in \mathbb{R}^2$ odpovídá bod $M' \in H'$, lze stejným způsobem bodu M přiřadit bod $M'' \in H''$ diametrálně protilehlý bodu M'. Takto jsou bodům



Obr. 2.6

$\mathbb{R}^2$ vzájemně jednoznačně přiřazeny dvojice diametrálně protilehlých bodů z H', H''; bodům $\mathfrak{P}^2$ dvojice diametrálně protilehlých bodů celé sféry S^2. Sféra S^2 je pro projektivní rovinu $\mathfrak{P}^2$ *dvojnásobně nakrývající sférou* (tzv. *Poincarého sférou*).

Systém (2.13) přepíšeme ve tvaru

$$Q(x_1, x_2)\,\mathrm{d}x_1 - P(x_1, x_2)\,\mathrm{d}x_2 = 0. \tag{2.14}$$

Označme $n = \max(p, q)$ a položme

$$P^*(X_1, X_2, Z) = Z^p P(\frac{X_1}{Z}, \frac{X_2}{Z}),$$
$$Q^*(X_1, X_2, Z) = Z^q P(\frac{X_1}{Z}, \frac{X_2}{Z}).$$

P^*, Q^* jsou homogenní polynomy stupňů p, q. Diferenciální rovnice

$$\begin{vmatrix} \mathrm{d}X_1 & \mathrm{d}X_2 & \mathrm{d}Z \\ X_1 & X_2 & Z \\ Z^{n-p}P^* & Z^{n-q}Q^* & 0 \end{vmatrix} = 0 \tag{2.15}$$

je rozšířením rovnice (2.14) na projektivní rovinu $\mathfrak{P}^2$, neboť volbou $Z = 1$, $\mathrm{d}Z = 0$, $X_1 = x_1$, $X_2 = x_2$ přejde (2.15) v rovnici (2.14). Rozepíšeme-li determinant v (2.15), dostaneme

$$-Z^{n-q+1}Q^*\mathrm{d}X_1 + Z^{n-p+1}P^*\mathrm{d}X_2 + (Z^{n-q}X_1Q^* - Z^{n-p}X_2P^*)\mathrm{d}Z = 0.$$

Vydělíme-li poslední rovnici nejnižší mocninou Z, která se v ní vyskytuje, dostaneme rovnici tvaru

$$A(X_1, X_2, Z)\mathrm{d}X_1 + B(X_1, X_2, Z)\mathrm{d}X_2 + C(X_1, X_2, Z)\mathrm{d}X_3 = 0. \tag{2.16}$$

Singulární bod na E je pak definován jako řešení soustavy rovnic

$$Z = 0, \quad A(X_1, X_2, 0) = 0, \quad B(X_1, X_2, 0) = 0, \quad C(X_1, X_2, 0) = 0.$$

Detailnějším rozborem posledních úvah dostáváme tvrzení uvedené v následující poznámce.

Poznámka. Singulární body na E jsou body $[X_1, X_2, 0] \in \mathbb{R}^3$ takové, že $X_1^2 + X_2^2 = 1$ a

1. $X_2 P^*(X_1, X_2, 0) = 0$, je-li $p > q$,
2. $X_1 Q^*(X_1, X_2, 0) = 0$, je-li $p < q$,
3. $X_2 P^*(X_1, X_2, 0) - X_1 Q^*(X_1, X_2, 0) = 0$, platí-li $p = q$ a není-li výraz $X_2 P^*(X_1, X_2, Z) - X_1 Q^*(X_1, X_2, Z)$ dělitelný Z,
4. $P^*(X_1, X_2, 0) = Q^*(X_1, X_2, 0) = R(X_1, X_2, 0) = 0$, je-li $p = q$ a R je takový polynom, že $X_2 P^*(X_1, X_2, Z) - X_1 Q^*(X_1, X_2, Z) = Z R(X_1, X_2, Z)$.

Je-li K singulární bod na E, postupujeme při vyšetřování jeho typu takto. Zvolíme homogenní souřadnice $\tilde{X}_1$, $\tilde{X}_2$, $\tilde{Z}$ tak, aby bod K splynul s bodem tvaru $(\alpha, \beta, 1)$ a pak přejdeme ke kartézským souřadnicím $\tilde{x}_1 = \tilde{X}_1/\tilde{Z}$, $\tilde{x}_2 = \tilde{X}_2/\tilde{Z}$. Rovnice (2.16) pak přejde v rovnici tvaru

$$\tilde{Q}(\tilde{x}_1, \tilde{x}_2) d\tilde{x}_1 - \tilde{P}(\tilde{x}_1, \tilde{x}_2) d\tilde{x}_2 = 0. \tag{2.17}$$

Přechodem k odpovídajícímu autonomnímu systému dostaneme

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}\tilde{x}_1}{\mathrm{d}t} &= \tilde{P}(\tilde{x}_1, \tilde{x}_2), \\ \frac{\mathrm{d}\tilde{x}_2}{\mathrm{d}t} &= \tilde{Q}(\tilde{x}_1, \tilde{x}_2). \end{aligned} \tag{2.18}$$

V systému (2.18) určíme typ singulárního bodu $[\alpha, \beta]$ běžným způsobem.

Příklad. Vyšetřeme singulární body systému

$$\begin{aligned} x' &= 1 - x^2 + y^2 \\ y' &= -2xy. \end{aligned} \tag{2.19}$$

V $\mathbb{R}^2$ má systém dva singulární body $[1, 0]$, $[-1, 0]$. Jacobiho matice je rovna

$$\begin{bmatrix} -2x & 2y \\ -2y & -2x \end{bmatrix},$$

tedy $[1, 0]$ je vlastní uzel (stabilní), $[-1, 0]$ je vlastní uzel (nestabilní). Rovnici

$$\begin{vmatrix} \mathrm{d}X & \mathrm{d}Y & \mathrm{d}Z \\ X & Y & Z \\ Z^2 - X^2 + Y^2 & -2XY & 0 \end{vmatrix} = 0$$

lze upravit na tvar

$$2XYZ\,\mathrm{d}X + (Z^3 - X^2Z + Y^2Z)\mathrm{d}Y + (-X^2Y - YZ^2 - Y^3)\mathrm{d}Z = 0.$$

Homogenní souřadnice singulárních bodů na E vyhovují rovnicím

$$Z = 0, \qquad -X^2Y - Y^3 = 0.$$

Řešením této soustavy rovnic dostáváme singulární bod $(1, 0, 0)$. Jestliže zvolíme $\tilde{X} = Z$, $\tilde{Y} = Y$, $\tilde{Z} = X$, obdržíme rovnici

$$(-\tilde{Y}\tilde{Z}^2 - \tilde{X}^2\tilde{Y} - \tilde{Y}^3)\mathrm{d}\tilde{X} + (\tilde{X}^3 - \tilde{X}\tilde{Z}^2 + \tilde{X}\tilde{Y}^2)\mathrm{d}\tilde{Y} + 2\tilde{X}\tilde{Y}\tilde{Z}\,\mathrm{d}\tilde{Z} = 0,$$

přičemž singulární bod $(1, 0, 0)$ přešel v bod $(0, 0, 1)$. Přechodem ke kartézským souřadnicím (které už budeme psát bez vlnovky) dostáváme

$$(-y - x^2y - y^3)\mathrm{d}x + (-x + x^3 + xy^2)\mathrm{d}y = 0.$$

Odpovídající systém je

$$\begin{aligned} x' &= -x + x^3 + xy^2 \\ y' &= y + x^2y + y^3. \end{aligned} \tag{2.20}$$

Jacobiho matice $J(x, y)$ pro tento systém je

$$J(x, y) = \begin{bmatrix} -1 + 3x^2 + y^2 & 2xy \\ 2xy & 1 + x^2 + 3y^2 \end{bmatrix}.$$

Singulárnímu bodu $(0, 0, 1)$ odpovídá v kartézských souřadnicích singulární bod $[0, 0]$ systému (2.20). Poněvadž matice

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

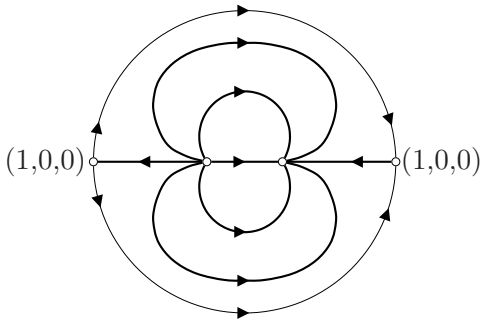
má vlastní čísla $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -1$, je tento singulární bod sedlo. „Fázový portrét“ vyšetřovaného systému je nakreslen na obr. 2.7.

Příklad. Vyšetřeme singulární body systému

$$\begin{aligned} x' &= x^2 + y^2 - 1 \\ y' &= 5(xy - 1). \end{aligned} \tag{2.21}$$

Singulární body v $\mathbb{R}^2$ tento systém nemá. Úpravou rovnice

$$\begin{vmatrix} \mathrm{d}X & \mathrm{d}Y & \mathrm{d}Z \\ X & Y & Z \\ X^2 + Y^2 - Z^2 & 5(XY - Z^2) & 0 \end{vmatrix} = 0$$



Obr. 2.7

dostáváme

$$-5Z(XY-Z^2)\mathrm{d}X + Z(X^2+Y^2-Z^2)\mathrm{d}Y \\ +(4X^2Y-Y^3-5XZ^2+YZ^2)\mathrm{d}Z=0.$$

Homogenní souřadnice singulárních bodů na E vyhovují rovnicím

$$Z=0, \qquad 4X^2Y-Y^3=0.$$

Řešením této soustavy rovnic dostáváme v homogenních souřadnicích singulární body $(1,0,0)$, $(1,2,0)$, $(1,-2,0)$[1]. Jestliže zvolíme $\tilde{X}=Z$, $\tilde{Y}=Y$, $\tilde{Z}=X$, obdržíme rovnici

$$(4\tilde{Y}\tilde{Z}^2-\tilde{Y}^3-5\tilde{X}^2\tilde{Z}+\tilde{X}^2\tilde{Y})\mathrm{d}\tilde{X} \\ +\tilde{X}(-\tilde{X}^2+\tilde{Y}^2+\tilde{Z}^2)\mathrm{d}\tilde{Y}-5\tilde{X}(\tilde{Y}\tilde{Z}-\tilde{X}^2)\mathrm{d}\tilde{Z}=0.$$

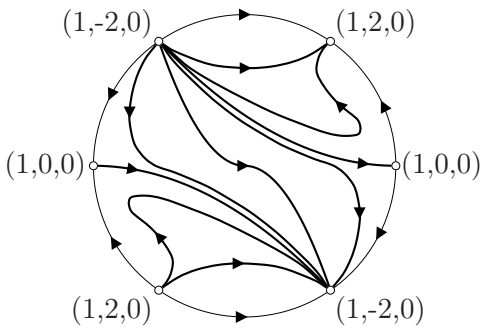
Přechodem ke kartézským souřadnicím (které píšeme bez vlnovky) dostáváme

$$(4y-y^3-5x^2+x^2y)\mathrm{d}x+x(-x^2+y^2+1)\mathrm{d}y=0,$$

přičemž singulární body $(1,0,0)$, $(1,2,0)$, $(1,-2,0)$ přešly v body $(0,0,1)$, $(0,2,1)$, $(0,-2,1)$. Odpovídající systém je

$$\begin{aligned} x' &= x(x^2-y^2-1) \\ y' &= 4y-y^3-5x^2+x^2y. \end{aligned} \tag{2.22}$$

[1] tj. v kartézských souřadnicích body $[1,0,0]$, $[\frac{1}{\sqrt{5}},\frac{2}{\sqrt{5}},0]$, $[\frac{1}{\sqrt{5}},\frac{-2}{\sqrt{5}},0]$ na $E\subseteq\mathbb{R}^3$



Obr. 2.8

Jacobiho matice $J(x,y)$ pro tento systém je

$$J(x,y) = \begin{bmatrix} 3x^2 - y^2 - 1 & -2xy \\ -10x + 2xy & 4 + x^2 - 3y^2 \end{bmatrix}.$$

Singulárním bodům $(0,0,1)$, $(0,2,1)$, $(0,-2,1)$ odpovídají v kartézských souřadnicích singulární body $[0,0]$, $[0,2]$, $[0,-2]$ systému (2.22). Poněvadž matice

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 4 \end{bmatrix}$$

má vlastní čísla $\lambda_1 = -1$, $\lambda_2 = 4$, je singulární bod $[0,0]$ sedlo. Vlastní čísla matice

$$J(0,2) = \begin{bmatrix} -5 & 0 \\ 0 & -8 \end{bmatrix}$$

jsou $\lambda_1 = -5$, $\lambda_2 = -8$. Je tedy singulární bod $[0,2]$ uzel. Rovněž singulární bod $[0,-2]$ je uzel, protože matice

$$J(0,-2) = \begin{bmatrix} -5 & 0 \\ 0 & -8 \end{bmatrix}$$

má rovněž vlastní čísla $\lambda_1 = -5$, $\lambda_2 = -8$. „Fázový portrét“ vyšetřovaného systému je nakreslen na obr. 2.8.

2.5 Cvičení

1. Najděte všechny stacionární body systému

$$x_1' = x_1(1 - 3x_1^2 - 3x_2^2),$$
$$x_2' = x_2(1 - 6x_1^2 - \ x_2^2)$$

a určete jejich typ. Určete charakteristické směry v každém z těchto bodů.

2. Dokažte, že systém

$$x_1' = x_2^2(1 + 2x_1 - e^{x_2}),$$
$$x_2' = x_1(2 + x_2 + \sin x_1)$$

nemá v prvním kvadrantu žádnou uzavřenou trajektorii.

3. Užitím Poincarého–Bendixsonovy věty dokažte, že systém

$$x_1' = x_1 - x_1^5(x_2^2 + 2),$$
$$x_2' = 2x_2 - (x_1^4 + 1)x_2^3$$

má limitní cyklus.

4. Dokažte, že systém

$$x_1' = \alpha x_1^3 x_2 + \beta x_1^2 x_2^2 - \gamma x_1 x_2^2,$$
$$x_2' = -\delta x_1^2 x_2 + \varrho x_1 x_2^2 - \sigma x_1^2 x_2^2,$$

kde $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \varrho, \sigma \in \mathbb{R}$, $\beta > 0$, $\varrho \geq 0$, $2\alpha > \sigma$, nemá v prvním kvadrantu žádnou uzavřenou trajektorii. (Návod: Užijte Dulacova kritéria s funkcí $q(x_1, x_2) = (x_1 x_2)^{-1}$.)

5. Ukažte, že všechny trajektorie systému

$$x_1' = x_1 - (x_1 + x_2)\sqrt{x_1^2 + x_2^2},$$
$$x_2' = x_2 + (x_1 - x_2)\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$$

různé od singulárního bodu $[0,0]$ mají stejnou ω-limitní množinu. Je tato množina limitním cyklem? (Návod: Použijte transformace do polárních souřadnic.)

6. Najděte všechny singulární body (konečné i v nekonečnu) systému

$$\begin{aligned} x' &= y, \\ y' &= -x - x^2 - y^2 \end{aligned}$$

a načrtněte „fázový portrét“.

7. Najděte všechny singulární body (konečné i v nekonečnu) systému

$$\begin{aligned} x_1' &= x_2, \\ x_2' &= -x_1 - x_2 - x_1^2 - x_2^2 \end{aligned}$$

a načrtněte „fázový portrét“.

Výsledky:

1. $[0,0]$ nestabilní vlastní uzel, každý směr je charakteristický; $[\pm 1/\sqrt{3}, 0]$ stabilní nevlastní uzly, charakteristické směry $\vec{v}_I = \pm(1,0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(0,1)$; $[0, \pm 1]$ stabilní vlastní uzly, každý směr charakteristický; $[\pm\sqrt{2}/\sqrt{15}, \pm 1/\sqrt{5}]$ sedlo, charakteristické směry $\vec{v}_I = \pm(4\sqrt{6}, 1 + \sqrt{193})$, $\vec{v}_{II} = \pm(4\sqrt{6}, 1 - \sqrt{193})$.

6. vlastní singulární body: $[0,0]$ střed, $[-1,0]$ sedlo; nevlastní singulární bod $(0,1,0)$ uzel.

7. vlastní singulární body: $[0,0]$ stabilní ohnisko, $[-1,0]$ sedlo; nevlastní singulární bod $(0,1,0)$ uzel.

Kapitola 3

Některé jednoduché modely

V této kapitole se budeme zabývat několika modely rozmanitých biologických procesů. Jejich společným rysem je to, že jsou zapsány diferenciálními rovnicemi, které lze vyřešit elementárními metodami. Přitom ale už v posledních dvou oddílech kapitoly bude ukázáno, že analýza modelu pomocí metod kvalitativní teorie diferenciálních rovnic může poskytnout relevantní informace o chování řešení rychleji, než vyřešení příslušných rovnic.

3.1 Růstové modely

Nechť $x(t)$ označuje nějakou číselnou „míru“ velikosti jisté populace v čase t. *Populací* zde rozumíme nejen společenstvo živých organismů, např. lidí, ale také třeba souhrn atomů radioaktivní látky, souhrn částic látky znečišťující např. jezero nebo ovzduší, dřevní hmotu rostoucího stromu apod. Jako příklad vhodné míry velikosti populace může sloužit například počet milionů lidí žijících na Zemi, počet milionů korun tvořících kapitálové zásoby podniku, kilogramy „suché hmotnosti“ (hmotnosti sušiny) rostliny, tuny biomasy rybí populace atd.

Předpokládejme, že $b(t, x)$ udává míru přidávání jednotek (individuí, jedinců) k populaci za jednotku času na každou jednotku populace uvažovanou v čase t při velikosti populace x. Je tedy $b(t, x)$ jakási „rychlost“ růstu populace na jednu jednotku populace. Podobně nechť $d(t, x)$ značí míru, ve které jednotky populace umírají nebo jsou z ní odstraňovány. Tato míra je opět vztažena na jednotku času a na jednotku velikosti populace.

Budeme předpokládat, že $b(t, x)$, $d(t, x)$ jsou spojité nezáporné funkce a že velikost populace $x = x(t)$ je diferencovatelná funkce. Uvažujme nyní

změnu velikosti populace na časovém intervalu $\langle t, t+\Delta t\rangle$, kde Δt je malé. Vzhledem k učiněným předpokladům lze přirozeným způsobem předpokládat

$$x(t+\Delta t) - x(t) = [b(t,x(t)) + o(1)]\Delta t[x(t) + o(1)] \\ - [d(t,x(t)) + o(1)]\Delta t[x(t) + o(1)], \quad (3.1)$$

kde $o(1)$ značí libovolnou funkci konvergující k 0 pro $\Delta t \to 0$.

Ze vztahu (3.1) dostáváme

$$\frac{x(t+\Delta t) - x(t)}{\Delta t} = [b(t,x(t)) + o(1)][x(t) + o(1)] \\ - [d(t,x(t)) + o(1)][x(t) + o(1)].$$

Limitním přechodem $\Delta t \to 0$ obdržíme diferenciální rovnici

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \mu(t,x)x, \quad (3.2)$$

kde $\mu(t,x) = b(t,x) - d(t,x)$. Funkce $\mu(t,x)$ je tzv. *specifická míra růstu*, která obecně může záviset nejen na t a x, ale na řadě dalších proměnných a parametrů. Podotkněme ještě, že rovnice (3.2) sama o sobě není matematickým modelem. Stává se modelem až po stanovení předpokladů kladených na specifickou míru růstu $\mu(t,x)$.

3.2 Model radioaktivního rozpadu

Uvažujme populaci radioaktivních atomů v nějakém izotopu chemického prvku. Tyto atomy obsahují daný počet neutronů v atomovém jádře. (U různých izotopů téhož prvku je počet protonů v jádře stejný; izotopy se liší počtem neutronů.) Běžná míra velikosti této populace v čase t je počet přítomných atomů. Označme ho $N(t)$. Radioaktivita je přirozený, nebo uměle navozený samovolný rozpad (přeměna) atomového jádra doprovázený vysíláním radioaktivního záření. E. Rutherford ukázal, že rychlost rozpadu je přímo úměrná počtu atomů příslušného prvku, tj. v (3.2) máme $b(t,x) = 0$, $d(t,x) = \lambda$, $x(t) = N(t)$, kde $\lambda > 0$ je tzv. *přeměnová* (*rozpadová*) konstanta prvku.

Dostáváme tak diferenciální rovnici se separovanými proměnnými

$$N' = -\lambda N, \quad (3.3)$$

která má řešení $N(t) = N(0)e^{-\lambda t}$.

3.3 Model samočištění jezera

Uvažujme populaci částic, které kontaminují jezero. Předpokládejme, že jezero má konstantní objem $V\,[m^3]$. Je-li voda dobře míchána, je kontaminace téměř stejnoměrná a vhodnou mírou obsahu nečistot (tj. velikosti populace znečišťujících látek) je počet gramů kontaminantu na m^3 vody. Označme tuto velikost jako $y(t)$. Nechť r udává rychlost odtoku vody z jezera v m^3 za den. Protože V, r jsou konstantní, musí i přítok vody do jezera být konstantní. Předpokládejme, že znečišťování bylo zastaveno a nadále k němu nedochází. Zajímá nás matematický model postupného čištění jezera vlivem výměny vody v jezeře způsobené přítokem a odtokem.

Jedná se o speciální případ rovnice (3.2), kde

$$b(t,x) = 0, \quad d(t,x) = \frac{r}{V} = \frac{ry}{Vy}, \quad x(t) = Vy(t).$$

Pak se (3.2) stává matematickým modelem a rovnici lze upravit na tvar

$$y' = -\frac{r}{V}y. \tag{3.4}$$

Tuto rovnici lze bezprostředně vyřešit:

$$y(t) = y(0)e^{-\frac{r}{V}t}.$$

Uvažovaný model je dosti zjednodušený. Rychlost odtoku r obecně nemusí být konstantní a může se sezónně měnit. Velikost kontaminace y může záviset na poloze v jezeře (vlivem nedostatečného promíchávání).

3.4 Model růstu rostlin

Nechť $x(t)$ značí suchou hmotnost rostliny v čase t. Předpokládejme, že rostlina se vyživuje z jednoduchého substrátu. Nechť S značí hmotnost dostupného substrátu, který zbývá v čase t. Čím více je dostupného substrátu, tím větší je specifická míra růstu rostliny. Nejjednodušší předpoklad je $\mu(t,x) = kS$, kde $k > 0$ je konstanta. Poznamenejme, že tato možnost není jediná. Dvě z nekonečně mnoha dalších jsou $\mu(t,x) = kS^{3/2}$ a $\mu(t,x) = kS^{7/4}$. Pokud nemáme další informace o rostlině, nemáme k dispozici žádný způsob, jak rozlišit mezi těmito možnostmi. Přijměme proto pro naše potřeby tu nejjednodušší. Dosazením do (3.2) dostáváme

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = kSx. \tag{3.5}$$

Předpokládejme nyní, že k vytvoření jedné jednotky hmotnostního přírůstku rostliny je třeba spotřebovat α jednotek substrátu. Pak

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = -\alpha \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}.$$

Odtud

$$S(t) = -\alpha x(t) + S_0,$$

kde $S_0 = S(0) + \alpha x(0)$ je konstanta.

Dosazením do (3.5) obdržíme

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = k(S_0 - \alpha x)x. \tag{3.6}$$

Dostali jsme tak model, který je opět tvaru (3.2). Zde však specifická míra růstu $\mu = k(S_0 - \alpha x)$ závisí na x. Řešení rovnice (3.6) se budeme věnovat v následujícím oddílu.

3.5 Model růstu populace živých organismů

V posledním modelu jsme předpokládali, že specifická míra růstu není konstantní ale závisí na množství dostupného substrátu. Naprosto stejná situace je v případě, kdy se zabýváme např. růstem populací mikroorganismů, nebo populací lidí. Při malé velikosti populace lze vystačit s tzv. *Malthusovým modelem*, který nepředpokládá závislost specifické míry růstu μ na velikosti populace x:

$$x' = px.$$

Řešením této rovnice je $x(t) = x(0)e^{pt}$. Měříme-li t v diskrétních bodech $0, 1, 2, \cdots$, dostáváme geometrický růst populace $x(0) = x(0)$, $x(1) = x(0)e^{p}$, $x(2) = x(0)e^{2p}$, $x(3) = x(0)e^{3p}$ atd. Malthusův model dává docela dobrou shodu se statistickými údaji, jedná-li se o kratší časový interval a není-li populace příliš velká. Při větší populaci Malthusův model nevyhovuje — populace podle něho totiž roste neomezeně, což v reálném prostředí není možné. Model je tedy třeba modifikovat.

Organismy mezi sebou soupeří o omezené zdroje, tj. dochází k *vnitrodruhové konkurenci*. Tato konkurence zvyšuje úmrtnost nebo zmenšuje porodnost a je tím větší, čím je soupeřících jedinců více. Z tohoto důvodu je rozumné předpokládat, že specifická míra růstu μ je klesající funkcí velikosti populace.

Nejjednodušší klesající funkce je lineární: $\mu(x) = a - bx$; přitom a značí tzv. *koeficient růstu* (jde o specifickou míru růstu populace v idealizovaném prostředí s neomezenými zdroji), b *koeficient zpomalení růstu* (vyjadřuje „sílu“ vnitrodruhové konkurence). Koeficient b je kladný. Dostáváme tedy rovnici typu (3.6), kterou zapíšeme ve tvaru

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = (a - bx)x. \tag{3.7}$$

Tato rovnice se nazývá *Verhulstova* nebo *logistická*, graf jejího řešení bývá nazýván *logistická křivka*[1]. Předpokládejme v dalších úvahách, že $a > 0$. Rovnice (3.7) s počáteční podmínkou

$$x(0) = x_0 \geq 0 \tag{3.8}$$

má řešení

$$x(t) = \frac{ax_0}{bx_0 + (a - bx_0)e^{-at}}\,.$$

Pokud $x_0 = 0$, pak $x(t) \equiv 0$; pokud $x_0 > 0$, pak $\lim_{t\to\infty} x(t) = a/b$. Přitom funkce x je pro $x_0 \in (0, a/b)$ rostoucí, pro $x_0 > a/b$ klesající a pro $x_0 = a/b$ konstantní, $x(t) \equiv a/b$. To znamená, že velikost populace se ustálí na hodnotě a/b, pokud nějací jedinci z uvažované populace na začátku sledovaného procesu růstu existovali; pokud neexistovali, populace se neobjeví.

Jiná funkce klesající v celém intervalu $(0, \infty)$ je dána předpisem: $\mu(x) = -a\ln(x/K)$, kde a, K jsou kladné parametry. V tomto případě zřejmě platí $\lim_{x\to 0+} \mu(x) = \infty$. Tuto vlastnost lze interpretovat tak, že malá populace se brání vyhynutí stupňovanou reprodukční aktivitou nebo že několik jedinců z uvažované populace se v novém prostředí začne velice rychle množit (proto je tato funkce používána i při modelování rakovinného bujení). Máme tedy rovnici

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = -ax\ln\frac{x}{K}, \tag{3.9}$$

Její řešení s počáteční podmínkou (3.8), kde $x_0 > 0$ je

$$x(t) = K\exp\left(e^{-at}\ln\frac{x_0}{K}\right),$$

jeho graf se nazývá *Gompertzova křivka*. Podobně jako u řešení Verhulstovy rovnice platí: pokud $x_0 > 0$, pak $\lim_{t\to\infty} x(t) = K$. Přitom funkce x je

[1] Slovo „LOGistická“ má naznačovat jistou podobnost s grafem LOGaritmické funkce. Navíc i rovnice (3.7) s logaritmy souvisí, lze ji totiž přepsat na tvar $\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\ln x = a - bx$. Rovnice (3.7) ani její řešení nemají nic společného s vojenskou logistikou.

pro $x_0 \in (0, K)$ rostoucí, pro $x_0 > K$ klesající a pro $x_0 = K$ konstantní, $x(t) \equiv K$. Parametr K tedy vyjadřuje hodnotu, na níž se ustálí velikost populace.

Aproximujme specifickou míru růstu μ v pravé straně rovnice (3.9) Maclaurinovým polynomem prvního stupně, tj.

$$-ax \ln \frac{x}{K} = -ax \ln \left(1 + \left(\frac{x}{K} - 1\right)\right) \approx -ax \left(\frac{x}{K} - 1\right) = \left(a - \frac{a}{K}x\right) x.$$

Vidíme, že pravou stranu Verhulstovy rovnice (3.7) lze při označení $b = a/K$ považovat za aproximaci pravé strany rovnice (3.9) v okolí bodu K. Z tohoto důvodu se také v modelech (3.9) a (3.7) vyskytuje týž parametr a.

Zaveďme nyní substituci

$$\tau = at, \quad \xi = \frac{b}{a}x = \frac{x}{K}. \tag{3.10}$$

Veličiny τ a ξ jsou bezrozměrné. Lze je interpretovat jako čas a velikost populace při změně měřítek. V případě Verhulstovy rovnice nyní platí

$$\frac{\mathrm{d}\xi}{\mathrm{d}\tau} = \frac{\mathrm{d}\left(\frac{b}{a}x\right)}{\mathrm{d}t}\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}\tau} = \frac{b}{a}\frac{1}{a}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \frac{b}{a^2}(a - bx)x = \frac{b}{a}\left(1 - \frac{b}{a}x\right)x = (1 - \xi)\xi$$

a v případě rovnice (3.9)

$$\frac{\mathrm{d}\xi}{\mathrm{d}\tau} = \frac{1}{aK}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \frac{1}{aK}\left(-ax \ln \frac{x}{K}\right) = -\frac{x}{K} \ln \frac{x}{K} = -\xi \ln \xi.$$

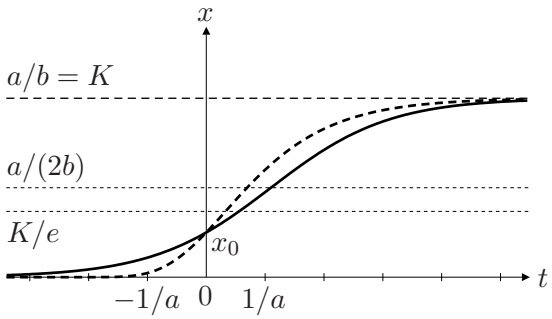
Rovnice (3.7), resp. (3.9), se tedy substitucí (3.10) transformuje na tvar

$$\frac{\mathrm{d}\xi}{\mathrm{d}\tau} = (1 - \xi)\xi, \quad \text{resp.} \quad \frac{\mathrm{d}\xi}{\mathrm{d}\tau} = -\xi \ln \xi\,.$$

Inflexní bod logistické křivky má druhou souřadnici $x = \frac{1}{2}a/b$, Gompertzovy křivky $x = K/e$. Je-li tedy $x_0 \in (0, \frac{1}{2}a/b)$, je logistická křivka esovitě prohnutá (na obr. 3.1 vyznačena plně), je-li $x_0 \in (0, K/e)$, Gompertzova křivka (vyznačená čárkovaně) má tutéž vlastnost.

3.6 Model růstu kulovitých bakterií

Bakteriální buňka roste a po dosažení určité velikosti se dělí. Lze pozorovat, že kulovité bakterie rostou jinak než bakterie tyčinkovité — grafy závislosti objemu bakterie na čase mají různý tvar. Z toho lze usuzovat, že růst bakterií závisí na poměru objemu a povrchu jejich buňky.



Obr. 3.1

Předpokládejme, že na růstu buňky se podílejí dva protikladné procesy:

(i) Tvorba látek buněčné hmoty. Tento proces závisí na přísunu stavebních látek z vnějšího prostředí, tedy na velikosti povrchu buňky. Budeme pro jednoduchost předpokládat, že objem nově vzniklé buněčné hmoty je přímo úměrný velikosti povrchu buňky. Tento předpoklad může být splněn, pokud se buňka nachází v prostředí s konstantními koncentracemi stavebních látek.

(ii) Rozklad látek tvořících buňku. Tento proces závisí na množství buněčné hmoty, tedy na hmotnosti buňky. Budeme opět pro jednoduchost předpokládat, že rozklad látek je přímo úměrný hmotnosti buňky.

Označme $V(t)$ ... objem buňky v čase t,
$S(t)$ ... povrch buňky v čase t,
$M(t)$ ... hmotnost buňky v čase t.

Učiněné předpoklady vedou k matematickému modelu uvažovaného procesu ve tvaru

$$\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t} \;=\; aS - bM\,,$$

kde a, b jsou kladné konstanty. Budeme dále předpokládat, že hmotnost buňky je přímo úměrná jejímu objemu — $M(t) = \rho V(t)$, kde $\rho > 0$ je průměrná hustota buněčné hmoty. V případě (přibližně) kulovitých bakterií (přibližně) platí

$$S = 4\pi r^2,\; V = \frac{4}{3}\pi r^3,\; \text{tedy}\; S(t) = \sqrt[3]{36\pi}\,(V(t))^{2/3}\,.$$

Odtud dostáváme model růstu kulovitých bakterií ve tvaru

$$\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t} \;=\; \alpha V^{2/3} - \beta V\,, \tag{3.11}$$

kde kladné hodnoty $\alpha = a\sqrt[3]{36\pi}$ a $\beta = b\rho$ jsou parametry stavebních a odbourávacích procesů. Řešení této Bernoulliovy rovnice (3.11) je

$$V(t) = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3 \left(1 - \left(1 - \frac{\beta}{\alpha}\sqrt[3]{V_0}\right)\exp\left(-\frac{\beta t}{3}\right)\right)^3, \tag{3.12}$$

kde V_0 je počáteční velikost buňky. Funkce $V(\cdot)$ je pro $V_0 < (\frac{\alpha}{\beta})^3$ rostoucí, její graf má v bodě

$$\left[\tilde{t}, \tilde{V}\right] = \left[\frac{3}{\beta}\ln\left(3 - 3\frac{\beta}{\alpha}\sqrt[3]{V_0}\right), \left(\frac{2\alpha}{3\beta}\right)^3\right] \tag{3.13}$$

inflexi a dále splňuje rovnost

$$V_\infty = \lim_{t\to\infty} V(t) = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^3.$$

Hodnota V_∞ představuje maximální možný objem, do jakého by kulovitá bakterie mohla dorůst, pokud by se nedělila. Nezávisí na počáteční velikosti buňky, pouze na poměru parametrů stavebních a odbourávacích procesů.

3.7 Model rovnováhy počtu druhů na ostrově

Představme si neosídlený ostrov. Může to být například sopečný ostrov, který se vynořil z oceánu, jako Surtsey u Islandu v roce 1964, nebo ostrov, na němž byl veškerý život zničen v důsledku katastrofy, jako Krakatoa u Jávy v roce 1883. Z pevniny na ostrov imigrují různé druhy organismů — přilétají ptáci a ve svém trusu roznáší semena rostlin, vítr přináší drobné členovce, s lidmi na lodích připlují drobní nebo větší hlodavci ap. Některé druhy ostrov kolonizují, tj. trvaleji se na něm usadí. Imigrace druhů z pevniny ovšem pokračuje a některý z přistěhovalců může být konkurenčně úspěšnější než některý z již usazených druhů a tento domácí druh vymře.

Abychom mohli proces osídlování ostrova matematicky modelovat, přijmeme tři předpoklady:

(i) Počet imigrujících druhů za jednotku času klesá s rostoucí vzdáleností ostrova od pevniny. Tento předpoklad je natolik přirozený, že ani nepotřebuje komentář.

(ii) Počet druhů, které úspěšně kolonizují ostrov za časovou jednotku roste se zvětšujícím se počtem imigrujících druhů a klesá s rostoucím počtem druhů, které již na ostrově sídlí. První část tohoto předpokladu vlastně říká, že se zvětšujícím se počtem přistěhovalců roste pravděpodobnost, že některý z nich se na ostrově dlouhodobě usadí. To je opět přirozený předpoklad. Druhá část vyjadřuje v ekologii obvyklé tvrzení, že komplexnější společenstva organismů — společenstva s více druhy a více vzájemnými vazbami — jsou stabilnější, tj. odolnější vůči invazi cizích druhů. V prostředí, které je osídleno komplexním společenstvem se nový druh usadí obtížněji. (Tento předpoklad není obecně přijatý, je předmětem současných diskusí a výzkumu.)

(iii) Počet druhů, které na ostrově vymřou za časovou jednotku roste s klesající velikostí ostrova a s rostoucím počtem druhů na ostrově. První část tohoto předpokladu vyjadřuje, že čím je ostrov menší, tím méně je na něm zdrojů, které mohou zabezpečit rozvoj jednotlivých druhů. Druhá část předpokladu doplňuje první: čím více je na ostrově druhů, tím více existujících zdrojů spotřebují.

Označme

S	...	rozlohu ostrova,
d	...	vzdálenost ostrova od pevniny,
N_i	...	intenzitu imigrace, tj. počet druhů, které se na ostrov dostanou za časovou jednotku,
$N(t)$	...	počet druhů sídlících na ostrově v čase t,
$N_k(t)$	...	počet druhů, které ostrov kolonizovaly za čas t,
$N_v(t)$	...	počet druhů, které na ostrově vymřely za čas t.

Zřejmě je

$$N(t) \;=\; N_k(t) - N_v(t). \tag{3.14}$$

Sestavíme nejjednodušší možný matematický model uvažovaného procesu, který ještě splňuje přijaté předpoklady (i) – (iii). Nahradíme v nich slova „roste s“ a „klesá s“ slovy „je přímo úměrný“ a „je nepřímo úměrný“. Pak z předpokladu (i) dostaneme

$$N_i \;=\; \frac{c}{d},$$

kde c je kladná konstanta. Počet druhů, které kolonizují ostrov za časový interval Δt je $N_k(t+\Delta t) - N_k(t)$ a z předpokladu (ii) tedy dostaneme

$$N_k(t+\Delta t) - N_k(t) \;=\; b\,\frac{N_i}{N(t)+\beta}\Delta t \;=\; \frac{bc}{d}\,\frac{1}{N(t)+\beta}\Delta t\,, \tag{3.15}$$

kde b je kladná a β nezáporná konstanta. Analogicky z předpokladu (iii) dostaneme

$$N_v(t+\Delta t) - N_v(t) \;=\; a\frac{1}{S}N(t)\Delta t\,, \tag{3.16}$$

kde a je kladná konstanta. Z rovnic (3.14), (3.15) a (3.16) nyní plyne

$$N(t) = N_k(t+\Delta t) - \frac{bc}{d}\frac{1}{N(t)+\beta}\Delta t - N_v(t+\Delta t) + \frac{a}{S}\,N(t)\Delta t,$$

po úpravě

$$\frac{N(t+\Delta t)-N(t)}{\Delta t} \;=\; \frac{bc}{d}\frac{1}{N(t)+\beta} - \frac{a}{S}N(t)\,.$$

Označíme-li $\alpha = bc/d$, $\gamma = S/a$ a provedeme limitní přechod $\Delta t \to 0$, dostaneme model vývoje počtu druhů na ostrově

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \frac{\alpha}{N+\beta} - \frac{N}{\gamma}\,. \tag{3.17}$$

Konstanty α, γ jsou kladné, konstanta β je nezáporná. Faktu, že na počátku byl ostrov neosídlený, odpovídá počáteční podmínka

$$N(0) \;=\; 0\,. \tag{3.18}$$

Nechť nejprve $\beta > 0$. Řešení počáteční úlohy (3.17), (3.18) dostaneme v implicitním tvaru

$$N_1^{\beta+N_1}(N_2+N(t))^{\beta-N_2}\exp\left(-\frac{N_1+N_2}{\gamma}t\right) \;=\; N_2^{\beta-N_2}(N_1-N(t))^{\beta+N_1}\,,$$

kde

$$N_1 \;=\; \frac{1}{2}\left(\sqrt{\beta^2+4\alpha\gamma}-\beta\right)\,, \qquad N_2 \;=\; \frac{1}{2}\left(\sqrt{\beta^2+4\alpha\gamma}+\beta\right)\,.$$

Tento zápis o chování řešení mnoho neřekne.

Pro stacionární řešení $N(t) = \hat{N}$ rovnice (3.17) platí, že $\hat{N}$ je řešením algebraické rovnice

$$\frac{\alpha}{\hat{N}+\beta} - \frac{\hat{N}}{\gamma} \;=\; 0\,.$$

Tato rovnice má kořeny N_1, $-N_2$. Přitom $N_1 > 0$, $N_2 > 0$, takže kladné stacionární řešení je

$$N(t) \;=\; \hat{N} \;=\; \frac{1}{2}\left(\sqrt{\beta^2+4\alpha\gamma}-\beta\right)\,. \tag{3.19}$$

Označíme-li $F(x) = \dfrac{\alpha}{x+\beta} - \dfrac{x}{\gamma}$, pak $F(x) > 0$ pro $x \in \langle 0, \hat{N})$ a

$$F'(\hat{N}) \;=\; -\frac{\alpha}{(\hat{N}+\beta)^2} - \frac{1}{\gamma} \;<\; 0\,,$$

což znamená, že stacionární řešení je asymptoticky stabilní. Řešení N počáteční úlohy (3.17), (3.18) roste a asymptoticky se přibližuje hodnotě $\hat{N}$.

Je-li $\beta = 0$, pak pravá strana rovnice (3.17) není definována pro $N = 0$, takže nelze uvažovat počáteční podmínku (3.18). Budeme proto hledat řešení rovnice (3.17), což je v tomto případě rovnice Bernoulliova, které splňuje podmínku

$$\lim_{t\to 0_+} N(t) = 0.$$

Snadno ověříme, že takové řešení je dáno výrazem

$$N(t) \;=\; \sqrt{\alpha\gamma\left(1 - \exp\left(-\frac{2t}{\gamma}\right)\right)}\,.$$

Pro toto řešení platí $\lim_{t\to\infty} N(t) = \sqrt{\alpha\gamma}$.

Získaný výsledek lze interpretovat tak, že po určité době se počet druhů na ostrově ustálí na nějakém dynamicky rovnovážném stavu. Tento rovnovážný stav je pro $\beta \geq 0$ dán výrazem (3.19), pro $\beta \gg 0$ je přibližně roven $\alpha\gamma/\beta$ (toto vyjádření dostaneme nahrazením odmocniny ve výrazu (3.19) Taylorovým polynomem prvního stupně). V každém případě je tím větší, čím je ostrov větší a čím je blíže pevnině.

Ostrov Krakatoa (má rozlohu asi 20 km^2 a leží přibližně 25 km od Jávy) byl již v roce 1921 osídlen 27 druhy ptáků. Tento počet se v následujících letech neměnil, pouze se měnily jednotlivé druhy. Naopak rostlin bylo v roce 1934 na ostrově 271 druhů a jejich počet stále rostl.

3.8 Model regulace glykémie inzulínem

Koncentrace glukózy v krvi se nazývá glykémie. Glukóza (a ostatní sacharidy) přijatá v potravě se ukládá v játrech (ve formě glykogenu) a potom se z nich uvolňuje do krve. Z krve vstupuje glukóza do tkáně. Přenos glukózy z krve do buněk řídí inzulín. Sekrece inzulínu ze slinivky břišní je stimulována právě glykémií. Po čase vyloučený inzulín z organismu mizí, degraduje.

Označme $G(t)$ … glykémii v čase t,
$I(t)$ … koncentraci inzulínu v krvi v čase t.

Předpokládejme:

(i) Rychlost uvolňování glukózy z jater do krve (množství uvolněné glukózy za jednotku času) je konstantní. Označme tuto rychlost α.

(ii) Množství glukózy, které za jednotku času vstoupí z krve do tkáně je přímo úměrné koncentraci inzulínu v krvi. Označme konstantu úměrnosti β.

(iii) Množství inzulínu vyloučeného ze slinivky do krve za časovou jednotku je přímo úměrné okamžité glykémii. Označme konstantu úměrnosti γ.

(iv) Rychlost degradace inzulínu (množství inzulínu, které se za jednotku času rozloží) je přímo úměrné jeho koncentraci. Označme konstantu úměrnosti δ.

Tyto předpoklady vedou k matematickému modelu uvažovaného procesu ve tvaru systému dvou diferenciálních rovnic

$$\frac{\mathrm{d}G}{\mathrm{d}t} = \alpha - \beta I\,, \tag{3.20}$$

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = \gamma G - \delta I\,. \tag{3.21}$$

Konstanty α, β, γ, δ jsou kladné.

Z rovnice (3.20) vyjádříme

$$I = \frac{1}{\beta}\left(\alpha - \frac{\mathrm{d}G}{\mathrm{d}t}\right), \quad \text{tedy} \quad \frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}t} = -\frac{1}{\beta}\frac{\mathrm{d}^2G}{\mathrm{d}t^2}$$

a dosadíme do (3.21). Po snadné úpravě dostaneme

$$\frac{\mathrm{d}^2G}{\mathrm{d}t^2} + \delta\frac{\mathrm{d}G}{\mathrm{d}t} + \beta\gamma G = \alpha\delta\,, \tag{3.22}$$

což je lineární nehomogenní rovnice druhého řádu s konstantními koeficienty. Počáteční podmínky jsou vzhledem k (3.20)

$$G(0) = G_0\,, \qquad \frac{\mathrm{d}G}{\mathrm{d}t}(0) = \alpha - \beta I_0\,, \tag{3.23}$$

kde G_0 je glykémie a I_0 je koncentrace inzulínu na počátku sledovaného děje.

Pro zjednodušení zápisu zaveďme novou nezávisle proměnnou s a novou neznámou funkci x vztahy

$$s = \delta t\,, \qquad x = \frac{\delta}{\alpha} G$$

(jedná se o změnu měřítka). Pak

$$\frac{\mathrm{d}G}{\mathrm{d}t} \;=\; \frac{\alpha}{\delta}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} \;=\; \frac{\alpha}{\delta}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s}\frac{\mathrm{d}s}{\mathrm{d}t} \;=\; \alpha\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s}\,,$$

$$\frac{\mathrm{d}^2G}{\mathrm{d}t^2} \;=\; \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\left(\alpha\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s}\right) \;=\; \alpha\frac{\mathrm{d}^2x}{\mathrm{d}s^2}\frac{\mathrm{d}s}{\mathrm{d}t} \;=\; \alpha\delta\frac{\mathrm{d}^2x}{\mathrm{d}s^2}\,.$$

Dosazením do (3.22), (3.23), po úpravě a při označení $a = \beta\gamma/\delta^2$ dostaneme počáteční úlohu ve tvaru

$$\frac{\mathrm{d}^2x}{\mathrm{d}s^2} + \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s} + ax \;=\; 1\,, \tag{3.24}$$

$$x(0) \;=\; x_0 \;=\; \frac{\delta}{\alpha}G_0\,, \qquad \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}s}(0) \;=\; p_0 \;=\; 1 - \frac{\beta}{\alpha}I_0\,. \tag{3.25}$$

Je-li $a = \frac{1}{4}$, pak řešení úlohy (3.24), (3.25) je

$$x(s) \;=\; 4 + \left(x_0 - 4 + \frac{2p_0 + x_0 - 4}{2}\,s\right)\exp\left(-\frac{s}{2}\right)\,;$$

je-li $a < \frac{1}{4}$, pak řešení úlohy (3.24), (3.25) je

$$x(s) \;=\; \frac{1}{a} + C_1\exp\left(\frac{-1-\sqrt{1-4a}}{2}\,s\right) + C_2\exp\left(\frac{-1+\sqrt{1-4a}}{2}\,s\right)\,,$$

kde

$$C_1 \;=\; \frac{1}{2a}\left(ax_0 - 1 + \frac{1 - a(2p_0 + x_0)}{\sqrt{1-4a}}\right)\,,$$

$$C_2 \;=\; \frac{1}{2a}\left(ax_0 - 1 - \frac{1 - a(2p_0 + x_0)}{\sqrt{1-4a}}\right)\,;$$

je-li $a > \frac{1}{4}$, pak řešení úlohy (3.24), (3.25) je

$$x(s) \;=\; \frac{1}{a} + \left(C_1\cos\left(\frac{\sqrt{4a-1}}{2}\,s\right) + C_2\sin\left(\frac{\sqrt{4a-1}}{2}\,s\right)\right)\exp\left(-\frac{s}{2}\right)\,,$$

kde

$$C_1 = \frac{ax_0 - 1}{a}, \qquad C_2 = \frac{a(2p_0 + x_0) - 1}{a\sqrt{4a - 1}}.$$

V každém případě je

$$\lim_{s\to\infty} x(s) = \frac{1}{a}.$$

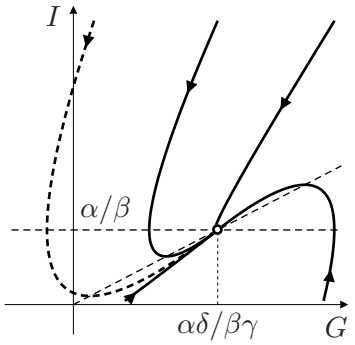
Z tohoto výsledku plyne, že hodnota glykémie se po určitém čase ustálí na hodnotě $\hat{G} = (\alpha/\delta)\lim_{s\to\infty} x(s) = (\alpha\delta)/(\beta\gamma)$. K této hodnotě dospěje v případě $\delta^2 < 4\beta\gamma$ s tlumenými oscilacemi kolem ní, v případě $\delta^2 \geq 4\beta\gamma$ monotónně.

K témuž výsledku lze dojít bez pracného řešení úlohy (3.24), (3.25) přímo analýzou systému (3.20), (3.21). Singulární bod $[\hat{G}, \hat{I}]$ tohoto systému je $[(\alpha\delta)/(\beta\gamma), \alpha/\beta]$. Jacobiho matice v singulárním bodě a její vlastní čísla jsou

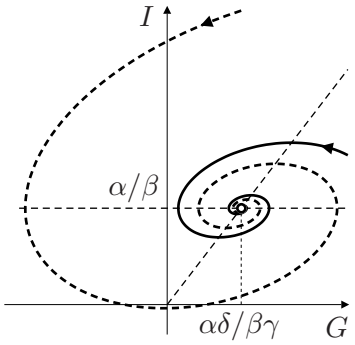
$$J\left(\hat{G}, \hat{I}\right) = \begin{bmatrix} 0 & -\beta \\ \gamma & -\delta \end{bmatrix}, \qquad \lambda_{1,2} = \frac{-\delta \pm \sqrt{\delta^2 - 4\beta\gamma}}{2}.$$

Vlastní čísla jsou v případě $4\beta\gamma \leq \delta^2$ reálná záporná a v opačném případě komplexní se zápornou reálnou částí. To znamená, že pokud $4\beta\gamma \leq \delta^2$, pak singulární bod je stabilním uzlem a pokud $4\beta\gamma > \delta^2$, pak je stabilním ohniskem. (sr. [KR95, VI.3, VI.6])

Trajektorie systému (3.20), (3.21) ve fázovém prostoru jsou znázorněny na obr. 3.2 (pro $4\beta\gamma \leq \delta^2$) a na obr. 3.3 (pro $4\beta\gamma > \delta^2$). Vidíme, že i



Obr. 3.2



Obr. 3.3

v případě, kdy řešení začíná uvnitř prvního kvadrantu ($G_0 > 0$, $I_0 > 0$), může pro nějaké $t > 0$ být $G(t) < 0$, případně také $I(t) < 0$. (Takové trajektorie systému (3.20), (3.21) jsou na obrázcích vyznačeny čárkovaně.) Ve

skutečnosti glykémie záporná být nemůže. Existence řešení modelu (3.20), (3.21) nabývajícího záporných hodnot svědčí o jeho omezené použitelnosti. Model realisticky popisuje proces regulace glykémie pouze tehdy, když počáteční stavy koncentrace glukózy G_0 a inzulínu I_0 nejsou „příliš daleko“ od rovnovážných hodnot $\hat{G}$, $\hat{I}$.

3.9 Poznámky k literatuře

Růst populace poprvé matematicky modeloval Thomas Malthus ve slavném eseji:

> Malthus T. R. (1798) *An Essay on the Principle of Population*. London: Johnson.

Malthus v něm navíc tvrdil, že velikost zdrojů potravy může růst pouze aritmeticky (lineárně), takže geometrický (exponenciální) růst velikosti lidské populace zákonitě povede k vyčerpání zdrojů. Z toho odvodil, že různé katastrofy — války, hladomory, epidemie — jsou v dějinách nejen nevyhnutelné, ale i prospěšné. Na Malthusovy úvahy reagoval Pierre François Verhulst v práci:

> Verhulst P. F. (1838) Notice sur la loi que le population suit dans son accroisement. *Correspondences Mathématiques et Physiques*, vol. 10, p. 113–121,

v níž ukázal, že zahrnutí koeficientu zpomalení růstu do modelu způsobí, že modelovaná populace může růst jen po určitou mez a proto ji není nutno regulovat katastrofami. Stejnou rovnici pro popis růstu populace později nezávisle na Verhulstovi použil R. Pearl:

> Pearl R. (1925) *The Biology of Population Growth*. New York: Knopf,

proto bývá někdy rovnice (3.7) nazývána Pearlova–Verhulstova.

Roku 1820 referoval v Královské společnosti v Londýně Benjamin Gompertz o využití infinitezimálního počtu na výpočet očekávané délky života. Přitom použil nelineární funkci, jejíž graf v souřadné soustavě s logaritmickou stupnicí na obou osách je přímka. Řešení rovnice (3.9) má stejnou vlastnost, odtud je název jeho grafu.

Teorii dynamicky stálého počtu druhů na ostrově založenou na předpokladu rovnováhy mezi procesy imigrace a extinkce, předložili MacArthur a Wilson:

> MacArthur R. H. and Wilson E. O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. Vol. 17, p. 373–387,

> MacArthur R. H. and Wilson E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

Tato teorie se stala jedním ze základních kamenů moderní ekologie.

Model růstu kulovitých bakterií a model regulace glykémie jsou převzaty z [33].

3.10 Cvičení

1. Uvažujme populaci sardinek a označme velikost této populace v čase t jako $N(t)$. Na rozdíl od některých jiných druhů, u kterých lze akceptovat logistickou střední rychlost růstu velikosti populace na jedno individuum $p = a - bN$, která lineárně klesá s rostoucím N, je podle některých matematických biologů (viz např. [8]) v případě populace sardinek vhodnější modelovat střední rychlost růstu výrazem, který je zpočátku malý, pak po určitou dobu roste předtím, než se stane klesajícím. Jednoduchým příkladem takové funkce je funkce $p = (a-bN)N$. Předpokládejme nyní, že uvažovaná populace žije v rybářské zóně s neomezeným přístupem a označme E intenzitu rybaření (určenou počtem a kvalitou lodí, rybářského nářadí a lidské pracovní síly). Nechť ν značí množství sardinek ulovených při jednotkové intenzitě rybaření za jednotku času vztažené na jednotku velikosti populace. Označíme-li $\gamma = \nu E$, představuje pak γN celkové množství vylovených ryb za jednotku času. Lze tedy předpokládat, že model růstu populace sardinek má tvar diferenciální rovnice $N' = (a - bN)N^2 - \gamma N$, kde $a, b, \gamma > 0$. Určete všechny stacionární body této rovnice a nakreslete „fázový portrét“.

2. Existuje mnoho druhů organismů, jejichž koeficient růstu není konstantní, ale je úměrný populační velikosti. Předpokládejme například, že každý příslušník populace potřebuje pro reprodukci partnera a že každý člen populace spoléhá na nahodilá setkání k nalezení tohoto partnera. Je-li četnost styků úměrná součinu počtů samců a samic a je-li těchto v populaci stejný počet, pak je koeficient růstu tvaru aN^2. Předpokládáme-li dále, že úmrtnost je úměrná N, vyhovuje velikost populace $N(t)$ diferenciální rovnici $N' = aN^2 - bN$, kde $a, b > 0$. Ukažte, že pro $t \to \infty$ platí $N(t) \to 0$, je-li $N(0) < b/a$. Klesne-li tedy stav populace pod kritickou hodnotu b/a, populace vymírá. Proto druhy, jejichž populační velikost je blízká kritické hodnotě b/a, jsou označovány jako druhy ohrožené.

3. Uvažujme model medikace (podávání léku), který má tvar neautonomního systému dvou lineárních diferenciálních rovnic

$$x' = c(t) - k_1 x$$
$$y' = k_1 x - k_2 y,$$

přičemž x značí množství léku (drogy) v zažívacím traktu, y množství

léku v krevním řečišti, $k_1 > 0$ „rychlost“ přechodu léku ze zažívacího traktu do krve, $k_2 > 0$ „rychlost“ ubývání léku z krve (vlivem fyziologických procesů) a $c(t)$ je „rychlost“ podávání léku (množství za časovou jednotku). Předpokládejte, že funkce $c(t)$ je integrace schopná na libovolném intervalu tvaru $\langle 0, T\rangle$ a najděte řešení uvedeného systému vyhovující počátečním podmínkám $x(0) = x_0$, $y(0) = y_0$.

4. Poločas rozpadu je konstanta T definovaná jako doba, během které se rozpadne polovina původního množství radioaktivních atomů. Vyjádřete přeměnovou konstantu λ pomocí T.

5. Jedna z nejpřesnějších metod určování stáří archeologických nálezů je tzv. radiokarbonová metoda objevená kolem roku 1949 americkým chemikem Willardem Frankem Libbym, kterému za tento objev byla v roce 1960 udělena Nobelova cena. Základ této metody je velmi jednoduchý: Do zemské atmosféry neustále dopadá kosmické záření. Toto kosmické záření produkuje v zemské atmosféře neutrony, které v kombinaci s dusíkem produkují radioaktivní izotop uhlíku ^{14}C (poločas rozpadu T=5568 let). Tento se slučuje s kyslíkem na oxyd uhličitý a je absorbován zelenými rostlinami. Do tkání živočichů se ^{14}C dostává potravou. V živých tkáních živočichů i rostlin je dávka přijímaného ^{14}C v rovnováze s množstvím přeměněného (rozpadlého) izotopu ^{14}C. Když organismus zemře, přestane přijímat ^{14}C, a tak koncentrace izotopu ^{14}C v organismu začne vlivem rozpadu klesat. Za předpokladu, že aktivita kosmického záření byla v zemské atmosféře stále stejná,[2] lze usuzovat, že množství ^{14}C v organismu žijícím v minulosti, jehož vzorek máme k dispozici, je stejné jako množství naměřené v živém organismu dnes. Odtud lze snadno určit přibližné stáří vzorku.

   Dřevěné uhlí z období osídlení známé jeskyně v Lascaux vykazovalo v roce 1950 měrnou aktivitu $a_1 = 0{,}97$ za minutu na jeden gram vzorku. Živé dřevo mělo měrnou aktivitu $a_0 = 6{,}68$. Odhadněte dobu vzniku pozoruhodných kreseb v jeskyni Lascaux. (Poznámka. Aktivitu A radioaktivního zdroje definujeme vztahem $A = -dN(t)/dt$. Podíl aktivity a hmotnosti m určitého množství látky se značí a a nazývá se měrná aktivita; $a = A/m$).

[2] V důsledku změn zemského magnetického pole, které ovlivňuje pronikání kosmického záření do atmosféry, se však mění intenzita kosmického záření dopadajícího do atmosféry. Radiokarbonová metoda je proto použitelná maximálně do stáří asi 40000 roků. Je třeba také brát v úvahu, že od roku 1950 vlivem zkoušek jaderných zbraní podstatně vzrostlo množství radioaktivního uhlíku v atmosféře.

6. V případě lidské populace na Zemi je odhadnuta hodnota koeficientu růstu na $a = 0{,}029$. V letech 1995–1999 byl průměrný roční přírůstek obyvatelstva asi 1,3%. V polovině roku 1997 byl počet obyvatel Země odhadován na $N_0 = 5{,}85$ miliard lidí. Předpovězte na základě těchto údajů
   a) limitní hodnotu počtu obyvatel na Zemi,
   b) dobu, kdy početní stav obyvatel na Zemi rostl nejrychleji,
   c) počet obyvatel Země a průměrný roční přírůstek v roce 2050.
   (Návod: Ze vztahu $p = a - bN_0$, kde $p = 0{,}013$, vypočtěte b a použijte řešení logistické rovnice.)

Výsledky:

3. $x = e^{-k_1 t}\left[x_0 + \int_0^t c(s)e^{k_1 s}ds\right]$, $\quad y = e^{-k_2 t}\left[y_0 + \frac{k_1}{k_2-k_1}\big(e^{(k_2-k_1)t} - 1\big)x_0 + \right.$
   $\left. + \frac{k_1}{k_2-k_1}\int_0^t e^{k_1 s}c(s)\left(e^{(k_2-k_1)t} - e^{(k_2-k_1)s}\right)ds\right]$.
4. $\lambda = T^{-1}\ln 2$.
5. Asi 13550 let před n. l.
6. a) $10{,}6 \cdot 10^9$, b) 1990, c) $9{,}03 \cdot 10^9$, 0,43%.

Kapitola 4

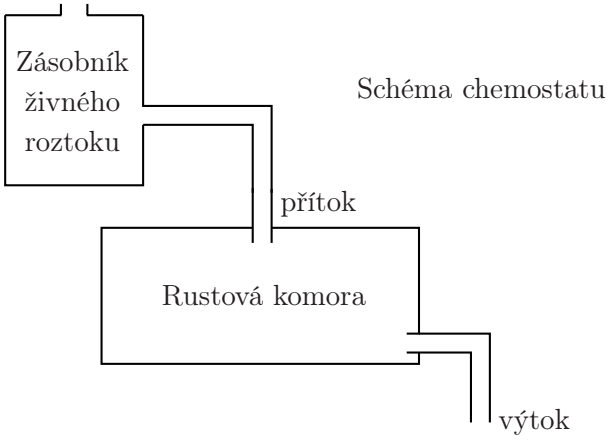
Analýza matematického modelu

V této kapitole uvedeme ukázku postupu při matematické analýze matematického modelu. Zaměříme se na konkrétní model bakteriálního růstu v chemostatu.

4.1 Model bakteriálního růstu v chemostatu

Uvažujme populaci mikroorganismů (např. bakterií), které nejsou v neaktivním stavu jako např. spóry a cysty, ale které jsou schopny okamžitého rozmnožování. Zařízení, které zabezpečuje stálý rovnoměrný přísun živného roztoku se nazývá *chemostat* — viz obr. 4.1. Hlavní části chemostatu jsou *růstová komora* a *zásobník živného roztoku*. Předpokládáme, že v zásobníku je dostatečné množství živného roztoku o koncentraci $C_0\,[gl^{-1}]$. Živný roztok je vháněn konstantní rychlostí $F\,[ls^{-1}]$ do růstové komory, kde jsou kultivovány bakterie. Výtokový ventil umožňuje růstovému prostředí vytékat z růstové komory stejnou rychlostí F, takže objem růstového prostředí $V\,[l]$ zůstává konstantní. Koncentrace živného roztoku v růstové komoře je závislá na čase t; označíme ji $C(t)$. Populační hustotu bakterií (počet bakterií na $1\,l$) budeme značit $N(t)$. Systém musí být navržen tak, aby:

1. rychlost proudu nebyla tak velká, že by způsobila vyplavení kultury a její eliminaci;
2. přísun živin byl natolik rychlý, aby kultura pokračovala v normálním růstu.



Obr. 4.1

Učiníme několik předpokladů:

- Kultura je dobře míchána, takže nejsou prostorové změny v koncentraci výživného roztoku. V rovnici (3.2) lze pak položit $x = NV$, $b = K$, kde $K\,[s^{-1}]$ je reprodukční rychlost růstu bakterií připadající v průměru na jednu bakterii, $d = \frac{F}{V} = \frac{FN}{VN}$. Pak máme

$$(NV)' = \left(K - \frac{F}{V}\right) NV,$$

  tj.

$$N' = KN - \frac{F}{V}N.$$

- Ačkoli výživný roztok může obsahovat více různých složek, můžeme zaměřit pozornost na jednu růst podmiňující složku, jejíž koncentrace určuje rychlost růstu kultury.
- Reprodukční rychlost bakterií K závisí na dostupnosti výživy, takže $K = K(C)$.
- Podobně jako v modelu růstu rostlin předpokládáme, že k produkci jedné jednotky populace je třeba α jednotek (gramů) živné látky; kromě toho je ovšem třeba brát v úvahu přítok živné látky do komory a odtok živné látky z komory:

$$\frac{\mathrm{d}(CV)}{\mathrm{d}t} = -\alpha K(C)NV - FC + FC_0,$$

kde derivace na levé straně představuje rychlost změny množství živné látky, výraz $\alpha K(C)NV$ rychlost spotřeby živné látky k zabezpečení růstu populace, FC rychlost úbytku živné látky způsobeného odtokem z růstové komory a FC_0 rychlost přibývání živné látky způsobeného přítokem do růstové komory. Dostáváme tak model

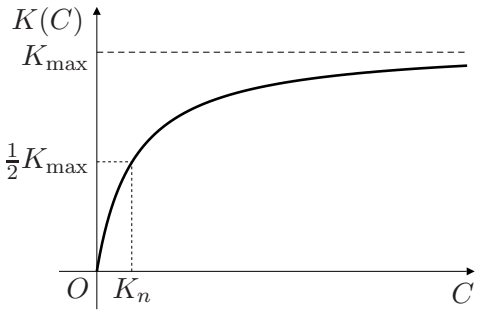
$$\begin{aligned} N' &= K(C)N - \frac{F}{V}N, \\ C' &= -\alpha K(C)N - \frac{FC}{V} + \frac{FC_0}{V}. \end{aligned}$$

- Reprodukční rychlost růstu bakterií $K(C)$ roste při rostoucím C (koncentrace živného roztoku v komoře) pouze do jisté limitní hodnoty.

Jeden z možných mechanismů zahrnujících tento poslední předpoklad je *Michaelisova-Mentenova kinetika*:

$$K(C) = \frac{K_{\max} C}{K_n + C},$$

kde $K_{\max}$ a K_n jsou kladné konstanty takové, že $K(K_n) = \frac{1}{2}K_{\max}$.



Obr. 4.2

Dospěli jsme tedy k modelu

$$\begin{aligned} N' &= \frac{K_{\max} C}{K_n + C}N - \frac{FN}{V}, \\ C' &= -\alpha\frac{K_{\max} C}{K_n + C}N - \frac{FC}{V} + \frac{FC_0}{V}. \end{aligned} \tag{4.1}$$

Systém (4.1) závisí na šesti parametrech: C_0, F, V, α, K_n, $K_{\max}$. Předpokládáme, že všechny tyto konstanty jsou kladné. Zatímco hodnoty konstant C_0, F, V můžeme měnit a ovlivňovat tak proces, konstanty α, $K_{\max}$

a K_n závisejí na vybraném typu bakterií a živného roztoku. Je zajímavé určit, co se přihodí, když jistý počet parametrů se změní (v přípustném oboru). Je možné, že např. růst některých parametrů by mohl být kompenzován poklesem jiných tak, že systém by zůstal kvalitativně stejný. Tedy šest konstant vystupujících v modelu může mít méně než šest stupňů volnosti. V následujícím odstavci ukážeme, že tomu tak skutečně je.

4.2 Dimenzionální analýza modelu

Podstatu dimenzionální analýzy ukážeme na modelu chemostatu. Položme

$$\begin{aligned} N &= N^*\hat{N}, \\ C &= C^*\hat{C}, \\ t &= t^*\tau. \end{aligned}$$

N, C, t zde značí původní měřené veličiny, N^*, C^*, t^* značí skalární násobky (bezrozměrné veličiny) a $\hat{N}$, $\hat{C}$, τ označují jednotky nesoucí rozměr. Např. je-li $N = 10^5$ bakterií na litr, může být $N^* = 10^5$, $\hat{N} = 1\,l^{-1}$, nebo $N^* = 1$, $\hat{N} = 10^5\,l^{-1}$, nebo $N^* = 100$, $\hat{N} = 1\,(ml)^{-1}$. Jednotky $\hat{N}$, $\hat{C}$, τ se budeme snažit vhodně zvolit, tak aby se systém (4.1) co nejvíc zjednodušil. Jednotky $\hat{N}$, $\hat{C}$, τ jsou voleny pevně a nezávisejí na t na rozdíl od bezrozměrných veličin N^*, C^*, t^*, které na čase závisejí. Dosazením do (4.1) dostáváme

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}(N^*\hat{N})}{\mathrm{d}(t^*\tau)} &= \frac{K_{\max}\,C^*\hat{C}}{K_n + C^*\hat{C}}N^*\hat{N} - \frac{F}{V}(N^*\hat{N}), \\ \frac{\mathrm{d}(C^*\hat{C})}{\mathrm{d}(t^*\tau)} &= -\alpha\frac{K_{\max}\,C^*\hat{C}}{K_n + C^*\hat{C}}N^*\hat{N} - \frac{FC^*\hat{C}}{V} + \frac{FC_0}{V}. \end{aligned}$$

Po úpravě

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}N^*}{\mathrm{d}t^*} &= \tau K_{\max}\frac{C^*}{K_n/\hat{C} + C^*}N^* - \frac{\tau F}{V}N^*, \\ \frac{\mathrm{d}C^*}{\mathrm{d}t^*} &= \frac{-\alpha\tau K_{\max}\hat{N}}{\hat{C}}\frac{C^*}{K_n/\hat{C} + C^*}N^* - \frac{\tau F}{V}C^* + \frac{\tau FC_0}{V\hat{C}}. \end{aligned}$$

Vhodnou volbou dosud nespecifikovaných $\hat{N}$, τ, $\hat{C}$ se pokusíme poslední soustavu rovnic zjednodušit:

$$\tau := \frac{V}{F}, \quad \hat{C} := K_n, \quad \hat{N} := \frac{K_n}{\alpha\tau K_{\max}} = \frac{K_nF}{\alpha V\ K_{\max}}.$$

Píšeme-li N, C, t místo N^*, C^*, t^*, může pak být poslední soustava psána ve tvaru

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= \alpha_1 \frac{C}{1+C} N - N, \\ \frac{\mathrm{d}C}{\mathrm{d}t} &= -\frac{C}{1+C} N - C + \alpha_2, \end{aligned} \tag{4.2}$$

kde

$$\alpha_1 = (\tau K_{\max}) = \frac{V K_{\max}}{F}, \quad \alpha_2 = \frac{\tau F C_0}{V \hat{C}} = \frac{C_0}{K_n}.$$

Systém (4.2) obsahuje dvě bezrozměrné konstanty α_1, α_2 místo původních šesti (K_n, $K_{\max}$, F, V, C_0 a α). Systém (4.2) je jednodušší a průzračnější než původní systém (4.1). Vidíme také, že chemostat má pouze dva stupně volnosti.

Systém (4.2) je nelineární. Je tudíž malá naděje najít jeho řešení v explicitním tvaru. Proto je k teoretické matematické analýze modelu chemostatu třeba využít kvalitativních metod teorie diferenciálních rovnic, zejména teorie autonomních rovnic a teorie stability. Významnou roli při hledání přibližných řešení a při úloze identifikace koeficientů soustavy hrají numerické metody.

4.3 Matematická analýza modelu chemostatu

Uvažujme systém (4.2), kde $\alpha_1 = V K_{\max}/F > 0$, $\alpha_2 = C_0/K_n > 0$, který je, jak bylo ukázáno, matematickým modelem chemostatu (po provedení dimenzionální analýzy). Jedná se o autonomní systém. Z biologického hlediska nás zajímají kladné hodnoty proměnných N, C. Všimněme si, že v oblasti $N > -1$, $C > -1$ máme zaručenu existenci a jednoznačnost každého počátečního problému pro systém (4.2), neboť pravé strany tohoto systému jsou v uvažované oblasti spojité i se svými parciálními derivacemi.

Singulární body. Singulární body systému (4.2) odpovídají ustáleným stavům chemostatu a je tedy důležité je znát. Souřadnice singulárních bodů $[\bar{C}, \bar{N}]$ dostaneme řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} \left(\alpha_1 \frac{\bar{C}}{1+\bar{C}} - 1 \right) \bar{N} &= 0, \\ -\frac{\bar{C}}{1+\bar{C}} \bar{N} - \bar{C} + \alpha_2 &= 0. \end{aligned}$$

Jeden singulární bod je zřejmě

$$[\bar{N}_1, \bar{C}_1] = [0, \alpha_2].$$

Případné další singulární body splňují rovnici $\alpha_1 \bar{C}/(1+\bar{C}) = 1$, tj. $\bar{C} = 1/(\alpha_1 - 1)$. Pak ale $-\bar{N}/\alpha_1 - 1/(\alpha_1 - 1) + \alpha_2 = 0$, tj. $\bar{N} = \alpha_1(\alpha_2 - 1/(\alpha_1 - 1))$. Druhý singulární bod tedy je

$$[\bar{N}_2, \bar{C}_2] = \left[\alpha_1 \left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right), \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right].$$

Singulární bod $[\bar{N}_1, \bar{C}_1]$ není příliš zajímavý, neboť odpovídá situaci, kdy počet bakterií je nulový a koncentrace výživného roztoku je stejná v komoře jako v zásobníku. Aby model měl netriviální ustálený stav, je třeba, aby singulární bod $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ ležel v prvním kvadrantu, tj. v množině $\mathbb{R}^2_+$. Musí tedy platit

$$\alpha_1 > 1 \quad \text{a} \quad \alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1}, \tag{4.3}$$

což budeme nadále předpokládat. Jacobiho matice pravých stran systému (4.2) je

$$J(N, C) = \begin{bmatrix} \alpha_1 \dfrac{C}{1+C} - 1 & \alpha_1 N \dfrac{1}{(1+C)^2} \\ -\dfrac{C}{1+C} & -N \dfrac{1}{(1+C)^2} - 1 \end{bmatrix}.$$

V singulárním bodě $[\bar{N}_1, \bar{C}_1]$ nabývá Jacobiho matice hodnoty

$$J(\bar{N}_1, \bar{C}_1) = \begin{bmatrix} \alpha_1 \dfrac{\alpha_2}{1+\alpha_2} - 1 & 0 \\ -\dfrac{\alpha_2}{1+\alpha_2} & -1 \end{bmatrix}.$$

Matice $J(\bar{N}_1, \bar{C}_1)$ má vlastní čísla

$$\lambda_1 = \frac{\alpha_1 \alpha_2 - \alpha_2 - 1}{1+\alpha_2} > 0, \quad \lambda_2 = -1 < 0.$$

Singulární bod $[\bar{N}_1, \bar{C}_1] = [0, \alpha_2]$ je tedy sedlo. Hodnota Jacobiho matice v singulárním bodě $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ je

$$J(\bar{N}_2, \bar{C}_2) = \begin{bmatrix} 0 & (\alpha_1 - 1)(\alpha_1 \alpha_2 - \alpha_2 - 1) \\ -\dfrac{1}{\alpha_1} & -\dfrac{\alpha_1 - 1}{\alpha_1}(\alpha_1 \alpha_2 - \alpha_2 - 1) - 1 \end{bmatrix}.$$

Vlastní čísla matice $J(\bar{N}_2, \bar{C}_2)$ tedy jsou

$$\lambda_1 = -\frac{\alpha_1 - 1}{\alpha_1}(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1) < 0 \quad \lambda_2 = -1 < 0.$$

Singulární bod $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ je tudíž stabilní uzel.

Charakteristické směry. U singulárních bodů typu uzel nebo sedlo může být užitečné znát směry s nimiž se trajektorie pro $t \to \infty$ resp. $t \to -\infty$ blíží k singulárnímu bodu, tj. charakteristické směry. Tyto směry lze zjistit na základě důsledku 3 kapitoly 2 jako vlastní vektory matice $J(\bar{N}_1, \bar{C}_1)$ resp. matice $J(\bar{N}_2, \bar{C}_2)$ příslušné vlastním číslům těchto matic. Charakteristický směr $\vec{v}_I = (v_1, v_2)$ v bodě $[\bar{N}_1, \bar{C}_1]$ příslušný vlastnímu číslu $\lambda_1 = (\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1)/(1 + \alpha_2)$ nalezneme řešením rovnice

$$(J(\bar{N}_1, \bar{C}_1) - \lambda_1 E) \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0,$$

tj.

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 \\ -\dfrac{\alpha_2}{1+\alpha_2} & -\dfrac{\alpha_1\alpha_2}{1+\alpha_2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0.$$

Dostáváme tak $\vec{v}_I = \pm(\alpha_1, -1)$. Charakteristický směr $\vec{v}_{II} = (v_1, v_2)$ v bodě $[\bar{N}_1, \bar{C}_1]$ příslušný vlastnímu číslu $\lambda_2 = -1$ zjistíme řešením rovnice

$$(J(\bar{N}_1, \bar{C}_1) - \lambda_2 E) \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0,$$

tj.

$$\begin{bmatrix} \dfrac{\alpha_1\alpha_2}{1+\alpha_2} & 0 \\ -\dfrac{\alpha_2}{1+\alpha_2} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0.$$

Vyjde nám $\vec{v}_{II} = \pm(0, 1)$.

Vypočtěme nyní charakteristické směry $\vec{v}_I$, $\vec{v}_{II}$ v bodě $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$. Pro směr $\vec{v}_I$ odpovídající vlastnímu číslu $\lambda_1 = -(\alpha_1 - 1)(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1)/\alpha_1$ obdržíme rovnici

$$(J(\bar{N}_2, \bar{C}_2) - \lambda_1 E) \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0,$$

tj.

$$\begin{bmatrix} \dfrac{\alpha_1 - 1}{\alpha_1}(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1) & (\alpha_1 - 1)(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1) \\ -\dfrac{1}{\alpha_1} & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0.$$

Dostáváme tak $\vec{v}_I = \pm(\alpha_1, -1)$. Charakteristický směr $\vec{v}_{II}$ v bodě $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ příslušný vlastnímu číslu $\lambda_2 = -1$ nalezneme řešením rovnice

$$(J(\bar{N}_2, \bar{C}_2) - \lambda_2 E) \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0,$$

tj.

$$\begin{bmatrix} 1 & (\alpha_1 - 1)(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1) \\ -\dfrac{1}{\alpha_1} & -\dfrac{\alpha_1 - 1}{\alpha_1}(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \end{bmatrix} = 0.$$

Vyjde nám $\vec{v}_{II} = \pm((\alpha_1 - 1)(\alpha_1\alpha_2 - \alpha_2 - 1), -1)$.

Nulkliny. Křivky, na nichž jsou směrové elementy uvažovaného dvojrozměrného systému autonomních diferenciálních rovnic rovnoběžné se souřadnými osami, budeme nazývat *nulklinami*. Rovnice nulklin získáme tedy tak, že položíme pravou stranu první resp. druhé rovnice uvažovaného systému rovnu nule. V případě systému (4.2) máme tudíž rovnice nulklin

$$\alpha_1 \frac{C}{1+C} N - N = 0$$

a

$$-\frac{C}{1+C} N - C + \alpha_2 = 0.$$

Nulkliny určené první z těchto dvou rovnic označíme jako N-nulkliny, nulkliny určené druhou rovnicí označíme jako C-nulkliny. Máme tedy dvě N-nulkliny o rovnicích

$$N = 0, \qquad C = \frac{1}{\alpha_1 - 1}$$

a jednu C-nulklinu danou rovnicí

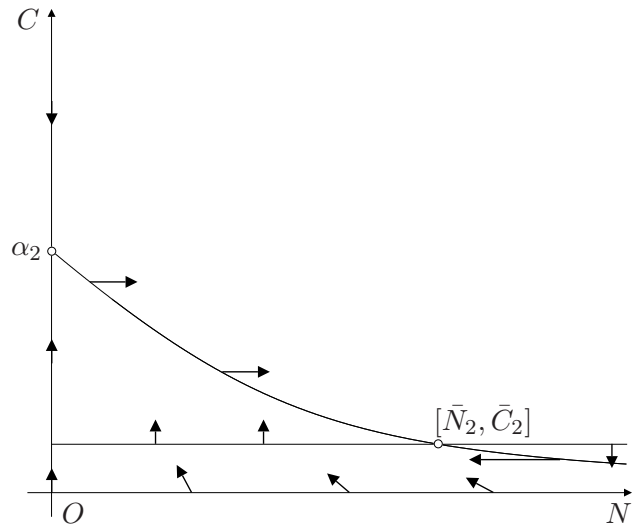
$$N = (\alpha_2 - C)\frac{1+C}{C}. \tag{4.4}$$

C-nulklina zřejmě prochází body $[0, \alpha_2]$, $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ a pro $C \to 0+$ je $N \to \infty$. Přesnějším vyšetřením průběhu funkce (4.4) snadno zjistíme, že C-nulklina je pro $C > 0$ klesající a konvexní — viz obr. 4.3.

Směrové elementy na nulklinách a na souřadných osách. Směrové elementy v bodech ležících na nulklinách a na souřadných osách snadno určíme zjištěním znamének pravých stran systému (4.2) v těchto bodech. Např. při určování směrových elementů na C-nulklině jsme po úpravě pravé strany první rovnice v (4.2) dostali

$$\alpha_1 \frac{C}{1+C} N - N = \frac{(\alpha_1 - 1)C - 1}{1+C} N \gtrless 0 \quad \text{pro} \quad C \gtrless \frac{1}{\alpha_1 - 1}.$$

Protože pravá strana druhé rovnice v (4.2) je v bodech C-nulkliny rovna nule, směřují směrové elementy na C-nulklině doprava pro $C > 1/(\alpha_1 - 1)$ a doleva pro $C < 1/(\alpha_1 - 1)$. Směrové elementy v bodech souřadných os a na nulklinách jsou znázorněny na obr. 4.3. Všimněme si ještě, že systém (4.2) má řešení $(0, C(t))$, kde $C(t)$ je řešením rovnice $C' = -C + \alpha_2$. Odtud lze snadno usoudit, že osa C je invariantní množina, ve které leží tři trajektorie systému (4.2): singulární bod $[0, \alpha_2]$ a dvě trajektorie, které jsou otevřenými polopřímkami ležícími v ose C směřujícími do bodu $[0, \alpha_2]$. To je v souladu s tím, že směrové elementy v bodech osy C leží v této ose.



Obr. 4.3

Směrové elementy pro velká N, C. Buď $(N(t), C(t))$ libovolné řešení systému (4.2). Položíme-li $w(t) = C(t) + \frac{1}{\alpha_1} N(t) - \alpha_2$, platí zřejmě

$$w'(t) = -w(t) \tag{4.5}$$

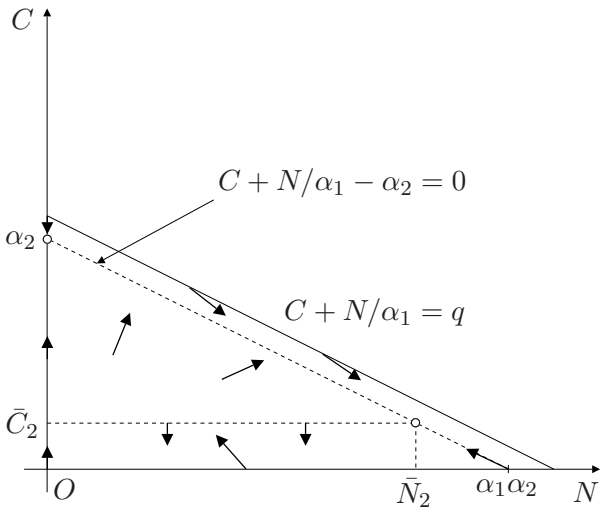
pro všechna t pro něž řešení $(N(t), C(t))$ existuje. Z rovnice (4.5) plyne, že existuje konstanta k taková, že $w(t) = ke^{-t}$. Proto rovnost

$$C(t) + \frac{1}{\alpha_1} N(t) - \alpha_2 = ke^{-t} \tag{4.6}$$

platí pro všechna t, pro něž řešení $(N(t), C(t))$ existuje. Lze snadno nahlédnout, že naopak ke každé reálné konstantě k existuje řešení $(N(t), C(t))$ systému (4.2) takové, že platí (4.6).

Poněvadž v rovnici (4.6) lze volit $k = 0$, vidíme že přímka $C + N/\alpha_1 - \alpha_2 = 0$ je invariantní množina. Trajektorie v ní ležící jsou singulární body $[\bar{N}_1, \bar{C}_1]$, $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ a otevřené úsečky resp. polopřímky ležící v této přímce.

Z rovnice (4.6) je rovněž vidět, že při $q > \alpha_2$ směřují směrové elementy systému (4.2) v bodech přímky $C + N/\alpha_1 = q$ pod tuto přímku — viz obr. 4.4. Tato skutečnost, spolu s tím jak vypadá směrové pole na souřadných osách, implikuje, že každá trajektorie systému (4.2) procházející nějakým bodem prvního kvadrantu je pro $t \to \infty$ ohraničená, přičemž při rostoucím t z prvního kvadrantu nevyjde.

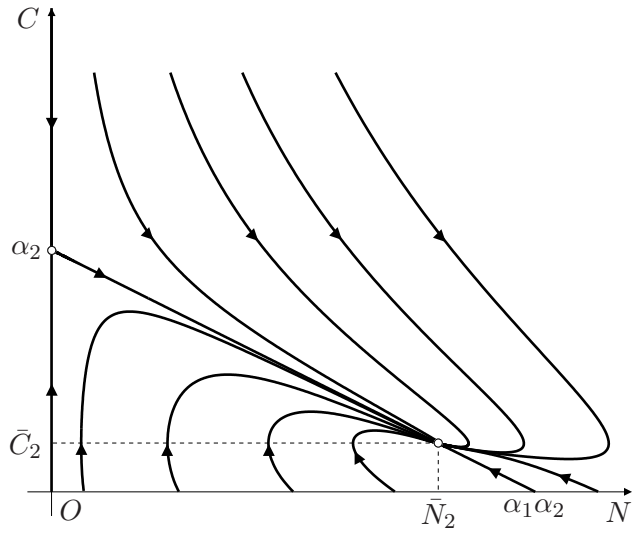


Obr. 4.4

Limitní chování trajektorií. Uvažujme nyní libovolnou trajektorii systému (4.2) ležící v prvním kvadrantu. Protože tato trajektorie je pro $t \to \infty$ ohraničená, má kompaktní uzávěr při $t \to \infty$. Předpokládejme, že tato trajektorie je uzavřená. Pak podle věty 4 kapitoly 2 obsahuje ve svém vnitřku stacionární bod systému (4.2). Protože uvažovaná trajektorie leží v prvním kvadrantu, musí tímto stacionárním bodem být bod $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$. To však není možné, protože přímka $C + N/\alpha_1 - \alpha_2 = 0$ procházející singulárním bodem $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ je invariantní množina.

Předpokládejme tedy, že uvažovaná trajektorie není uzavřená. Kdyby ω-limitní množina této trajektorie neobsahovala žádné singulární body, byla by podle Poincarého-Bendixsonovy věty ω-limitní množina tvořena body uzavřené trajektorie. Systém (4.2) má tedy opět uzavřenou trajektorii obsahující ve svém vnitřku singulární bod $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$, což vede znovu ke sporu.

Předpokládejme nyní, že uvažovaná trajektorie není uzavřená a že její



Obr. 4.5

ω-limitní množina obsahuje aspoň jeden singulární bod. S ohledem na tvar směrového pole systému (4.2) a na to, že singulární bod $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$ je uzel, je vzhledem k větě 8 kapitoly 2 vyloučena možnost, že ω-limitní množina obsahuje jiné body než singulární. Zároveň ze zmíněné věty plyne, že ω-limitní množina je tvořena jediným singulárním bodem. Uvážíme-li tvar směrového pole, vidíme, že tímto singulárním bodem musí být bod $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$. Podle důsledku 1 kapitoly 2 se uvažovaná trajektorie při $t \to \infty$ blíží k singulárnímu bodu $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$. „Fázový portrét“ je znázorněn na obr. 4.5.

Interpretace získaných poznatků.
i. Jsou-li počáteční hodnoty $N(0) = 0$, $C(0) = 0$, pak vlivem přitékajícího živného roztoku se C mění od 0 do α_2, N zůstává nulové.
ii. Je-li $C(0) \geq 0$, $N(0) > 0$, $[N(0), C(0)] \neq [\bar{N}_2, \bar{C}_2]$, pak N resp. C se limitně blíží k $\bar{N}_2$ resp. $\bar{C}_2$. Je-li navíc $C(0) < \bar{C}_2$, $N(0) \leq \bar{N}_2$, pak N zpočátku klesá (málo živin) a C roste, ale s přibýváním živin pak začne N růst a později C přestane růst a začne klesat, až se N a C prakticky ustálí v bodě $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$. Je-li však $C(0) > \bar{C}_2$, $N(0) \leq \bar{N}_2$, pak zpočátku N roste (nadbytek živin) a C klesá, později ovšem N začíná klesat a posléze i C přestane klesat a začne růst, až se N a C prakticky ustálí v bodě $[\bar{N}_2, \bar{C}_2]$.

Vrátíme-li se k původnímu modelu (před dimenzionální analýzou), vi-

díme, že jeho chování bude analogické, ovšem singulární body nyní jsou

$$[\bar{N}_1, \bar{C}_1] = [0, C_0], \quad [\bar{N}_2, \bar{C}_2] = \left[\frac{1}{\alpha} \left(C_0 - \frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}} \right), \frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}} \right],$$

neboť

$$N = N^* \hat{N}, \quad C = C^* \hat{C}, \quad t = t^* \tau,$$
$$\hat{N} = \frac{K_n F}{\alpha V K_{\max}}, \quad \hat{C} = K_n, \quad \tau = \frac{V}{F},$$
$$\alpha_1 = \frac{V K_{\max}}{F}, \qquad \alpha_2 = \frac{C_0}{K_n}$$

a

$$[\bar{N}_1^*, \bar{C}_1^*] = [0, \alpha_2], \quad [\bar{N}_2^*, \bar{C}_2^*] = \left[\alpha_1 \left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right), \frac{1}{\alpha_1 - 1} \right].$$

Podmínky $\alpha_1 > 1$ a $\alpha_2 > 1/(\alpha_1 - 1)$ jsou tvaru

$$\frac{F}{V} < K_{\max} \quad \text{a} \quad \frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}} < C_0,$$

tj.

$$\frac{F}{V} < \min \left(K_{\max}, \frac{C_0 K_{\max}}{C_0 + K_n} \right).$$

Protože $0 < C_0/(C_0 + K_n) < 1$, lze poslední podmínku psát ve varu

$$\frac{F}{V} < \frac{C_0 K_{\max}}{C_0 + K_n}. \tag{4.7}$$

Je-li splněna podmínka (4.7), je singulární bod

$$[\bar{N}_2, \bar{C}_2] = \left[\frac{1}{\alpha} \left(C_0 - \frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}} \right), \frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}} \right]$$

stabilní, tj. řešení $(N(t), C(t)) = (\bar{N}_2, \bar{C}_2)$ je asymptoticky stabilní a pro libovolné řešení $(N(t), C(t))$ systému (4.1) začínající v prvním kvadrantu platí $\lim_{t \to \infty} (N(t), C(t)) = (\bar{N}_2, \bar{C}_2)$. Z praktického hlediska to znamená, že systém (4.1) přejde z libovolného stavu $(N(0), C(0))$, kde $N(0) > 0$, $C(0) > 0$ po určité době do stavu $(\bar{N}_2, \bar{C}_2)$, tj $N(t)$ se prakticky ustálí na hodnotě

$$\frac{1}{\alpha} \left(C_0 - \frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}} \right)$$

a $C(t)$ se prakticky ustálí na hodnotě

$$\frac{K_n \frac{F}{V}}{K_{\max} - \frac{F}{V}}.$$

Poznámka. 1. Není-li splněna podmínka (4.7), tj. v případě $\alpha_1 \leq 1$, nebo v případě $\alpha_1 > 1, \alpha_2 \leq 1/(\alpha_1 - 1)$ se snadno ověří, že systém (4.2) má v uzávěru prvního kvadrantu jediný singulární bod, a to $[0, \alpha_2]$. Příslušné stacionární řešení je asymptoticky stabilní a libovolné řešení systému (4.2) začínající v prvním kvadrantu se limitně blíží k tomuto bodu pro $t \to \infty$. Tedy pro libovolné řešení $(N(t), C(t))$, $N(0) > 0$, $C(0) > 0$ systému (4.1) platí $\lim_{t\to\infty}(N(t), C(t)) = (0, C_0)$. To prakticky znamená, že dojde k vyplavení kultury a koncentrace živného roztoku v komoře se ustálí na hodnotě C_0, což je koncentrace živného roztoku v zásobníku.
2. Je třeba si uvědomit, že uvedený model může odpovídat realitě pouze pro dosti velká N. Při malých N mohou hrát větší roli i nahodilé vlivy (může např. dojít k vyplavení malého počtu bakterií a v komoře už žádná nezůstane, i když by model nasvědčoval něčemu jinému). Je nutno vzít v úvahu i to, že jsme situaci idealizovali předpokladem spojitosti funkcí $N(t)$, $C(t)$.

4.4 Poznámky k literatuře

Model chemostatu, na kterém byla demonstrována analýza matematického modelu, byl převzat z monografie

> Edelstein-Keshet, L. (1988) *Mathematical Models in Biology.* New York: Random House.

Prvně byla tato problematika publikována patrně v publikaci

> Segel, L. A. (1984) *Modelling Dynamic Phenomena in Molecular and Cellular Biology.* Cambridge: Cambridge University Press.

4.5 Cvičení

1. Proveďte matematickou analýzu modelu (4.2) v případě $\alpha_1 \leq 1$ a v případě $\alpha_1 > 1, \alpha_2 \leq 1/(\alpha_1 - 1)$.

2. Určete charakteristické směry systému (4.2) užitím věty 11 kapitoly 2.

3. Předpokládejte, že Michelisova-Mentenova kinetika v modelu chemostatu je nahrazena vztahem $K(C) = K_m C$, kde $K_m > 0$ je konstanta. Jaké bude mít příslušný model singulární body? Rozhodněte o stabilitě těchto singulárních bodů.

4. Často je možné provést dimenzionální analýzu více způsoby. Volme například $\hat{N}$ stejně jako dříve, avšak položme $\tau = 1/K_{\max}$, $\hat{C} = \tau F C_0/V$. Určete jaký bude tvar modelu chemostatu po dimenzionální analýze a napište podmínky pro stabilitu singulárního bodu v $\mathbb{R}^2_+$.

5. V průmyslových aplikacích požadujeme nejen, aby model chemostatu měl stabilní singulární bod v $\mathbb{R}^2_+$, ale také, aby množství vykultivovaných bakterií bylo co největší. Jak je toho možno dosáhnout vhodnou volbou parametrů V, F, C_0?

6. V hypotetické růstové komoře se kultivují mikroorganismy následujícím způsobem: Živiny, kterými jsou mikroorganismy zásobovány, jsou umístěny v zásobníku odděleném od růstové komory polopropustnou membránou (propustnou ve směru ze zásobníku do komory). Nechť C_0 je koncentrace živin v zásobníku, $C(t)$ koncentrace živin v růstové komoře v čase t a $N(t)$ populační hustota bakterií v čase t. Živiny mohou difuzně procházet ze zásobníku přes membránu do růstové komory v množství úměrném rozdílu koncentrací C_0 a $C(t)$. Mikroorganisny mají úmrtnost $\mu > 0$. Sestavte odpovídající model a proveďte jeho analýzu.

Výsledky:

5. Množství bakterií lze zvyšovat zvětšováním C_0 a V a zmenšováním F. Maximum neexistuje.

Kapitola 5

Modely koexistence dvou biologických druhů

Uvažujme dvě různé populace na jedné lokalitě. Označme $N_1(t)$ a $N_2(t)$ jejich velikosti v čase t. Pokud populace vzájemně neovlivňují změny svých velikostí (přírůstek nebo úbytek), lze vývoj těchto velikostí modelovat podle odstavce 3.5 rovnicemi

$$N_1' = (\varepsilon_1 - \alpha_1 N_1)N_1, \quad N_2' = (\varepsilon_2 - \alpha_2 N_2)N_2,$$

kde α_1, α_2, ε_1, ε_2 jsou kladné konstanty. V reálném prostředí ale bývají změny velikosti jedné populace ovlivněny přítomností druhé z nich a naopak. V prvním přiblížení lze předpokládat, že tento vliv je úměrný pravděpodobnosti setkání jedinců z uvažovaných populací. Tuto pravděpodobnost lze považovat za úměrnou součinu velikostí jednotlivých populací. Provedená úvaha vede k následujícímu matematickému modelu (systému dvou diferenciálních rovnic)

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha_1 N_1)N_1 + \gamma_1 N_1 N_2, \\ N_2' &= (\varepsilon_2 - \alpha_2 N_2)N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 \end{aligned}$$

pro popis vývoje velikostí dvou vzájemně se ovlivňujících populací. Pokud druhá populace podporuje růst první, je $\gamma_1 > 0$; pokud druhá populace růst prvé brzdí, je $\gamma_1 < 0$; pokud druhá populace neovlivňuje růst první, je $\gamma_1 = 0$ atd. Podobně znaménko γ_2 určuje vliv první populace na druhou. Podle znamének koeficientů γ_1, γ_2 lze vztahy mezi dvěma populacemi klasifikovat:

$+$	$+$	*mutualismus*
$+$	0	*komensalismus*
$+$	$-$	*predace*
$-$	0	*amensalismus*
$-$	$-$	*konkurence*
0	0	*neutralismus*

Vzájemný vztah mezi populacemi nemusí nijak souviset s jejich postavením v potravním řetězci. Příkladem mutualismu (*symbiózy, kooperace*) může být třeba soužití zelených řas a houby (lišejník), mravenců a mšic nebo lidí a prasat. Krab poustevníček využívá ulity mrtvých plžů ale živým nijak neškodí ani neprospívá — jedná se tedy o příklad komensalismu. Typickým představitelem predace je vztah dravec - kořist. Amensalismus nastane například tehdy, když pro první populaci jsou toxické produkty metabolismu populace druhé. Ke konkurenci dochází, pokud obě populace využívají stejný omezený zdroj (prostor, sluneční svit, živiny, potravu). Konkurence může být *exploatační* (jedinci využívají zdroje tak, že neomezují přístup ostatních k témuž zdroji, jediný negativní vliv je zmenšení využitelné části zdroje) nebo *interferenční* (každý jedinec své zdroje brání — teritoriální chování vyšších živočichů). Tyto dva typy konkurence lze popsat stejným modelem pouze s rozdílnými velikostmi koeficientů vzájemného působení γ_i.

V této kapitole sestavíme a budeme analyzovat modely základních typů vztahů mezi populacemi — konkurence, mutualismu a predace.

5.1 Model konkurence mezi dvěma biologickými druhy

V tomto odstavci uvedeme jednoduchý, snadno analyzovatelný model konkurence dvou druhů, tj. model soužití dvou druhů, které navzájem soupeří o potravu, společný životní prostor a pod. Budeme používat následující označení:

N_1 ... velikost populace prvního druhu,
N_2 ... velikost populace druhého druhu,
$\varepsilon_1 > 0$ ... střední rychlost růstu první populace na jedno individuum,
$\varepsilon_2 > 0$ ... střední rychlost růstu druhé populace na jedno individuum.

Předpokládáme, že při velkých velikostech populací dochází ke zpomalení růstu vlivem omezených zdrojů potravy apod. Toto zpomalení bude

popsáno funkcemi $f_1(N_1, N_2)$, $f_2(N_1, N_2)$:

$$\frac{\mathrm{d}N_1}{\mathrm{d}t} = (\varepsilon_1 - f_1(N_1, N_2))N_1,$$
$$\frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}t} = (\varepsilon_2 - f_2(N_1, N_2))N_2.$$

Předpokládejme pro jednoduchost, že

$$f_i(N_1, N_2) = \alpha_{i1}N_1 + \alpha_{i2}N_2 \qquad (i = 1, 2),$$

kde $\alpha_{ij} > 0$ $(i, j = 1, 2)$.

Matematický model má pak tvar systému dvou diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2)N_1, \\ N_2' &= (\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2)N_2. \end{aligned} \tag{5.1}$$

Každý počáteční problém pro tento systém má jediné úplné řešení. Budou nás zajímat řešení ležící v prvním kvadrantu.

Dimenzionální analýza modelu. Položme

$$N_1 = N_1^*\hat{N}_1, \quad N_2 = N_2^*\hat{N}_2, \quad t = t^*\tau.$$

Dosazením do (5.1) dostáváme

$$\frac{\mathrm{d}N_1^*}{\mathrm{d}t^*}\hat{N}_1 = \tau(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1^*\hat{N}_1 - \alpha_{12}N_2^*\hat{N}_2)N_1^*\hat{N}_1,$$
$$\frac{\mathrm{d}N_2^*}{\mathrm{d}t^*}\hat{N}_2 = \tau(\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1^*\hat{N}_1 - \alpha_{22}N_2^*\hat{N}_2)N_2^*\hat{N}_2.$$

Položíme-li

$$\tau = \frac{1}{\varepsilon_1}, \qquad \hat{N}_1 = \frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}}, \qquad \hat{N}_2 = \frac{\varepsilon_1}{\alpha_{22}},$$

obdržíme

$$\frac{\mathrm{d}N_1^*}{\mathrm{d}t^*} = (1 - N_1^* - \frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}}N_2^*)N_1^*,$$
$$\frac{\mathrm{d}N_2^*}{\mathrm{d}t^*} = (\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1} - \frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}}N_1^* - N_2^*)N_2^*.$$

Píšeme-li N_1, N_2, t místo N_1^*, N_2^*, t^* a označíme-li

$$a = \frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}}, \qquad b = \frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}}, \qquad c = \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1},$$

dostaneme

$$\begin{aligned} N_1' &= (1 - N_1 - aN_2)N_1, \\ N_2' &= (c - bN_1 - N_2)N_2. \end{aligned} \tag{5.2}$$

Systém (5.2) má zřejmě singulární body $[0,0]$, $[1,0]$, $[0,c]$. Další singulární body je třeba hledat řešením systému dvou rovnic

$$\begin{aligned} N_1 + aN_2 &= 1 \\ bN_1 + N_2 &= c. \end{aligned}$$

To zda takto získáme další singulární bod ležící v prvním kvadrantu, závisí na hodnotách parametrů a, b, c. Budeme se zabývat čtyřmi případy:
1° $b < c$, $ac < 1$,
2° $b > c$, $ac > 1$,
3° $b < c$, $ac > 1$,
4° $b > c$, $ac < 1$.
Případ 1° („slabá konkurence“). V tomto případě musí platit $ab < ac < 1$ a systém (5.2) má singulární body

$$[0,0], \quad [1,0], \quad [0,c], \quad \left[\frac{1-ac}{1-ab}, \frac{c-b}{1-ab}\right]$$

ležící v prvním kvadrantu. Jacobiho matice systému (5.2) je

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} 1 - 2N_1 - aN_2 & -aN_1 \\ -bN_2 & c - bN_1 - 2N_2 \end{bmatrix}.$$

Hodnoty Jacobiho matice $J(N_1, N_2)$ v singulárních bodech $[0,0]$, $[1,0]$, $[0,c]$ a příslušná vlastní čísla vycházejí postupně:

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & c \end{bmatrix}, \qquad \lambda_1 = 1 > 0, \quad \lambda_2 = c > 0,$$

$$J(1,0) = \begin{bmatrix} -1 & -a \\ 0 & c-b \end{bmatrix}, \qquad \lambda_1 = -1 < 0, \quad \lambda_2 = c - b > 0,$$

$$J(0,c) = \begin{bmatrix} 1-ac & 0 \\ -bc & -c \end{bmatrix}, \qquad \lambda_1 = 1 - ac > 0, \quad \lambda_2 = -c < 0.$$

Singulární bod $[0,0]$ je tedy nestabilní uzel, zatímco singulární body $[1,0]$, $[0,c]$ jsou sedla. Snadno se ověří, že charakteristické směry v bodě $[0,0]$ jsou

$\vec{v}_I = \pm(1,0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(0,1)$ (pokud $c \neq 1$), v bodě $[1,0]$ jsou $\vec{v}_I = \pm(1,0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(a, b-c-1)$ a v bodě $[0,c]$ jsou $\vec{v}_I = \pm(0,1)$, $\vec{v}_{II} = \pm(-1+ac-c, bc)$.

V singulárním bodě $[\bar{N}_1, \bar{N}_2] = [(1-ac)/(1-ab), (c-b)/(1-ab)]$ je hodnota Jacobiho matice

$$J(\bar{N}_1, \bar{N}_2) = \begin{bmatrix} \dfrac{ac-1}{1-ab} & -a\dfrac{1-ac}{1-ab} \\ -b\dfrac{c-b}{1-ab} & \dfrac{b-c}{1-ab} \end{bmatrix}. \tag{5.3}$$

Matice (5.3) má charakteristickou rovnici

$$\lambda^2 - \frac{ac-1+b-c}{1-ab}\lambda + \frac{(1-ac)(c-b)}{1-ab} = 0,$$

takže vlastní čísla matice (5.3) jsou

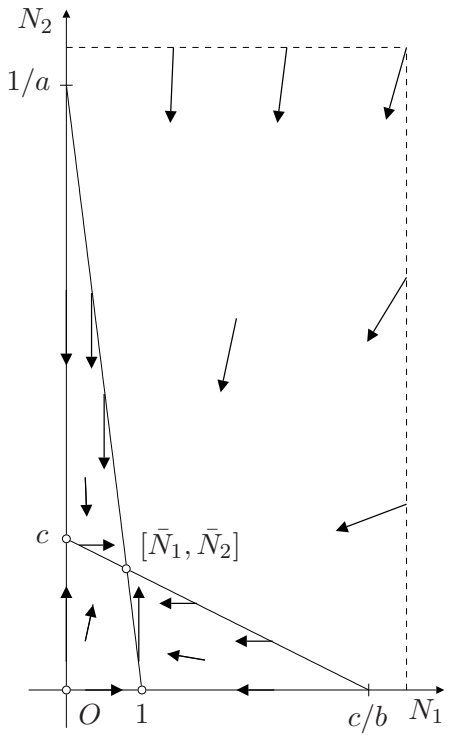
$$\lambda_{1,2} = \frac{ac-1+b-c \pm \sqrt{D}}{2(1-ab)}$$

kde $D = (ac-1+b-c)^2 - 4(ac-1)(ab-1)(c-b)$. Pro diskriminant D platí $D < (ac-1+b-c)^2$ a

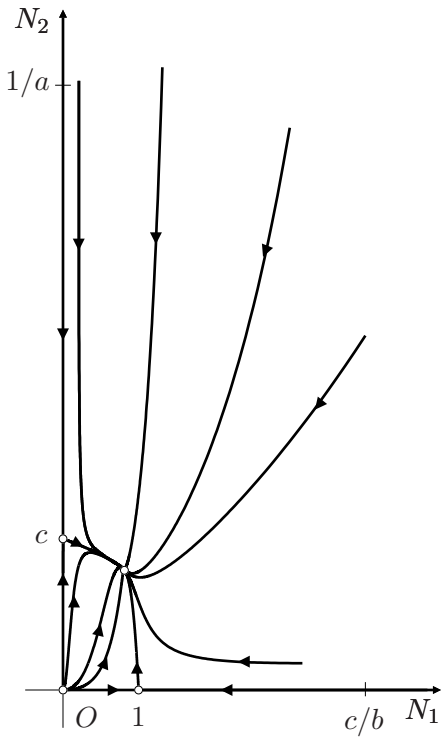
$$\begin{aligned} D = (1-ac-c+b)^2 + 4(1-ac)(c-b) - 4(1-ab)(1-ac)(c-b) \\ > 4ab(1-ac)(c-b) > 0. \end{aligned}$$

Vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ matice (5.3) jsou proto reálná různá a platí $\lambda_{1,2} < 0$. Singulární bod $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ je tedy stabilní uzel.

Systém (5.2) má N_1-nulkliny $N_1 = 0$, $N_1 + aN_2 - 1 = 0$ a N_2-nulkliny $N_2 = 0$, $bN_1 + N_2 - c = 0$. Souřadné osy N_1 resp. N_2 jsou invariantní množiny, které jsou tvořeny singulárními body $[0,0]$, $[1,0]$ resp. $[0,0]$, $[0,c]$ a otevřenými úsečkami resp. polopřímkami ležícími v těchto osách. Nulkliny a směrové pole jsou znázorněny na obr. 5.1. Všimněme si, že při $\sigma > c/b$ jsou derivace N_1', N_2' v bodech přímky $N_1 = \sigma$ ležících v prvním kvadrantu záporné a při $\sigma > 1/a$ jsou rovněž derivace N_1', N_2' v bodech přímky $N_2 = \sigma$ ležících v prvním kvadrantu záporné. Směrové elementy v těchto bodech proto směřují doleva dolů. Tvar směrového pole zřejmě vylučuje existenci uzavřené trajektorie ležící v prvním kvadrantu. Podobnými úvahami jako při analýze modelu chemostatu zjišťujeme, že ω-limitní množina libovolné trajektorie ležící v prvním kvadrantu je tvořena jediným bodem, a to singulárním bodem $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$. Všechny trajektorie procházející nějakým bodem množiny $\mathbb{R}^2_+$ se tedy podle důsledku 1 kapitoly 2 limitně blíží bodu $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$



Obr. 5.1



Obr. 5.2

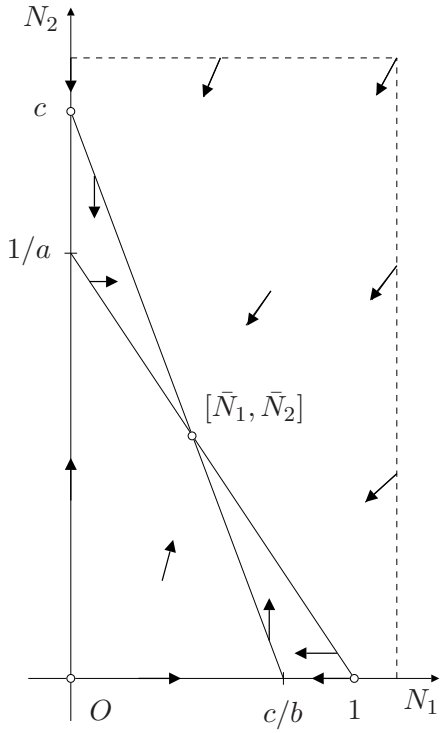
pro $t \to \infty$. Stavy populací se tedy po určitém čase prakticky ustálí na hodnotách $\bar{N}_1$, $\bar{N}_2$, takže obě populace přežívají (obr. 5.2).

Případ 2° („silná konkurence“). V tomto případě je $ab > ac > 1$. Opět máme čtyři singulární body

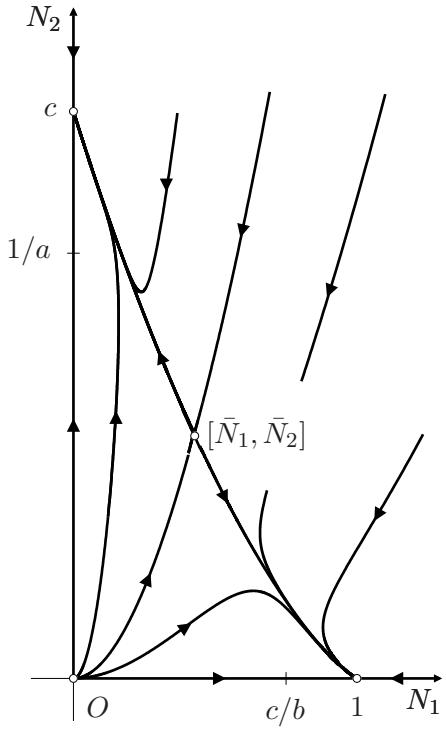
$$[0,0], \quad [1,0], \quad [0,c], \quad \left[\frac{1-ac}{1-ab}, \frac{c-b}{1-ab}\right]$$

ležící v prvním kvadrantu. Vlastní čísla Jacobiho matice uvažované v těchto bodech jakož i charakteristické směry vyjdou formálně stejně jako v případě 1°, některá z nich však budou mít opačná znaménka. Odtud zjistíme, že singulární bod $[0,0]$ je nestabilní uzel, singulární body $[1,0]$ a $[0,c]$ jsou stabilní uzly a bod $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ je sedlo. Analogickými úvahami jako dříve usoudíme, že v tomto případě se každá trajektorie procházející nějakým bodem prvního kvadrantu musí při $t \to \infty$ limitně blížit k singulárnímu bodu $[1,0]$ nebo $[0,c]$ (až na konečný počet trajektorií, které se limitně blíží k bodu

$[(1-ac)/(1-ab), (c-b)/(1-ab)]$, což je z praktického hlediska nevýznamné). Lze tudíž očekávat vyhynutí jednoho druhu — buď prvního, nebo druhého. Směrové pole a trajektorie jsou znázorněny na obr. 5.3 a 5.4.



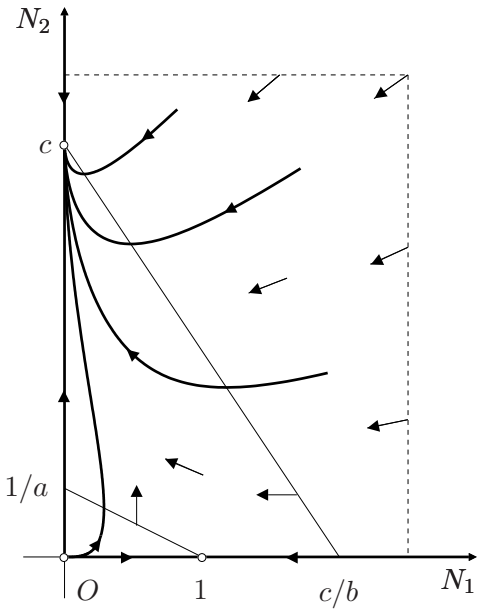
Obr. 5.3



Obr. 5.4

Případ 3° („dominance“ 2. druhu). V tomto případě má systém (5.2) v množině $\mathbb{R}^2_+$ tři singulární body $[0,0]$, $[1,0]$ a $[0,c]$. První z nich je nestabilní uzel, druhý sedlo a třetí stabilní uzel. Další singulární bod buď neexistuje, nebo leží mimo první kvadrant. V tomto případě se při $t \to \infty$ všechny trajektorie ležící v prvním kvadrantu limitně blíží k bodu $[0,c]$. Přežívá tedy druhý druh, zatímco první vymírá — viz obr. 5.5.

Případ 4° („dominance“ 1. druhu). Systém (5.2) má v tomto případě v prvním kvadrantu opět pouze tři singulární body $[0,0]$, $[1,0]$ a $[0,c]$, které jsou typu nestabilní uzel, stabilní uzel a sedlo. Všechny trajektorie ležící v prvním kvadrantu se při $t \to \infty$ limitně blíží k bodu $[1,0]$. Přežívá první druh, druhý vymírá.



Obr. 5.5

Závěr. Singulárním bodům $[0,0]$, $[1,0]$, $[0,c]$ a případně $[(1-ac)/(1-ab),(c-b)/(1-ab)]$ systému (5.2) odpovídají singulární body $[0,0]$, $[\frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}},0]$, $[0,\frac{\varepsilon_2}{\alpha_{21}}]$, případně

$$\left[\frac{\varepsilon_1\alpha_{22}-\varepsilon_2\alpha_{12}}{\alpha_{11}\alpha_{22}-\alpha_{12}\alpha_{21}},\frac{\varepsilon_2\alpha_{11}-\varepsilon_1\alpha_{21}}{\alpha_{11}\alpha_{22}-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right]$$

systému (5.1).
1. Je-li $\frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}}<\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}$ a zároveň $\frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}}<\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$, pak se původní model (5.1) při libovolném počátečním stavu v prvním kvadrantu prakticky dostane během času do rovnovážného stavu

$$\left[\frac{\varepsilon_1\alpha_{22}-\varepsilon_2\alpha_{12}}{\alpha_{11}\alpha_{22}-\alpha_{12}\alpha_{21}},\frac{\varepsilon_2\alpha_{11}-\varepsilon_1\alpha_{21}}{\alpha_{11}\alpha_{22}-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right].$$

Oba druhy tedy přežívají a jejich velikosti se ustálí na hodnotách menších, než by byly velikosti $\varepsilon_1/\alpha_{11}$ resp. $\varepsilon_2/\alpha_{22}$ osamocených populací v témže prostředí.
2. Je-li $\frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}}>\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}$ a zároveň $\frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}}>\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$, pak jeden z druhů vymírá a druhý přežívá. Vymírá-li první druh, pak velikost populace druhého druhu N_2 se ustálí na hodnotě $\frac{\varepsilon_2}{\alpha_{22}}$, vymírá-li druhý druh, pak velikost populace prvního druhu N_1 se prakticky ustálí na hodnotě $\frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}}$.

3. Je-li $\frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}} < \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}$ a zároveň $\frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}} > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$, pak první druh vymírá a velikost populace N_2 druhého druhu se prakticky ustálí na rovnovážné hodnotě $\frac{\varepsilon_2}{\alpha_{22}}$.
4. Je-li $\frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}} > \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}$ a zároveň $\frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}} < \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}$, pak druhý druh vymírá a velikost populace N_1 prvního druhu se prakticky ustálí na rovnovážné hodnotě $\frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}}$.

5.2 Model symbiózy dvou druhů

Uvažujme soužití dvou druhů, které se vzájemně podporují, tj. přítomnost jedinců jednoho druhu urychluje růst populace druhého druhu a naopak. Opět označíme
N_i ... velikost populace i-tého druhu,
ε_i ... specifická míra růstu i-tého druhu,
$i = 1, 2$. Matematický model vývoje velikostí uvažovaných populací se liší od modelu konkurence z předchozího odstavce opačnými znaménky koeficientů vzájemného působení. Má tedy tvar

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 + \alpha_{12}N_2)N_1\,, \\ N_2' &= (\varepsilon_2 + \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2)N_2\,, \end{aligned} \tag{5.4}$$

nebo (po provedení dimenzionální analýzy)

$$\begin{aligned} N_1' &= (1 - N_1 + aN_2)N_1\,, \\ N_2' &= (c + bN_1 - N_2)N_2\,, \end{aligned} \tag{5.5}$$

kde

$$a = \frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}}, \quad b = \frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}}, \quad c = \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}$$

a všechny parametry jsou kladné. Koeficienty a, b lze interpretovat jako relativní sílu mutualismu vzhledem k síle vnitrodruhové konkurence.

Systém (5.5) má v prvním kvadrantu singulární body $[0,0]$, $[1,0]$, $[0,c]$ a pokud $ab < 1$, pak také

$$\left[\bar{N}_1, \bar{N}_2\right] = \left[\frac{1+ac}{1-ab}, \frac{b+c}{1-ab}\right] = \left[1 + a\frac{b+c}{1-ab}, c + b\frac{1+ac}{1-ab}\right].$$

Jacobiho matice systému (5.5) je

$$J\left(N_1, N_2\right) = \begin{bmatrix} 1 - 2N_1 + aN_2 & aN_1 \\ bN_2 & c + bN_1 - 2N_2 \end{bmatrix}.$$

Snadno se ověří (jako v předchozím odstavci), že singulární bod $[0,0]$ je nestabilní uzel, zatímco singulární body $[1,0]$, $[0,c]$ jsou sedla.

Nechť $ab < 1$ (slabý mutualismus). V singulárním bodě $\left[\bar{N}_1, \bar{N}_2\right]$ je hodnota Jacobiho matice

$$J\left(\bar{N}_1, \bar{N}_2\right) = \begin{bmatrix} -\dfrac{1+ac}{1-ab} & a\dfrac{1+ac}{1-ab} \\ b\dfrac{b+c}{1-ab} & -\dfrac{b+c}{1-ab} \end{bmatrix}.$$

Tato matice má charakteristickou rovnici

$$\lambda^2 + \frac{1+b+c+ac}{1-ab}\lambda + \frac{(1+ac)(b+c)}{1-ab} = 0\,,$$

jejíž kořeny jsou

$$\lambda_{1,2} = \frac{-(1+b+c+ac) \pm \sqrt{D}}{2(1-ab)}\,,$$

kde $D = (1+b+c+ac)^2 - 4(1+ac)(b+c)(1-ab)$. Pro diskriminant D platí $D < (1+b+c+ac)^2$ a

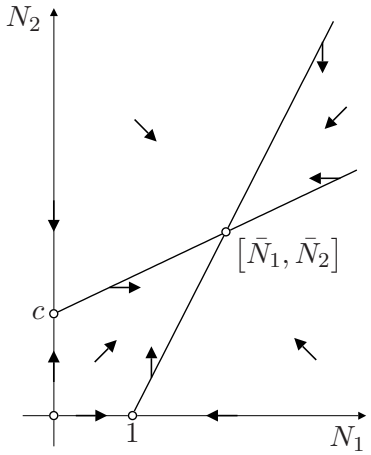
$$D = (1+ac-b-c)^2 + 4(1+ac)(b+c) - 4(1+ac)(b+c)(1-ab) =$$
$$(1+ac-b-c)^2 + 4(1+ac)(b+c)(1-1+ab) \geq 4ab(1+ac)(b+c) > 0.$$

Vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ příslušné Jacobiho matice jsou proto reálná, různá a záporná. Singulární bod $\left[\bar{N}_1, \bar{N}_2\right]$ je tedy stabilní uzel.

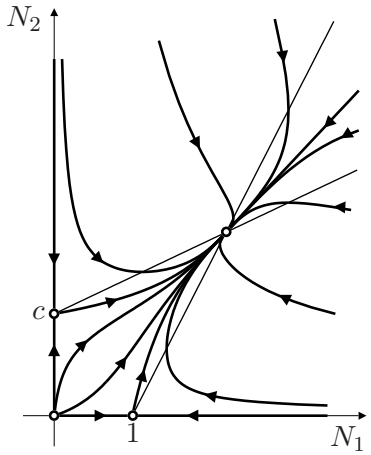
Směrové pole systému (5.5) je znázorněno na obr. 5.6. Z jeho tvaru vidíme, že každá trajektorie tohoto systému ležící v prvním kvadrantu je ohraničená při $t \to \infty$ a že žádná trajektorie v prvním kvadrantu nemůže být uzavřená. Užitím Poincaré-Bendixsonovy věty snadno zjistíme, že všechny trajektorie procházející nějakým bodem množiny $\mathbb{R}^2_+$ se pro $t \to \infty$ limitně blíží k bodu $\left[\bar{N}_1, \bar{N}_2\right]$. Obě populace přežívají a jejich velikosti se ustálí na hodnotách, které jsou větší, než by byly velikosti osamocených populací v témže prostředí (obr. 5.7).

Nechť $ab \geq 1$ (silný mutualismus). Uvnitř prvního kvadrantu není žádný singulární bod a obě složky řešení procházejícího nějakým bodem z množiny $\mathbb{R}^2_+$ neomezeně rostou, neboť pravé strany rovnic (5.5) jsou kladné (obr. 5.8). V přírodě jsou zdroje omezené a tak neomezený růst není samozřejmě možný. Po „orgii vzájemné dobročinnosti“[1] tedy dojde ke zhroucení životního prostředí uvažovaných organismů.

[1] “an orgy of mutual benefaction”, May, R., M. (1981) Theoretical Ecology. Principles and Applications, 2nd edn. Oxford: Blackwell Scientific Publications.



Obr. 5.6



Obr. 5.7

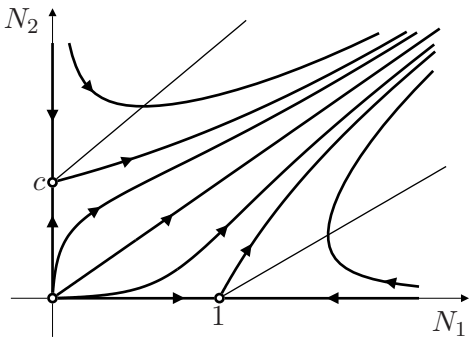
5.3 Klasický Lotkův–Volterrův model společenstva dravec-kořist

V tomto odstavci budeme uvažovat dvě populace živočišných druhů. Na rozdíl od předchozích odstavců nepředpokládáme, že druhy navzájem soupeří o potravu, nebo se vzájemně podporují, ale předpokládáme, že jeden z těchto druhů, řekněme první, je potravou druhého druhu. První druh se nazývá *kořist*, druhý *dravec* (*predátor*). Zaveďme následující označení:

N_1 ... velikost populace kořisti,
N_2 ... velikost populace dravce,
ε_1 ... střední rychlost růstu velikosti populace kořisti,
$-\varepsilon_2$ ... střední rychlost růstu velikosti populace dravce.

Předpokládáme pro jednoduchost, že dravec a kořist žijí izolovaně od ostatních druhů a že dravec se živí výhradně kořistí. Kdyby byl dravec izolován od kořisti, pak by postupně vymřel, tedy $\varepsilon_2 > 0$. Naproti tomu předpokládáme, že kořist má dostatečný zdroj potravy, takže předpokládáme $\varepsilon_1 > 0$. Připusťme, že existují kladné konstanty γ_1, γ_2 takové, že pro přírůstek ΔN_1 resp. ΔN_2 velikosti populace kořisti resp. dravce při přírůstku času Δt platí

$$\begin{aligned} \Delta N_1 &= \varepsilon_1 N_1 \Delta t - \gamma_1 N_1 N_2 \Delta t, \\ \Delta N_2 &= -\varepsilon_2 N_2 \Delta t + \gamma_2 N_1 N_2 \Delta t. \end{aligned} \tag{5.6}$$



Obr. 5.8

Výraz $\gamma_1 N_1 N_2 \Delta t$ představuje úbytek velikosti populace kořisti vlivem toho, že je konzumována dravcem, výraz $\gamma_2 N_1 N_2 \Delta t$ představuje přírůstek velikosti populace dravce díky konzumaci kořisti. Podíl γ_1/γ_2 je tzv. *efektivnost přeměny* jednotkového množství kořisti na jednotkové množství dravce.

Poděleným přírůstkem Δt a limitním přechodem $\Delta t \to 0$ v (5.6) dostaneme

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1, \\ N_2' &= (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2. \end{aligned} \tag{5.7}$$

Každý počáteční problém pro tento systém má jediné úplné řešení. Budou nás zajímat řešení, jejichž trajektorie leží v $\mathbb{R}^2_+$.

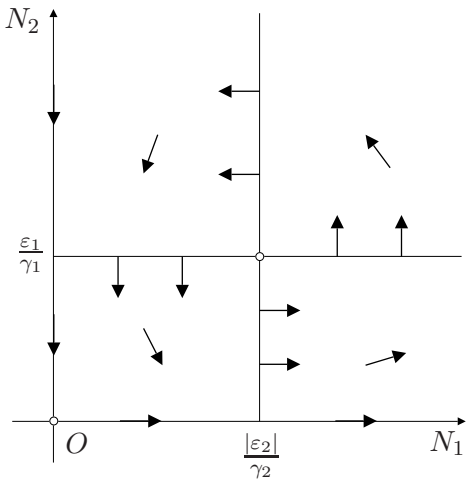
Systém (5.7) má singulární body $[0,0]$ a $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$. Jacobiho matice je rovna

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 & -\gamma_1 N_1 \\ \gamma_2 N_2 & -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 \end{bmatrix}.$$

Platí

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}, \qquad J\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right) = \begin{bmatrix} 0 & -\dfrac{\gamma_1 \varepsilon_2}{\gamma_2} \\ \dfrac{\gamma_2 \varepsilon_1}{\gamma_1} & 0 \end{bmatrix}.$$

Vlastní čísla matice $J(0,0)$ jsou $\lambda_1 = \varepsilon_1 > 0$, $\lambda_2 = -\varepsilon_2 < 0$, takže singulární bod $[0,0]$ je sedlo. Vlastní čísla matice $J(\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1)$ jsou $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$, takže $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$ je podle [KR, věta 6.2, kapitola VI] singulární bod typu ohnisko nebo bod rotace. Systém (5.7) má N_1-nulkliny $N_1 = 0$, $N_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$ a N_2-nulkliny $N_2 = 0$ a $N_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$. Nulkliny a směrové pole jsou načrtnuty



Obr. 5.9

na obr. 5.9. Je třeba rozhodnout, zda singulární bod $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$ je střed, ohnisko, nebo obecný bod rotace. Trajektorie systému (5.7) jsou popsány rovnicí

$$\frac{dN_1}{dN_2} = \frac{(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2)N_1}{(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2}.$$

Odtud

$$\frac{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1}{N_1} dN_1 = \frac{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2}{N_2} dN_2$$

a integrací dostáváme

$$\gamma_2 N_1 - \varepsilon_2 \ln N_1 = \varepsilon_1 \ln N_2 - \gamma_1 N_2 + const, \tag{5.8}$$

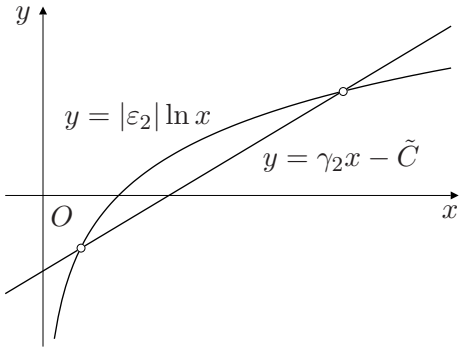
kde *const* značí konstantu.

Dokážeme nejen, že singulární bod $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$ je střed, ale dokonce, že všechny trajektorie systému (5.7) ležící v prvním kvadrantu různé od tohoto singulárního bodu jsou uzavřené. Důkaz provedeme sporem. Předpokládejme, že existuje trajektorie systému (5.7) ležící v $\mathbb{R}^2_+$, která není uzavřená. Je-li $(N_1(t), N_2(t))$ řešení odpovídající této trajektorii, není periodické. Vzhledem k (5.8) existuje konstanta C tak, že

$$\gamma_2 N_1(t) - \varepsilon_2 \ln N_1(t) = \varepsilon_1 \ln N_2(t) - \gamma_1 N_2(t) + C. \tag{5.9}$$

Předpokládejme, že pro rostoucí t nezůstává řešení $(N_1(t), N_2(t))$ v žádné kompaktní množině. Pak ovšem existuje rostoucí posloupnost t_n taková,

že buď $N_1(t_n) \to \infty$, nebo $N_2(t_n) \to \infty$ pro $n \to \infty$. Z (5.9) vidíme, že $N_j(t_n) \to \infty$ implikuje $N_{3-j}(t_n) \to -\infty$. To však není možné, neboť trajektorie leží v prvním kvadrantu. Trajektorie je proto obsažena v jisté



Obr. 5.10

kompaktní množině pro $t \to \infty$. Protože singulární bod $[0,0]$ nemůže být prvkem ω-limitní množiny této trajektorie, mohou nastat dva případy: ω-limitní množina buď obsahuje singulární bod $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$, nebo je tvořena body uzavřené trajektorie a singulární bod $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$ leží ve vnitřku této uzavřené trajektorie. V každém případě je trajektorie odpovídající řešení $(N_1(t), N_2(t))$ spirála. Složka $N_1(t)$ má nekonečně mnoho extremálních bodů, v nichž funkční hodnoty funkce $N_1(t)$ jsou vzájemně různé. Jestliže však funkce $N_1(t)$ má v bodě t^* extrém, pak $N_1'(t^*) = 0$, a tedy, podle (5.7) je $N_2(t^*) = \varepsilon_1/\gamma_1$. Pak podle (5.9) musí v libovolném extremálním bodě funkce $N_1(t)$ platit $\gamma_2 N_1(t^*) - \varepsilon_2 \ln N_1(t^*) = \tilde{C}$, kde $\tilde{C} = C + \varepsilon_1(\ln \varepsilon_1/\gamma_1 - 1)$ je konstanta nezávislá na t^*. Rovnice $\gamma_2 x - \varepsilon_2 \ln x = \tilde{C}$ však může mít nejvýše dvě různá řešení (viz obr. 5.10), což je spor.

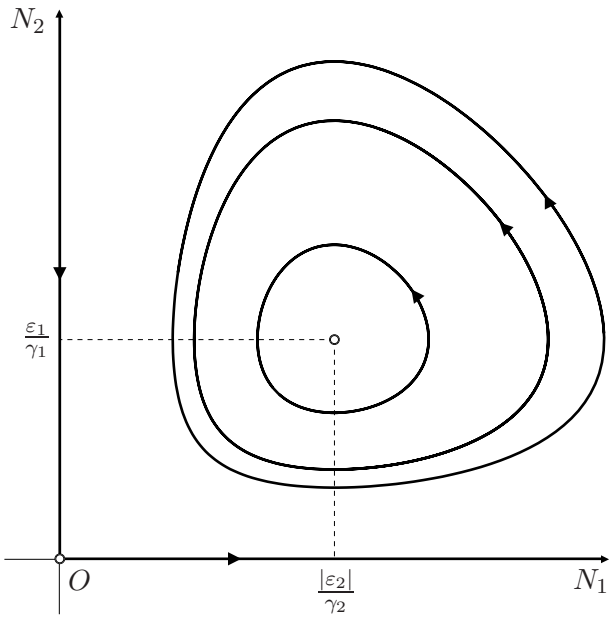
Všechny trajektorie systému (5.7) jsou tedy uzavřené křivky, které ve svém vnitřku nutně obsahují bod $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$. Tento singulární bod je tedy střed.

Závěr. Stavy kořisti a dravce se tedy periodicky opakují, přičemž kolísají kolem rovnovážných stavů; N_1 kolem ε_2/γ_2, N_2 kolem ε_1/γ_1.

Provádí-li se regulace lovem kořisti, tj. zmenšením ε_1, vidíme, že velikost populace kořisti nadále kolísá kolem stavu ε_2/γ_2, zatímco stav dravce kolísá kolem nižší hodnoty ε_1/γ_1. Naopak, není-li prováděn lov kořisti, stav populace dravce kolísá kolem vyšší hodnoty ε_1/γ_1.

Provádí-li se lov dravce, zvyšujeme ε_2 a stav kořisti pak kolísá kolem vyšší hodnoty ε_2/γ_2, zatímco stav dravce kolísá kolem téže hodnoty ε_1/γ_1.

Je-li kořist bráněna před dravcem způsobem, který dravce nehubí (tj.



Obr. 5.11

snižujeme-li γ_1, γ_2), pak obě střední hodnoty ε_2/γ_2, ε_1/γ_1 rostou.

Chování trajektorií v okolí singulárního bodu. Uvažujme nyní nestacionární řešení $(N_1(t), N_2(t))$ systému (5.7) vyhovující počátečním podmínkám $N_1(0) = N_{10} > 0$, $N_2(0) = N_{20} > 0$ a označme $N_{1\min}$, $N_{1\max}$, $N_{2\min}$, $N_{2\max}$ maximální a minimimální hodnoty složek uvažovaného řešení. Posuneme-li singulární bod systému (5.7) do počátku souřadné soustavy, tj. zavedeme-li substituci

$$x = N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \quad y = N_2 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1},$$

pak

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= \frac{\mathrm{d}N_1}{\mathrm{d}t} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2)N_1 = \left(\varepsilon_1 - \gamma_1\left(y + \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right)\right)\left(x + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right), \\ \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= \frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}t} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2 = \left(-\varepsilon_2 + \gamma_2\left(x + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right)\right)\left(y + \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right). \end{aligned}$$

Po úpravě obdržíme

$$\begin{aligned} x' &= -\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2}y - \gamma_1 xy, \\ y' &= \frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_1}x + \gamma_2 xy. \end{aligned} \tag{5.10}$$

Položme $x_0 = N_{10} - \varepsilon_2/\gamma_2$, $y_0 = N_{20} - \varepsilon_1/\gamma_1$, $x_{\max} = N_{1\max} - \varepsilon_2/\gamma_2$, $x_{\min} = N_{1\min} - \varepsilon_2/\gamma_2$, $y_{\max} = N_{2\max} - \varepsilon_1/\gamma_1$, $y_{\min} = N_{2\min} - \varepsilon_1/\gamma_1$. Transformací (5.10) do polárních souřadnic ϱ, φ dostáváme

$$\frac{\mathrm{d}\varrho}{\mathrm{d}t} = \varrho\cos\varphi\sin\varphi\left(-\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} - \gamma_1\varrho\cos\varphi + \frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_1} + \gamma_2\varrho\sin\varphi\right),$$
$$\frac{\mathrm{d}\varphi}{\mathrm{d}t} = \cos^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_1} + \gamma_2\varrho\sin\varphi\right) + \sin^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} + \gamma_1\varrho\cos\varphi\right).$$

Vezmeme-li v úvahu, že $\varepsilon_1/\gamma_1 + \varrho\sin\varphi > 0$ a $\varepsilon_2/\gamma_2 + \varrho\cos\varphi > 0$ pro $N_1 > 0$ a $N_2 > 0$, vidíme z druhé rovnice posledního systému, že $\mathrm{d}\varphi/\mathrm{d}t > 0$, takže $\varphi(t)$ je rostoucí funkcí proměnné t. Označíme-li T periodu uvažovaného řešení, pak

$$T = \int_0^T \mathrm{d}t = \int_0^{2\pi} \frac{\mathrm{d}\varphi}{\cos^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_1} + \gamma_2\varrho\sin\varphi\right) + \sin^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} + \gamma_1\varrho\cos\varphi\right)}.$$

Odtud

$$T \geq 4\int_0^{\pi/2} \frac{\mathrm{d}\varphi}{\cos^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_1} + \gamma_2 y_{\max}\right) + \sin^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} + \gamma_1 x_{\max}\right)}$$
$$= 4\int_0^{\pi/2} \frac{\mathrm{d}\varphi}{\gamma_2 N_{2\max}\cos^2\varphi + \gamma_1 N_{1\max}\sin^2\varphi}$$

a

$$T \leq 4\int_0^{\pi/2} \frac{\mathrm{d}\varphi}{\cos^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_1} + \gamma_2 y_{\min}\right) + \sin^2\varphi\left(\frac{\varepsilon_2\gamma_1}{\gamma_2} + \gamma_1 x_{\min}\right)}$$
$$= 4\int_0^{\pi/2} \frac{\mathrm{d}\varphi}{\gamma_2 N_{2\min}\cos^2\varphi + \gamma_1 N_{1\min}\sin^2\varphi}.$$

Po integraci obdržíme odhad periody T

$$\frac{2\pi}{\sqrt{\gamma_1\gamma_2 N_{1\max}N_{2\max}}} \leq T \leq \frac{2\pi}{\sqrt{\gamma_1\gamma_2 N_{1\min}N_{2\min}}}, \tag{5.11}$$

neboť při $A > 0$, $B > 0$ je

$$\int_0^{\pi/2} \frac{\mathrm{d}\varphi}{A\cos^2\varphi + B\sin^2\varphi} = \left[\frac{1}{\sqrt{AB}}\operatorname{arctg}\left(\sqrt{\frac{B}{A}}\operatorname{tg}\varphi\right)\right]_0^{\pi/2} = \frac{\pi/2}{\sqrt{AB}}.$$

Je-li počáteční bod $[N_{10}, N_{20}]$ blízký singulárnímu bodu $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$, pak $N_{1\max} \doteq \varepsilon_2/\gamma_2$, $N_{1\min} \doteq \varepsilon_2/\gamma_2$, $N_{2\max} \doteq \varepsilon_1/\gamma_1$, $N_{2\min} \doteq \varepsilon_1/\gamma_1$ a ze vzorce (5.11) pro odhad periody dostáváme $T \doteq 2\pi/\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}$.

Aproximujeme-li obě strany vztahu

$$\gamma_2 N_1 - \varepsilon_2 \ln N_1 = \varepsilon_1 \ln N_2 - \gamma_1 N_2 + const \tag{5.8}$$

Taylorovými polynomy druhého stupně se středem v ε_2/γ_2 resp. v ε_1/γ_1, dostáváme

$$\varepsilon_2 - \varepsilon_2 \ln \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\gamma_2^2}{2\varepsilon_2}\left(N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right)^2 = -\varepsilon_1 + \varepsilon_1 \ln \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} - \frac{\gamma_1^2}{2\varepsilon_1}\left(N_2 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right)^2 + const.$$

Trajektorie uvažovaného nestacionárního řešení $[N_1(t), N_2(t)]$ je tedy v okolí stacionárního bodu $[\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1]$ přibližně popsána rovnicí

$$\gamma_2^2\varepsilon_1\left(N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right)^2 + \gamma_1^2\varepsilon_2\left(N_2 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}\right)^2 = C, \tag{5.12}$$

kde $C = \gamma_2^2\varepsilon_1\left(N_{10} - \varepsilon_2/\gamma_2\right)^2 + \gamma_1^2\varepsilon_2\left(N_{20} - \varepsilon_1/\gamma_1\right)^2$ je kladná konstanta. Rovnice (5.12) je rovnicí elipsy s poloosami délky $\sqrt{C/\varepsilon_1}/\gamma_2$, $\sqrt{C/\varepsilon_2}/\gamma_1$. Z provedených úvah plyne: Velikosti populací kořisti i dravce oscilují kolem rovnovážného stavu s periodou T pro kterou platí odhad (5.11). Jsou-li velikosti populací dravce a kořisti blízké rovnovážnému stavu, pak platí $T \doteq 2\pi/\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}$, trajektorie jsou přibližně elipsy a amplitudy oscilací jsou přibližně $\sqrt{C/\varepsilon_1}/\gamma_2$ u populace kořisti a $\sqrt{C/\varepsilon_2}/\gamma_1$ u populace dravce.

5.4 Model společenstva dravec-kořist s vnitrodruhovou konkurencí kořisti

Klasický model dravec-kořist zformulovaný a analyzovaný v předchozím odstavci má jeden nápadný nerealistický rys. Pokud bychom odstranili populaci dravce, populace kořisti bude neomezeně růst (tj. bude se chovat podle Malthusova modelu). To samozřejmě v důsledku omezenosti prostředí (prostoru, potravy atd.) není možné. Je tedy potřeba model modifikovat zavedením omezujícího členu do rovnice pro vývoj kořisti.

Označme

N_1 ... velikost populace kořisti,
N_2 ... velikost populace dravce,
ε_1 ... specifickou míru růstu populace kořisti,
$-\varepsilon_2$ ... specifickou míru růstu populace dravce izolovaného od kořisti,
α ... míru vnitrodruhové konkurence kořisti,
γ_1 ... specifickou míru ničení populace kořisti dravcem,
κ ... efektivnost přeměny zničené kořisti na populaci dravce.

Všechny uvedené konstanty jsou kladné. Dále položme $\gamma_2 = \kappa\gamma_1$. Model uvažovaného společenstva má tvar

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha N_1 - \gamma_1 N_2)\, N_1\,, \\ N_2' &= (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)\, N_2\,. \end{aligned} \tag{5.13}$$

Každý počáteční problém pro tento systém má jediné úplné řešení. Opět nás budou zajímat pouze řešení, jejichž trajektorie leží v prvním kvadrantu.

Nejprve ukážeme, že každé takové řešení systému (5.13) je ohraničené a v důsledku toho definované na intervalu $\langle 0, \infty)$. Buďte K, k libovolná čísla splňující nerovnosti

$$K > \max\left\{\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right\}, \quad k > \max\left\{\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, \frac{\varepsilon_1\gamma_2 K}{\varepsilon_2\gamma_1}\right\}. \tag{5.14}$$

Dále označme

$$\eta = \frac{\gamma_2 K}{\gamma_1\dfrac{\varepsilon_2}{\gamma_2} - \varepsilon_1\dfrac{K}{k}}.$$

Pak $\eta > 0$ a na množině

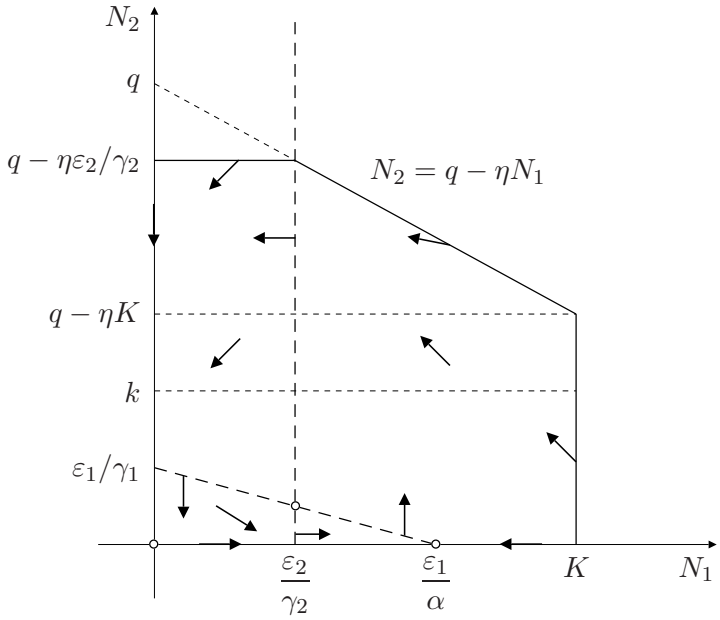
$$\Gamma = \left\{[N_1, N_2] \in \mathbb{R}^2 : \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \le N_1 \le K,\, k \le N_2\right\}$$

platí

$$0 < -\frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}N_1} = \frac{(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2}{(\alpha N_1 + \gamma_1 N_2 - \varepsilon_1)N_1} = \\ = \frac{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1}{\gamma_1 N_1 + (\alpha N_1 - \varepsilon_1)\dfrac{N_1}{N_2}} < \frac{\gamma_2 N_1}{\gamma_1\dfrac{\varepsilon_2}{\gamma_2} - \varepsilon_1\dfrac{K}{k}} \le \eta,$$

neboť $\varepsilon_2 > 0$. Platí tedy

$$0 > \frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}N_1} > -\eta. \tag{5.15}$$



Obr. 5.12

Nechť q je libovolné číslo splňující nerovnost

$$q \geq k + \eta K.$$

Pak úsečka

$$p = \left\{ [N_1, q - \eta N_1] \in \mathbb{R}^2 : \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \leq N_1 \leq K \right\}$$

leží celá v množině Γ, neboť $q - \eta N_1 \geq q - \eta K \geq k$. Směrové pole systému (5.13) na úsečce p tedy vzhledem k (5.15) směřuje pod tuto úsečku, tj. je orientováno tak, jak je vyznačeno na obr. 5.12 nakresleném pro případ $\gamma_2\varepsilon_1 > \alpha\varepsilon_2$. Na úsečce

$$\{[K, N_2] \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq N_2 \leq q - \eta K\}$$

je směrové pole systému (5.13) orientováno doleva, neboť

$$(\varepsilon_1 - \alpha K - \gamma_1 N_2)K < (\varepsilon_1 - \alpha K)K < \left(\varepsilon_1 - \alpha\frac{\varepsilon_1}{\alpha}\right) K = 0,$$

a na úsečce $\{[N_1, q - \eta\varepsilon_2/\gamma_2] \in \mathbb{R}^2 : 0 \le N_1 \le \varepsilon_2/\gamma_2\}$ je orientováno dolů, neboť na ní platí

$$(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2 \le \left(-\varepsilon_2 + \gamma_2 \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right) N_2 = 0.$$

Zvolíme-li tedy $K \ge N_1(0)$ a $k \ge N_2(0)$, trajektorie systému (5.13) neopustí množinu Ω definovanou jako

$$\left\{[N_1, N_2] \in \mathbb{R}^2 : 0 \le N_1 \le K,\, 0 \le N_2 \le \min\left\{q - \eta\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, q - \eta N_1\right\}\right\},$$

což znamená, že řešení tohoto systému je ohraničené. Z provedených úvah také plyne, že množina Ω je pro jakákoliv K, k splňující nerovnosti (5.14) pozitivně invariantní množinou systému (5.13).

Systém (5.13) má singulární body $[0,0]$, $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ a pro $\gamma_2\varepsilon_1 > \alpha\varepsilon_2$ také

$$[N_1^*, N_2^*] = \left[\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2}{\gamma_1\gamma_2}\right].$$

Jacobiho matice je rovna

$$J\,(N_1^*, N_2^*) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\alpha N_1 - \gamma_1 N_2 & -\gamma_1 N_1 \\ \gamma_2 N_2 & -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 \end{bmatrix}.$$

Vlastní čísla matice

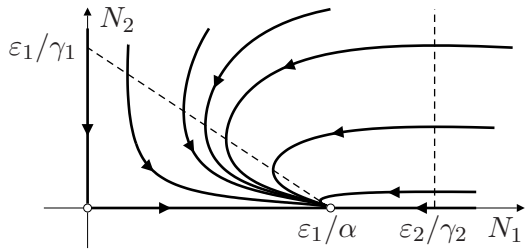
$$J\,(0,0) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

jsou $\varepsilon_1 > 0$ a $-\varepsilon_2 < 0$, takže singulární bod $[0,0]$ je sedlo.

Případ $\gamma_2\varepsilon_1 < \alpha\varepsilon_2$. Vlastní čísla matice

$$J\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, 0\right) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -\dfrac{\gamma_1\varepsilon_1}{\alpha} \\ 0 & \dfrac{\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2}{\alpha} \end{bmatrix} \tag{5.16}$$

jsou $-\varepsilon_1 < 0$, $(\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2)/\alpha < 0$, takže singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ je stabilní. V tomto případě tedy všechna řešení, jejichž trajektorie prochází nějakým bodem uvnitř prvního kvadrantu, se pro $t \to \infty$ limitně blíží k bodu $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ (obr. 5.13). To znamená, že populace dravce vymře a velikost populace kořisti se ustálí na hodnotě ε_1/α, která odpovídá kapacitě prostředí.



Obr. 5.13

Případ $\gamma_2\varepsilon_1 > \alpha\varepsilon_2$. Vlastní čísla matice (5.16) jsou v tomto případě reálná s opačnými znaménky, takže singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ je sedlo. Matice

$$J\left(N_1^*, N_2^*\right) = \begin{bmatrix} -\dfrac{\alpha\varepsilon_2}{\gamma_2} & -\dfrac{\gamma_1\varepsilon_2}{\gamma_2} \\ \dfrac{\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2}{\gamma_1} & 0 \end{bmatrix} \tag{5.17}$$

má charakteristickou rovnici

$$\lambda^2 + \frac{\alpha\varepsilon_2}{\gamma_2}\lambda + \frac{\varepsilon_2\left(\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2\right)}{\gamma_2} = 0,$$

jejíž kořeny jsou

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\alpha\varepsilon_2 \pm \sqrt{D}}{2\gamma_2},$$

kde $D = \alpha^2\varepsilon_2^2 - 4\gamma_2\varepsilon_2\left(\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2\right)$. Pokud $D \geq 0$, pak $\sqrt{D} < \alpha\varepsilon_2$ a tedy vlastní čísla matice (5.17) jsou reálná záporná. Pokud $D < 0$, pak vlastní čísla matice (5.17) jsou komplexně sdružená a mají záporné reálné části. V obou případech je singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ stabilní.

Vyšetříme, za jakých podmínek je singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ ohniskem. V takovém případě musí platit $D < 0$, tedy

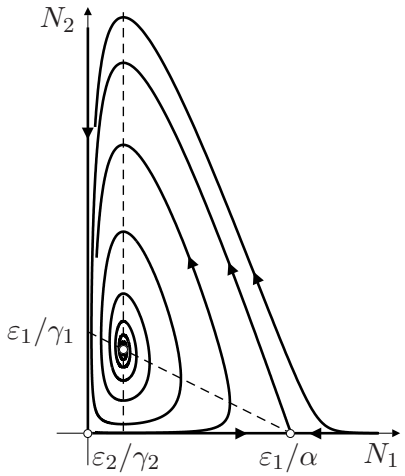
$$\alpha^2\varepsilon_2^2 - 4\gamma_2\varepsilon_2\left(\gamma_2\varepsilon_1 - \alpha\varepsilon_2\right) < 0,$$

po úpravě

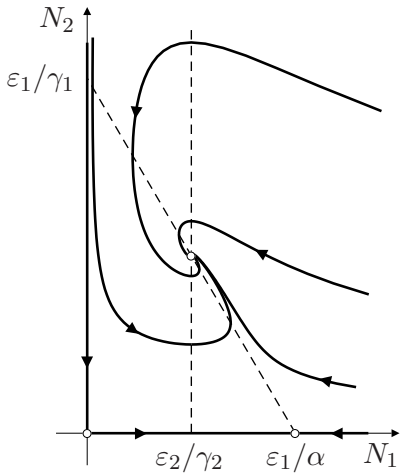
$$\varepsilon_2\alpha^2 + 4\varepsilon_2\gamma_2\alpha - 4\varepsilon_1\gamma_2^2 < 0.$$

Nahradíme-li v poslední nerovnici znak $<$ znakem $=$, bude mít výsledná rovnice jeden kladný kořen

$$\hat{\alpha} = 2\gamma_2\left(\sqrt{1 + \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}} - 1\right)$$



Obr. 5.14



Obr. 5.15

a druhý kořen bude záporný. Poněvadž parametr α má být kladný a koeficient ε_2 u α^2 je kladný, dostáváme podmínku: je-li $\alpha \in (0, \hat{\alpha})$, pak singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ je stabilním ohniskem, je-li $\alpha \geq \hat{\alpha}$, pak singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ je stabilním uzlem.

Existenci uzavřené trajektorie uvnitř prvního kvadrantu vylučuje Dulacovo kritérium (Věta 5), neboť pro všechna $N_1 > 0$, $N_2 > 0$ platí

$$\frac{\partial}{\partial N_1}\frac{(\varepsilon_1 - \alpha N_1 - \gamma_2 N_2)\, N_1}{N_1 N_2} + \frac{\partial}{\partial N_2}\frac{(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)\, N_2}{N_1 N_2} = -\frac{\alpha}{N_2} < 0.$$

Velikost populace kořisti se ustálí na hodnotě N_1^* a velikost populace dravce se ustálí na hodnotě N_2^*. K ustálenému stavu dospějí populace s tlumenými oscilacemi v případě slabé vnitrodruhové konkurence v populaci kořist ($\alpha < \hat{\alpha}$, obr. 5.14; nejdelší zobrazená trajektorie vyjadřuje situaci, kdy do prostředí osídleného stabilizovanou populací kořisti proniklo několik dravců), nebo s nejvýše konečným počtem zakolísání kolem něho v případě silné ($\alpha \geq \hat{\alpha}$, obr. 5.15) vnitrodruhové konkurence.

Na rozdíl od klasického modelu studovaného v předchozím oddílu, regulace společenstva lovem dravce (zvětšujeme ε_2) zmenšuje stav dravce a zvětšuje stav kořisti.

Neanalyzovaný případ $\gamma_2\varepsilon_1 = \alpha\varepsilon_2$ nemá z hlediska aplikací význam, neboť pravděpodobnost, že skutečné hodnoty parametrů budou přesně takové, aby splnily nějakou rovnici, je nulová.

5.5 Poznámky k literatuře

Jako první sestavil jednoduchý model predace Vito Volterra k objasnění kolísání množství ryb ulovených v Jaderském moři:

> Volterra V. (1926) Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Acad. Lincei.* Vol 2, p. 31–113.

Model je nyní označován jako Lotkův–Volterrův, neboť stejné rovnice odvodil Alfred James Lotka při modelování chemických reakcí v článku:

> Lotka A. J. (1920) Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* Vol. 42, p. 1595–1599.

Oba autoři své výsledky později rozšířili a zpracovali v monografiích:

> Lotka A. J. (1925) *Elements of Physical Biology.* Baltimore: Williams & Wilkins,

> Volterra V. (1931) *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie.* Paris: Gauthrier-Villars.

Třetí klasickou publikací o modelování vztahů mezi populacemi je:

> Kostitzin, V. A. (1934) *Symbiose, parasitisme et évolution. Étude mathématique.* Paris: Hermann & Cie.

V uvedených knihách jsou již sestaveny modely všech základních vztahů mezi populacemi studované v této kapitole. Prvnímu experimentálnímu ověřování souhlasu modelů s modelovanými procesy je věnována kniha:

> Gause G. F. (1935) *Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie.* Paris: Hermann & Cie.

Navzdory tomu, že modely vycházejí ze značně zjednodušujících předpokladů, skutečné populace se někdy chovají podle jejich předpovědí. Tuto skutečnost lze podle [35, str. 74] vysvětlit třemi vzájemně se nevylučujícími způsoby:

1. Vlivy, které jsme při sestavování modelu zanedbali, jsou opravdu zanedbatelné.

2. Zanedbané vlivy se vzájemně ruší.

3. Shoda modelu a skutečného procesu, který měl být modelován není tak dobrá, jak se zdá.

5.6 Cvičení

1. Sestavte a analyzujte model dynamiky dvou populací ve vztahu amensalismu a komensalismu. V případě komensalismu si všimněte případu, kdy izolovaná první populace nemá v daném prostředí dostatek zdrojů pro svůj růst ($\varepsilon_1 < 0$).

2. Zjistěte singulární body v nekonečnu pro systém (5.2). Určete jejich typ a načrtněte „fázový portrét“ pro případy: a) $a < 1$, $b < 1$; b) $ab < 1$, $a > 1$; c) $ab < 1$, $b > 1$.

3. V některých případech může v přírodě nastat situace, kdy první druh slouží jako potrava druhému a druhý jako potrava třetímu. Například ostrov Komodo v Malajském souostroví je osídlen velkými masožravými plazy (*Varanus komodoensis*), kteří se živí savci, zatímco tito savci se živí bohatou vegetací na ostrově. Označíme-li postupně N_1, N_2 a N_3 velikosti populací vegetace, savců a plazů, lze model popsat systémem rovnic

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \beta_1 N_1)N_1 - \gamma_{12} N_1 N_2, \\ N_2' &= -\varepsilon_2 N_2 + \gamma_{21} N_1 N_2 - \gamma_{23} N_2 N_3, \\ N_3' &= -\varepsilon_3 N_3 + \gamma_{32} N_2 N_3, \end{aligned}$$

   kde $\varepsilon_j > 0$, $\gamma_{ij} > 0$, $\beta_1 > 0$ (zdůvodněte!). Najděte všechny rovnovážné stavy tohoto systému.

4. Uvažujme společenstvo dravec-kořist s vnitrodruhovou konkurencí, kde dravec má alternativní zdroj potravy. Odpovídající model lze popsat systémem diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} N_1' &= \alpha_1 N_1(\beta_1 - N_1) - \gamma_1 N_1 N_2, \\ N_2' &= \alpha_2 N_2(\beta_2 - N_2) + \gamma_2 N_1 N_2, \end{aligned}$$

   kde $\alpha_i > 0$, $\beta_i > 0$, $\gamma_i > 0$ $(i = 1, 2)$ a N_1 resp. N_2 značí velikost populace kořisti resp. dravce (zdůvodněte!). Proveďte analýzu tohoto modelu.

Výsledky:
2. a) $(1,0,0)$ uzel, $(0,1,0)$ uzel, $(a-1, b-1, 0)$ sedlo; b) $(1,0,0)$ uzel, $(0,1,0)$ sedlo, $(a-1, b-1, 0)$ uzel; c) $(1,0,0)$ sedlo, $(0,1,0)$ uzel, $(a-1, b-1, 0)$ uzel.
3. $[\varepsilon_1/\beta_1, 0, 0]$, $[0, \varepsilon_3/\gamma_{32}, -\varepsilon_2/\gamma_{23}]$, $[\varepsilon_2/\gamma_{21}, (\varepsilon_1\gamma_{21} - \beta_1\varepsilon_2)/(\gamma_{12}\gamma_{21}), 0]$, $[(\varepsilon_1\gamma_{32} - \varepsilon_3\gamma_{12})/(\beta_1\gamma_{32}), \varepsilon_3/\gamma_{32}, (-\beta_1\varepsilon_2\gamma_{32} + \varepsilon_1\gamma_{21}\gamma_{32} - \varepsilon_3\gamma_{12}\gamma_{21})/(\beta_1\gamma_{23}\gamma_{32})]$, $[0,0,0]$.

Kapitola 6

Teorie epidemií

6.1 Základní pojmy

Infekční nemoci mohou být rozděleny do dvou velkých skupin: nemoci způsobeně mikroparazity (např. viry, bakterie) a nemoci způsobené makroparazity (např. červi nebo hmyz v některém stadiu jeho vývoje). Většina makroparazitů má dosti komplikované životní cykly, často hmyz hraje roli sekundárního parazita (hostitele, přenašeče), např. u malárie.

Budeme se zabývat mikroparazitickými infekcemi. Individuum náchylné k infekci je nakaženo přímou nebo nepřímou cestou od jiného nakaženého individua, tzv. *zdroje infekce*. Zpočátku během tzv. *latentního období* nemá rozvoj nemoci u nově nakaženého individua žádné vnější projevy a postižený není zatím zdrojem nákazy. Pak následuje nakažlivé období, během kterého může nakažený předávat infekci druhým individuím, náchylným k infekci. Nakonec se u nakaženého jedince objevují různé *příznaky* (*symptomy*) nemoci a později nemocný bývá izolován od ostatních členů společnosti do té doby, dokud se neuzdraví (popřípadě dokud nezemře). V případě uzdravení se může stát *odolným* vůči infekci buď trvale, nebo po určité období. Časový interval od nakažení do objevení se symptomů se nazývá *inkubačním obdobím*.

<table>
<tr><td>(S)</td><td>(E)</td><td colspan="2">(I)</td><td>(R)</td></tr>
<tr><td rowspan="3">období
náchylnosti
jedince
k onemocnění</td><td>latentní
období</td><td colspan="2">nakažlivé
období</td><td rowspan="3">období
izolace</td></tr>
<tr><td colspan="2">inkubační
období</td><td>nemoc se
symptomy</td></tr>
</table>

Budeme používat následujícího označení:

S ... velikost části populace náchylné k infekci (tj. těch jedinců, kteří netrpí danou chorobou, ale jsou schopni onemocnět, nebo se stát infekčními,
E ... velikost části populace nacházející se v latentním období,
I ... velikost části populace, která je infikovaná a schopná přenášet infekci na jedince náchylné k nakažení,
R ... velikost části populace, která sice onemocněla, ale nešíří dále nákazu, buď proto, že je od ostatní části populace izolována (karanténa), nebo v případě uzdravení se stala trvale imunní.

S, E, I, R jsou funkcemi času t. Předpokládáme, že jsou nezáporné. Jim odpovídající části populace označíme (S), (E), (I), (R). O velikosti celé populace předpokládáme, že je konstantní a je rovna $N > 0$. Platí tedy $S(t) + E(t) + I(t) + R(t) \equiv N$.

6.2 Jednoduché epidemie (model SI)

Předpokládáme homogenní skupinu jedinců náchylných k infekci a předpokládáme, že nedochází k vyjímání členů z populace vlivem izolace, smrti, nebo uzdravení a vzniku odolnosti vůči infekci. Neuvažujeme tedy populační skupiny (E) a (R). Toto zjednodušení lze přijmout například u některých počátečních stadií některých onemocnění horních cest dýchacích. Předpokládáme, že v čase $t = 0$ existuje $S_0 > 0$ jedinců náchylných k infekci a že v populaci je $I_0 > 0$ přenašečů infekce. Pak

$$S(0) = S_0, \qquad I(0) = I_0, \qquad S(t) + I(t) \equiv N. \tag{6.1}$$

Existenci latentního období neuvažujeme, ani se nezabýváme otázkou přechodu uzdravených z (I) do (S). Je rozumné předpokládat, že průměrný počet nových případů onemocnění ΔI objevivších se v intervalu délky Δt je přímo úměrný S a I. Pak

$$\Delta I = -\Delta S = \beta S I \Delta t,$$

kde $\beta > 0$ je kladný koeficient. Tento koeficient budeme nazývat *koeficient šíření nákazy*. Zhruba řečeno, koeficient šíření nákazy je součin relativní četnosti vzájemných kontaktů v populaci během časového intervalu jednotkové délky a pravděpodobnosti nákazy při kontaktu jednoho člena populační

skupiny (S) s jedním členem skupiny (I). Podělením výrazem Δt a limitním přechodem $t \to \infty$ dostáváme systém rovnic

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI, \\ I' &= \quad \beta SI. \end{aligned}$$

Tento model budeme nazývat modelem SI. Vezmeme-li v úvahu (6.1), dostáváme počáteční úlohu

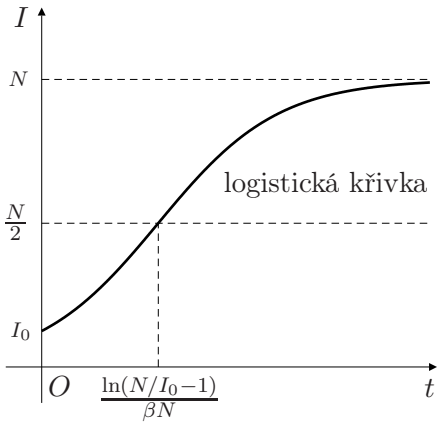
$$I' = \beta(N - I)I, \qquad I(0) = I_0.$$

Řešením je funkce

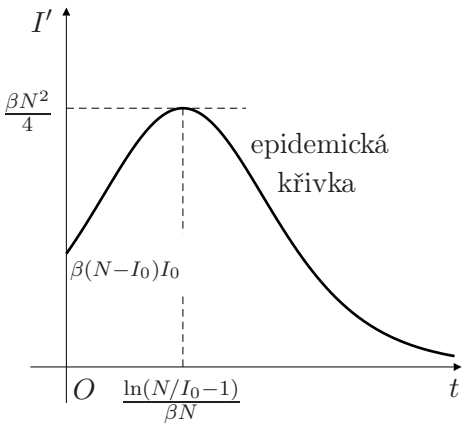
$$I(t) = \frac{N}{1 + \left(\frac{N}{I_0} - 1\right) e^{-\beta N t}}.$$

Grafem této funkce je logistická křivka s inflexním bodem

$$\left(\frac{\ln\left(\frac{N}{I_0} - 1\right)}{\beta N}, \frac{N}{2} \right).$$



Obr. 6.1



Obr. 6.2

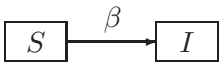
V praxi se během epidemie obvykle registruje počet nových případů, které se objevily např. během týdne. Je proto vhodnější uvažovat dynamiku narůstání počtu nových případů, popisovanou tzv. *epidemickou křivkou*, což je graf funkce

$$I'(t) = \frac{\beta N^2 \left(\frac{N}{I_0} - 1\right) e^{\beta N t}}{\left(\frac{N}{I_0} - 1 + e^{\beta N t}\right)^2}.$$

Z epidemické křivky je patrná charakteristická vlastnost epidemií: počet nových případů zpočátku rychle roste, v jistém okamžiku dosahuje maxima a pak klesá prakticky až do nuly.

6.3 Obecný případ epidemie s konstantní celkovou velikostí populace

Model SI je možno jednoduše znázornit schematicky:



$$S + I = N$$

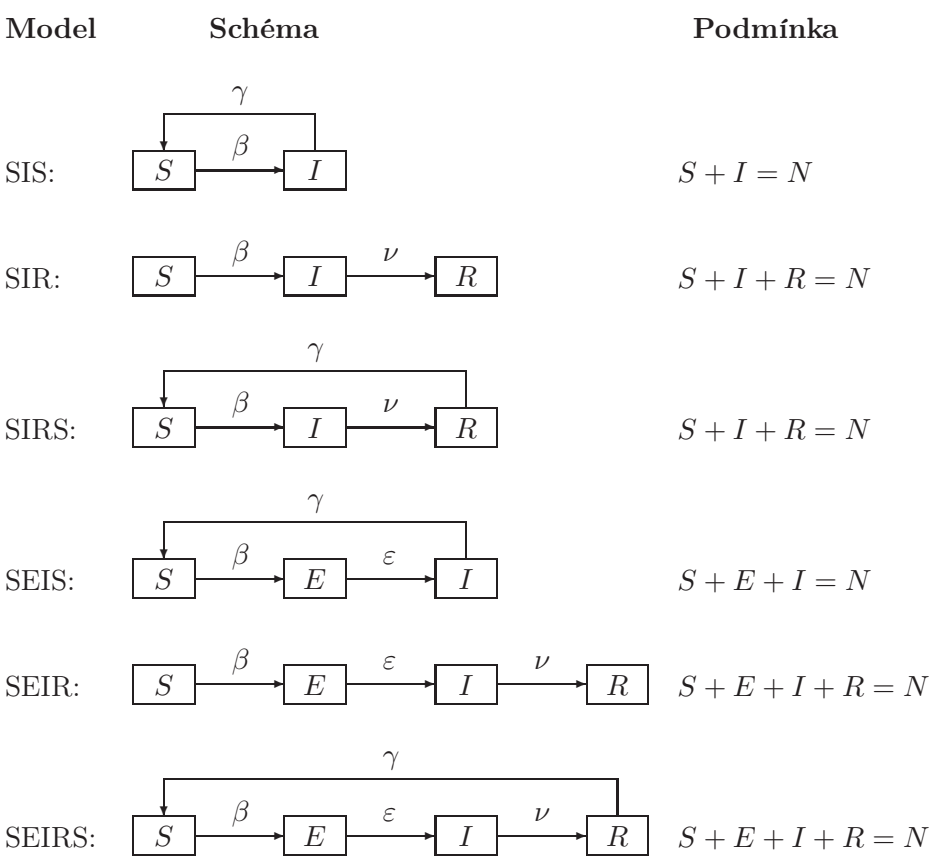
V literatuře lze nalézt celou řadu různých modelů. Některé z nich jsou schematicky znázorněny na obr. 6.3. Ve všech těchto modelech je celková velikost populace N kladná. Rovněž všechny koeficienty β, ε, ν, γ vyskytující se v těchto modelech jsou kladná čísla. β značí opět koeficient šíření nákazy. ε označuje rychlost, se kterou přecházejí členové populační skupiny (E) do skupiny (I), ν rychlost, se kterou přecházejí členové populační skupiny (I) do skupiny (R) a γ rychlost, se kterou se vracejí členové populační skupiny (R) resp. (I) do skupiny (S). Napsat systémy diferenciálních rovnic výše zmíněných modelů není obtížné, např. v případě modelu SEIRS dostáváme:

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI + \gamma R, \\ E' &= \beta SI - \varepsilon E, \\ I' &= \varepsilon E - \nu I, \\ R' &= \nu I - \gamma R. \end{aligned}$$

Je možné uvažovat také modely beroucí v úvahu přírůstek populace a úmrtnost. Tyto modely se nazývají *modely s vitální dynamikou*. Předpokládáme-li např. úmrtnost se stejnou průměrnou rychlostí $\delta > 0$ na jednoho jedince ve všech skupinách a přírůstek velikosti populace s toutéž průměrnou rychlostí, dostáváme např. v případě modelu SIRS systém rovnic

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI + \gamma R + \delta N - \delta S, \\ I' &= \beta SI - \nu I - \delta I, \\ R' &= \nu I - \gamma R - \delta R, \end{aligned}$$

kde $S + I + R = N$. Schematické znázornění tohoto modelu je na obr. 6.4.



Obr. 6.3

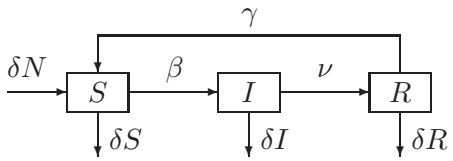
6.4 Model SIR bez vitální dynamiky

Uvažovaný model je tvaru

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI \\ I' &= \beta SI - \nu I \\ R' &= \nu I, \end{aligned} \tag{6.2}$$

přičemž $S + I + R = N$, kde $N > 0$ je konstantní celková velikost populace. Koeficienty β, ν jsou kladné. Populační skupinu (E) neuvažujeme. Předpokládáme, že

$$S(0) = S_0 > 0, \quad I(0) = I_0 > 0, \quad R(0) = 0, \quad S_0 + I_0 = N. \tag{6.3}$$



$$S + I + R = N$$

Obr. 6.4

Každá počáteční úloha pro (6.2) má jediné úplné řešení. Z druhé rovnice systému (6.2) vidíme, že v případě $S_0 \leq \nu/\beta$ epidemie vůbec nezačne. Předpokládáme proto

$$S_0 > \frac{\nu}{\beta}.$$

Epidemie tedy začíná až při S_0 větším než jistá tzv. *prahová hodnota* $\varrho = \nu/\beta$. Tomuto jevu se říká *prahový efekt*. Příslušná teorie se nazývá *prahová teorie epidemií*.

Všimněme si, že sečtením všech tří rovnic systému (6.2) obdržíme pro libovolné řešení $(S(t), I(t), R(t))$ počáteční úlohy (6.2), (6.3) vztah $[S(t) + I(t) + R(t)]' = 0$, což je v souladu s tím, že $S(t) + I(t) + R(t) \equiv N$. Protože první dvě rovnice systému (6.2) nezávisejí na R, lze uvažovat samostatně systém

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI \\ I' &= \beta SI - \nu I. \end{aligned} \tag{6.4}$$

V případě systému (6.4) je osa S tvořena singulárními body. Jestliže v nějakém čase $t^* > 0$ je $S(t^*) = 0$, pak z první rovnice systému (6.4) a z jednoznačnosti plyne, že $S(t) = 0$ pro všechna $t \geq 0$, pro něž řešení $(S(t), I(t))$ počáteční úlohy (6.4),

$$S(0) = S_0, \qquad I(0) = I_0 \tag{6.5}$$

existuje. Je tedy $S(t) > 0$ a $I(t) > 0$ pro všechna $t \geq 0$, pro něž řešení $(S(t), I(t))$ počáteční úlohy (6.4), (6.5) existuje, a tedy také pro všechna $t \geq 0$, pro která řešení $(S(t), I(t), R(t))$ počáteční úlohy (6.2), (6.3) existuje. Ze třetí rovnice systému (6.2) pak vidíme, že $R'(t) > 0$ pro všechna tato t, takže rovněž $R(t) > 0$. Ze vztahu $S(t) + I(t) + R(t) \equiv N$ plyne ohraničenost funkcí $S(t)$, $I(t)$, $R(t)$. Je tedy řešení $(S(t), I(t), R(t))$ počáteční úlohy (6.2), (6.3) definováno pro všechna $t \geq 0$. Všimněme si ještě, že rovnice trajektorií systému (6.4) je

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}S} = \frac{\beta SI - \nu I}{-\beta SI},$$

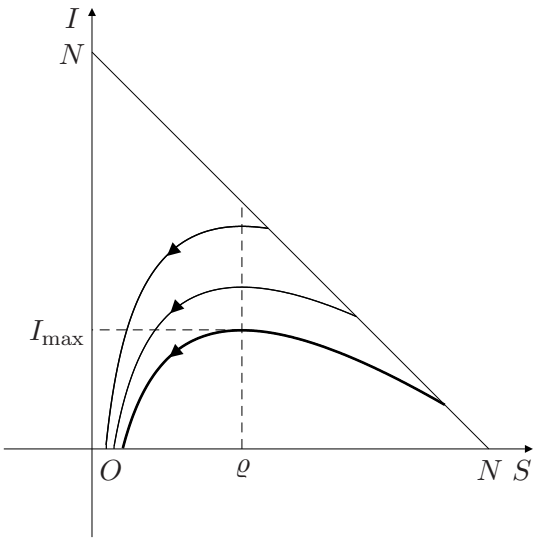
což po vykrácení dává

$$\frac{\mathrm{d}I}{\mathrm{d}S} = \frac{\nu - \beta S}{\beta S} = \frac{\varrho - S}{S}.$$

Odtud vidíme, že trajektorie systému (6.4) ležící v prvním kvadrantu jsou jakožto funkce I proměnné S rostoucí pro $0 < S < \varrho$ a klesající pro $S > \varrho$. Druhá derivace vychází

$$\frac{\mathrm{d}^2 I}{\mathrm{d}S^2} = -\varrho \frac{1}{S^2} < 0,$$

takže tyto trajektorie jsou konkávní funkce. Funkce I nabývá své maximální hodnoty $I_{\max} = \varrho(\ln(\varrho/S_0) - 1) + N$ pro $S = \varrho$. Některé trajektorie systému (6.4) jsou znázorněny na obr. 6.5.



Obr. 6.5

Dále platí

$$\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}R} = -\frac{1}{\varrho} S,$$

odkud

$$S(t) = S_0 e^{-\frac{1}{\varrho} R(t)}.$$

Tedy $0 < S(t) \leq S_0 < N$. Navíc podle první rovnice systému (6.2) je $S'(t) < 0$, takže funkce $S(t)$ je klesající. Pro funkci $R(t)$ platí

$$R(t) = -\varrho \ln \frac{S(t)}{S_0} \geq 0.$$

Dále je

$$R'(t) = \nu(N - S(t) - R(t)) \leq \nu(N - R(t)).$$

Odtud

$$[R(t)e^{\nu t}]' \leq \nu N e^{\nu t}$$

a následně integrací na intervalu $\langle 0, t\rangle$ s přihlédnutím k (6.3)

$$R(t) \leq N(1 - e^{-\nu t}) < N.$$

Konečně

$$I(t) = N - S(t) - R(t) < N.$$

Funkce $R(t)$ je rostoucí a ohraničená. Existuje tedy konečná limita

$$\lim_{t\to\infty} R(t) = \sup_{t\geq 0} R(t) =: R_\infty.$$

Hodnota R_∞ je mírou rozsahu infekce. Protože

$$R'(t) = \nu I(t) = \nu(N - S_0 e^{-\frac{1}{\varrho}R(t)} - R(t)),$$

máme

$$\lim_{t\to\infty} R'(t) = \nu(N - S_0 e^{-\frac{1}{\varrho}R_\infty} - R_\infty).$$

Z existence konečných limit $\lim_{t\to\infty} R(t)$, $\lim_{t\to\infty} R'(t)$ pak plyne

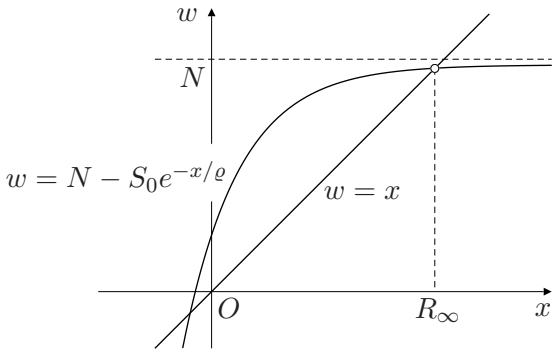
$$\lim_{t\to\infty} R'(t) = \lim_{t\to\infty} I(t) = 0.$$

R_∞ je tedy kladný kořen rovnice

$$N - S_0 e^{-x/\varrho} - x = 0. \tag{6.6}$$

Ukážeme, že existuje jediný kladný kořen rovnice (6.6) (což je patrné také z obr. 6.6). Skutečně, položíme-li $F(x) = N - S_0 e^{-x/\varrho} - x$, pak $F'(x) = S_0 e^{-x/\varrho}/\varrho - 1$, $F''(x) = -S_0 e^{-x/\varrho}/\varrho^2$. Poněvadž $F''(x) < 0$, $F'(0) = S_0/\varrho - 1 > 0$ a $\lim_{x\to\infty} F'(x) = -1 < 0$, má funkce $F'(x)$ jediný kladný nulový bod $x = R^* := \varrho \ln(S_0/\varrho)$. Přitom $F'(x) > 0$ pro $x \in \langle 0, R^*)$ a $F'(x) < 0$ pro $x \in (R^*, \infty)$. Jelikož $F(0) = N - S_0 > 0$ a $\lim_{x\to\infty} F(x) = -\infty$, má funkce $F(x)$ jediný kladný nulový bod $x = R_\infty$. Pro tento bod zřejmě platí $R_\infty > R^*$. Tím je tvrzení o existenci jediného kladného nulového bodu rovnice (6.6) dokázáno.

Dále je $R_\infty = N - S_0 e^{-R_\infty/\varrho} < N - S_0 e^{-N/\varrho}$. Uvažujeme-li o funkci R_∞ jako o funkci proměnných S_0, ϱ, N, snadno zjistíme, že funkce R_∞ je



Obr. 6.6

klesající v proměnných S_0, ϱ a rostoucí v proměnné N. Z provedených úvah plyne, že platí

$$\lim_{t\to\infty} R(t) = R_\infty, \qquad \lim_{t\to\infty} I(t) = 0, \qquad \lim_{t\to\infty} S(t) = N - R_\infty =: S_\infty,$$

přičemž

$$\varrho \ln \frac{S_0}{\varrho} < R_\infty < N - S_0 e^{-\frac{N}{\varrho}}, \qquad S_0 e^{-\frac{N}{\varrho}} < S_\infty < \varrho.$$

Chceme-li omezit rozsah epidemie, je třeba zvětšit ϱ, tj. zvýšit rychlost ν izolace infikovaných jedinců nebo snížit koeficient β, což znamená snížit četnost kontaktů nebo zvýšit odolnost vůči infekci.

6.5 Model SIRS bez vitální dynamiky

V tomto případě uvažujeme model

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI + \gamma R, \\ I' &= \beta SI - \nu I, \\ R' &= \nu I - \gamma R, \end{aligned} \tag{6.7}$$

kde $S + I + R = N$, přičemž $N > 0$ je konstantní celková velikost populace a β, ν, γ jsou kladné koeficienty. Populační skupinu (E) neuvažujeme. Eliminací R dostáváme systém dvou autonomních rovnic

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI + \gamma(N - S - I), \\ I' &= \beta SI - \nu I. \end{aligned} \tag{6.8}$$

Každý počáteční problém pro systém (6.7) i systém (6.8) má jediné úplné řešení.

Singulární body systému (6.8) jsou

$$[\bar{S}_1, \bar{I}_1] = [N, 0], \qquad [\bar{S}_2, \bar{I}_2] = \left[\frac{\nu}{\beta}, \gamma\frac{\beta N - \nu}{\beta(\nu+\gamma)}\right].$$

Systém má jednu S-nulklinu

$$I = \frac{\gamma(N-S)}{\beta S + \gamma}$$

a dvě I-nulkliny

$$I = 0, \qquad S = \frac{\nu}{\beta}.$$

Jacobiho matice systému (6.8) je

$$J(S,I) = \begin{bmatrix} -(\beta I + \gamma) & -(\beta S + \gamma) \\ \beta I & \beta S - \nu \end{bmatrix}.$$

Z druhé rovnice systému (6.8) je vidět, že $I'(t) \leq 0$ pokud $S \leq \nu/\beta$. Aby epidemie mohla vypuknout, je nutné, aby

$$\frac{N\beta}{\nu} > 1.$$

Číslo $\sigma := N\beta/\nu$ se nazývá *infekční kontaktní číslo* nebo *vnitřní reproduktivní rychlost nemoci*. Předpokládejme tedy $\sigma > 1$. Pak $[\bar{S}_2, \bar{I}_2] \in \mathbb{R}^2_+$.

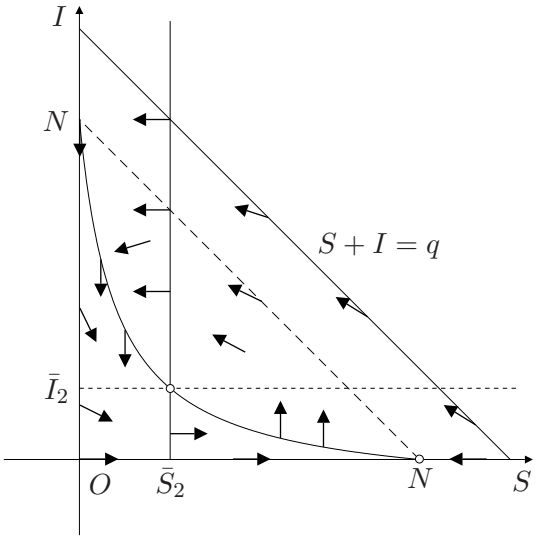
V bodě $[\bar{S}_1, \bar{I}_1]$ je

$$J(\bar{S}_1, \bar{I}_1) = \begin{bmatrix} -\gamma & -\beta N - \gamma \\ 0 & \beta N - \nu \end{bmatrix}.$$

Vlastní čísla v tomto bodě jsou $\lambda_1 = -\gamma < 0$, $\lambda_2 = \beta N - \nu > 0$. Singulární bod $[\bar{S}_1, \bar{I}_1]$ je tedy sedlo, charakteristické směry v tomto bodě jsou $\vec{v}_I = \pm(1,0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(\beta N + \gamma, -\beta N - \gamma + \nu)$.

V bodě $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$ je

$$J(\bar{S}_2, \bar{I}_2) = \begin{bmatrix} \gamma\dfrac{-\beta N + \nu}{\nu + \gamma} - \gamma & -\nu - \gamma \\ \gamma\dfrac{\beta N - \nu}{\nu + \gamma} & 0 \end{bmatrix}.$$



Obr. 6.7

Charakteristická rovnice v tomto bodě je

$$\lambda^2 + \gamma\frac{\beta N + \gamma}{\nu + \gamma}\lambda + \gamma(\beta N - \nu) = 0.$$

Protože

$$\gamma\frac{\beta N + \gamma}{\nu + \gamma} > 0, \quad \gamma(\beta N - \nu) > 0,$$

platí pro kořeny $\lambda_{1,2}$ této rovnice $\operatorname{Re}\lambda_{1,2} < 0$. Bod $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$ je tedy stabilní singulární bod. Diskriminant D charakteristické rovnice je roven

$$D = \gamma\left[\gamma\frac{(\beta N + \gamma)^2}{(\nu + \gamma)^2} - 4(\beta N - \nu)\right].$$

Je vidět, že pro velká γ je diskriminant kladný a pro malá γ záporný. Singulární bod $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$ tedy je stabilní ohnisko nebo stabilní uzel. Osa S je zřejmě invariantní množinou systému (6.8).

Platí

$$\bar{S}_2 + \bar{I}_2 = \frac{\nu}{\beta} + \gamma\frac{\beta N - \nu}{\beta(\nu + \gamma)} = \frac{\nu^2 + \gamma\beta N}{\beta(\nu + \gamma)} < \frac{N(\nu + \gamma)}{\nu + \gamma} = N.$$

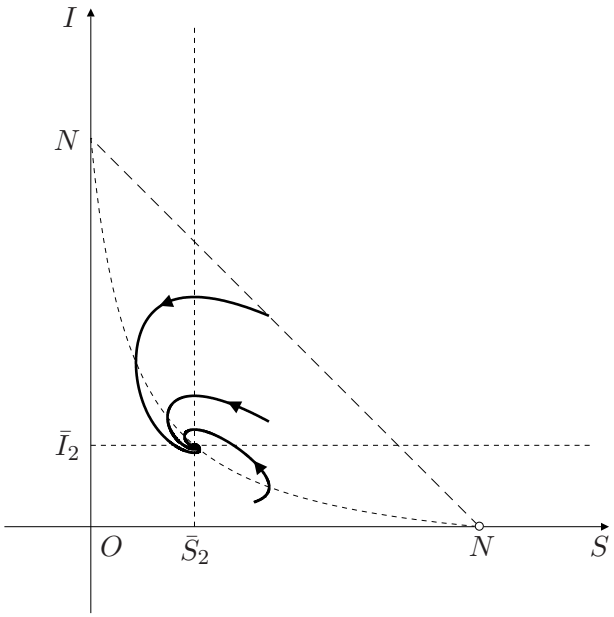
Položíme-li $\kappa(t) = S(t) + I(t)$ a je-li $\kappa(t) > N$, dostáváme

$$\kappa' = (S + I)' = \gamma N - \gamma S - (\gamma + \nu)I \le \gamma[N - (S + I)] = \gamma(N - \kappa) < 0.$$

Nerovnost $\kappa' < 0$ zřejmě platí také v případě $\kappa = N$, $I > 0$. Směrové pole na každé přímce $S + I = q$, kde $q \geq N$, je tedy s výjimkou stacionárního bodu $[N, 0]$ orientováno směrem pod tuto přímku. Nulkliny a směrové pole na nulklinách, souřadných osách a přímce $S + I = q$ jsou znázorněny na obr. 6.7.

Každá polotrajektorie začínající v čase $t = 0$ v množině $\mathcal{T}^* = \{[S, I] \in \mathbb{R}^2 : S + I \leq N, S > 0, I > 0\}$, zůstává pro všechna $t > 0$ v trojúhelníku $\mathcal{T} = \{[S, I] \in \mathbb{R}^2 : S + I < N, S > 0, I > 0\}$. Vzhledem k tvaru směrového pole a vzhledem k tomu, že bod $[\bar{S}_1, \bar{I}_1]$ je sedlo, musí se libovolná kladná polotrajektorie začínající v $\mathcal{T}^*$ limitně blížit singulárnímu bodu $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$, nebo její ω-limitní množina je tvořena body uzavřené trajektorie systému (6.8). Existence uzavřené trajektorie uvažovaného systému ležící v prvním kvadrantu je však vyloučena užitím Dulacova kritéria (viz str. 9), ve kterém volíme $f_1(S, I) = -\beta SI + \gamma(N - S - I)$, $f_2(S, I) = \beta SI - \nu I$, $q(S, I) = 1/I$:

$$\frac{\partial(q(S,I)f_1(S,I))}{\partial S} + \frac{\partial(q(S,I)f_2(S,I))}{\partial I}$$
$$= \frac{\partial(-\beta S + \gamma\frac{N-S-I}{I})}{\partial S} + \frac{\partial(\beta S - \nu)}{\partial I} = -\beta - \frac{\gamma}{I} < 0.$$



Obr. 6.8

Kladné polotrajektorie jsou tedy buď spirály nekonečně mnohokrát obíhající bod $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$, který je v tomto případě ohnisko, nebo trajektorie oběhnou bod $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$ pouze konečně mnohokrát a bod $[\bar{S}_2, \bar{I}_2]$ je uzel. Řešení $(S(t), I(t), R(t))$ systému (6.7) se prakticky ustálí na hodnotě

$$\left(\frac{\nu}{\beta}, \frac{N-\nu/\beta}{1+\nu/\gamma}, \frac{N-\nu/\beta}{1+\gamma/\nu}\right) = \left(\frac{\nu}{\beta}, \frac{\gamma\nu(\sigma-1)}{\beta(\gamma+\nu)}, \frac{\nu^2(\sigma-1)}{\beta(\gamma+\nu)}\right),$$

viz. obr. 6.8. Ke snižování rozsahu epidemie je třeba snižovat koeficient β (tj. snižovat četnost kontaktů a zvyšovat odolnost) a zvyšovat koeficient ν (tj. zvyšovat rychlost izolace infikovaných jedinců).

6.6 Model šíření kapavky

V dosud uvažovaných modelech šíření infekce se nebrala v úvahu strukturovanost populace. Některé nemoci se však šíří různě v různých věkových skupinách, u pohlavních chorob je třeba rozlišovat skupinu mužů a skupinu žen. Všimneme si matematického modelu šíření kapavky (gonorrhea). Protože inkubační doba je velmi krátká (3–7 dní) ve srovnání s často dlouhou dobou aktivní infekčnosti a protože vyléčená kapavka nezaručuje žádnou (ani částečnou) imunitu proti novému onemocnění, přičemž po vyléčení je jedinec okamžitě znovu náchylný k infekci, budeme uvažovat model SIS. Populační skupiny (E), (R) neuvažujeme vzhledem k relativní krátkosti příslušných období. Je však třeba uvažovat skupinový model, ve kterém odlišujeme skupinu mužů a skupinu žen. Přitom budeme předpokládat, že počet mužů resp. žen v populaci je konstantní a je roven $N_1 > 0$ resp. $N_2 > 0$. Označme dále

S_1 ... počet mužů náchylných k infekci
S_2 ... počet žen náchylných k infekci
I_1 ... počet infikovaných mužů,
I_2 ... počet infikovaných žen,
β_1 ... koeficient šíření nákazy ve skupině mužů,
β_2 ... koeficient šíření nákazy ve skupině žen,
γ_1 ... rychlost léčení infikovaných mužů vztažená na jednotku velikosti populace,
γ_2 ... rychlost léčení infikovaných žen vztažená na jednotku velikosti populace.

Přitom předpokládáme $S_1 + I_1 = N_1$, $S_2 + I_2 = N_2$. Všechny konstanty β_1, β_2, γ_1, γ_2 jsou kladné.

Protože příznaky onemocnění u mužů jsou mnohem výraznější než u žen, je $\gamma_1 > \gamma_2$. Model je tvořen autonomním systémem čtyř rovnic

$$\begin{aligned} S_1' &= -\beta_1 S_1 I_2 + \gamma_1 I_1, \\ I_1' &= \beta_1 S_1 I_2 - \gamma_1 I_1, \\ S_2' &= -\beta_2 S_2 I_1 + \gamma_2 I_2, \\ I_2' &= \beta_2 S_2 I_1 - \gamma_2 I_2. \end{aligned} \tag{6.9}$$

Využitím vztahu $S_j(t) + I_j(t) \equiv N_j$ pro $j = 1, 2$ dostáváme

$$\begin{aligned} I_1' &= \beta_1 (N_1 - I_1) I_2 - \gamma_1 I_1 \\ I_2' &= \beta_2 (N_2 - I_2) I_1 - \gamma_2 I_2. \end{aligned} \tag{6.10}$$

Každý počáteční problém pro systém (6.9) i pro systém (6.10) je jednoznačně řešitelný. Budeme analyzovat systém (6.10).

Systém (6.10) má jednu I_1-nulklinu

$$I_2 = \frac{\gamma_1 I_1}{\beta_1 (N_1 - I_1)}$$

a jednu I_2-nulklinu

$$I_1 = \frac{\gamma_2 I_2}{\beta_2 (N_2 - I_2)}.$$

Jeden singulární bod je zřejmě $[\tilde{I}_1, \tilde{I}_2] = [0, 0]$. Řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} \beta_1 N_1 I_2 - \beta_1 I_1 I_2 - \gamma_1 I_1 = 0 \\ \beta_2 N_2 I_1 - \beta_2 I_1 I_2 - \gamma_2 I_2 = 0 \end{aligned}$$

dostaneme druhý singulární bod

$$[\hat{I}_1, \hat{I}_2] = \left[\frac{\beta_1 \beta_2 N_1 N_2 - \gamma_1 \gamma_2}{\beta_2 (\beta_1 N_2 + \gamma_1)}, \frac{\beta_1 \beta_2 N_1 N_2 - \gamma_1 \gamma_2}{\beta_1 (\beta_2 N_1 + \gamma_2)} \right].$$

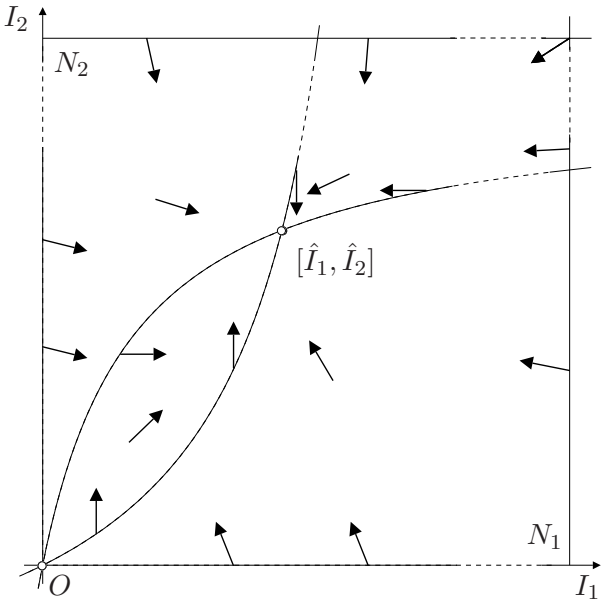
Protože pro $I_1 > 0$ a $I_2 > 0$ platí

$$\begin{aligned} \frac{\partial [\beta_1 (N_1 - I_1) I_2 - \gamma_1 I_1]}{\partial I_1} + \frac{\partial [\beta_2 (N_2 - I_2) I_1 - \gamma_2 I_2]}{\partial I_2} \\ = -\beta_1 I_2 - \gamma_1 - \beta_2 I_1 - \gamma_2 < 0, \end{aligned}$$

neexistuje v prvním kvadrantu podle Bendixsonova kritéria (viz str. 10) žádná uzavřená trajektorie systému (6.10). Jacobiho matice systému (6.10) je

$$J(I_1, I_2) = \begin{bmatrix} -\gamma_1 - \beta_1 I_2 & \beta_1(N_1 - I_1) \\ \beta_2(N_2 - I_2) & -\gamma_2 - \beta_2 I_1 \end{bmatrix}.$$

Hodnota této matice v bodě $[\tilde{I}_1, \tilde{I}_2]$ a charakteristická rovnice jsou



Obr. 6.9

$$J(\tilde{I}_1, \tilde{I}_2) = \begin{bmatrix} -\gamma_1 & \beta_1 N_1 \\ \beta_2 N_2 & -\gamma_2 \end{bmatrix}, \qquad \lambda^2 + (\gamma_1 + \gamma_2)\lambda + \gamma_1\gamma_2 - \beta_1\beta_2 N_1 N_2 = 0.$$

V bodě $[\hat{I}_1, \hat{I}_2]$ máme

$$J(\hat{I}_1, \hat{I}_2) = \begin{bmatrix} -\dfrac{\beta_2 N_1(\gamma_1 + \beta_1 N_2)}{\beta_2 N_1 + \gamma_2} & \dfrac{\beta_1\gamma_1(\beta_2 N_1 + \gamma_2)}{\beta_2(\beta_1 N_2 + \gamma_1)} \\ \dfrac{\beta_2\gamma_2(\beta_1 N_2 + \gamma_1)}{\beta_1(\beta_2 N_1 + \gamma_2)} & -\dfrac{\beta_1 N_2(\gamma_2 + \beta_2 N_1)}{\beta_1 N_2 + \gamma_1} \end{bmatrix},$$

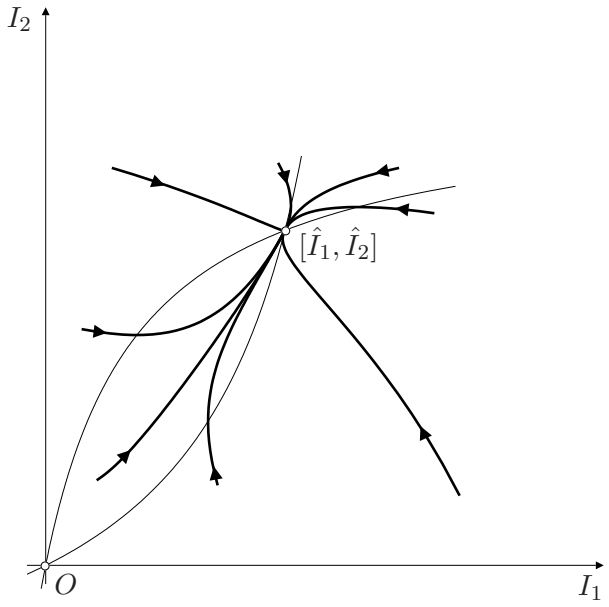
$$\lambda^2 + \left(\frac{\beta_2 N_1(\gamma_1 + \beta_1 N_2)}{\beta_2 N_1 + \gamma_2} + \frac{\beta_1 N_2(\gamma_2 + \beta_2 N_1)}{\beta_1 N_2 + \gamma_1} \right) \lambda + \beta_1\beta_2 N_1 N_2 - \gamma_1\gamma_2 = 0.$$

Nyní rozlišíme dva případy

$$1. \quad \frac{\beta_1 N_1}{\gamma_2} \cdot \frac{\beta_2 N_2}{\gamma_1} > 1,$$
$$2. \quad \frac{\beta_1 N_1}{\gamma_2} \cdot \frac{\beta_2 N_2}{\gamma_1} < 1.$$

Případ 1. V tomto případě je $\gamma_1+\gamma_2 > 0$, $\gamma_1\gamma_2-\beta_1\beta_2 N_1 N_2 < 0$, takže pro vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ matice $J(\tilde{I}_1, \tilde{I}_2)$ platí $\lambda_1\lambda_2 < 0$. Singulární bod $[\tilde{I}_1, \tilde{I}_2]$ je tedy sedlo. Naproti tomu singulární bod $[\hat{I}_1, \hat{I}_2]$ je podle Hurwitzova kritéria (viz např. [KR, kapitola VII]) stabilní (tj. odpovídající řešení je asymptoticky stabilní). Vzhledem ke směrovému poli (viz obr. 6.9) je singulární bod $[\hat{I}_1, \hat{I}_2]$ uzel.

Každá trajektorie pro niž $0 < I_1(0) < N_1$, $0 < I_2(0) < N_2$ zůstává ve svém dalším průběhu v obdélníku $\mathcal{O} = \{[I_1, I_2] \in \mathbb{R}^2_+ : 0 < I_1 < N_1, 0 < I_2 < N_2\}$. Protože v prvním kvadrantu nejsou uzavřené trajektorie, blíží se každá trajektorie ležící v prvním kvadrantu limitně pro $t \to \infty$ k bodu $[\hat{I}_1, \hat{I}_2]$. Počet infikovaných mužů a žen se tedy prakticky ustálí na hodnotách $\hat{I}_1$, $\hat{I}_2$ (obr. 6.10). Podotkněme ještě, že průměrný počet mužů, které

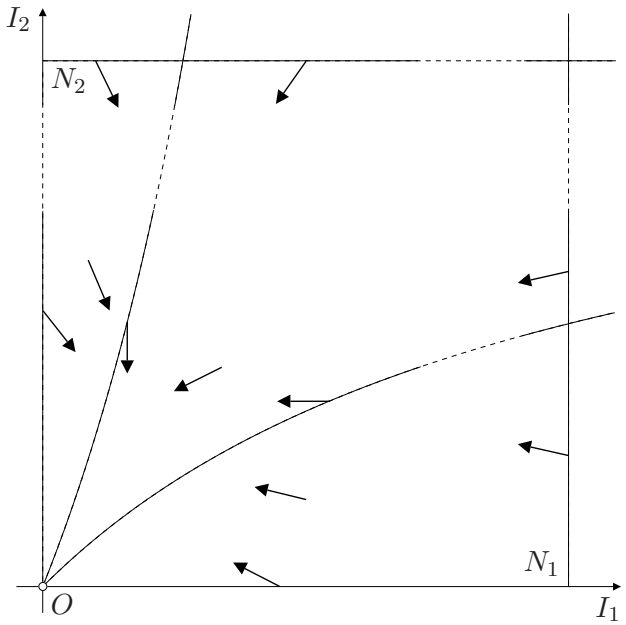


Obr. 6.10

jedna infikovaná žena nakazí během svého infekčního období je $\beta_1 \hat{S}_1/\gamma_2$ a

průměrný počet žen, které jeden infikovaný muž nakazí během svého infekčního období je $\beta_2\hat{S}_2/\gamma_1$. Přitom $\hat{S}_1 = N_1 - \hat{I}_1$, $\hat{S}_2 = N_2 - \hat{I}_2$.

Případ 2. V tomto případě máme $\gamma_1 + \gamma_2 > 0$, $\gamma_1\gamma_2 - \beta_1\beta_2 N_1 N_2 > 0$, takže singulární bod $[\tilde{I}_1, \tilde{I}_2] = [0, 0]$ je stabilní. Singulární bod $[\hat{I}_1, \hat{I}_2]$ neleží v tomto případě v prvním kvadrantu. Směrové pole je znázorněno na obr. 6.11. Stejnými úvahami jako v případě 1 zjišťujeme, že každá kladná

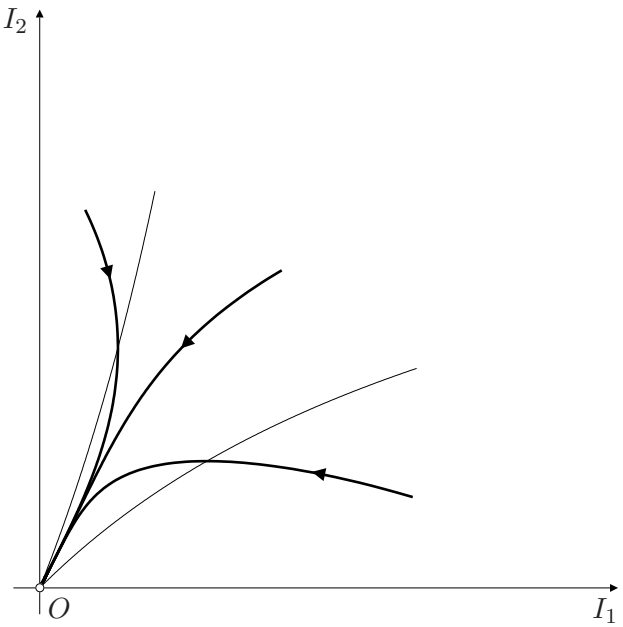


Obr. 6.11

polotrajektorie začínající v obdélníku $\mathcal{O}$ zůstává v tomto obdélníku i ve svém dalším průběhu a limitně se blíží singulárnímu bodu $[0, 0]$. Prakticky to znamená, že kapavka v tomto případě vymizí, neboť $I_1(t)$ i $I_2(t)$ se prakticky ustálí na nulové hodnotě (obr. 6.12).

Podotkněme na závěr, že tento model je dosti hrubý, neboť nezahrnuje věkovou strukturu populace. Kromě toho model zahrnuje jen ty případy kapavky, které pocházejí z heterosexuálních styků. To však nemá přílišný vliv, poněvadž procento kapavky pocházející z homosexuálních styků je (na rozdíl např. od syfilitidy — kde činí až 90%) malé.

Praktické určování koeficientů N_1, N_2, β_1, β_2, γ_1, γ_2 je obtížné. Zejména koeficient γ_2 je prakticky nemožné ani hrubě odhadnout. Je to dáno tím, že u většiny infikovaných žen se neprojevují výrazné symptomy, takže období infekčnosti u žen se mění od jednoho dne až po více než rok.



Obr. 6.12

Proto se uvažují hodnoty $\beta_1 N_1/\gamma_2$ resp. $\beta_2 N_2/\gamma_1$, které mohou být přibližně interpretovány jako průměrný počet mužů, které jedna infikovaná žena sexuálně kontaktuje během své infekční doby resp. průměrné množství žen, s kterými jeden infikovaný muž má styk během svého infekčního období. Tyto hodnoty jsou nazývány *maximální ženský* resp. *mužský kontaktní koeficient*. V případě 1 resp. 2 máme podmínku tvaru

$$\frac{\beta_1 N_1}{\gamma_2} \cdot \frac{\beta_2 N_2}{\gamma_1} > 1, \tag{6.11}$$

resp.

$$\frac{\beta_1 N_1}{\gamma_2} \cdot \frac{\beta_2 N_2}{\gamma_1} < 1. \tag{6.12}$$

Podle provedeného průzkumu byl v roce 1973 v USA průměrný počet kontaktů mužů s infikovanými ženami roven 1,15, zatímco průměrný počet kontaktů žen s infikovanými muži roven 0,98. Tato čísla jsou velmi dobrými odhady maximálního ženského a mužského kontaktního koeficientu. Součin $1{,}15 \cdot 0{,}98$ dává 1,127, což je větší než 1, takže je splněna podmínka (6.11). Počty nemocných kapavkou se tedy ustálí na nenulovém stacionárním stavu.

6.7 Poznámky k literatuře

Studium problematiky epidemií má dlouhou historii. V literatuře lze nalézt mnoho různých modelů a vysvětlení vzniku a šíření epidemií. Jednou z prvních je práce

> Bernoulli, D. (1760) Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole, et des avantages de l'inoculation pour la prévenir. *Historie de l'Acad. Roy. Sci. (Paris) avec Mém. des Math. et Phys.*, 1–45.

V této práci je zaveden matematický model založený na nelineární diferenciální rovnici a zkoumá se vliv očkování vakcínou kravských neštovic (vaccinia) na šíření pravých neštovic (variola). Jedná se pravděpodobně o první práci, kdy byl matematický model použit k odhadu praktických výhod regulace nemoci očkováním.

Model SIR bez vitální dynamiky byl analyzován Kermackem a McKendrickem. Jejich práce

> Kermack, W. O., McKendrick, A. G. (1927, 1932, 1933) Contributions to the mathematical theory of epidemics. *Proc. Roy. Soc. A* Vol. 115, p. 700–721, Vol. 138, p. 55–83, Vol. 141, p. 94–122

měly velký vliv na rozvoj matematických modelů epidemií. Za klasickou je dnes považována kniha

> Bailey, N. T. J. (1957) *The Mathematical Theory of Epidemics*. London: Charles Griffin & Company.

Analýzu modelu SIRS lze nalézt např. v práci

> Hethcote, H. W. (1976) Qualitative analysis of communicable disease models. *Math. Biosci.* Vol. 28, p. 335–356.

Dobrý přehled o problematice matematických modelů epidemií lze nalézt v knihách

> Waltman, P. (1974) *Deterministic Threshold Models in the Theory of Epidemics*. Berlin: Springer-Verlag

a

> Hoppenstaedt, F. C. (1975) *Mathematical Theories of Populations: Demographics, Genetics and Epidemics*. CMBS Lectures Vol. 20. Philadelphia: SIAM Publications.

Přehled modelů používaných pro popis a regulaci kapavky je uveden v publikaci

> Hethcote, H. W., Yorke, J. A. (1984) *Gonorrhea Transmission Dynamics and Control*. Lecture Notes in Biomathematics 56. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag.

6.8 Cvičení

1. Určete všechny singulární body systému (6.4).

2. Určete charakteristické směry systému (6.10) v singulárním bodě $(0,0)$ za předpokladu $\beta_1\beta_2N_1N_2 \neq \gamma_1\gamma_2$. (Návod: Použijte věty 11 kapitoly 2 s $P(I_1,I_2) = \beta_1(N_1 - I_1)I_2 - \gamma_1 I_1$, $Q(I_1,I_2) = \beta_2(N_2 - I_2)I_1 - \gamma_2 I_2$, $\psi(r) = r$.)

3. Proveďte analýzu modelu SIR s vitální dynamikou:

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI + \delta N - \delta S, \\ I' &= \beta SI - \nu I - \delta I, \\ R' &= \nu I - \delta R, \end{aligned}$$

   $S + I + R = N$.

4. Předpokládejme, že členové skupiny (S) jsou očkováni proti nemoci proporcionálně jejich počtu s konstantou úměrnosti λ. Model typu SIR pak lze popsat systémem rovnic

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI - \lambda S, \\ I' &= \beta SI - \nu I, \\ R' &= \nu I + \lambda S \end{aligned}$$

   (zdůvodněte!). Proveďte analýzu tohoto modelu.

5. Předpokládejme, že členové skupiny (S) jsou očkováni proti nemoci proporcionálně součinu jejich počtu a čtverce počtu členů skupiny (I) s konstantou úměrnosti λ. Model typu SIR pak lze popsat systémem rovnic

$$\begin{aligned} S' &= -\beta SI - \lambda SI^2, \\ I' &= \beta SI - \nu I, \\ R' &= \nu I + \lambda SI^2 \end{aligned}$$

   (zdůvodněte!). Proveďte analýzu tohoto modelu.

Výsledky:

1. Všechny body tvaru $[\alpha, 0]$, kde $\alpha \in \mathbb{R}$.
2. $\Theta_{1,2} = \operatorname{arctg} \frac{\gamma_1 - \gamma_2 \pm \sqrt{(\gamma_1-\gamma_2)^2 + 4\beta_1\beta_2N_1N_2}}{2\beta_1 N_1} \pmod{\pi}$.

Kapitola 7

Modely dynamiky jedné populace

Nejjednodušší modely dynamiky — růstu a vymírání — jedné populace byly uvedeny v odstavci 3.5. V těchto modelech jsme předpokládali, že změna velikosti populace (která může být vyjádřena počtem jedinců, počtem jedinců vztaženému k velikosti osídlené plochy, velikostí biomasy ap.) závisí na specifické míře růstu μ (což je rozdíl mezi počtem jedinců narozených a uhynulých vztaženým k jednotce velikosti populace a jednotce času) a ta sama závisí na okamžité dostupnosti zdrojů prostředí, které jsou konstantní a jejich distribuce závisí pouze na velikosti populace (projevuje se vnitrodruhová konkurence). Předpokládali jsme tedy, že specifická míra růstu je klesající funkcí velikosti populace a navíc že platí $\mu(0) > 0$, $\lim_{N\to\infty} \mu(N) < 0$. V uvedených modelech se objevovaly pouze dva parametry a oba měly rozumnou biologickou interpretaci.

Velikost populace na určité lokalitě je veličina, kterou lze (alespoň principiálně) pozorovat a pak je možno ji porovnat s jejím teoreticky odvozeným časovým vývojem. Pokud pozorované a teoretické hodnoty nesouhlasí, je nutno model modifikovat. Nejjednodušší modifikace spočívá v zavedení nových parametrů. Tomu je věnován první odstavec této kapitoly. Nové parametry již ale nemají jednoznačnou interpretaci, slouží pouze k dosažení souladu modelu a pozorování. Vytvořený model tedy je kombinací modelu explikativního a demonstrativního.

Předpoklad $\mu(0) > 0$ není vždy realistický. Malá populace se nemusí z různých důvodů množit, dokonce může vymírat. Tento jev se obvykle nazývá *efekt Alleeho*. Populace, u nichž $\mu(0) > 0$, bývají nazývány *průkopnické* (několik jedinců se může uchytit na nové lokalitě a začít se tam množit), ty

ostatní *klimaxové*. Model klimaxové populace je sestaven a analyzován ve druhém odstavci.

Hojnost nebo nedostatek zdrojů se nemusí na růstu nebo vymírání populace projevit bezprostředně. Zdroje prostředí jsou nejdříve přeměněny na energii, která je následně využita k reprodukci. Z tohoto předpokladu vychází model růstu populace ve třetím odstavci kapitoly. Popsaný model jednak popisuje kolísání velikosti populace (jev nazývaný *populační vlny*), a také poskytuje přesnější pohled na proces vymírání hladovějící populace, než jednoduchý model.

Dalším faktorem, který může ovlivnit růst populace je přítomnost parazitů nebo predátorů. Vývoj populace pod predačním tlakem je modelován ve čtvrtém odstavci kapitoly.

Populace nemusí být na nějakém území rozmístěna stejnoměrně. Prostředí může být rozčleněno na množství fragmentů, z nichž každý může být obsazen nějakou částí populace (*lokální populací*). Tyto fragmenty nejsou úplně izolované, lokální populace mohou mezi nimi migrovat. Lokální populace může také na jednom fragmentu vyhynout v důsledku nějakých náhodných vlivů. Takový soubor oddělených populací jednoho druhu, mezi nimiž probíhá migrace, se nazývá *metapopulace* a v podstatě jde o populaci populací. Jednomu modelu vývoje metapopulace je věnován poslední odstavec této kapitoly.

7.1 Obecný logistický růst populace

Vývoj velikosti $N = N(t)$ populace v čase byl v 3.5 popsán rovnicí tvaru

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; N(\varepsilon - \beta N)\,. \tag{7.1}$$

Tato rovnice má řešení N definované na intervalu $\langle 0, \infty)$ takové, že

$$\lim_{t\to\infty} N(t) = \frac{\varepsilon}{\beta},$$

pokud $\varepsilon > 0$, $\beta > 0$ a $N(0) > 0$. Hodnota $K = \dfrac{\varepsilon}{\beta}$ představuje velikost populace, kterou je dané prostředí schopno uživit a nazývá se (*nosná*) *kapacita* nebo *úživnost prostředí*. Parametr ε představuje specifickou míru růstu populace, u níž by se neprojevovala vnitrodruhová konkurence. Rovnici (7.1) lze přepsat na tvar

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \beta N(K - N)\,, \quad \text{nebo} \quad \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \varepsilon N\left(1 - \frac{N}{K}\right)\,. \tag{7.2}$$

Graf řešení této rovnice má inflexní bod, jestliže

$$\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2} \;=\; \beta\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}(K-N) - \beta N\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \beta(K-2N)\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; 0\,,$$

tedy když $N = \frac{1}{2}K$, ($\mathrm{d}N/\mathrm{d}t = 0$ dává konstantní řešení $N = K$ nebo $N = 0$). Reálná populace může mít růstovou křivku, jejíž inflexní bod není v polovině kapacity prostředí. Pro popis takové populace lze rovnici (7.2) zobecnit na tvar

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \beta N^a(K-N)^b\,, \tag{7.3}$$

kde β, a, b jsou kladné parametry. Pravá strana této rovnice je obecně definována pouze pro $N \in \langle 0, K\rangle$. K rovnici přidáme počáteční podmínku

$$N(0) \;=\; N_0 \;\in\; \langle 0, K\rangle\,. \tag{7.4}$$

Počáteční úloha (7.3), (7.4) obecně není jednoznačně řešitelná (viz cvičení)[1]. Označme $f(N) = \beta N^a(K-N)^b$. Pak platí

$$f(0) = f(K) = 0, \qquad f(N) > 0 \text{ pro } N \in (0, K)\,.$$

To znamená, že $N \equiv 0$ a $N \equiv K$ jsou řešením rovnice (7.3) a každé řešení této rovnice je rostoucí v každém t, pro něž $N(t) \in (0, K)$. Ukážeme, že každé ω-úplné řešení N úlohy (7.3), (7.4) s $N_0 > 0$ je definováno na intervalu $\langle 0, \infty)$ a platí

$$\lim_{t\to\infty} N(t) \;=\; K\,.$$

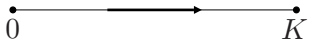
Buď $[T, \eta]$ pravý limitní bod řešení N. Poněvadž funkce f je definována na intervalu $\langle 0, K\rangle$, podle věty [KR, 5.5, str. 77] je buď $\eta = 0$ nebo $\eta = K$. Poněvadž $N(0) > 0$ a funkce f je rostoucí, nemůže první možnost nastat. Číslo T nemůže být konečné, neboť v takovém případě by funkce $\tilde{N}$ definovaná předpisem

$$\tilde{N}(t) \;=\; \begin{cases} N(t), & t \in \langle 0, T)\\ K, & t \geq T \end{cases}$$

byla řešením úlohy (7.3), (7.4) a současně prodloužením řešení N, což by byl spor s jeho ω-úplností.

„Fázový portrét“ rovnice (7.3) lze nakreslit následujícím způsobem:

[1] Dokonce existuje taková kombinace parametrů a, b, že počáteční úloha (7.3), (7.4) s $N_0 = 0$ má řešení takové, že $N(t) = 0$ pro $t \in \langle 0, T\rangle$ a $N(t) > 0$ pro $t > T$, kde T je nějaké kladné číslo. Nejedná se samozřejmě o model samoplození, tato vlastnost ukazuje na omezenou použitelnost modelu (7.3).



Dále platí

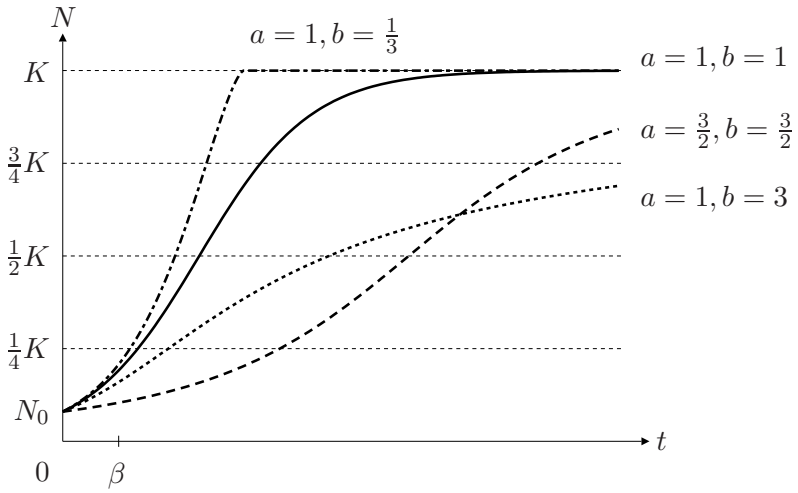
$$\begin{aligned} f'(N) &= \beta a N^{a-1}(K-N)^b - \beta N^a b (K-N)^{b-1} = \\ &= \beta N^{a-1}(K-N)^{b-1}\left(aK-(a+b)N\right) = \\ &= \beta f(N)\frac{aK-(a+b)N}{N(K-N)} \end{aligned}$$

Graf řešení úlohy (7.3), (7.4) s $N_0 \in (0,K)$ má inflexní bod, pokud

$$\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2} = f'(N)\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = \beta\left(f(N)\right)^2\frac{aK-(a+b)N}{N(K-N)} = 0\,,$$

tedy když $N = \dfrac{a}{a+b}K$.

Řešení úlohy (7.3), (7.4) pro různé hodnoty parametrů a, b je znázorněno na obrázku 7.1.



Obr. 7.1

Rovnice (7.3) má separované proměnné. Z toho plyne, že řešení úlohy (7.3), (7.4) je implicitně dáno vzorcem

$$\beta\int_0^t \mathrm{d}\tau = \int_{N_0}^{N}\frac{\mathrm{d}\eta}{\eta^a(K-\eta)^b}\,.$$

Jeho pravou stranu upravíme

$$\int_{N_0}^{N} \frac{\mathrm{d}\eta}{\eta^a(K-\eta)^b} \;=\; \frac{1}{K^b}\int_{N_0}^{N} \frac{\mathrm{d}\eta}{\eta^a(1-\eta/K)^b} \;=\; K^{1-a-b}\int_{N_0/K}^{N/K} \frac{\mathrm{d}x}{x^a(1-x)^b}$$

a zavedeme označení

$$F(x;a,b) \;=\; \int \frac{\mathrm{d}x}{x^a(1-x)^b}\,.$$

Řešení úlohy (7.3), (7.4) lze tedy implicitně vyjádřit ve tvaru

$$\beta K^{a+b-1}t \;=\; [F(x;a,b)]_{N_0/K}^{N/K}\;.$$

Funkce F je binomickým integrálem. To znamená, že je elementární funkcí pouze pro speciální hodnoty parametrů a, b. Pro některé z nich je funkce F vyjádřena tabulce 7.1.

7.2 Dynamika klimaxové populace

V odstavci 3.5 jsme předpokládali, že specifická míra růstu μ populace o velikosti N je klesající funkcí své proměnné. Tím způsobem jsme modelovali omezující vliv vnitrodruhové konkurence na reprodukci nebo přežívání uvažované populace. Uvedený předpoklad je ovšem třeba v některých případech modifikovat. Může se stát, že populace, jejíž velikost je menší než jistá prahová hodnota, vymírá — je-li jedinců populace málo, může být pro ně obtížné najít sexuálního partnera; v malé populaci je malá variabilita imunitního systému, proto může celá populace podlehnout nějaké infekci. V některých případech je u malých populací jejich specifická míra růstu rostoucí funkcí velikosti populace — může se projevit užitek ze skupinové obrany mláďat před dravci nebo ze spolupráce při získávání potravy. U velké populace je však tento užitek převážen nevýhodami plynoucími ze společného využívání omezených zdrojů, tj. z vnitrodruhové konkurence.

V tomto odstavci se tedy budeme zabývat modelem vývoje populace, jejíž specifická míra růstu $\mu = \mu(N)$ je kladná pro $N \in (\Theta, K)$, záporná pro $N \in (0,\Theta)\cup(K,\infty)$ a má jedno lokální maximum. Přitom kladná hodnota Θ představuje práh přežití populace a konstanta $K > \Theta$ nosnou kapacitu prostředí. Nejjednodušší funkce splňující uvedené předpoklady je

$$\mu(N) = \left(\frac{N}{\Theta} - 1\right)\left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

a	b	$F(x;a,b)$
1	1	$\ln\dfrac{x}{1-x}$
2	1	$\ln\dfrac{x}{1-x}-\dfrac{1}{x}$
1	2	$\ln\dfrac{x}{1-x}+\dfrac{1}{1-x}$
2	2	$2\ln\dfrac{x}{1-x}+\dfrac{2x-1}{x(1-x)}$
$\frac{1}{2}$	1	$\ln\dfrac{1+\sqrt{x}}{1-\sqrt{x}}$
$\frac{3}{2}$	1	$\ln\dfrac{1+\sqrt{x}}{1-\sqrt{x}}-\dfrac{2}{\sqrt{x}}$
$\frac{1}{3}$	1	$\frac{1}{2}\ln\dfrac{\sqrt[3]{x^2}+\sqrt[3]{x}+1}{\sqrt[3]{x^2}-2\sqrt[3]{x}+1}-\sqrt{3}\operatorname{arctg}\dfrac{1+2\sqrt[3]{x}}{\sqrt{3}}$
$\frac{2}{3}$	1	$\operatorname{arctg}\dfrac{1+2\sqrt[3]{x}}{\sqrt{3}}-\frac{1}{2}\ln\dfrac{\left(1-\sqrt[3]{x}\right)^3}{1-x}$

Tabulka 7.1: K řešení rovnice (7.3)

Máme tedy model vývoje populace vyjádřený diferenciální rovnicí

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = N\left(\frac{N}{\Theta}-1\right)\left(1-\frac{N}{K}\right). \tag{7.5}$$

Zajímají nás pouze nezáporná řešení této rovnice. Jedná se o rovnici se separovanými proměnnými, takže její řešení s počáteční podmínkou

$$N(0)=N_0>0 \tag{7.6}$$

je implicitně dáno rovností

$$\frac{1}{K-\Theta}\left(K\ln\left|\frac{N-\Theta}{N_0-\Theta}\right|-\Theta\ln\left|\frac{N-K}{N_0-K}\right|\right)-\ln\frac{N}{N_0}=t.$$

Toto vyjádření však nedává bezprostřední informace o chování řešení rovnice (7.5).

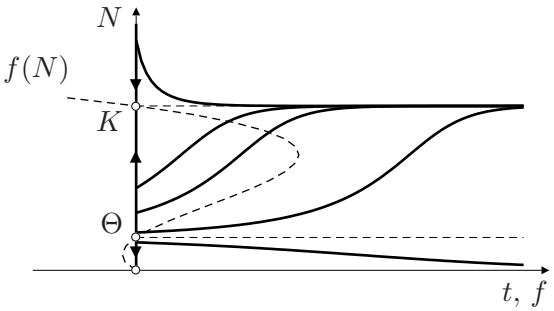
Označme $f(N)$ pravou stranu rovnice (7.5). Tato rovnice má tři singulární body $N_1 = 0$, $N_2 = \Theta$ a $N_3 = K$. Platí

$$f'(N) = \left(\frac{N}{\Theta} - 1\right)\left(1 - \frac{N}{K}\right) + \frac{N}{\Theta}\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{N}{K}\left(\frac{N}{\Theta} - 1\right),$$

takže

$$f'(0) = -1 < 0, \qquad f'(\Theta) = \frac{K - \Theta}{K} > 0, \qquad f'(K) = \frac{\Theta - K}{\Theta} < 0.$$

Odtud plyne, že stacionární řešení $N \equiv 0$ a $N \equiv K$ rovnice (7.5) jsou asymptoticky stabilní, stacionární řešení $N \equiv \Theta$ je nestabilní. Navíc hodnota $f(N)$ je kladná pro $N \in (\Theta, K)$ a záporná pro $N \in (0, \Theta) \cup (K, \infty)$.



Obr. 7.2

Z provedené analýzy plyne závěr: Je-li $N_0 \in (0, \Theta)$, pak řešení $N = N(t)$ počátečního problému (7.5), (7.6) je klesající funkcí a platí $\lim_{t\to\infty} N(t) = 0$; je-li $N_0 \in (\Theta, K)$, pak řešení $N = N(t)$ uvažovaného problému je rostoucí a $\lim_{t\to\infty} N(t) = K$; je-li $N_0 > K$, pak řešení $N = N(t)$ je klesající funkcí a $\lim_{t\to\infty} N(t) = K$. Situace je znázorněna na obr. 7.2. Na svislé ose je také zobrazen „fázový portrét“ rovnice (7.5).

7.3 Dynamika populace závislé na přeměně energie z prostředí

Uvažujme populaci o velikosti N v prostředí, v němž je konstantní množství potravy S. Velikost populace se v čase mění, její velikost závisí na čase t, tedy $N = N(t)$. Každý jedinec z uvažované populace získává z prostředí jisté množství energie w. Určitou část této energie využije k vlastní reprodukci;

označme $g(w)$ příslušný relativní přírůstek velikosti populace. Velikost populace za čas Δt vzroste o $N(t)g(w)\Delta t$, tedy

$$N(t+\Delta t) \;=\; N(t) + N(t)g(w)\Delta t\,.$$

Odtud

$$\frac{N(t+\Delta t) - N(t)}{\Delta t} \;=\; N(t)g(w)$$

a limitním přechodem $\Delta t \to 0$ dostaneme

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; Ng(w)\,. \tag{7.7}$$

Předpokládejme dále, že jedinci z uvažované populace mají stejný přístup ke zdrojům potravy, tedy že na jednoho z nich připadá množství S/N potravy. Množství energie Δw, které jedinec získá z dostupné potravy považujeme za přímo úměrné času Δt, po nějž potravu spotřebovává, přičemž koeficient úměrnosti závisí na množství dostupné potravy, tedy

$$\Delta w \;=\; f\left(\frac{S}{N}\right)\Delta t$$

a limitním přechodem $\Delta t \to 0$ dostaneme

$$\frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t} \;=\; f\left(\frac{S}{N}\right)\,. \tag{7.8}$$

Soustava rovnic (7.7), (7.8) představuje popis (třídu modelů) časových změn velikosti populace N a množství energie w získávané jedincem této populace. Abychom z těchto rovnic získali model uvažovaného děje, je třeba specifikovat reálné funkce f a g. Je přirozené předpokládat, že definiční obory těchto funkcí obsahují interval $(0,\infty)$ a navíc platí:

- obě funkce jsou neklesající — pokud je více potravy, nezíská se z ní méně energie a pokud je více energie, neinvestuje se z ní do reprodukce méně;
- $\lim\limits_{s\to 0+} f(s) < 0$ — pokud není dostupná žádná potrava, jedinec nezíská žádnou energii ale naopak energii spotřebuje na své metabolické procesy, případně i na marné hledání potravy;
- $\lim\limits_{s\to\infty} f(s) = W \in \mathbb{R}_+$ — i když je dostupný nadbytek potravy, jedinec ji nemůže neomezeně konzumovat a tedy z ní získá za jednotku času jen jisté maximální množství energie;

- $\lim_{w\to 0+} g(w) < 0$ — pokud populace nezískává z prostředí žádnou energii, pak se nemnoží, ale naopak vymírá;
- $\lim_{w\to\infty} g(w) = G \in \mathbb{R}_+$ — i při nadbytku energie může mít jedinec za jednotku času nejvýše jistý konečný počet potomků.

Abychom si usnadnili analýzu, budeme místo prvního předpokladu používat silnější předpoklad: obě funkce f a g jsou dvakrát spojitě diferencovatelné a mají kladné první derivace.[2]

Pokud funkce f a g splňují uvedené předpoklady, pak při pevně daném S existují čísla $\hat{w}$ a $\hat{N}$ taková, že

$$f\left(\frac{S}{\hat{N}}\right) \;=\; g(\hat{w}) \;=\; 0\,,$$

tedy $\left[\hat{N},\hat{w}\right]$ je stacionárním řešením systému rovnic (7.7), (7.8). Jacobiho matice v bodě $\left[\hat{N},\hat{w}\right]$ je

$$J\left(\hat{N},\hat{w}\right) \;=\; \begin{bmatrix} g\left(\hat{w}\right) & \hat{N}g'\left(\hat{w}\right) \\ -f'\left(\dfrac{S}{\hat{N}}\right)\dfrac{S}{\hat{N}^2} & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & \hat{N}g'\left(\hat{w}\right) \\ -\dfrac{S}{\hat{N}^2}f'\left(\dfrac{S}{\hat{N}}\right) & 0 \end{bmatrix}.$$

Její charakteristická rovnice

$$\lambda^2 + \frac{S}{\hat{N}}g'\left(\hat{w}\right)f'\left(\frac{S}{\hat{N}}\right) \;=\; 0$$

má ryze imaginární kořeny, neboť podle předpokladů

$$g'\left(\hat{w}\right) > 0, \qquad f'\left(S/\hat{N}\right) > 0.$$

Podle [KR, str. 116, věta 6.2] a [KR, str. 104, 4.2] je singulární bod ohniskem nebo bodem rotace.

[2] Z matematického hlediska je tento předpoklad výrazně silnější, radikálně zužuje třídu použitelných funkcí; z hlediska aplikací (biologického) je zesílení předpokladu nepodstatné, třída možných funkcí f, g je dostatečně bohatá.

Již z obecného popisu uvažované situace tedy lze učinit první závěr. Pokud růst populace závisí na přeměně energie ze zdrojů prostředí, v němž populace žije, pak se její velikost nevyvíjí monotonně k nějaké stacionární hodnotě, ale kolem této hodnoty kolísá. Zatím neupřesňujeme, zda jsou oscilace velikosti populace tlumené (stabilní ohnisko), netlumené (střed nebo bod rotace) nebo zda mají rostoucí amplitudu (nestabilní ohnisko).

Zaveďme nyní konkrétní funkce f a g splňující výše uvedené předpoklady. Nejjednodušší takové funkce jsou dány předpisem

$$f(s) \;=\; W - \frac{1}{\alpha + s}\,, \qquad g(w) \;=\; G - \frac{1}{\beta + w}\,,$$

kde α, β jsou nezáporné parametry. Poněvadž $f(0) = W - 1/\alpha < 0$ a $g(0) = G - 1/\beta < 0$, na parametry α, β klademe omezení $\alpha W < 1$, $\beta G < 1$. Model vývoje uvažované populace má v tomto případě tvar

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; N\left(G - \frac{1}{\beta + w}\right), \qquad \frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t} \;=\; \frac{SW - (1 - \alpha W)N}{\alpha N + S} \tag{7.9}$$

a pro stacionární řešení platí

$$\hat{N} \;=\; \frac{SW}{1 - \alpha W}\,, \qquad \hat{w} \;=\; \frac{1 - \beta G}{G}\,.$$

První z rovnic (7.9) lze přepsat na tvar

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} \ln N \;=\; G - \frac{1}{\beta + w}\,.$$

Při označení $x = \ln N$ tedy máme soustavu rovnic

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} \;=\; G - \frac{1}{\beta + w}\,, \qquad \frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t} \;=\; \frac{SW - (1 - \alpha W)e^x}{S + \alpha e^x}\,. \tag{7.10}$$

Dělíme-li druhou z nich první rovnicí, dostaneme diferenciální rovnici pro trajektorie:

$$\frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}x} \;=\; \frac{SW - (1 - \alpha W)e^x}{S + \alpha e^x}\,\frac{\beta + w}{\beta G + Gw - 1}\,.$$

To je rovnice se separovanými proměnnými. Její řešení v implicitním tvaru je

$$Gw - \ln(\beta + w) - Wx + \frac{1}{\alpha} \ln\left(S + \alpha e^x\right) \;=\; C\,,$$

kde C je konstanta určená počátečními podmínkami. Pokud levou stranu poslední rovnosti označíme $F(x,w)$, jsou trajektorie systému (7.10) vrstevnicemi funkce F. Poněvadž

$$F_{xx} = \frac{Se^x}{(S+\alpha e^x)^2} > 0, \quad F_{xw} = 0, \quad F_{ww} = \frac{1}{(\beta+w)^2} > 0,$$

je funkce F v každém bodě svého definičního oboru

$$D = \{[x,w] \in \mathbb{R}^2 : x \in \mathbb{R}, w \in (-\beta, \infty)\}$$

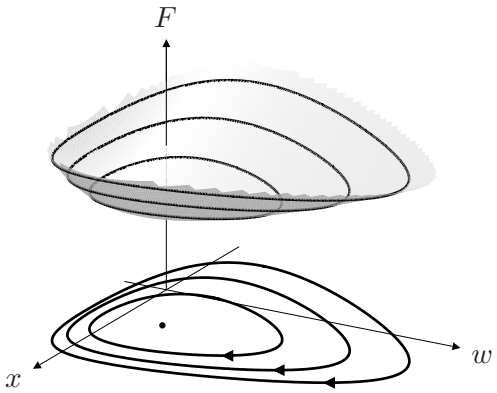
konvexní. Dále platí

$$\lim_{\substack{x^2+w^2\to\infty \\ (x,w)\in D}} F(x,w) \;=\; \lim_{\substack{w\to-\beta \\ (x,w)\in D}} F(x,w) \;=\; \infty\,.$$

Situace je znázorněna na obrázku 7.3. Z něho plyne, že všechny trajektorie systému (7.10) jsou uzavřenými křivkami.[3] Singulární bod

$$[\hat{x},\hat{w}] = \left[\ln\frac{SW}{1-\alpha W}, \frac{1-\beta G}{G}\right]$$

je tedy středem.



Obr. 7.3

[3] Platnost tohoto tvrzení lze ukázat i bez odvolávání se na geometrický názor postupem analogickým jako v odstavci 5.3

Množství energie w může být v praxi obtížně, pokud vůbec, měřitelnou veličinou. Proto je vhodné w ze systému (7.10) eliminovat. Derivováním první z rovnic (7.10) podle proměnné t dostaneme

$$\frac{\mathrm{d}^2x}{\mathrm{d}t^2} \;=\; \frac{1}{(\beta+w)^2}\frac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t}\,.$$

Do této rovnice dosadíme za $\dfrac{1}{\beta+w}$ z první z rovnic (7.10) a za $\dfrac{\mathrm{d}w}{\mathrm{d}t}$ ze druhé. Obdržíme

$$\frac{\mathrm{d}^2x}{\mathrm{d}t^2} \;=\; \left(G-\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}\right)^2 \frac{SW-(1-\alpha W)e^x}{S+\alpha e^x}\,. \tag{7.11}$$

Řešení této rovnice je znázorněno na obrázku 7.4. Je vidět, že pokles velikosti populace je rychlejší než nárůst. Vrátíme-li se k původní proměnné $N=e^x$, dostaneme

$$\frac{\mathrm{d}^2N}{\mathrm{d}t^2} \;=\; \frac{1}{N}\left(\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}\right)^2 + \left(GN-\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}\right)^2 \frac{SW-(1-\alpha W)N}{(S+\alpha N)N}\,.$$

Tato rovnice druhého řádu je modelem dynamiky populace, jejíž růst závisí na přeměňování zdrojů prostředí na energii.

Uvažujme nyní populaci vyvíjející se podle rovnice (7.11) v prostředí, z něhož v čase $t=0$ zmizí zdroje potravy. Vývoj velikosti populace se bude pro $t>0$ řídit rovnicí (7.11) s hodnotou $S=0$, tedy

$$\frac{\mathrm{d}^2x}{\mathrm{d}t^2} \;=\; \left(G-\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}\right)^2 \frac{\alpha W-1}{\alpha} \tag{7.12}$$

a s počátečními podmínkami $x(0)=x_0$, $x'(0)=p_0$. Podle první z rovnic (7.10) musí být

$$p_0 \;<\; G\,.$$

Označíme $p(t)=x'(t)$ a rovnici (7.12) přepíšeme na tvar

$$\frac{\mathrm{d}p}{\mathrm{d}t} \;=\; \frac{\alpha W-1}{\alpha}(G-p)^2\,.$$

Tato rovnice (se separovanými proměnnými) má pro počáteční podmínku $p(0)=p_0$ řešení implicitně dané rovnicí

$$\frac{1}{G-p}-\frac{1}{G-p_0} \;=\; \frac{\alpha W-1}{\alpha}t\,.$$

Odtud plyne

$$x'(t) \;=\; p(t) \;=\; G - \frac{\alpha(G-p_0)}{\alpha - (G-p_0)(1-\alpha W)t}\,,$$

takže

$$x(t) \;=\; x_0 + \int_0^t p(\tau)\mathrm{d}\tau \;=$$

$$= \; x_0 + Gt + \frac{\alpha}{1-\alpha W}\ln\left(1 - \frac{(G-p_0)(1-\alpha W)}{\alpha}t\right).$$

Tato funkce x je definována na intervalu $(0, t_D)$. Přitom

$$t_D \;=\; \frac{\alpha}{(G-p_0)(1-\alpha W)}$$

je hodnota, pro niž platí $\lim\limits_{t\to t_D-} x(t) = -\infty$. Poněvadž x je logaritmem velikosti populace, označuje t_D čas, za který populace vymře. Druhá derivace funkce x je

$$x''(t) \;=\; -\frac{\alpha(1-\alpha W)(G-p_0)^2}{(\alpha - (G-p_0)(1-\alpha W)t)^2}\,.$$

Označíme-li $a = \dfrac{1-\alpha W}{\alpha}(G-p_0)^2$, pak $a > 0$ a pro $t \in (0, t_D)$ platí

$$\frac{\mathrm{d}^2 x(t)}{\mathrm{d}t^2} \;\le\; -a\,. \tag{7.13}$$

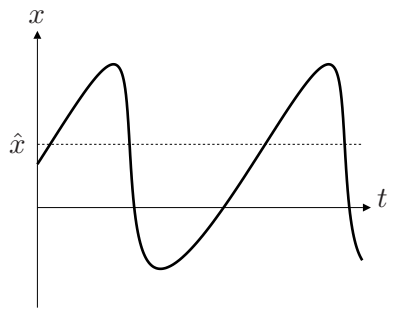
To znamená, že funkce x je konkávní. Funkce x má stacionární bod v čase t_m, pro nějž $x'(t_m) = 0$, tedy

$$t_m \;=\; \frac{\alpha p_0}{G(1-\alpha W)(G-p_0)}\,.$$

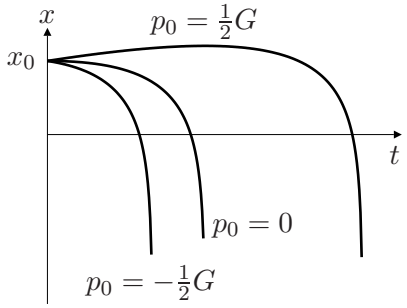
Pokud $p_0 \in (0, G)$, pak $t_m \in (0, t_D)$. V tomto případě je v bodě t_m lokální maximum funkce x. Pro $t > t_m$ funkce x klesá. Její průběh pro jednu hodnotu x_0 a různé hodnoty p_0 je na obrázku 7.5.

Vrátíme-li se k proměnné $N = e^x$, lze nerovnost (7.13) přepsat na tvar

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\ln N \;\le\; -a\,,$$



Obr. 7.4



Obr. 7.5

neboli

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\left(\frac{-N'}{N}\right) \;\geq\; a \;>0\,.$$

Tento výsledek lze interpretovat: pokud populace nemá zdroje potravy, vymírá, a to tak, že poměr počtu zemřelých a všech jedinců (tj. koeficient mortality) v čase roste.

7.4 Dynamika populace pod predačním tlakem

Uvažujme populaci — například nějaký druh hmyzu — která se vyvíjí v prostředí, v němž se vyskytují i její predátoři — například ptáci. Na rozdíl od modelů dravec-kořist nepředpokládáme, že uvažovaná populace tvoří jediný nebo dominantní zdroj potravy pro populaci predátora.

Označíme-li $N(t)$ velikost uvažované populace v čase t, pak v nepřítomnosti predátorů se tato velikost bude vyvíjet podle rovnice (7.2). Ovšem za přítomnosti predátorů bude růst populace zpomalen. Její vývoj v tomto případě budeme modelovat rovnicí

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \beta N(K-N) - p(N)\,. \tag{7.14}$$

Konstanty β, K jsou kladné, funkce p vyjadřuje zpomalení růstu populace v důsledku predace. (V případě, že N označuje počet jedinců uvažované populace, je p počet jedinců, které predátoři zničí za jednotku času.) Je rozumné předpokládat, že

- je-li více potenciální kořisti, predátor jí uloví více — funkce p je rostoucí;

- pokud se v prostředí nevyskytuje žádný jedinec uvažované populace, predátoři nacházejí jiný zdroj obživy — $p(0) = 0$;
- je-li v prostředí mnoho jedinců uvažované populace, predátoři je neloví neomezeně ale pouze do jisté hodnoty, která představuje jejich hladinu nasycení — existuje $a > 0$, že $\lim_{N\to\infty} p(N) = a$;
- pokud je uvažovaná populace malá, predátoři dávají přednost alternativním zdrojům obživy před hledáním jedinců uvažované populace, tj. pro malá N (menší než jistá prahová hodnota b) roste p s růstem N pomalu.

Funkce p má tedy esovitý průběh. Nejjednodušší funkce splňující uvedené předpoklady je

$$p(N) \;=\; \frac{aN^2}{b^2+N^2}\,.$$

První tři předpoklady tato funkce splňuje evidentně. Je-li $N \ll b$, pak $b^2 + N^2 \approx b^2$ a $p(N) \approx (a/b^2)N^2$; je-li $N \gg b$, pak $b^2 + N^2 \approx N^2$ a $p(N) \approx a$. To znamená, že funkce p splňuje i poslední předpoklad.

Vývoj uvažované populace tedy bude popisovat rovnice

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} \;=\; \beta N(K-N) - \frac{aN^2}{b^2+N^2}\,. \tag{7.15}$$

Zavedeme substituci

$$u = \frac{N}{b}, \qquad \tau = \frac{a}{b}t.$$

Pak

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}\tau} = \frac{1}{b}\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}\tau} = \frac{1}{b}\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}\tau} = \frac{1}{a}\left(\beta N(K-N) - \frac{aN^2}{b^2+N^2}\right) = \\ = \frac{1}{a}\left(\beta bu(K-bu) - \frac{ab^2u^2}{b^2+b^2u^2}\right).$$

Při označení

$$r = \frac{bK\beta}{a}, \qquad q = \frac{K}{b}$$

se tedy rovnice (7.15) transformuje na

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}\tau} \;=\; ru\left(1-\frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1+u^2}\,. \tag{7.16}$$

Tato rovnice je pro analýzu výhodnější než (7.15), neboť obsahuje pouze dva bezrozměrné parametry r, q. Specifická míra růstu populace βK je přitom úměrná parametru r a kapacita prostředí je úměrná parametru q.

Označme

$$f(u;r,q) = ru\left(1-\frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1+u^2},$$

$$g(u;r,q) = r\left(1-\frac{u}{q}\right), \quad h(u) = \frac{u}{1+u^2}.$$

Singulárními body diferenciální rovnice (7.16) jsou kořeny rovnice

$$f(u;r,q) = 0.$$

Jedno stacionární řešení tedy je $u \equiv 0$. Pokud existují další stacionární řešení, pak splňují rovnici

$$r\left(1-\frac{u}{q}\right) = \frac{u}{1+u^2}\,. \tag{7.17}$$

Grafem levé strany této rovnice, tj. funkce $y = g(u;r,q)$, je přímka procházející body $[0,r]$ a $[q,0]$, grafem pravé strany, tj. funkce $y = h(u)$, je křivka podle obr. 7.6. Tato křivka má vrchol $\left[1,\frac{1}{2}\right]$ a inflexní bod $\left[\sqrt{3},\frac{\sqrt{3}}{4}\right]$. Tečna k ní v inflexním bodě má rovnici

$$y = \frac{\sqrt{27}}{8}\left(1-\frac{x}{\sqrt{27}}\right).$$

Označme $q^* = \sqrt{27}$, $r^* = \sqrt{27}/8$.

Nechť je nyní $q > q^*$ libovolně, ale pevně zvoleno. Bodem $[q,0]$ lze vést dvě tečny ke grafu funkce $y = h(u)$. Tyto tečny mají rovnice

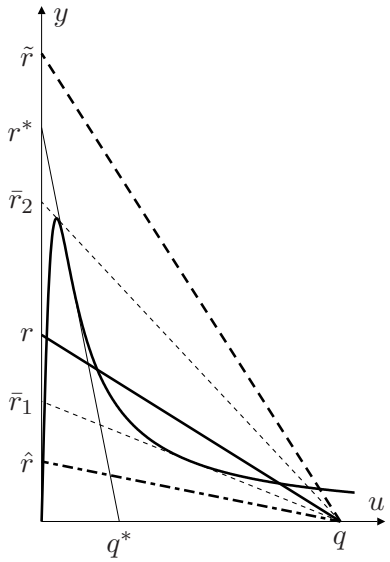
$$y = \bar{r}_1\left(1-\frac{u}{q}\right), \quad y = \bar{r}_2\left(1-\frac{u}{q}\right)$$

a jsou vyznačeny na obrázku 7.6. Určíme hodnoty parametrů $\bar{r}_1$ a $\bar{r}_2$ pro dané q. Rovnici (7.17) lze upravit na tvar

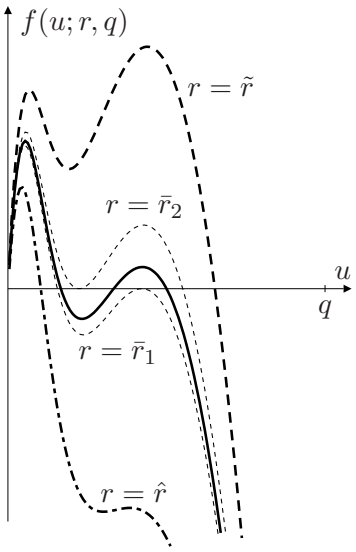
$$u^3 - qu^2 + \left(1+\frac{q}{r}\right)u - q = 0.$$

Je-li $r = \bar{r}_1$ nebo $r = \bar{r}_2$, má tato rovnice jeden dvojnásobný reálný kořen (označe ho α) a jeden jednoduchý reálný kořen (označme ho ν), tedy

$$u^3 - qu^2 + \left(1+\frac{q}{r}\right)u - q = (u-\alpha)^2(u-\nu) = \\ = u^3 - (2\alpha+\nu)u^2 + \left(\alpha^2+2\alpha\nu\right)u - \alpha^2\nu. \tag{7.18}$$



Obr. 7.6



Obr. 7.7

Odtud dostáváme

$$q = 2\alpha + \nu = \alpha^2 \nu.$$

Tečna ke křivce $y = h(u)$ procházející bodem $[q, 0]$ se této křivky dotýká „až za vrcholem“, tj. v bodě $[\alpha, h(\alpha)]$, kde $\alpha > 1$. Proto lze z předchozí rovnice vyjádřit

$$\nu = \frac{2\alpha}{\alpha^2 - 1}, \quad q = \frac{2\alpha^3}{\alpha^2 - 1}. \tag{7.19}$$

Označme $\bar{r}$ libovolný prvek z množiny $\{\bar{r}_1, \bar{r}_2\}$. Podle (7.18) platí

$$1 + \frac{q}{\bar{r}} = \alpha^2 + 2\alpha\nu.$$

Do této rovnice dosadíme výrazy (7.19). Dostaneme

$$1 + \frac{1}{\bar{r}} \frac{2\alpha^3}{\alpha^2 - 1} = \alpha^2 + \frac{4\alpha^2}{\alpha^2 - 1}$$

a z toho

$$\bar{r} = \frac{2\alpha^3}{(\alpha^2 + 1)^2}. \tag{7.20}$$

Druhou z rovnic (7.19) upravíme na tvar

$$P(\alpha) \equiv 2\alpha^3 - q\alpha^2 + q = 0.$$

Poněvadž $\lim_{\alpha\to-\infty} P(\alpha) < 0$, $\lim_{\alpha\to\infty} P(\alpha) > 0$, $P(0) = q > 0$ a pokud $q > q^*$ tak

$$P\left(\frac{q}{3}\right) = q\left(1 - \frac{q^2}{27}\right) < q\left(1 - \frac{q^{*2}}{27}\right) = 0,$$

má tato rovnice pro $q > q^*$ jeden kořen záporný a dva kladné. Pro dané $q > q^*$ tedy najdeme dvě kladné hodnoty α jako řešení druhé z rovnic (7.19) a ty dosadíme do výrazu (7.20). Dostaneme dvě různé hodnoty parametru $\bar{r}$.

Pokud $\bar{r}_1 < r < \bar{r}_2$, pak přímka o rovnici $y = g(u; r, q)$ (na obrázku vyznačena plnou čarou) protíná křivku $y = h(u)$ ve třech bodech; pokud $\hat{r} < \bar{r}_1$, pak přímka $y = g(u; \hat{r}; q)$ (na obrázku vyznačena čerchovaně) protíná křivku $y = h(u)$ v jednom bodě; pokud $\tilde{r} > \bar{r}_2$, pak přímka $y = g(u; \tilde{r}; q)$ (na obrázku vyznačena čárkovaně) také protíná křivku $y = h(u)$ v jednom bodě. Rovnice (7.17) tedy může mít (v závislosti na hodnotě parametru r) tři jednoduché kořeny, nebo dva kořeny z nichž jeden je dvojnásobný, nebo jeden kořen. Průběh funkce $y = f(u; r, q)$ pro různé hodnoty parametru r tedy může vypadat jako na obr. 7.7.

Diferenciální rovnice (7.16) může mít dvě, tři, nebo čtyři stacionární řešení podle hodnoty parametru r (připomeňme si, že parametr q považujeme za pevný). Stacionární řešení $u \equiv 0$ je vždy nestabilní, neboť funkce $f(\,\cdot\,; r, q)$ je v bodě 0 rostoucí.

Pokud $\bar{r}_1 < r < \bar{r}_2$, pak má rovnice (7.16) čtyři stacionární řešení, z nichž druhé a čtvrté (podle velikosti) jsou asymptoticky stabilní. Hodnota většího z nich je menší než q. Pokud $r \geq \bar{r}_2$ nebo $r \leq \bar{r}_1$, pak má rovnice (7.16) jedno asymptoticky stabilní stacionární řešení, jehož hodnota je opět menší než q a ostatní stacionární řešení jsou nestabilní.

Nechť nakonec je $q \leq q^*$ libovolné, ale pevné. V tomto případě přímka $y = g(u; r, q)$ pro libovolné r protíná křivku $y = h(u)$ v jediném bodě. Diferenciální rovnice (7.16) má dvě stacionární řešení $u \equiv 0$, $u \equiv u_1 < q$, přičemž první je nestabilní a druhé je asymptoticky stabilní.

Z provedené analýzy plyne, že velikost populace pod predačním tlakem se ustálí na hodnotě, která je menší, než by byla velikost této populace ve stejném prostředí bez přítomnosti predátorů. Tento závěr samozřejmě není nijak překvapivý. Zajímavá je ovšem možnost dvou různých velikostí stabilizované populace — případ $q > q^*$, $\bar{r}_1 < r < \bar{r}_2$. Tuto situaci lze popsat: pokud se do prostředí osídleného stabilizovanou populací dostane populace predátora, bude původní populace zredukována na velikost, která je větší než by byla velikost této populace, pokud by kolonizovala prostředí osídlené predátorem a později se v něm stabilizovala. Nebo jinak: pokud

vyhubení přirozeného nepřítele nějaké populace vedlo k jejímu přemnožení, nemusí reintrodukce predátora vést k redukci populace na původní úroveň.

Poznamenejme ještě, že analogickou analýzu by bylo možno provést při pevné hodnotě parametru r a proměnné hodnotě parametru q.

7.5 Model dynamiky populace v ostrůvkovitém prostředí

Reálné populace vznikají a zanikají. Hmyzí populace na hektarové louce může zmizet a za několik let se zase objevit. Nepřítomnost populace na nějaké lokalitě nemusí svědčit o nevhodnosti prostředí, může být způsobena náhodným vymřením. Naopak populace na jiné lokalitě může přežívat jen díky přistěhovalcům. Porodnost na ní může být tak malá, že nestačí k vyrovnání úmrtnosti. Přítomnost populace na nějaké lokalitě tedy může ukazovat na její dostupnost z nějakého zdroje přistěhovalců, nikoliv o vhodnosti prostředí. V tomto odstavci se budeme zabývat dynamikou takové „sítě lokálních populací“ propojených občasnou migrací (migrace nemůže být nepřetržitá, neboť pak by se jednalo o jednu populaci, nikoliv o jejich soubor) kterou nazýváme metapopulace.

Předpokládejme, že na nějakém území je rovnoměrně rozptýleno mnoho fragmentů prostředí, na nichž by nějaká lokální populace mohla žít. Budeme je považovat za rovnocenné v tom smyslu, že na každém z nich je stejná pravděpodobnost přežívání nebo zániku lokální populace. Označme

$n(t)$	...	počet fragmentů prostředí obsazených v čase t lokální populací;
$m(t)$	...	počet fragmentů prostředí, které v čase t nejsou obsazeny lokální populací;
$d(n)$	...	rychlost vymírání lokálních populací — počet lokálních populací, které vymřou za jednotku času, je-li obsazeno n fragmentů prostředí;
$k(n,m)$	...	rychlost kolonizace fragmentů prostředí — počet fragmentů prostředí, které za jednotku času nově osídlí lokální populace, je-li obsazeno n fragmentů prostředí a m fragmentů zůstává volných.

Uvedené veličiny jsou vázány následující relací, která vyjadřuje změnu v obsazení fragmentů prostředí v časovém intervalu délky Δt:

$$n(t+\Delta t) \doteq n(t) + k(n(t), m(t))\Delta t - d(n(t))\Delta t \tag{7.21}$$

(symbol $\doteq$ označuje „je rovno po zaokrouhlení na celé číslo“). Funkce k a d musí splňovat přirozené podmínky

$$k(0,m) = 0, \quad k(n,0) = 0, \quad k(n,m) \geq 0 \text{ pro } n,m > 0 \tag{7.22}$$

(které vyjadřují: pokud není obsazen žádný fragment prostředí, pak pochopitelně nejsou žádní potenciální kolonizátoři a tedy žádný fragment nemůže být kolonizován; pokud není žádný fragment prostředí volný, pak žádný nemůže být kolonizován; pokud existují potenciální kolonizátoři a nějaký fragment prostředí je volný, pak může být kolonizován) a

$$d(0) = 0, \quad d(n) \geq 0 \text{ pro } n > 0 \tag{7.23}$$

(pokud není žádný fragment prostředí obsazen, neexistuje žádná lokální populace a tedy také nemůže vymřít; pokud nějaká lokální populace existuje, je možné, že vymře). Navíc je rozumné předpokládat, že funkce d je rostoucí (je-li více lokálních populací, bude mezi nimi i více vyhynulých při dané pravděpodobnosti vymření lokální populace na jednom fragmentu prostředí) a že funkce k je rostoucí v obou svých proměnných (větší počet obsazených fragmentů prostředí znamená větší počet potenciálních kolonizátorů, větší počet volných fragmentů znamená více možností kolonizace). Jednoduché funkce splňující uvedené předpoklady jsou

$$k(n,m) = \kappa n^\alpha m^\beta, \quad d(n) = \delta n^\gamma, \tag{7.24}$$

kde všechny konstanty α, β, γ, κ, δ jsou kladné.

V dalším budeme předpokládat, že celkový počet fragmentů prostředí se v čase nemění a je roven číslu N. V tomto případě je $m(t) = N - n(t)$. Označme

$$x(t) \;=\; \frac{n(t)}{N}$$

relativní počet fragmentů a předpokládejme, že x je diferencovatelná funkce. Tento předpoklad není samozřejmě realistický, funkce n může nabývat pouze racionálních hodnot. Ovšem v případě, že N je velké, ho lze přijmout (podobně jako při modelování populačního růstu). Přibližnou rovnost (7.21) vydělíme N, za k, d dosadíme jejich vyjádření (7.24) a znak $\doteq$ nahradíme znakem $=$. Dostaneme

$$x(t+\Delta t) \;=\; x(t) + \frac{1}{N}\left(\kappa(Nx(t))^\alpha (N - Nx(t))^\beta - \delta(Nx(t))^\gamma\right)\Delta t\,.$$

Označme $\lambda = \kappa N^{\alpha+\beta-1}$, $\mu = \delta N^{\gamma-1}$. Předchozí rovnice přejde na tvar

$$\frac{x(t+\Delta t) - x(t)}{\Delta t} \;=\; \lambda(x(t))^\alpha (1 - x(t))^\beta - \mu(x(t))^\gamma\,.$$

Limitním přechodem $\Delta t \to 0$ dostaneme obyčejnou diferenciální rovnici

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} \;=\; \lambda x^{\alpha}(1-x)^{\beta} - \mu x^{\gamma}\,, \tag{7.25}$$

která představuje model dynamiky metapopulace (vývoje relativního počtu obsazených fragmentů prostředí). Pro počáteční podmínku musí platit $x(0) \in \langle 0, 1\rangle$. Označme ještě pravou stranu rovnice (7.25) jako

$$F(x) \;=\; \lambda x^{\alpha}(1-x)^{\beta} - \mu x^{\gamma}\,.$$

Uvažujme nejprve nejjednodušší případ, kdy $\alpha = \beta = \gamma = 1$. Vývoj metapopulace bude popsán rovnicí

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} \;=\; \lambda x(1-x) - \mu x$$

neboli

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} \;=\; (\lambda-\mu)x - \lambda x^2\,, \tag{7.26}$$

což je logistická rovnice. Tato rovnice má stacionární řešení $x(t) = 0$, které je pro $\lambda < \mu$ asymptoticky stabilní a pro $\lambda > \mu$ nestabilní. Pokud $\lambda > \mu$, má rovnice (7.26) další kladné stacionární řešení

$$x(t) \equiv 1 - \frac{\mu}{\lambda}\,,$$

které je asymptoticky stabilní.

Nechť $\alpha > \gamma$. Označme $f(x) = x^{\alpha-\gamma}(1-x)^{\beta}$. Pak

$$F(x) \;=\; \lambda x^{\gamma}\left(x^{\alpha-\gamma}(1-x)^{\beta} - \frac{\mu}{\lambda}\right) \;=\; \lambda x^{\gamma}\left(f(x) - \frac{\mu}{\lambda}\right)\,.$$

Zřejmě platí $f(0) = f(1) = 0$. Poněvadž $\alpha + \beta - \gamma > 0$ a

$$\begin{aligned} f'(x) \;&=\; (\alpha-\gamma)x^{\alpha-\gamma-1}(1-x)^{\beta} - \beta x^{\alpha-\gamma}(1-x)^{\beta-1} \;= \\ &=\; x^{\alpha-\gamma-1}(1-x)^{\beta-1}\left[(\alpha-\gamma)(1-x) - \beta x\right] \;= \\ &=\; x^{\alpha-\gamma-1}(1-x)^{\beta-1}\left[\alpha-\gamma-(\alpha+\beta-\gamma)x\right]\,, \end{aligned}$$

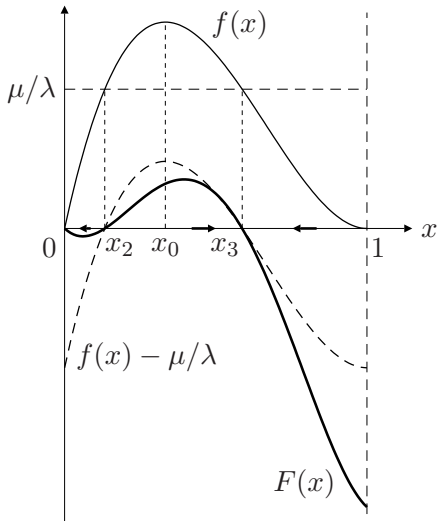
funkce f má v bodě $x_0 = \dfrac{\alpha-\gamma}{\alpha+\beta-\gamma} \;\in\; (0,1)$ ostré lokální maximum. Odtud plyne (viz obr. 7.8), že v případě $f(x_0) > \dfrac{\mu}{\lambda}$, neboli

$$\frac{(\alpha-\gamma)^{\alpha-\gamma}\beta^{\beta}}{(\alpha+\beta-\gamma)^{\alpha+\beta-\gamma}} \;>\; \frac{\mu}{\lambda}\,, \tag{7.27}$$

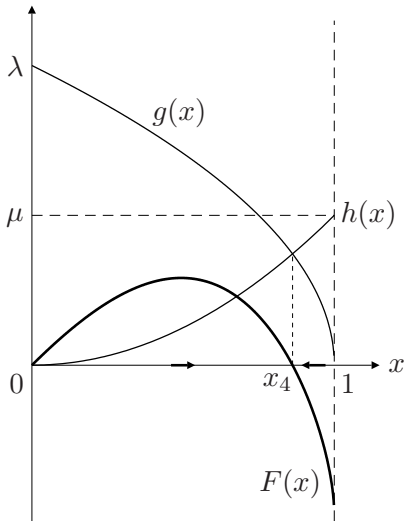
má funkce F na intervalu $\langle 0,1\rangle$ tři kořeny $x_1 = 0$, $x_2, x_3 \in (0,1)$. Přitom $F(x)$ je pro $x \in (x_2, x_3)$ kladná, pro $x \in (0, x_2) \cup (x_3, 1)$ záporná. To znamená, že stacionární řešení rovnice (7.25) $x(t) \equiv 0$ a $x(t) \equiv x_3$ jsou asymptoticky stabilní, stacionární řešení $x(t) \equiv x_2$ je nestabilní. Poslední z řešení nazveme *nestabilním prahem*.

Pokud $f(x_0) = \dfrac{\mu}{\lambda}$, tedy když v (7.27) je místo nerovnosti rovnost, pak funkce F má na intervalu $\langle 0,1\rangle$ dva kořeny $x_1 = 0$ a x_0. Přitom je funkce F na intervalu $\langle 0,1\rangle$ nekladná. To znamená, že stacionární řešení $x(t) \equiv 0$ rovnice (7.25) je asymptoticky stabilní, stacionární řešení $x(t) \equiv x_0$ je nestabilní.

Pokud $f(x_0) < \dfrac{\mu}{\lambda}$, tedy když v (7.27) je obrácená nerovnost, pak funkce F má na intervalu $\langle 0,1\rangle$ jediný kořen $x_1 = 0$ a pro $x \in (0,1\rangle$ je $F(x) < 0$. To znamená, že jediné stacionární řešení $x(t) \equiv 0$ je asymptoticky stabilní.



Obr. 7.8



Obr. 7.9

Nechť nyní $\alpha < \gamma$. Označme $g(x) = \lambda(1-x)^\beta$, $h(x) = \mu x^{\gamma-\alpha}$. Pak

$$F(x) \;=\; x^\alpha \left(\lambda(1-x)^\beta - \mu x^{\gamma-\alpha}\right) \;=\; x^\alpha \left(g(x) - h(x)\right)$$

a zřejmě $g(0) = \lambda > 0$, $g(1) = 0$, $h(0) = 0$, $h(1) = \mu > 0$, funkce g je klesající a funkce h je rostoucí. Odtud podle Bolzanovy věty plyne (viz obr. 7.9), že funkce F má na intervalu $\langle 0,1\rangle$ dva kořeny $x_1 = 0$ a $x_4 \in (0,1)$.

Přitom $F(x) > 0$ pro $n \in (0, x_4)$ a $F(x) < 0$ pro $x \in (x_4, 1)$. To znamená, že stacionární řešení $x(t) \equiv 0$ rovnice (7.25) je nestabilní a stacionární řešení $x(t) \equiv x_4$ je asymptoticky stabilní.

Nechť nakonec $\alpha = \gamma$. Pak

$$F(x) \;=\; x^{\alpha}\left(\lambda(1-x)^{\beta} - \mu\right) \;=\; x^{\alpha}\left(g(x) - \mu\right) .$$

Pokud $g(0) = \lambda > \mu$, má funkce F kromě kořene $x_1 = 0$ ještě jeden kořen v intervalu $(0, 1)$ a kvalitativní vlastnosti řešení rovnice (7.25) jsou stejné jako v předchozím případě. Pokud $g(0) = \lambda \leq \mu$, funkce F má v intervalu $\langle 0, 1\rangle$ jediný kořen $x_1 = 0$ a je na intervalu $(0, 1\rangle$ záporná, tedy stacionární řešení $x(t) \equiv 0$ rovnice (7.25) je asymptoticky stabilní. Kvalitativní vlastnosti řešení logistické rovnice (7.26) jsou v tomto případě stejné, jako kvalitativní vlastnosti řešení obecnější rovnice (7.25).

Závěr. Provedená analýza ukazuje, že jsou možné tři „scénáře vývoje“ metapopulace.

1. Relativní počet obsazených fragmentů prostředí klesne na nulu, tedy metapopulace vymře. K tomu dojde v případě, že

$$\alpha > \gamma \text{ a } \frac{(\alpha-\gamma)^{\alpha-\gamma}\beta^{\beta}}{(\alpha+\beta-\gamma)^{\alpha+\beta-\gamma}} \leq \frac{\mu}{\lambda}, \quad \text{nebo} \quad \alpha = \gamma \text{ a } \lambda \leq \mu\,.$$

2. Relativní počet obsazených fragmentů prostředí se ustálí na nějaké kladné hodnotě. Tato možnost nastává, pokud

$$\alpha < \gamma, \quad \text{nebo} \quad \alpha = \gamma \text{ a } \lambda > \mu\,.$$

3. Pokud je na počátku dostatek, tj. více než jistý prahový počet, obsazených fragmentů prostředí, jejich relativní počet (vzhledem k celkovému množství fragmentů) se ustálí na nějaké kladné hodnotě. Pokud je na počátku obsazených fragmentů málo, metapopulace vymře. Tato možnost nastává v případě, že

$$\alpha > \gamma \text{ a } \frac{(\alpha-\gamma)^{\alpha-\gamma}\beta^{\beta}}{(\alpha+\beta-\gamma)^{\alpha+\beta-\gamma}} > \frac{\mu}{\lambda}.$$

Z uvedených výsledků vyplývá, že i když je dynamika lokálních populací náhodná, může být metapopulace stabilní (případ 2. a 3.). Neobsazené fragmenty slouží jako jakési rezervy pro případ vyhynutí na jiných. Chceme-li

tedy chránit nějaký druh, je třeba chránit nejen lokality, na nichž se vyskytuje, ale i ty, na nichž by se vyskytovat mohl. Zničení neobsazených fragmentů podle uvedeného modelu vede ke zmenšení počtu obsazených. Pokud v případě 3. není velký rozdíl mezi „nestabilním prahem“ a stabilním relativním počtem obsazených fragmentů, může snížení počtu N všech fragmentů vést k tomu, že stabilní absolutní počet obsazených fragmentů je tak blízko „absolutnímu nestabilnímu prahu“, že náhodné snížení počtu obsazených fragmentů vede k vymření metapopulace, tj. k zániku druhu.

7.6 Poznámky k literatuře

Rovnice (7.3) jako model růstu populace byla navržena v článku:

Blumberg A. A. (1968) Logistic growth rate function. *J. Theor. Biol.* Vol. 21, p. 42–44.

Nepřiměřeně nízkou specifickou mírou růstu populace při její malé velikosti se zabýval W. C. Allee ve studii:

Allee W. C. (1931) *Animal Aggregations. A study in General Sociology.* Chicago: University of Chicago Press.

Jako první modeloval dynamiku populace rovnicí druhého řádu Ginzburg v článku:

Ginzburg L. R. (1986) The Theory of Population Dynamics I: Back to First Principles. *J. Theor. Biol.* Vol. 122, p. 385–399.

Platnost modelu podporuje pozorované kolísání velikosti populace Daphnií při konstantním množství potravy (vodních řas) popsané v práci:

McCauley E., Murdoch W. W. (1987) Cyclic and Stable Populations: Plankton as Paradigm. *Amer. Natur.* Vol. 129, p. 97–121.

Zrychlené vymírání hladovějící populace bylo studována v práci:

Akçakaya H. R., Ginzburg L. R., Slice D., Slobodkin L. B. (1988) The Theory of Population Dynamics II: Physiological Delays. *Bull. Math. Biol.* Vol. 50, no. 5. p. 503–515.

Zde jsou také uvedena pozorování hladovějících populací nezmara hnědého a zeleného potvrzující předpovědi modelu.

Rovnice (7.14) se objevila v práci:

Ludwig D., Jones D. D., Holling C. S. (1978) Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *J. Anim. Ecol.* Vol. 47, p. 315–332,

jako součást modelu popisujícího dynamiku jehličnatého lesa napadeného obalečem smrkovým (*Chloristoneura fumiferana*).

Dynamika metapopulace byla poprvé studována pomocí jednoduchého spojitého modelu v práci

> Levins R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogenity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.* Vol. 15, p. 237–240.

Model (7.26) proto bývá nazýván Levinsův. Problematika metapopulací je přehledně popsána v popularizačním článku:

> Storch D. (2000) Přežívání populací v ostrůvkovitém prostředí. *Vesmír.* Vol. 79, no 3, p. 143–145,

na jehož základě byl vytvořen model studovaný v 7.3. Problematiku ve velké šíři pokrývá sborník:

> Hanski I. A., Gilpin M. E. (eds.) (1997) Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution. New York: Academic Press,

v němž jsou uvedeny i další matematické modely metapopulací. Za zmínku stojí také model, v němž se velikost každé z lokálních populací vyvíjí podle rovnice (7.5), který je studován v práci

> Gruntfest Y., Arditi R., Dombrowsky Y. (1997) A fragmented population in a varying environment. *J. Theor. Biol.* Vol. 185, p. 539–547.

7.7 Cvičení

1. Najděte funkci $F(x; 1, \frac{1}{2})$ a řešte úlohu (7.3), (7.4) s $a = 1$, $b = \frac{1}{2}$.

2. Řešte úlohu (7.3), (7.4) s $a = \frac{1}{2}$, $b = 1$.

3. Odvoďte analogii rovnice (7.11) v případě, že funkce g je dána předpisem
$$g(w) \;=\; G\left(1 - \beta e^{-w}\right)$$
(ověřte, že takto definovaná funkce g splňuje všechny potřebné předpoklady) a funkce f se nezmění. Rovnici vyřešte pro $S = 0$.

4. V modelu populace pod predačním tlakem vypočítejte hodnoty $\bar{r}_1$ $\bar{r}_2$ pro $q = 6$ a pro $q = 20$.

5. Najděte řešení rovnice (7.25) s počáteční podmínkou $x(0) = x_0$ v případě $\alpha = \gamma = 2$, $\beta = 1$, $\lambda > \mu$, $x_0 < \lambda/(\lambda - \mu)$.

Výsledky:

1. $F(x;1,\frac{1}{2}) = \ln\dfrac{1-\sqrt{1-x}}{1+\sqrt{1-x}}$;

$$N(t) \;=\; K\left(1-\left(1-\frac{2(\sqrt{K}-\sqrt{K-N_0})}{\sqrt{K}-\sqrt{K-N_0}(\sqrt{K}+\sqrt{K-N_0})e^{-\beta\sqrt{K}t}}\right)^2\right)$$

pro $t \in \left\langle 0, \frac{1}{\beta\sqrt{K}}\ln\frac{\sqrt{K}+\sqrt{K-N_0}}{\sqrt{K}-\sqrt{K-N_0}}\right)$ a $N(t)\equiv K$ pro $t \geq \frac{1}{\beta\sqrt{K}}\ln\frac{\sqrt{K}+\sqrt{K-N_0}}{\sqrt{K}-\sqrt{K-N_0}}$.

2. $N(t) = K\left(1-\dfrac{2(\sqrt{K}-\sqrt{N_0})}{\sqrt{K}-\sqrt{N_0}+(\sqrt{K}+\sqrt{N_0})e^{\beta\sqrt{K}t}}\right)^2$.

Pokud $N_0 = 0$ pak $N \equiv 0$ je dalším řešením.

3. $x'' = (G-x')\dfrac{WS-(1-\alpha W)e^x}{S+\alpha e^x}$,

$x(t) = x_0 + Gt + \dfrac{\alpha(G-p_0)}{1-\alpha W}\left(1-e^{(1-\frac{W}{\alpha})t}\right)$

4. 0.5911, 0.6172 a 0.1980, 0.5271

5. $\dfrac{(\lambda-\mu)^2}{\lambda}t + \dfrac{\lambda}{\lambda-\mu}(x-x_0) = \ln\dfrac{x}{x_0}\dfrac{\lambda-(\lambda-\mu)x_0}{\lambda-(\lambda-\mu)x}$

Kapitola 8

Realističtější modely společenstva dravec-kořist

V této kapitole se budeme zabývat modely vývoje dvou populací, z nichž jedna (dravec) spotřebovává druhou (kořist). Takto vymezená společenstva zahrnují široké spektrum interakcí: vztah šelem a jejich kořisti (dravec i kořist jsou živočichové srovnatelné velikosti), velryb a planktonu, masožravých rostlin a hmyzu, býložravců a rostlin, parazitů nebo parazitoidů a jejich hostitelů („dravec“ je mnohem menší než „kořist“, případně „dravec“ je rostlina nebo houba). Ve všech případech se jedná o to, že populace „dravce“ závisí na konzumaci jednoho podstatného zdroje. Proto tyto modely bývají také nazývány konzument-producent nebo (v čínské literatuře) panda-bambus pro zdůraznění výlučnosti zdroje potravy. Tím se také modely v této kapitole budou lišit od modelu vývoje populace pod predačním tlakem z odstavce 7.4, kde uvažovaná populace „kořisti“ byla jen jedním ze zdrojů pro populaci dravce.

Modely společenstva dvou populací ve vztahu dravec-kořist jsme studovali již v kapitole 5, kde jsme sestavili a analyzovali dva modely. Oba uvedené modely vysvětlovaly (tj. mohly predikovat) jevy vyskytující se ve skutečných společenstvech. V obou se vyskytoval stacionární stav, kolem něhož kolísaly, nebo k němuž směřovaly velikosti uvažovaných populací. Poloha tohoto stacionárního stavu — (průměrné) velikosti populací stabilizovaného společenstva — závisela jednoduchým způsobem na specifických mírách růstu jednotlivých populací; taková závislost bývá pozorována například při mořském rybolovu. Rovnice klasického Lotkova–Volterrova modelu mají periodická řešení; to odpovídá cyklickému kolísání početnosti populací, například v notoricky známém množství rysích a zaječích kožešin vykupova-

ných Společností Hudsonova zálivu v letech 1845–1935 [31, str. 67][1]. Rovnice modifikovaného Lotkova–Volterrova modelu mají asymptoticky stabilní singulární řešení; to odpovídá například pozoruhodně stálým stavům populace primárně býložravých zemních veverek po celé Arktidě [7, str. 348].

Modely z 5.3 a 5.4 však mají také nezanedbatelné nedostatky. Periodická řešení klasického modelu mohou mít libovolně velkou amplitudu, dokonce čím jsou počáteční stavy obou populací menší, tj. bližší k nule, tím jsou maximální stavy větší. To není vzhledem k omezenosti prostředí možné. Navíc neexistuje nějaký „privilegovaný“ cyklus — každý náhodný vliv posune vývoj společenstva na jinou trajektorii. Ve skutečnosti se podmínky neustále mění, tudíž reálná populace chovající se podle klasického modelu by nevykazovala pravidelné cykly, ale vlivem opakovaných narušení by naprosto nepředvídatelně kolísala. Modifikovaný model nemá tyto nedostatky, ovšem za vysokou cenu — nevysvětluje cyklické kolísání početnosti populací.

V této kapitole sestavíme a budeme analyzovat dva typy modelů společenstva dravec-kořist, které uvedené nedostatky nemají — modely, které mohou mít asymptoticky stabilní stacionární řešení i limitní cyklus. Druhý odstavec pojednávající o modelu s limitním cyklem je napsán tak, aby ho mohl sledovat i čtenář, kterého nezajímají obecnější otázky spojené s modelováním společenstva dravec-kořist; lze ho tedy studovat bezprostředně po odstavci 5.3. Ve třetím odstavci se budeme zabývat modelem hubení „škůdců“ jejich přirozenými nepřáteli.

Poznamenejme ještě, že lze také sestavit modely vývoje dvou populací ve vztahu konkurence, mutualismu, komensalismu nebo amensalismu, které jsou v nějakém smyslu realističtější než v kapitole 5, viz cvičení 2.

8.1 Modely dravec-kořist Gauseho typu

Označme $N_1 = N_1(t)$ velikost populace kořisti a $N_2 = N_2(t)$ velikost populace dravce. Pro následující úvahy bude užitečné si představit, že velikosti populací jsou vyjádřeny v počtech jedinců. (Pokud je velikost vyjádřena jinak — jako biomasa, populační hustota ap. — lze z ní počet jedinců snadno získat vynásobením konstantou.) Budeme předpokládat:

[1] Zdůrazněme ovšem, že Lotkovu–Volterrovu modelu odpovídá pouze střídání maximálních stavů rysů a zajíců, nikoliv jejich načasování. Podle modelu by totiž měla maximální velikost populace rysů následovat za maximální velikostí zaječí populace v kratším časovém úseku než v jakém pak následuje maximum zajíců za maximem rysů. V zaznamenaných údajích tomu je však naopak; stručně řečeno, zajíci se chovají jako dravci a rysi jako kořist z Lotkova–Volterrova modelu.

1. Přírůstek nebo úbytek izolované populace kořisti je úměrný její velikosti. Má-li tedy v čase t populace kořisti N_1 jedinců, v čase $t + \Delta t$ jich bude mít $N_1 + \mu_1 N_1 \Delta t$. Přitom specifická míra růstu μ_1 závisí pouze na velikosti populace, tj. $\mu_1 = \mu_1(N_1)$.

2. Jeden dravec za jednotku času zabije V jedinců kořisti, tj. za čas Δt dravec zničí $V\Delta t$ jedinců kořisti. Množství zničené kořisti může záviset na množství kořisti (je-li jedinců kořisti méně, dravec spotřebuje více času na to, aby nějakého našel, je-li jedinců kořisti více, mohou se třeba útokům dravce bránit) i množství dravců (dravci mohou při lovu kořisti spolupracovat nebo se naopak vzájemně od kořisti odhánět), tedy $V = V(N_1, N_2)$.

3. Populace kořisti je jediným nebo alespoň dominantním zdrojem obživy pro populaci dravce. To znamená, že populace dravce vymírá v prostředí, v němž nejsou jedinci z uvažované populace kořisti. Předpokládáme dále, že toto vymírání má konstantní rychlost $\varepsilon_2 > 0$. Má-li tedy v čase t populace dravce N_2 jedinců, v čase $t + \Delta t$ jich bude mít $N_2 - \varepsilon_2 N_2 \Delta t$.

4. Pokud dravci mají kořist, mohou se rozmnožovat. Jeden dravec má v takovém případě za jednotku času μ_2 potomků, tedy za čas Δt se narodí $\mu_2 N_2 \Delta t$ nových jedinců. Specifická míra porodnosti dravce μ_2 závisí na množství zkonzumované kořisti, tj. $\mu_2 = \mu_2(V)$.

Uvedené předpoklady vedou k rovnicím

$$\begin{aligned} N_1(t + \Delta t) &= N_1(t) + \mu_1\left(N_1(t)\right) N_1(t)\Delta t - V\left(N_1(t), N_2(t)\right) N_2(t)\Delta t, \\ N_2(t + \Delta t) &= N_2(t) - \varepsilon_2 N_2(t)\Delta t + \mu_2 V\left(N_1(t), N_2(t)\right) N_2(t)\Delta t\,. \end{aligned}$$

Předpokládejme nyní, že funkce N_1, N_2 jsou diferencovatelné a funkce μ_1, μ_2 a V jsou spojité. Limitním přechodem $\Delta t \to 0$ dostaneme z předchozích rovnic třídu modelů

$$\begin{aligned} N_1' &= \mu_1(N_1)N_1 - V(N_1, N_2)N_2\,, \\ N_2' &= \left[-\varepsilon_2 + \mu_2\left(V(N_1, N_2)\right)\right] N_2\,. \end{aligned} \tag{8.1}$$

Konkrétní modely z ní dostaneme specifikací funkcí μ_1, μ_2, V.

Budeme předpokládat, že izolovaná populace kořisti se vyvíjí podle Verhulstova modelu, tj. $\mu_1(N) = \varepsilon_1 - \alpha N$, kde ε_1, α jsou kladné konstanty. Dále budeme pro jednoduchost předpokládat, že dravci při lovu kořisti ani nijak nespolupracují, ani si nijak nepřekáží, tedy že funkce V na druhé

proměnné nezávisí, $V = V(N_1)$. Dalším zjednodušujícím (ale rozumným) předpokladem bude to, že množství zkonzumované kořisti se přímo podílí na růstu populace dravce, tj. $\mu_2(V) = \kappa V$, kde kladná konstanta κ představuje efektivnost přeměny populace kořisti na populaci dravce. (V případě, kdy velikosti populací jsou vyjádřeny jako biomasa, ze zákona zachování hmoty plynou nerovnosti $0 < \kappa < 1$.) Za uvedených předpokladů se modely (8.1) zjednoduší na tvar

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1 - V(N_1)N_2, \\ N_2' &= \left[-\varepsilon_2 + \kappa V(N_1)\right] N_2. \end{aligned} \tag{8.2}$$

Zbývá specifikovat funkci V. Tato funkce se nazývá *trofická funkce* nebo *funkcionální odezva* nebo *funkční odpověď* predátora.

Klasický i modifikovaný Lotkův–Volterrův model lze považovat za model typu (8.2) s trofickou funkcí $V(N_1) = \gamma_1 N_1$. Takto definovat trofickou funkci však není realistická, neboť funkce V je neohraničená. Ve skutečnosti jeden dravec i při neomezeném množství dostupné kořisti zničí pouze její určité množství, které představuje jeho *hladinu nasycení*. Je rozumné předpokládat, že trofická funkce V je spojitá a splňuje následující podmínky:

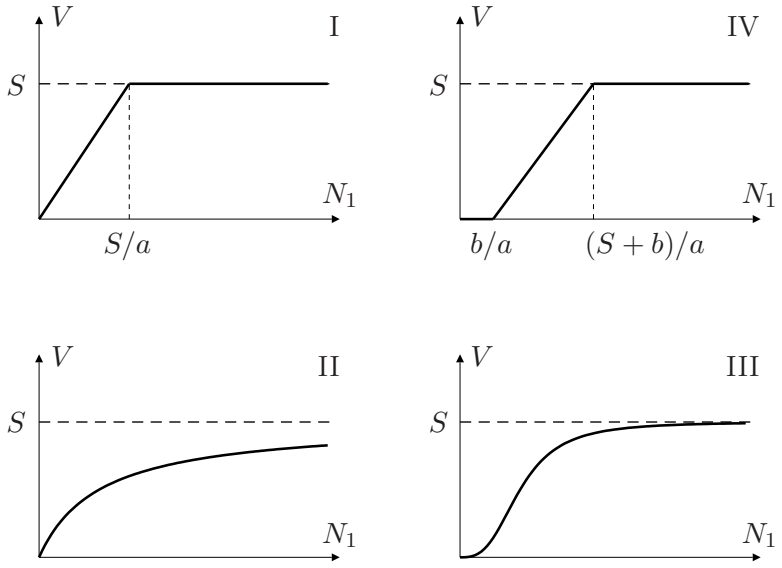
- $V(0) = 0$ — pokud není dostupná žádná kořist, dravci nic neuloví.
- $\lim\limits_{N_1 \to \infty} V(N_1) = S$ — při nadbytku kořisti uloví jeden dravec za jednotku času nejvýše S jedinců kořisti.
- Funkce V je neklesající — pokud vzroste množství dostupné kořisti, dravci jí neuloví méně.

Můžeme rozlišit čtyři typy trofické funkce, z nichž každý uvedené podmínky splňuje (viz obr. 8.1).

Typ I. Pokud je kořisti méně, než představuje hladinu nasycení dravce, pak množství zničené kořisti je přímo úměrné množství dostupné kořisti. V případě nadbytku kořisti množství zničené kořisti odpovídá hladině nasycení dravce. Tento typ je charakteristický pro predátory lovící kořist filtrováním vody (někteří měkýši a organismy bentosu) ale také pro spásání trávy býložravci. Trofickou funkci lze vyjádřit ve tvaru

$$V(x) = \begin{cases} ax, & x < S/a \\ S, & x \geq S/a \end{cases},$$

kde a je kladná konstanta.



Obr. 8.1

Typ IV. Tento tvar může mít trofická funkce ve dvou různých případech. Buď prostředí obsahuje jisté množství úkrytů pro jedince z populace kořisti, ti ukrytí jsou pro dravce nedostupní a dravci loví pouze neukryté jedince v množství přímo úměrném jejich počtu. Nebo dravci ignorují kořist, pokud jí je málo a začnou ji lovit až její množství překročí jistou prahovou hodnotu. Tento jev může nastat tehdy, když kořist z uvažované populace nepředstavuje jediný zdroj obživy dravce; mluvíme pak o *přeskoku preferencí* dravce (konzumenta). Tento typ trofické funkce je charakteristický zejména pro obratlovce, tj. živočichy schopné složitého chování. Lze ji vyjádřit ve tvaru

$$V(x) = \begin{cases} 0, & x < b/a \\ ax - b, & b/a \le x \le (S+b)/a \\ S, & x > (S+b)/a \end{cases},$$

kde a, b jsou kladné konstanty.

Typ II. Konkávně rostoucí diferencovatelná funkce blížící se asymptoticky k hladině nasycení. Tento typ je charakteristický pro mnohé bezobratlé. V podstatě je hladkou aproximací trofické funkce typu I, k „vyhlazení zlomu“ dochází, když dravec (konzument) přesně nerozlišuje mezi nasycením a téměř nasycením.

Typ III. Rostoucí funkce, jejímž grafem je esovitá hladká křivka blížící se asymptoticky k hladině nasycení. Jedná se o hladkou aproximaci trofické funkce typu IV. Vyhlazení může být způsobeno současnou existencí úkrytu kořisti a alternativních zdrojů potravy dravce.

Trofické funkce typů II a III lze vyjádřit například ve tvaru

$$V(x) = S\frac{ax^k}{ax^k+1} \quad \text{nebo} \quad V(x) = S\left(1-e^{-ax^k}\right),$$

kde a je kladná konstanta a $k \in (0,1\rangle$ pro trofickou funkci typu II, $k > 1$ pro trofickou funkci typu III.

V konkrétní aplikaci lze typ trofické funkce zjistit empiricky. Přitom je ale potřeba dávat pozor na jedno nebezpečí. Během (příliš dlouhého) měření se v důsledku predace zmenší hodnota N_1 a výsledkem není hodnota funkce $V(N_1)$, ale její jakási průměrná hodnota pro N_1 z jistého intervalu. „Zprůměrovaná křivka“ mívá tvar II, i když skutečná trofická funkce je jiného typu.

V další analýze se omezíme na systémy typu (8.2) s trofickou funkcí V typu II nebo III a takovou, že

$$V'(N_1) \in (0,\infty) \text{ pro } N_1 > 0 \quad \text{a} \quad \lim_{N_1\to 0_+} V'(N_1) < \infty.$$

Pokud je trofická funkce některého z uvažovaných typů, pak každý počáteční problém pro libovolný systém tvaru (8.2) má jediné úplné řešení. Opět nás budou zajímat pouze řešení s trajektoriemi v prvním kvadrantu.

Populace kořisti nemůže být dlouhodobě větší, než je kapacita prostředí ε_1/α. Aby mohla populace dravce dlouhodobě přežívat, musí být specifická míra jejího růstu $-\varepsilon_2 + \kappa V(N_1)$ kladná alespoň v případě, kdy populace kořisti má maximální velikost. Proto až do konce odstavce přijmeme následující předpoklad:

$$V\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha}\right) > \frac{\varepsilon_2}{\kappa}. \tag{8.3}$$

Z tohoto předpokladu a z faktu, že $\kappa V(0) - \varepsilon_2 = -\varepsilon_2 < 0$ plyne podle Bolzanovy věty existence čísla $N_1^* \in (0, \varepsilon_1/\alpha)$ takového, že

$$V(N_1^*) = \frac{\varepsilon_2}{\kappa}. \tag{8.4}$$

Z toho, že funkce V je rostoucí, plyne, že takové číslo N_1^* je jediné.

Snadno ověříme, že N_1-nulkliny, resp. N_2-nulkliny, libovolného systému tvaru (8.2) mají rovnice

$$N_1 = 0, \quad N_2 = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)\,N_1}{V(N_1)}, \quad \text{resp.}, \quad N_2 = 0, \quad N_1 = N_1^*.$$

Označme

$$\nu\left(N_1\right)=\frac{\left(\varepsilon_1-\alpha N_1\right)N_1}{V\left(N_1\right)} \tag{8.5}$$

a

$$N_2^*=\nu\left(N_1^*\right)=\frac{\left(\varepsilon_1-\alpha N_1^*\right)N_1^*}{V\left(N_1^*\right)}=\frac{\kappa\left(\varepsilon_1-\alpha N_1^*\right)N_1^*}{\varepsilon_2}\,. \tag{8.6}$$

Libovolný systém tvaru (8.2) má tedy v prvním kvadrantu tři singulární body

$$[0,0],\quad \left[\frac{\varepsilon_1}{\alpha},0\right],\quad \left[N_1^*,N_2^*\right],$$

jeho Jacobiho matice je

$$J\left(N_1,N_2\right)=\begin{bmatrix}\varepsilon_1-2\alpha N_1-V'\left(N_1\right)N_2 & -V\left(N_1\right)\\ \kappa V'\left(N_1\right)N_2 & -\varepsilon_2+\kappa V\left(N_1\right)\end{bmatrix}.$$

Matice

$$J(0,0)=\begin{bmatrix}\varepsilon_1 & 0\\ 0 & -\varepsilon_2\end{bmatrix}$$

má vlastní hodnoty ε_1 a $-\varepsilon_2$ různých znamének. Singulární bod $[0,0]$ je tedy sedlem. Matice

$$J\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha},0\right)=\begin{bmatrix}-\varepsilon_1 & -V\left(\varepsilon_1/\alpha\right)\\ 0 & -\varepsilon_2+\kappa V\left(\varepsilon_1/\alpha\right)\end{bmatrix}$$

má vlastní hodnoty $-\varepsilon_1<0$ a $\kappa V\varepsilon_1/\alpha)-\varepsilon_2>0$ (druhá nerovnost platí podle (8.3)). Singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha,0]$ je také sedlo.

Označme $\delta=2\alpha N_1^*-\varepsilon_1+V'\left(N_1^*\right)N_2^*$. Podle vztahu (8.4) platí

$$\kappa V\left(N_1^*\right)-\varepsilon_2=0,$$

takže

$$J\left(N_1^*,N_2^*\right)=\begin{bmatrix}-\delta & -V\left(N_1^*\right)\\ \kappa V'\left(N_1^*\right)N_2^* & 0\end{bmatrix}.$$

Tato matice má charakteristickou rovnici

$$\lambda^2+\delta\lambda+\kappa N_2^*V\left(N_1^*\right)V'\left(N_1^*\right)=0,$$

jejíž kořeny jsou

$$\lambda_{1,2}=\frac{-\delta\pm\sqrt{D}}{2},$$

kde

$$D=\delta^2-4\kappa N_2^*V\left(N_1^*\right)V'\left(N_1^*\right)=\delta^2-4\kappa\left(\varepsilon_1-\alpha N_1^*\right)N_1^*V'\left(N_1^*\right),$$

neboť $N_2^* V\left(N_1^*\right) = \left(\varepsilon_1 - \alpha N_1^*\right) N_1^*$. Singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ je tedy v případě $D > 0$ uzlem a v případě $D < 0$ ohniskem. Poněvadž $N_1^* < \varepsilon_1/\alpha$ a $V'\left(N_1^*\right) > 0$, je $D < \delta^2$. Z toho plyne, že stabilita singulárního bodu $[N_1^*, N_2^*]$ závisí na znaménku výrazu δ: pokud $\delta > 0$, pak stacionární řešení $[N_1(t), N_2(t)] \equiv [N_1^*, N_2^*]$ je asymptoticky stabilní, pokud $\delta < 0$, pak je nestabilní. Poněvadž podle předpokladu je $V\left(N_1^*\right) \neq 0$, můžeme podle (8.6) a (8.5) psát

$$\begin{aligned}
\delta &= \frac{2\alpha N_1^* - \varepsilon_1}{V\left(N_1^*\right)} V\left(N_1^*\right) + \frac{\left(\varepsilon_1 - \alpha N_1^*\right) N_1^*}{V\left(N_1^*\right)} V'\left(N_1^*\right) = \\
&= V\left(N_1^*\right) \frac{\left(2\alpha N_1^* - \varepsilon_1\right) V\left(N_1^*\right) + \left(\varepsilon_1 - \alpha N_1^*\right) N_1^* V'\left(N_1^*\right)}{V\left(N_1^*\right)^2} = \\
&= V\left(N_1^*\right) \left[\frac{\partial}{\partial N_1} \frac{\left(\alpha N_1 - \varepsilon_1\right) N_1}{V\left(N_1\right)}\right]_{N_1 = N_1^*} = -V\left(N_1^*\right) \nu'\left(N_1^*\right) .
\end{aligned}$$

Poněvadž $V\left(N_1^*\right) > 0$, mají výrazy δ a $\nu'\left(N_1^*\right)$ opačná znaménka. Z provedených úvah dostáváme Rosenzweigovo–MacArthurovo grafické kriterium stability vnitřního singulárního bodu $[N_1^*, N_2^*]$: *Pokud má tečna k N_1-nulkline (nulkline kořisti) v bodě $[N_1^*, N_2^*]$ zápornou směrnici, pak je stacionární řešení $[N_1(t), N_2(t)] \equiv [N_1^*, N_2^*]$ asymptoticky stabilní; pokud má směrnici kladnou, je toto řešení nestabilní.*

Funkce ν vyjadřuje poměr přirozeného přírůstku populace kořisti a jejího úbytku způsobeného predací, její převrácená hodnota tedy vyjadřuje jakousi míru predačního tlaku. Hodnota N_1^* představuje velikost populace kořisti, která zaručí reprodukci populace dravce — při velikosti kořisti N_1^* velikost populace dravce ani neroste, ani se nezmenšuje, sr. (8.4). Uvedené kriterium lze tedy interpretovat: *Pokud při nárůstu velikosti populace kořisti nad hodnotu zajišťující reprodukci populace dravce roste predační tlak, pak existuje stabilizovaný stav uvažovaného společenstva, při němž oba druhy přežívají.* Podrobnějšímu rozboru možnosti, kdy v takovém případě zmíněný predační tlak roste, se budeme zabývat v následujícím odstavci.

Příklad. Uvažujme systém tvaru (8.2) s trofickou funkcí

$$V(N_1) = S \frac{aN_1}{aN_1 + 1},$$

kde S a a jsou kladné konstanty. Označme $K = \varepsilon_1/\alpha$ úživnost prostředí pro

izolovanou populaci kořisti. Máme tedy systém

$$\begin{aligned} N_1' &= \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) N_1 - S \frac{aN_1}{aN_1 + 1} N_2 \,, \\ N_2' &= \left(-\varepsilon_2 + \kappa S \frac{aN_1}{aN_1 + 1}\right) N_2 \,. \end{aligned} \tag{8.7}$$

Předpokládejme, že platí (8.3), tedy

$$\frac{SaK}{aK + 1} > \frac{\varepsilon_2}{\kappa}.$$

N_1-nulklina (nulklina kořisti) má rovnici

$$N_2 = \nu(N_1) = \frac{\varepsilon_1}{aS} (aN_1 + 1) \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) .$$

Funkce ν je kvadratická, je rostoucí na intervalu $(-\infty, (aK-1)/2a\rangle$ a klesající na intervalu $\langle (aK-1)/2a, \infty)$. První souřadnice singulárního bodu $[N_1^*, N_2^*]$ ležícího uvnitř prvního kvadrantu je řešením rovnice (8.4), která má v tomto případě tvar

$$\frac{SaN_1^*}{aN_1^* + 1} = \frac{\varepsilon_2}{\kappa}.$$

Je tedy

$$N_1^* = \frac{\varepsilon_2}{a(\kappa S - \varepsilon_2)}.$$

Nyní podle Rosenzweigovo–MacArthurovo kriteria singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ je stabilní, pokud

$$N_1^* > \frac{aK - 1}{2a}, \quad \text{tj. } K < \frac{\kappa S + \varepsilon_2}{a(\kappa S - \varepsilon_2)} = \frac{1}{a}\left(1 + \frac{2\varepsilon_2}{\kappa S - \varepsilon_2}\right).$$

Podle (8.3) je $\kappa S > \varepsilon_2$, takže singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ je stabilní zejména tehdy, když $K < 1/a$.

Nechť jsou parametry a, S, ε_2, κ pevné a úživnost prostředí K je taková, že systém (8.7) má asymptoticky stabilní stacionární řešení s oběma složkami kladnými. Pokud úživnost K vzroste nad hodnotu

$$\frac{\kappa S + \varepsilon_2}{a(\kappa S - \varepsilon_2)},$$

zmíněné stacionární řešení bude nestabilní. Růst úživnosti prostředí pro populaci kořisti tedy způsobí jistou destabilizaci společenstva — zánik stavu, kdy obě populace přežívají se stálými velikostmi. Tento jev je jedním z příkladů tzv. *paradoxu obohacení*.

8.2 Model společenstva dravec-kořist s limitním cyklem

Jak již bylo zmíněno v úvodu kapitoly, praktická pozorování ukazují, že klasický Lotkův–Volterrův model dravec-kořist není příliš realistický. Mnohem lépe odpovídají reálné situaci modely s limitním cyklem. Uvažujme opět dvě populace — populaci kořisti a populaci dravce. Budeme užívat stejného označení jako dříve:

N_1 ... velikost populace kořisti,
N_2 ... velikost populace dravce,
$\varepsilon_1 > 0$ ... střední rychlost růstu velikosti populace kořisti,
$-\varepsilon_2 < 0$ ... střední rychlost růstu velikosti populace dravce.

Podobně jako u klasického modelu předpokládáme, že dravec a kořist žijí izolovaně od ostatních druhů a dravec se živí výhradně kořistí. Místo klasického modelu budeme uvažovat model

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1 - \frac{\gamma_1}{p + N_1} N_1 N_2, \\ N_2' &= -\varepsilon_2 N_2 + \frac{\gamma_2}{p + N_1} N_1 N_2, \end{aligned} \tag{8.8}$$

kde $\alpha > 0$, $p > 0$, $\gamma_1 > 0$, $\gamma_2 > 0$ jsou konstanty. Střední rychlost růstu velikosti populace kořisti v tomto novém modelu tedy není konstantní, ale je dána, podobně jako u Pearlova-Verhulstova modelu, výrazem $\varepsilon_1 - \alpha N_1$, kde α je koeficient snižování rychlosti růstu velikosti populace kořisti. U dravce ponecháváme střední rychlost růstu velikosti populace konstantní — rovnu $-\varepsilon_2$. O úbytku kořisti vlivem konzumace dravcem za jednotku času nepředpokládáme, že je přímo úměrný součinu $N_1 N_2$, ale konstanta přímé úměrnosti γ_1 je nahrazena výrazem $\gamma_1/(p + N_1)$. Jedná se tedy o model dravec-kořist Gauseho typu s trofickou funkcí $V(N_1) = \gamma_1 N_1/(p + N_1)$.[2]

Pro malá $N_1 > 0$ je výraz

$$\frac{\gamma_1}{p + N_1} N_1 N_2 \tag{8.9}$$

blízký k $\frac{\gamma_1}{p} N_1 N_2$, takže okamžitý úbytek velikosti populace kořisti vlivem toho, že je konzumována dravcem, je podobně jako u Lotkova–Volterrova modelu prakticky přímo úměrný N_1 a N_2, zatímco pro velká $N_1 > 0$ je výraz

[2] Při analýze modelu (8.8) se nebudeme na výsledky předchozího odstavce odvolávat. Doporučujeme ale čtenáři, aby si promyslel, která tvrzení jsou důsledkem obecnějších tvrzení z 8.1.

(8.9) blízký k $\gamma_1 N_2$, a lze tedy, na rozdíl od klasického modelu, výše zmíněný úbytek považovat pro velká N_1 za přímo úměrný pouze N_2. Tato vlastnost modelu je realističtější než tomu bylo u klasického Volterrova modelu a dá se očekávat, že nový model bude lépe odrážet skutečnost a bude lépe korespondovat s výsledky pozorování. Poznamenejme ještě, že stejná úvaha platí pro okamžitý přírůstek velikosti populace dravce vlivem konzumace kořisti, kde konstanta γ_2 je nahrazena výrazem $\gamma_2/(p+N_1)$.

Budeme předpokládat, že koeficient α není příliš velký: $\alpha p < \varepsilon_1$ a že konstanta γ_2 je dostatečně velká:

$$\gamma_2 > \frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1 + \alpha p)}{\varepsilon_1 - \alpha p}.$$

Tyto dvě podmínky lze souhrnně zapsat ve tvaru jedné nerovnosti

$$(\varepsilon_1 - \alpha p)\gamma_2 > \varepsilon_2(\varepsilon_1 + \alpha p). \tag{8.10}$$

Nerovnost (8.10) lze psát také ve tvaru

$$\alpha p(\gamma_2 + \varepsilon_2) < \varepsilon_1(\gamma_2 - \varepsilon_2). \tag{8.11}$$

Z (8.10) plyne

$$\gamma_2 > \varepsilon_2 \tag{8.12}$$

a

$$\varepsilon_1\gamma_2 > \varepsilon_2(\varepsilon_1 + \alpha p). \tag{8.13}$$

V oblasti $N_1 > -p$, $N_2 \in \mathbb{R}$ má každá počáteční úloha pro systém (8.8) jediné řešení. Budou nás pochopitelně opět zajímat především řešení ležící v $\mathbb{R}^2_+$.

Systém (8.8) lze psát v ekvivalentním tvaru

$$\begin{aligned} N_1' &= [(\varepsilon_1 - \alpha N_1)(p + N_1) - \gamma_1 N_2]\frac{N_1}{p + N_1}, \\ N_2' &= [\gamma_2 N_1 - p\varepsilon_2 - N_1\varepsilon_2]\frac{N_2}{p + N_1}. \end{aligned} \tag{8.14}$$

Singulární body. Uvažovaný systém má zřejmě singulární body $[0,0]$, $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$. Další singulární bod dostaneme řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} \gamma_2 N_1 - \varepsilon_2 p - \varepsilon_2 N_1 &= 0, \\ (\varepsilon_1 - \alpha N_1)(p + N_1) - \gamma_1 N_2 &= 0. \end{aligned}$$

Vzhledem k předpokladu (8.10) leží tento bod

$$[\bar{N}_1, \bar{N}_2] = \left[\frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2}, \frac{(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - \alpha\varepsilon_2 p)p\gamma_2}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)^2}\right]$$

v prvním kvadrantu. Jacobiho matice systému (8.14) je

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\alpha N_1 - \gamma_1 N_2 \dfrac{p}{(p+N_1)^2} & -\gamma_1 \dfrac{N_1}{p+N_1} \\ \gamma_2 N_2 \dfrac{p}{(p+N_1)^2} & \gamma_2 \dfrac{N_1}{p+N_1} - \varepsilon_2 \end{bmatrix}.$$

V bodě $[0,0]$ je

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}, \qquad \lambda_1 = \varepsilon_1 > 0, \qquad \lambda_2 = -\varepsilon_2 < 0.$$

Singulární bod $[0,0]$ je tedy sedlo. Snadno se ověří, že charakteristické směry v tomto bodě jsou $\vec{v}_I = \pm(1,0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(0,1)$.

V bodě $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ je

$$J\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, 0\right) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -\gamma_1 \dfrac{\varepsilon_1}{p\alpha + \varepsilon_1} \\ 0 & \gamma_2 \dfrac{\varepsilon_1}{p\alpha + \varepsilon_1} - \varepsilon_2 \end{bmatrix},$$

takže charakteristická čísla vycházejí

$$\lambda_1 = -\varepsilon_1 < 0, \qquad \lambda_2 = \gamma_2 \frac{\varepsilon_1}{p\alpha + \varepsilon_1} - \varepsilon_2 > 0.$$

Singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ je tedy sedlo. Charakteristické směry v tomto bodě jsou $\vec{v}_I = \pm(1,0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(-\gamma_1\varepsilon_1/(p\alpha + \varepsilon_1), \varepsilon_1 + \lambda_2)$.

V bodě $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ dostáváme

$$J(\bar{N}_1, \bar{N}_2) = \begin{bmatrix} \dfrac{\varepsilon_2[-p\alpha(\gamma_2 + \varepsilon_2) + \varepsilon_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)]}{\gamma_2(\gamma_2 - \varepsilon_2)} & -\gamma_1 \dfrac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \\ \dfrac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - p\alpha\varepsilon_2}{\gamma_1} & 0 \end{bmatrix}.$$

Charakteristická rovnice je

$$\lambda^2 - \frac{\varepsilon_2[-p\alpha(\gamma_2 + \varepsilon_2) + \varepsilon_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)]}{\gamma_2(\gamma_2 - \varepsilon_2)}\lambda + \frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - p\alpha\varepsilon_2)}{\gamma_2} = 0.$$

Kořeny této rovnice jsou

$$\lambda_{1,2} = \frac{b \pm \sqrt{D}}{2},$$

kde

$$b = \frac{\varepsilon_2[-p\alpha(\gamma_2 + \varepsilon_2) + \varepsilon_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)]}{\gamma_2(\gamma_2 - \varepsilon_2)}$$

a

$$D = b^2 - 4\frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - p\alpha\varepsilon_2)}{\gamma_2}.$$

Podle (8.11) a (8.13) je $b > 0$ a $D < b^2$. Vlastní hodnoty proto mají kladné reálné části, a tedy singulární bod $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ je buď nestabilní uzel (v případě $D \geq 0$), nebo nestabilní ohnisko (pro $D < 0$). V případě, že jde o nevlastní uzel, jsou charakteristické směry v tomto bodě rovny

$$\vec{v}_I = \pm\left(\gamma_1\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{b}{2} - \frac{\sqrt{D}}{2}\right), \qquad \vec{v}_{II} = \pm\left(\gamma_1\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{b}{2} + \frac{\sqrt{D}}{2}\right).$$

N_1-nulkliny. Systém (8.14) má N_1-nulkliny

$$N_1 = 0$$

a

$$N_2 = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)(p + N_1)}{\gamma_1}.$$

Druhá z těchto nulklin je parabola s vrcholem

$$V = \left[\frac{\varepsilon_1 - \alpha p}{2\alpha}, \frac{(\varepsilon_1 + \alpha p)^2}{4\alpha\gamma_1}\right].$$

Osy N_1 a N_2 jsou zřejmě invariantní množiny. Protože z druhé rovnice v (8.14) je vidět, že

$$N_2' < 0 \quad \text{pro} \quad 0 \leq N_1 < \frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2},$$
$$N_2' > 0 \quad \text{pro} \quad \frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2} < N_1 < \frac{\varepsilon_1}{\alpha},$$

vypadá směrové pole na N_1-nulklinách tak, jak je nakresleno na obr. 8.2. Všimněte si, že ze vztahu (8.10) plyne, že $(\varepsilon_1 - \alpha p)/(2\alpha) > \varepsilon_2 p/(\gamma_2 - \varepsilon_2)$, takže bod V leží napravo od bodu $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$.

N_2-nulkliny. Systém (8.14) má N_2-nulkliny

$$N_2 = 0$$

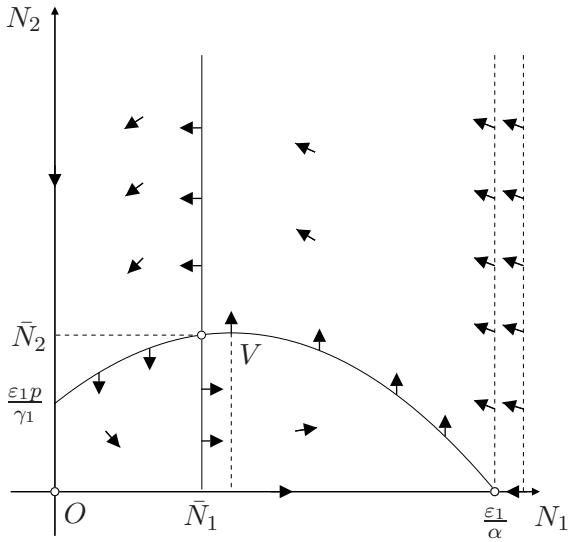
a

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2}.$$

Protože z první rovnice systému (8.14) plyne

$$N_1' > 0 \quad \text{pro} \quad N_2 < \frac{(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - p\alpha\varepsilon_2)\gamma_2 p}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)^2}$$
$$N_2' < 0 \quad \text{pro} \quad N_2 > \frac{(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - p\alpha\varepsilon_2)\gamma_2 p}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)^2},$$

vypadá směrové pole systému (8.14) tak, jak je znázorněno na obr. 8.2.



Obr. 8.2

Poznámka. Nechť singulární bod $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ je nevlastní uzel. Uvažujme přímky procházející bodem $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ mající směr charakteristických směrů v tomto bodě. Směrnice těchto přímek jsou větší než nula a menší než směrnice tečny k nulklině

$$N_2 = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)(p + N_1)}{\gamma_1} \tag{8.15}$$

v bodě $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$. Skutečně, položíme-li $f(N_1) = \gamma_1^{-1}(\varepsilon_1 - \alpha N_1)(p + N_1)$, pak pro derivaci této funkce platí $f'(N_1) = \gamma_1^{-1}(-2\alpha N_1 - \alpha p + \varepsilon_1)$. V bodě $N_1 = \bar{N}_1$ je tedy

$$f'(\bar{N}_1) = -\frac{2\alpha\varepsilon_2 p}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)} - \frac{\alpha p}{\gamma_1} + \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}.$$

Odtud

$$f'(\bar{N}_1) = \frac{-2\alpha\varepsilon_2 p - \alpha p\gamma_2 + \alpha p\varepsilon_2 + \varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)}.$$

Po úpravě dostáváme

$$f'(\bar{N}_1) = \frac{-\alpha\varepsilon_2 p - \alpha p\gamma_2 + \varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)} = \frac{\gamma_2}{2\gamma_1\varepsilon_2}b,$$

takže směrnice tečny k nulklině (8.15) je rovna $\gamma_2 b/(\gamma_1\varepsilon_2)$. Směrnice přímek procházejících bodem $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ a majících směr charakteristických směrů jsou

$$\frac{\frac{b}{2} \pm \frac{\sqrt{D}}{2}}{\gamma_1\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}} = \frac{\gamma_2}{2\gamma_1\varepsilon_2}b \pm \frac{\gamma_2}{2\gamma_1\varepsilon_2}\sqrt{D}.$$

Poněvadž $b > 0$ a $D < b^2$, je poslední výraz větší než nula a menší než $\gamma_2 b/(\gamma_1\varepsilon_2)$.

Existence limitního cyklu. Z (8.8) dostáváme

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{-\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{p+N_1}N_1}{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)\frac{N_1}{N_2} - \frac{\gamma_1}{p+N_1}N_1}.$$

Na množině $\Gamma = \{[N_1, N_2] \in \mathbb{R}^2 : \bar{N}_1 \le N_1 \le K, N_2 \ge k\}$, kde

$$K > \frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2}, \quad k > \max\left[\frac{(\varepsilon_1 + \alpha p)^2}{4\alpha\gamma_1}, \frac{\varepsilon_1 K(p + \bar{N}_1)}{\bar{N}_1\gamma_1}\right],$$

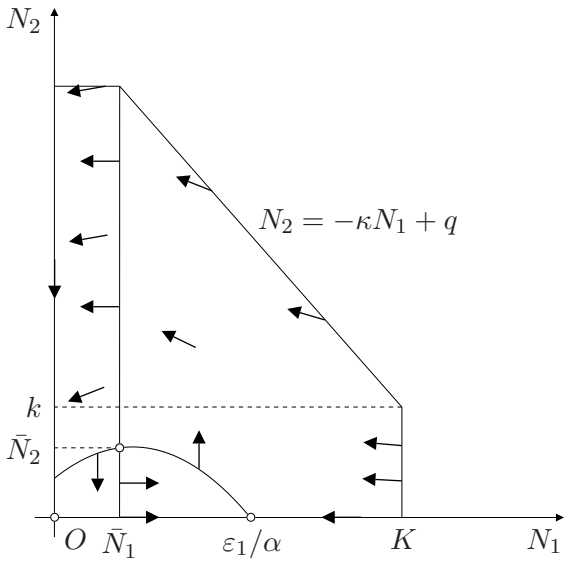
platí

$$\left|\frac{dN_2}{dN_1}\right| \le \frac{\frac{\gamma_2}{p+N_1}N_1 - \varepsilon_2}{\frac{\gamma_1}{p+N_1}N_1 - (\varepsilon_1 - \alpha N_1)\frac{N_1}{N_2}} < \frac{\gamma_2}{\frac{\gamma_1}{p+\bar{N}_1}\bar{N}_1 - \varepsilon_1\frac{K}{k}},$$

neboť $\varepsilon_2 > 0$ a v množině Γ je $N_1' < 0$, $N_2' \ge 0$. Označme

$$\kappa = \frac{\gamma_2}{\frac{\gamma_1}{p+\bar{N}_1}\bar{N}_1 - \varepsilon_1\frac{K}{k}}.$$

Na úsečkách $N_2 = -\kappa N_1 + q$, $\bar{N}_1 \le N_1 \le K$, kde $q \ge k + \kappa K$, je směrové pole orientováno tak, jak je vyznačeno na obr. 8.3, nakresleném pro případ $q = k + \kappa K$. Ke každé trajektorii procházející bodem $[N_{10}, N_{20}]$, kde $N_{10} > \bar{N}_1$, $N_{20} > 0$ existuje takováto úsečka ležící nad ní. Protože v množině



Obr. 8.3

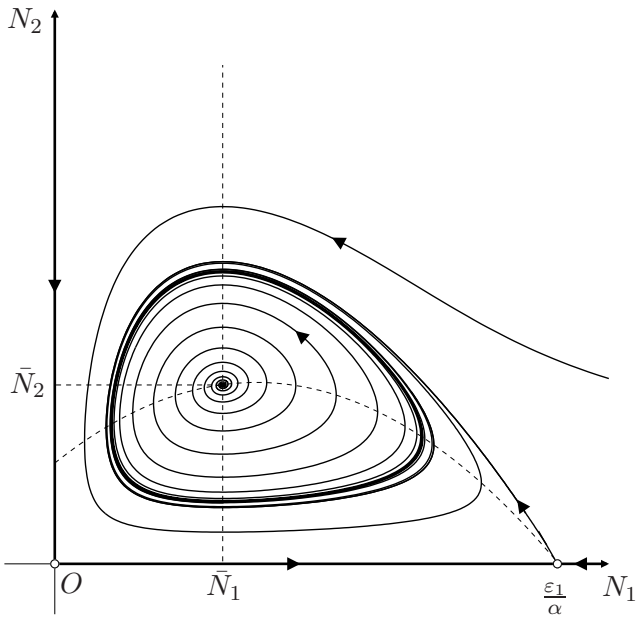
$\{[N_1, N_2] \in \mathbb{R}^2 : 0 < N_1 < \bar{N}_1, N_2 > 0\}$ je $N_2' < 0$, je každá trajektorie ležící v prvním kvadrantu ohraničená.

ω-limitní množina libovolné trajektorie ležící v prvním kvadrantu, která není uzavřená, zřejmě nemůže obsahovat žádný singulární bod; u singulárních bodů $[0,0]$, $[-\varepsilon_2/\alpha, 0]$ je to vidět z tvaru směrového pole a toho, že se jedná o sedla, u $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ tvrzení plyne z toho, že jde o nestabilní uzel, nebo ohnisko. Podle Poincarého–Bendixsonovy věty je ω-limitní množinou uzavřená trajektorie (limitní cyklus) obsahující bod $[\bar{N}_1, \bar{N}_2]$ ve svém vnitřku.

Prakticky lze tedy předpokládat, že velikosti populací dravce a kořisti se, po případném uplynutí jistého přechodného období, periodicky opakují, přičemž stav kořisti resp. stav dravce kolísá kolem střední hodnoty

$$\frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2} \quad \text{resp.} \quad \frac{(\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2 - \alpha\varepsilon_2 p)p\gamma_2}{\gamma_1(\gamma_2 - \varepsilon_2)^2}.$$

Podotkněme ještě na závěr, že jsme dokázali pouze existenci limitního cyklu, nikoli jeho jednoznačnost. Důkaz jednoznačnosti by vyžadoval další nejednoduché vyšetřování vlastností systému (8.8), což překračuje rámec této publikace.



Obr. 8.4

8.3 Regulace velikosti populace kořisti působením dravců

Označme opět $N_1 = N_1(t)$ velikost populace kořisti v čase t. Dosud jsme předpokládali, že v prostředí, v němž se nevyskytují dravci, se populace kořisti vyvíjí podle Verhulstova modelu

$$N_1' = (\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1,$$

tedy že se její velikost ustálí na hodnotě kapacity prostředí ε_1/α. V tomto odstavci budeme předpokládat, že izolovaná populace kořisti se vyvíjí podle Malthusova modelu

$$N_1' = \varepsilon_1 N_1,$$

tedy že její velikost může neomezeně růst. Jak jsme již několikrát uvedli, neomezený růst populace není ve skutečnosti možný a neomezený růst některé složky nějakého modelu vývoje populací ukazuje, že dojde ke zničení životního prostředí. V praxi může být prostředím pole brambor a populací, která je ho schopna zničit, mandelinka bramborová. Dravcem mohou být přirození nepřátelé mandelinky, například ptáci hnízdící v křoví rostoucím na mezích. Nyní vyvstávají přirozené otázky:

1. Může populace dravce vyhubit populaci kořisti?

2. Může populace dravce alespoň udržovat velikost populace kořisti na nějaké „rozumné“ úrovni (tj. takové, aby způsobené „škody“ nebyly významné)?

3. Pokud je populace kořisti velká (působí „škody“[3]), může ji introdukce populace dravce zredukovat na „rozumnou“ míru?

Druhou a třetí otázku si klademe pouze v případě, že odpověď na první je záporná. Pokud je odpověd na druhou otázku záporná, bude patrně záporná i odpověď na otázku třetí. Na třetí otázku nemusí být kladná odpověď ani v případě, že odpověď na první kladná byla — i když je porušení přirozené rovnováhy (rozorání mezí) snadné, její obnova nemusí být možná.

Podobnými úvahami jako v odstavci 8.1 odvodíme, že uvažovaný proces lze modelovat systémem diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} N_1' &= \varepsilon_1 N_1 - V(N_1)N_2\,, \\ N_2' &= \left[-\varepsilon_2 + \kappa V(N_1)\right] N_2\,, \end{aligned} \tag{8.16}$$

kde $N_2 = N_2(t)$ označuje velikost populace kořisti v čase t, $V = V(N_1)$ je trofická funkce dravce, ε_1, ε_2, κ jsou kladné konstanty. Podobně jako v 8.1 se omezíme na trofické funkce typu II nebo III, které mají v intervalu $(0, \infty)$ kladnou a ohraničenou derivaci.

Budeme předpokládat, že populace dravce živená uvažovanou kořistí je schopna se rozmnožovat, tedy že platí

$$\lim_{N_1 \to \infty} \left[-\varepsilon_2 + \kappa V(N_1)\right] = \kappa S - \varepsilon_2 > 0. \tag{8.17}$$

Za tohoto předpokladu existuje $N_1^* > 0$ takové, že

$$V\left(N_1^*\right) = \frac{\varepsilon_2}{\kappa}.$$

N_1-nulkliny, resp. N_2-nulkliny systému (8.16) v prvním kvadrantu jsou

$$N_1 = 0, \quad N_2 = \frac{\varepsilon_1 N_1}{V(N_1)}, \quad \text{resp.} \quad N_2 = 0, \quad N_1 = N_1^*\,.$$

[3] Slova „škoda“ a „škůdce“ píšeme s uvozovkami, neboť žádný organismus není v ekosystému škodlivý. Jeho „škodlivost“ znamená pouze to, že konkuruje zájmům někoho jiného, např. vlastníka pole nebo zahrady. (Otázkou zůstává, zda zahrada patří zahradníkovi nebo ptákům — poznámka recenzenta.)

Označme

$$N_2^* = \frac{\varepsilon_1 N_1^*}{V\left(N_1^*\right)} = \kappa \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} N_1^*.$$

Systém (8.16) má tedy singulární body

$$[0,0], \quad [N_1^*, N_2^*] = \left[N_1^*, \kappa \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2} N_1^*\right]$$

a jeho Jacobiho matice je

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - V'(N_1)N_2 & -V(N_1) \\ \kappa N_2 V'(N_1) & \kappa V(N_1) - \varepsilon_2 \end{bmatrix}.$$

Matice

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

má vlastní hodnoty $\varepsilon_1 > 0$ a $-\varepsilon_2 < 0$, takže singulární bod $[0,0]$ je sedlo. Stabilní singulární bod s první složkou nulovou tedy neexistuje, odpověď na první otázku položenou v úvodu tohoto odstavce je záporná.

Pro $x > 0$ označme

$$\varphi(x) = x \, \frac{V'(x)}{V(x)}.$$

V klasickém Lotkově–Volterrově modelu je $\varphi(x) \equiv 1$. Proto je možno veličinu $1 - \varphi(x)$ považovat za míru odlišnosti modelu (8.16) od klasického. Poněvadž

$$V'\left(N_1^*\right) = \frac{V\left(N_1^*\right)}{N_1^*} \varphi\left(N_1^*\right) = \frac{\varepsilon_2}{\kappa N_1^*} \varphi\left(N_1^*\right) \quad \text{a} \quad \frac{N_2^*}{N_1^*} = \kappa \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2},$$

platí

$$J\left(N_1^*, N_2^*\right) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - V'\left(N_1^*\right) N_2^* & -\varepsilon_2/\kappa \\ \kappa N_2^* V'\left(N_1^*\right) & 0 \end{bmatrix} =$$

$$= \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - \dfrac{\varepsilon_2}{\kappa} \dfrac{N_2^*}{N_1^*} \varphi\left(N_1^*\right) & -\dfrac{\varepsilon_2}{\kappa} \\ \varepsilon_2 \dfrac{N_2^*}{N_1^*} \varphi\left(N_1^*\right) & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 \left(1 - \varphi\left(N_1^*\right)\right) & -\dfrac{\varepsilon_2}{\kappa} \\ \varepsilon_1 \kappa \, \varphi\left(N_1^*\right) & 0 \end{bmatrix}.$$

Charakteristická rovnice této matice je

$$\lambda^2 - \varepsilon_1 \left(1 - \varphi\left(N_1^*\right)\right) \lambda + \varepsilon_1 \varepsilon_2 \varphi\left(N_1^*\right) = 0\,,$$

takže vlastní hodnoty matice $J(N_1^*, N_2^*)$ jsou

$$\lambda_{1,2} = \frac{\varepsilon_1 (1 - \varphi(N_1^*)) \pm \sqrt{D}}{2},$$

kde

$$D = \varepsilon_1^2 (1 - \varphi(N_1^*))^2 - 4\varepsilon_1\varepsilon_2\varphi(N_1^*) < \varepsilon_1^2 (1 - \varphi(N_1^*))^2 .$$

(Poslední nerovnost platí, neboť $\varphi(N_1^*) > 0$.) Odtud plyne, že v případě

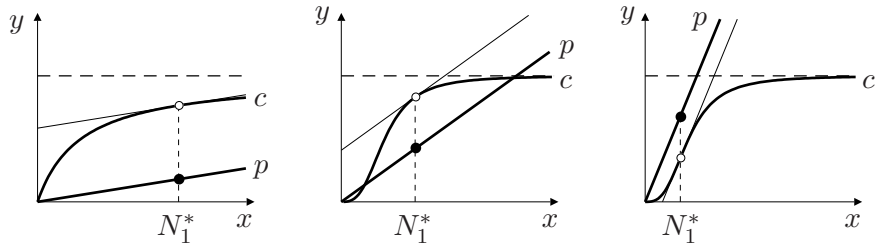
$$(1 - \varphi(N_1^*))^2 < 4\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}\varphi(N_1^*), \quad \text{resp.} \quad (1 - \varphi(N_1^*))^2 > 4\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}\varphi(N_1^*)$$

je singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ ohniskem (v řešení systému (8.16) se objeví oscilace), resp. uzlem. Jeho stabilita závisí na znaménku výrazu $1 - \varphi(N_1^*)$. Konkrétně, pokud

$$\varphi(N_1^*) > 1, \quad \text{neboli} \quad N_1^* V'(N_1^*) > V(N_1^*), \tag{8.18}$$

pak je singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ stabilní.

Uvedená dostatečná podmínka stability singulárního bodu $[N_1^*, N_2^*]$ má názorný geometrický význam. Přímka p o rovnici $y = xV'(N_1^*)$ prochází počátkem souřadné soustavy a je rovnoběžná s tečnou ke křivce c o rovnici $y = V(x)$ (tedy ke grafu trofické funkce) v bodě $[N_1^*, V(N_1^*)] = [N_1^*, \varepsilon_2/\kappa]$. Podmínka (8.18) tedy říká, že bod na přímce p o první souřadnici N_1^* leží výš (v kladném směru osy y) než bod na křivce c o téže první souřadnici. Jiný geometrický význam podmínky (8.18) je ten, že tečna ke grafu trofické funkce v bodě $[N_1^*, V(N_1^*)]$ protíná kladnou poloosu x (ověřte). Situace je pro některé tvary trofické funkce V a polohy hodnoty N_1^* znázorněna na obr. 8.5.



Obr. 8.5

Geometrický názor napovídá, že podmínka (8.18) může být splněna pouze v případě, že trofická funkce je typu III. Ukážeme, že tomu tak

vskutku je; dokonce obecněji, že pro diferencovatelnou trofickou funkci V typu II platí

$$N_1 V'(N_1) < V(N_1) \quad \text{pro každé} \quad N_1 > 0. \tag{8.19}$$

Buď N_1 libovolné kladné číslo. Poněvadž V je konkávní na celém svém definičním oboru, pro každé $x \in \langle 0, N_1)$ platí $V'(x) > V'(N_1)$. Položme

$$f(x) = xV'(N_1) - V(x).$$

Funkce f je diferencovatelná v intervalu $(0, \infty)$ a platí

$$f'(x) = V'(N_1) - V'(x) < 0 \quad \text{pro} \quad x \in \langle 0, N_1),$$

takže f je v intervalu $\langle 0, N_1)$ klesající. Poněvadž $f(0) = 0$ a $f'(0) < 0$, existují kladná čísla ξ, η taková, že $\xi < N_1$ a $f(\xi) < -\eta$. Pro každé x z intervalu $\in (\xi, N_1)$ je tedy $f(x) < -\eta$ a ze spojitosti funkce f plyne

$$N_1 V'(N_1) - V(N_1) = f(N_1) = \lim_{x \to N_{1-}} f(x) \leq -\eta < 0\,,$$

což jsme chtěli ukázat.

Hodnota N_1^* představuje velikost populace kořisti, jaká zajistí reprodukci populace dravce, výraz $V(N_1)/N_1$ vyjadřuje poměrnou část z populace kořisti zničenou jedním dravcem za jednotku času, tedy jakousi míru ohrožení jedince z populace kořisti dravcem. Poněvadž

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}N_1} \frac{V(N_1)}{N_1} = \frac{N_1 V'(N_1) - V(N_1)}{N_1^2},$$

lze kriterium (8.18) interpretovat: *Pokud při nárůstu velikosti populace kořisti nad hodnotu zajišťující reprodukci populace dravce roste relativní ohrožení jedinců kořisti dravcem, pak existuje stabilizovaný stav společenstva, při němž oba druhy přežívají.* Odpověď na druhou otázku z úvodu odstavce je tedy v takovém případě kladná.

Systém (8.16) s diferencovatelnou trofickou funkcí typu II nemá asymptoticky stabilní stacionární řešení s oběma složkami kladnými. To ovšem ještě neznamená, že odpověď na druhou otázku je v takovém případě záporná. Mohl by nastat případ, že systém (8.16) má periodické řešení s „rozumnou amplitudou“, jehož trajektorie leží uvnitř prvního kvadrantu. K vyloučení této možnosti využijeme Dulacova kriteria (Věta 5). Pro $N_1 > 0$, $N_2 > 0$ položíme

$$q(N_1, N_2) = \frac{1}{N_1 N_2}$$

a s využitím (8.19) dostaneme

$$\frac{\partial}{\partial N_1}\frac{\varepsilon_1 N_1 - V(N_1)N_2}{N_1 N_2} + \frac{\partial}{\partial N_2}\frac{(\kappa V(N_1) - \varepsilon_2)N_2}{N_1 N_2} = \\ = -\frac{V'(N_1)N_1 - V(N_1)}{N_1^2} > 0$$

pro každé $N_1 > 0$. Odtud plyne, že systém tvaru (8.16) s diferencovatelnou trofickou funkcí V typu II nemá periodické řešení s trajektorií uvnitř prvního kvadrantu. Odpověď na druhou otázku je tedy při takové trofické funkci záporná.[4]

Nyní budeme hledat odpověď na třetí otázku z úvodu odstavce. Předpokládejme, že N_1 je „velké“ — přesněji: takové, že hodnota výrazu $|V(N_1)-S|$ je menší, než libovolná předem daná konstanta. Toho lze vždy dosáhnout, neboť $\lim_{N_1\to\infty} V(N_1) = S$ a V je monotonní. Označme $\bar{N}_1$ takovou hodnotu, že $V(N_1)$ je „dostatečně blízko“ S pro každé $N_1 \geq \bar{N}_1$. Libovolný systém tvaru (8.16) je pro „velké“ N_1 „blízký“ lineárnímu systému

$$\begin{aligned} x' &= \varepsilon_1 x - Sy, \\ y' &= (\kappa S - \varepsilon_2)y, \end{aligned} \tag{8.20}$$

takže lze očekávat, že i řešení systému (8.16) s počáteční podmínkou $N_1(0) > \bar{N}_1$ bude v jistém časovém intervalu „blízké“ řešení systému (8.20). „Jistý časový interval“ je konečný interval takový, že první složka řešení systému (8.20) je v něm „velká“, tj. větší než $\bar{N}_1$. Přesný význam těmto vágním tvrzením dáme pomocí vět o diferenciálních nerovnostech [KR, kap. V].

Zavedeme vektory

$$\mathbf{N} = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

a vektorové funkce

$$F(\mathbf{x}) = \begin{pmatrix} \varepsilon_1 x - V(x)y \\ (-\varepsilon_2 + \kappa V(x))y \end{pmatrix}, \quad \Phi(\mathbf{x}) = \begin{pmatrix} (V(x) - S)y \\ -\kappa(V(x) - S)y \end{pmatrix}.$$

Pak lze systémy (8.16) a (8.20) zapsat vektorově:

$$\mathbf{N}' = F(\mathbf{N}), \tag{8.21}$$

[4] Tuto odpověď ovšem poskytl model tvaru (8.16). Jiný model může dát odpověď odlišnou, viz cvičení 1. Při interpretaci výsledků je tedy třeba zachovávat opatrnost.

$$\mathbf{x}' = F(\mathbf{x}) + \Phi(\mathbf{x}). \tag{8.22}$$

Normu pravé strany systému (8.22) lze při použití souhlasné maticové normy odhadnout výrazem

$$|F(\mathbf{x}) + \Phi(\mathbf{x})| = \left| \begin{pmatrix} \varepsilon_1 x - Sy \\ (\kappa S - \varepsilon_2) y \end{pmatrix} \right| \leq \left| \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & -S \\ 0 & \kappa S - \varepsilon_2 \end{bmatrix} \right| \cdot \left| \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right|.$$

Pro určitost budeme používat vektorovou normu danou součtem absolutních hodnot složek vektoru. S využitím (8.17) tedy dostaneme

$$|F(\mathbf{x}) + \Phi(\mathbf{x})| \leq (\varepsilon_1 + S + \kappa S - \varepsilon_2)|\mathbf{x}| = ((1+\kappa)S + \varepsilon_1 - \varepsilon_2)\,|\mathbf{x}|.$$

Označíme $L_1 = (1+\kappa)S + \varepsilon_1 - \varepsilon_2$. Z věty o odhadu normy řešení [KR, str. 91, věta 3.2] plyne

$$|\mathbf{x}(t)| \leq |\mathbf{x}(t_0)| \exp[L_1(t - t_0)] \quad \text{pro všechna } t \geq t_0 \geq 0. \tag{8.23}$$

Buď $\bar{N}_1$ libovolné kladné číslo a označme $\eta = \eta(\bar{N}_1) = S - V(\bar{N}_1)$. Pak platí

$$\lim_{\bar{N}_1 \to \infty} \eta(\bar{N}_1) = 0. \tag{8.24}$$

Poněvadž funkce V je rostoucí, platí pro všechna $x \geq \bar{N}_1$ nerovnost

$$\eta \geq S - V(x) \geq 0.$$

Pro $x \geq \bar{N}_1$ a $y \geq 0$ tedy dostaneme

$$\begin{aligned} |\Phi(\mathbf{x})| = |\Phi(x,y)| = |V(x) - S|y + \kappa|V(x) - S|y \leq \\ \leq (1+\kappa)\eta y \leq \eta(1+\kappa)|\mathbf{x}|. \end{aligned} \tag{8.25}$$

Označme $L_2 = \max\{\varepsilon_1, \varepsilon_2\}$. Pro libovolné vektory $\mathbf{N}$, $\mathbf{x}$ platí

$$\begin{aligned} |F(\mathbf{N}) - F(\mathbf{x})| &= \left| \begin{pmatrix} \varepsilon_1 N_1 - V(N_1)N_2 - \varepsilon_1 x + V(x)y \\ (\kappa V(N_1) - \varepsilon_2)\, N_2 - (\kappa V(x) - \varepsilon_2)\, y \end{pmatrix} \right| = \\ &= |\varepsilon_1(N_1 - x) - V(N_1)N_2 + V(x)y| + \\ &\quad + |\varepsilon_2(y - N_2) + \kappa\,(V(N_1)N_2 - V(x)y)| \leq \\ &\leq \varepsilon_1|N_1 - x| + |V(N_1)N_2 - V(x)y|(1+\kappa) + \varepsilon_2|y - N_2| \leq \\ &\leq \varepsilon_1|N_1 - x| + \varepsilon_2|y - N_2| \leq L_2\,(|N_1 - x| + |N_2 - y|)\,, \end{aligned}$$

tedy

$$|F(\mathbf{N}) - F(\mathbf{x})| \leq L_2|\mathbf{N} - \mathbf{x}|. \tag{8.26}$$

Nechť nyní $\mathbf{N} = \mathbf{N}(t)$, $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$ jsou řešení systémů (8.21), (8.22) s počátečními podmínkami

$$\mathbf{N}(t_0) = \mathbf{x}(t_0), \quad N_1(t_0) > \bar{N}_1$$

a nechť $T > t_0$ je takové číslo, že pro všechna $t \in \langle t_0, T\rangle$ je $x(t) \geq \bar{N}_1$. Položme $z(t) = |\mathbf{N}(t) - \mathbf{x}(t)|$ a $L = \max\{L_1, L_2\}$. Pro horní derivaci funkce z v bodě $t \in \langle t_0, T\rangle$, vzhledem k (8.26), (8.25) a (8.23) platí

$$\begin{aligned}
D^+z(t) &= \limsup_{h\to 0_+} \frac{z(t+h) - z(t)}{h} = \\
&= \limsup_{h\to 0_+} \frac{|\mathbf{N}(t+h) - \mathbf{x}(t+h)| - |\mathbf{N}(t) - \mathbf{x}(t)|}{h} \leq \\
&\leq \limsup_{h\to 0_+} \left(\left| \frac{\mathbf{N}(t+h) - \mathbf{N}(t)}{h} - \frac{\mathbf{x}(t+h) - \mathbf{x}(t)}{h} \right| \right) \leq \\
&\leq \left|\mathbf{N}'(t) - \mathbf{x}'(t)\right| = |F(\mathbf{N}(t)) - F(\mathbf{x}(t)) - \Phi(\mathbf{x}(t))| \leq \\
&\leq |F(\mathbf{N}(t)) - F(\mathbf{x}(t))| + |\Phi(\mathbf{x}(t))| \leq \\
&\leq L_2\,|\mathbf{N}(t) - \mathbf{x}(t)| + \eta(1+\kappa)|\mathbf{x}(t_0)|\exp[L_1(t-t_0)] \leq \\
&\leq Lz(t) + \eta(1+\kappa)|\mathbf{x}(t_0)|\exp[L(t-t_0)].
\end{aligned}$$

Odtud a ze srovnávací věty [KR, str. 90, věta 3.1] plyne, že pro každé $t \in \langle t_0, T\rangle$ funkce z splňuje nerovnost

$$z(t) \leq \eta(1+\kappa)|\mathbf{x}(t_0)|(t-t_0)\exp[L(t-t_0)],$$

neboť $z(t_0) = |\mathbf{N}(t_0) - \mathbf{x}(t_0)| = 0$. Pro $t \in \langle t_0, T\rangle$ tedy platí

$$|\mathbf{N}(t) - \mathbf{x}(t)| \leq \eta(1+\kappa)|\mathbf{x}(t_0)|(T-t_0)\exp[L(T-t_0)].$$

Nechť τ je nějaké kladné číslo. K libovolnému $\delta > 0$ podle (8.24) existuje $\bar{N}_1$ takové, že

$$\eta(\bar{N}_1) < \delta \frac{\exp[-L\tau]}{(1+\kappa)\tau\,(|N_1(t_0)| + |N_2(t_0)|)},$$

Nyní lze vágní tvrzení: „pokud je první složka řešení systému (8.16) dostatečně velká, pak se řešení systému (8.16) na jistém konečném intervalu příliš neliší od řešení systému (8.20)“ zformulovat přesně: *Buďte δ, τ libovolná kladná čísla. Pak existuje $\bar{N}_1 > 0$ s následující vlastností: Pokud*

$N_1 = N_1(t)$, $N_2 = N_2(t)$ je řešením systému (8.16), t_0 je libovolné nezáporné číslo a $x = x(t)$, $y = y(t)$ je řešením systému (8.20) s počátečními podmínkami

$$x(t_0) = N_1(t_0), \quad y(t_0) = N_2(t_0),$$

pak $N_1(t_0) < \bar{N}_1$ nebo

$$|N_1(t) - x(t)| + |N_2(t) - y(t)| < \delta \quad \textit{pro všechna } t \in \langle t_0, T\rangle,$$

kde $T = \min\left\{t_0 + \tau, \inf\{t \in \langle t_0, t_0 + \tau\rangle : x(t) < \bar{N}_1\}\right\}$.[5]

Věnujme se nyní systému (8.20). Označme $B = \kappa S - \varepsilon_2$. Konstanta B je podle předpokladu (8.17) kladná. Představuje specifickou míru růstu populace dravce za nadbytku kořisti. Dosadíme B do systému (8.20) a vydělíme jeho první rovnici rovnicí druhou. Dostaneme

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}y} = \frac{\varepsilon_1}{By}x - \frac{S}{B}, \tag{8.27}$$

což je lineární rovnice, jejíž řešení je

$$x(y) = \begin{cases} Cy^{\varepsilon_1/B} + \dfrac{Sy}{\varepsilon_1 - B}, & \varepsilon_1 \neq B, \\ \\ Cy - \dfrac{Sy}{B}\ln y, & \varepsilon_1 = B\,, \end{cases}$$

kde C je konstanta závislá na počátečních podmínkách. Je-li $x(0) = x_0$ a $y(0) = y_0$, pak

$$C = \begin{cases} \left(x_0 - \dfrac{Sy_0}{\varepsilon_1 - B}\right) y_0^{-\varepsilon_1/B}, & \varepsilon_1 \neq B, \\ \\ \dfrac{x_0}{y_0} + \dfrac{S}{B}\ln y_0, & \varepsilon_1 = B\,. \end{cases}$$

Druhá složka řešení systému (8.20) je $y(t) = y_0\mathrm{e}^{Bt}$, což je monotonně rostoucí neohraničená funkce. Má tedy smysl uvažovat $\lim\limits_{y\to\infty} x(y)$ pro řešení x rovnice (8.20). Je-li $\varepsilon_1 > B$, pak

$$\lim_{y\to\infty} x(y) = \lim_{y\to\infty}\left(Cy^{(\varepsilon_1/B)-1} + \frac{S}{\varepsilon_1 - B}\right) y = \begin{cases} \infty, & C \geq 0 \\ -\infty, & C < 0\,; \end{cases}$$

[5] Poznamenejme, že klademe $\inf\emptyset = \infty$.

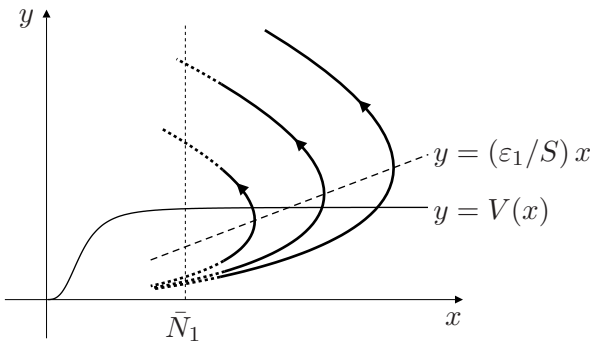
je-li $\varepsilon_1 = B$, pak

$$\lim_{y\to\infty} x(y) = \lim_{y\to\infty} \left(C - \frac{S}{B} \ln y \right) y = \lim_{y\to\infty} \left(\frac{x_0}{y_0} + \frac{S}{B} \ln \frac{y_0}{y} \right) y = -\infty;$$

je-li $\varepsilon_1 < B$, pak

$$\lim_{y\to\infty} x(y) = \lim_{y\to\infty} \left(C y^{(\varepsilon_1/B)-1} + \frac{S}{\varepsilon_1 - B} \right) y = -\infty.$$

To znamená, že v případě $\varepsilon_1 \leq B$ se velikost populace kořisti v konečném čase zmenší na hodnotu, která již není „velká“ a vývoj společenstva se bude řídit modelem tvaru (8.16). Z rovnice (8.27) je vidět, že velikost populace kořisti x roste ($\mathrm{d}x/\mathrm{d}y > 0$), pokud pro velikost populace dravce platí $y < (\varepsilon_1/S)x$ a zmenšuje se ($\mathrm{d}x/\mathrm{d}y < 0$), pokud $y > (\varepsilon_1/S)x$. Situace je znázorněna na obr. 8.6. Konstanta ε_1, resp. B, představuje maximální rychlost



Obr. 8.6

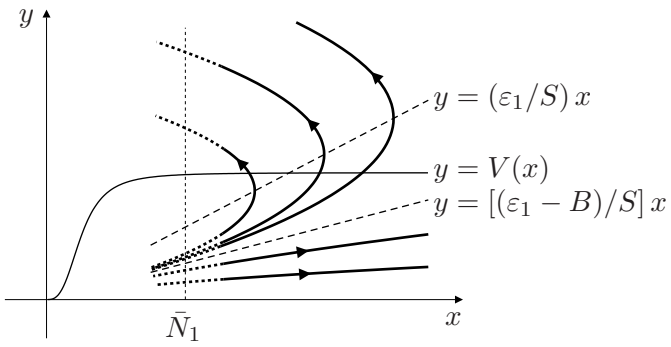
růstu populace kořisti, resp. dravce. Tyto konstanty proto bývají nazývány *biotické potenciály*. Dosažený výsledek lze tedy zformulovat: *Není-li biotický potenciál populace kořisti větší než biotický potenciál populace dravce, nemůže populace kořisti neomezeně růst a v konečném čase její velikost klesne na hodnotu menší, než je hladina nasycení dravce.* Tím ještě není řečeno, že by v případě $\varepsilon_1 \leq B$ dravci mohli dlouhodobě udržovat velikost populace kořisti na nějaké „menší než velké“ (nebo alespoň omezené) úrovni. Jakmile je totiž N_1 menší než $\bar{N}_1$, pak specifická míra růstu populace dravce $\kappa V(N_1) - \varepsilon_2 \ll B$, tato populace roste pomaleji, nebo dokonce vymírá. Populace kořisti začne opět růst a její velikost může dosáhnout větší úrovně, než dříve. V případě, že trofická funkce V je typu II, k takovému nárůstu

dojde určitě — tj. pro každé řešení systému platí $\limsup_{t\to\infty} N_1(t) = \infty$. Vskutku, kdyby existovala trajektorie systému (8.16), která by se nevzdalovala od rovnovážného stavu $[N_1^*, N_2^*]$, pak by se k němu buď limitně blížila (což jsme vyloučili, neboť v případě trofické funkce typu II nemůže být singulární bod $[N_1^*, N_2^*]$ stabilní), nebo by se „navíjela“ na nějaký limitní cyklus kolem něho (jehož existenci jsme však vyloučili podle Dulacova kriteria).

V případě, že $\varepsilon_1 > B$ (biotický potenciál kořisti je větší než biotický potenciál dravce), existuje řešení systému (8.20) s počátečními podmínkami takovými, že $C \geq 0$, jehož obě složky nejsou ohraničené. Velikosti populací rostou nade všecky meze a dojde ke zhroucení životního prostředí. Pokud ale je počáteční velikost populace dravce dostatečně velká, tj. $C < 0$, neboli

$$N_2(0) > \frac{\varepsilon_1 - B}{S} N_1(0),$$

velikost populace kořisti v konečném čase klesne z hodnoty „velké“ ($N_1 > \bar{N}_1$) na hodnotu „malou“ ($N_1 < \bar{N}_1$), viz obr. 8.7. Z toho ovšem podobně



Obr. 8.7

jako výše neplyne, že by introdukce dostatečně velké populace dravce zredukovala velikost populace kořisti a dlouhodobě ji na nějaké „rozumné“ úrovni udržela.

Pokud je tedy v systému tvaru (8.16) trofická funkce V typu II, je odpověď na třetí otázku záporná. Provedená analýza a úvahy však neumožňují na otázku odpovědět při trofické funkci jiného typu. Lze ovšem dokázat, že jakýkoliv systém tvaru (8.16) má vždy řešení takové, že $\limsup_{t\to\infty} N_1(t) = \infty$; důkaz by však překročil rámec této publikace.

Interpretujeme-li (8.16) jako třídu modelů dynamiky „škůdce“ a jeho přirozeného nepřítele, můžeme učinit následující závěr: Přirozený nepřítel může zabránit neomezenému nárůstu populace „škůdce“ v případě, že je splněna podmínka (8.18). To může nastat, pokud dravec má i alternativní zdroje potravy, nebo „škůdce“ je schopen si hledat úkryt. (Jinou otázkou ovšem je, zda velikost populace „škůdce“ stabilizovaná přirozeným nepřítelem je dostatečně malá, aby nedocházelo k ekonomicky významným škodám.) Pokud i v takovém případě dojde k porušení přirozené rovnováhy a k přemnožení „škůdce“, nelze velikost jeho populace zredukovat pouze introdukcí přirozených nepřátel. Je třeba ji zmenšit jiným způsobem, například šetrným chemickým zásahem, který nehubí populaci dravce. Popsaný závěr je obecným teoretickým základem metod integrované ochrany zemědělských plodin.

8.4 Modely dravec-kořist Leslieho typu

Opět budeme označovat $N_1 = N_1(t)$, resp. $N_2 = N_2(t)$, velikost populace kořisti, resp. dravce, v čase t. Pro sestavení modelu společenstva ponecháme předpoklady 1. a 2. z odstavce 8.1, předpoklady 3. a 4. nahradíme „opatrnějším“ předpokladem:

- Populace dravce se vyvíjí podle Verhulstova modelu. Přitom okamžitá úživnost prostředí pro ni je určena velikostí populace kořisti: je-li kořisti více, je i úživnost větší.

Tento předpoklad matematicky zapíšeme diferenciální rovnicí

$$N_2' = \beta \left(1 - \frac{N_2}{K(N_1)}\right) N_2\,,$$

sr. (7.2). Přitom funkce $K : \langle 0, \infty) \to \langle 0, \infty)$ vyjadřuje úživnost prostředí pro populaci dravce při dané velikosti populace kořisti a kladná konstanta β označuje maximální možnou specifickou míru růstu (biotický potenciál) populace dravce. Z předpokladu plyne, že funkce K je neklesající. Nejjednodušší taková funkce je dána předpisem

$$K(N_1) = \varrho N_1,$$

kde ϱ je kladná konstanta. Dále použijeme všechny zjednodušující předpo-

klady učiněné v odstavci 8.1 a analogicky jako tam dostaneme třídu modelů

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1 - V(N_1)N_2, \\ N_2' &= \beta\left(1 - \frac{N_2}{\varrho N_1}\right)N_2. \end{aligned} \tag{8.28}$$

Konstanty ε_1, α jsou kladné a mají týž význam jako v modelech Gauseho typu, o trofické funkci V budeme předpokládat, že je spojitě diferencovatelná na intervalu $\langle 0, \infty)$, tj. že je typu II nebo III. Pravá strana systému (8.28) je tedy definovaná pro všechna $[N_1, N_2]$ z množiny $(0, \infty) \times \langle 0, \infty)$ a má zde spojité obě první parciální derivace. Odtud plyne, že systém (8.28) s počáteční podmínkou

$$N_1(0) > 0, \quad N_2(0) \geq 0 \tag{8.29}$$

má jediné úplné řešení $N_1 = N_1(t)$, $N_2 = N_2(t)$ definované na intervalu $\langle 0, T_\omega)$.

Trajektorie systému (8.28) splňují diferenciální rovnici

$$\frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}N_1} = \frac{\beta\left(1 - \frac{N_2}{\varrho N_1}\right)N_2}{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1 - V(N_1)N_2} = \frac{\beta\left(N_1 - \frac{N_2}{\varrho}\right)N_2}{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1^2 - V(N_1)N_1N_2}.$$

To znamená, že systém (8.28) a systém

$$\begin{aligned} N_1' &= (\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1^2 - V(N_1)N_1N_2, \\ N_2' &= \beta\left(N_1 - \frac{N_2}{\varrho}\right)N_2 \end{aligned} \tag{8.30}$$

mají stejné trajektorie. Poněvadž pravá strana systému (8.30) je definována na množině $\langle 0, \infty) \times \langle 0, \infty)$ a má zde spojité obě parciální derivace, má tento systém s libovolnou počáteční podmínkou jediné úplné řešení. Dále snadno nahlédneme, že množiny $\{0\} \times (0, \infty)$, $(0, \infty) \times \{0\}$ a $\{[0, 0]\}$ jsou invariantními množinami systému (8.30). Z jednoznačnosti jeho řešení plyne, že také množina $(0, \infty) \times (0, \infty)$ je invariantní. To zejména znamená, že žádná trajektorie systému (8.30) začínající uvnitř prvního kvadrantu neprotíná nezápornou poloosu N_2. Stejnou vlastnost tedy mají také trajektorie systému (8.28). Odtud plyne, že pro všechna $t \in \langle 0, T_\omega)$ je

$$N_1(t) > 0\,. \tag{8.31}$$

Buďte $\tilde{N}_1$, $\tilde{N}_2$ libovolná čísla taková, že

$$\tilde{N}_1 > \max\{N_1(0), \varepsilon_1/\alpha\}, \qquad \tilde{N}_2 > \max\{N_2(0), \varrho\tilde{N}_1\}.$$

Pak platí

$$\left(\varepsilon_1 - \alpha\tilde{N}_1\right)\tilde{N}_1 - V\left(\tilde{N}_1\right)\tilde{N}_2 \le \left(\varepsilon_1 - \alpha\tilde{N}_1\right)\tilde{N}_1 < \left(\varepsilon_1 - \alpha\frac{\varepsilon_1}{\alpha}\right)\tilde{N}_1 = 0,$$

$$\beta\left(1 - \frac{\tilde{N}_2}{\varrho\tilde{N}_1}\right)\tilde{N}_2 \le \beta\left(1 - \frac{\varrho\tilde{N}_1}{\varrho\tilde{N}_1}\right)\tilde{N}_2 = 0.$$

Odtud plyne, že pro řešení počátečního problému (8.28), (8.29) platí

$$N_1(t) \le \tilde{N}_1, \quad N_2(t) \le \tilde{N}_2, \qquad \text{pro všechna } t \in \langle 0, T_\omega).$$

To spolu s (8.31) podle věty o prodlužování řešení [KR, Věta 5.5, str. 77] znamená, že $T_\omega = \infty$.

Poznamenejme ještě, že provedenými úvahami jsme nevyloučili možnost

$$\liminf_{t\to\infty} N_1(t) = 0.$$

Buď $\hat{N}_1$ libovolné číslo větší než ε_1/α. Ukážeme, že existuje číslo $\hat{T} \ge 0$ takové, že $N_1(t) < \hat{N}_1$ a $N_2(t) \le \varrho\hat{N}_1$ pro všechna $t \ge \hat{T}$. Nechť u je řešením počáteční úlohy

$$u' = (\varepsilon_1 - \alpha u)u, \quad u(0) = N_1(0).$$

Poněvadž $V(N_1) \ge 0$ pro každé $N_1 \ge 0$, platí

$$(\varepsilon_1 - \alpha N_1)\,N_1 - V(N_1)N_2 \le (\varepsilon_1 - \alpha N_1)\,N_1$$

pro všechna $N_2 \ge 0$. Odtud podle srovnávací věty [KR, Věta 3.2, str. 91] plyne, že pro první složku řešení $N_1 = N_1(t)$ počáteční úlohy (8.28), (8.29) platí

$$N_1(t) \le u(t) \quad \text{pro každé } t \ge 0.$$

Avšak podle odstavce 3.5 je $\lim\limits_{t\to\infty} u(t) = \varepsilon_1/\alpha$, takže $\limsup\limits_{t\to\infty} N_1(t) \le \varepsilon_1/\alpha$. Odtud plyne, že existuje $\hat{t} \ge 0$ takové, že $N_1(t) < \hat{N}_1$ pro všechna $t \ge \hat{t}$. Pro tato t dále platí

$$N_2'(t) = \beta\left(1 - \frac{N_2(t)}{\varrho N_1(t)}\right)N_2(t) < \beta\left(1 - \frac{N_2(t)}{\varrho\hat{N}_1}\right)N_2(t).$$

Ze srovnávací věty nyní plyne, že $N_2(t) \le z(t)$ pro všechna $t \ge \hat{t}$, kde z je řešením počáteční úlohy

$$z' = \beta\left(1 - \frac{z}{\varrho\tilde{N}_1}\right)z, \quad z(\hat{t}\,) = N_2(\hat{t}\,).$$

Z rovnosti $\lim_{t\to\infty} z(t) = \varrho\hat{N}_1$ nyní plyne existence čísla $\hat{T}$ s požadovanou vlastností.

Celkem jsme tedy dokázali: *Počáteční úloha* (8.28), (8.29) *má jediné řešení* $N_1 = N_1(t)$, $N_2 = N_2(t)$ *definované na intervalu* $\langle 0, \infty)$. *Je-li* $\hat{N}_1$ *libovolné číslo větší než* ε_1/α, *pak existuje* $\hat{T} \geq 0$ *takové, že*

$$[N_1(t), N_2(t)] \in \Omega = (0, \hat{N}_1) \times \langle 0, \varrho\hat{N}_1) \quad \textit{pro všechna } t \geq \hat{T}.$$

Obraťme nyní pozornost na singulární body systému (8.28). Označme

$$\nu(N_1) = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1}{V(N_1)}\,. \tag{8.32}$$

N_1-nulkliny, resp. N_2-nulkliny, systému (8.28) jsou dány rovnicemi

$$N_2 = \nu(N_1), \quad \text{resp.} \quad N_2 = 0,\ N_2 = \varrho N_1.$$

Systém (8.28) má tedy v množině Ω singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$. Pokud existuje kladné řešení rovnice

$$\varrho x = \nu(x), \tag{8.33}$$

pak má systém (8.28) další singulární bod (nebo body) tvaru $[x, \varrho x]$. Jacobiho matice systému (8.28) je

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\alpha N_1 - V'(N_1)N_2 & -V(N_1) \\ \dfrac{\beta N_2^2}{\varrho N_1^2} & \beta\left(1 - \dfrac{2N_2}{\varrho N_1}\right) \end{bmatrix}, \tag{8.34}$$

takže

$$J\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, 0\right) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -V\left(\dfrac{\varepsilon_1}{\alpha}\right) \\ 0 & \beta \end{bmatrix}.$$

Tato matice má vlastní hodnoty $-\varepsilon_1 < 0$ a $\beta > 0$, singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ je tedy sedlo při jakémkoliv z uvažovaných tvarů trofické funkce V.

Nechť rovnice (8.33) má kladný izolovaný kořen N_1^*, tj. existuje N_1^* takové, že $\varrho N_1^* = \nu\left(N_1^*\right)$ a existuje takové ryzí okolí čísla N_1^*, v němž neleží žádný kořen rovnice (8.33). Pak $[N_1^*, \varrho N_1^*]$ je singulárním bodem systému (8.28). Vyšetříme jeho stabilitu. Dosadíme ho do Jacobiho matice (8.34), čímž dostaneme

$$J\left(N_1^*, \varrho N_1^*\right) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\alpha N_1^* - \varrho N_1^* V'\left(N_1^*\right) & -V\left(N_1^*\right) \\ \beta\varrho & -\beta \end{bmatrix}.$$

Označme pro stručnost $\delta = \varepsilon_1 - 2\alpha N_1^* - \varrho N_1^* V'(N_1^*)$. Pak

$$J(N_1^*, \varrho N_1^*) = \begin{bmatrix} \delta & -V(N_1^*) \\ \beta\varrho & -\beta \end{bmatrix}.$$

Charakteristický polynom poslední matice je

$$\lambda^2 + (\beta - \delta)\lambda + \beta(\varrho V(N_1^*) - \delta).$$

Podle Hurwitzova kriteria [KR, str. 129] mají jeho kořeny záporné reálné části právě tehdy, když

$$\beta - \delta > 0 \quad \text{a} \quad \begin{vmatrix} \beta - \delta & 1 \\ 0 & \beta(\varrho V(N_1^*) - \delta) \end{vmatrix} = \beta(\beta - \delta)(\varrho V(N_1^*) - \delta) > 0,$$

což je ekvivalentní s podmínkou $\delta < \min\{\beta, \varrho V(N_1^*)\}$. Platí tedy: izolovaný singulární bod $[N_1^*, \varrho N_1^*]$ systému (8.28) je stabilní právě tehdy, když

$$\varepsilon_1 - 2\alpha N_1^* - \varrho N_1^* V'(N_1^*) < \min\{\beta, \varrho V(N_1^*)\}. \tag{8.35}$$

Symbolem m označme výraz na pravé straně této nerovnosti. S využitím (8.32) a (8.33) dostaneme

$$\begin{aligned} \nu'(N_1^*) &= \frac{(\varepsilon_1 - 2\alpha N_1^*) V(N_1^*) - (\varepsilon_1 - \alpha N_1^*) N_1^* V'(N_1^*)}{[V(N_1^*)]^2} = \\ &= \frac{1}{V(N_1^*)} \left[(\varepsilon_1 - 2\alpha N_1^*) - \nu(N_1^*) V'(N_1^*) \right] = \\ &= \frac{1}{V(N_1^*)} \left[\varepsilon_1 - 2\alpha N_1^* - \varrho N_1^* V'(N_1^*) \right]. \end{aligned}$$

To znamená, že podmínka (8.35) je ekvivalentní s podmínkou

$$\nu'(N_1^*) < \frac{m}{V(N_1^*)}.$$

Dostáváme tak jistou analogii Rosenzweigova–MacArthurova kriteria: *Izolovaný singulární bod $[N_1^*, \varrho N_1^*]$ systému (8.28) je stabilní právě tehdy, když směrnice tečny k N_1-nulkline (nulkline kořisti) v tomto bodě je menší než $m/V(N_1^*)$.*

Nyní se omezíme na trofické funkce tvaru

$$V(N_1) = S \frac{aN_1^k}{aN_1^k + 1},$$

kde S, a jsou kladné konstanty a $k \in (0, \infty)$. Budeme tedy vyšetřovat systém

$$\begin{aligned} N_1'(t) &= (\varepsilon_1 - \alpha N_1)N_1 - S\,\frac{aN_1^k N_2}{aN_1^k + 1}, \\ N_2'(t) &= \beta\left(1 - \frac{N_2}{\varrho N_1}\right) N_2. \end{aligned} \tag{8.36}$$

Zavedeme substituci

$$\tau = \varepsilon_1 t, \quad x = \sqrt[k]{a}\, N_1, \quad y = \frac{S\,\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1}\, N_2$$

a označení

$$A = \frac{\alpha}{\varepsilon_1\,\sqrt[k]{a}}, \quad B = \frac{\beta}{\varepsilon_1}, \quad R = \frac{S\varrho}{\varepsilon_1}.$$

Pak je

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}\tau} &= \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\left(\sqrt[k]{a}\, N_1\right)\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}\tau} = \frac{\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1}\frac{\mathrm{d}N_1}{\mathrm{d}t} = \\ &= \frac{\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1}\left[(\varepsilon_1 - \alpha N_1)\,N_1 - S\,\frac{aN_1^k N_2}{aN_1^k + 1}\right] = \\ &= \frac{\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1}\left[\left(\varepsilon_1 - \frac{\alpha}{\sqrt[k]{a}}\,x\right)\frac{x}{\sqrt[k]{a}} - S\,\frac{x^k}{x^k+1}\,\frac{\varepsilon_1}{S\,\sqrt[k]{a}}\,y\right] = \\ &= (1 - Ax)x - \frac{x^k y}{x^k + 1}\,, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}\tau} &= \frac{S\,\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1^2}\,\frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}t} = \frac{S\,\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1^2}\left[\beta\left(1 - \frac{N_2}{\varrho N_1}\right)N_2\right] = \\ &= \frac{S\,\sqrt[k]{a}}{\varepsilon_1^2}\left[\beta\left(1 - \frac{\varepsilon_1}{S\,\sqrt[k]{a}}\,\frac{\sqrt[k]{a}}{\varrho}\,\frac{y}{x}\right)\frac{\varepsilon_1}{S\,\sqrt[k]{a}}\,y\right] = \\ &= \frac{\beta}{\varepsilon_1}\left(1 - \frac{\varepsilon_1}{S\varrho}\,\frac{y}{x}\right)y = B\left(1 - \frac{y}{Rx}\right)y\,. \end{aligned}$$

Systém (8.36) se tedy transformuje na

$$\begin{aligned} x' &= (1 - Ax)x - \frac{x^k y}{x^k + 1}\,, \\ y' &= B\left(1 - \frac{y}{Rx}\right)y\,, \end{aligned} \tag{8.37}$$

což je opět systém tvaru (8.28) s parametry: 1 na místě ε_1, A na místě α, B na místě β, R na místě ϱ a s trofickou funkcí $V(x) = \dfrac{x^k}{x^k+1}$; všechny parametry A, B, R jsou kladné. V tomto případě je

$$\nu(x) = \left(x^k+1\right)(1-Ax)x^{1-k}, \quad V'(x) = \frac{kx^{k-1}}{\left(x^k+1\right)^2}.$$

Rovnice (8.33) tedy nabývá tvar

$$Rx^k = \left(x^k+1\right)(1-Ax). \tag{8.38}$$

Označme $f(x) = Rx^k - \left(x^k+1\right)(1-Ax)$. Poněvadž funkce f splňuje podmínky $f(0) = -1 < 0$ a $f(1/A) = R/A^k > 0$, existuje podle Bolzanovy věty kořen x^* rovnice (8.38), přičemž $x^* \in (0, 1/A)$.

Dále platí: $1 - Ax^* = \dfrac{Rx^{*k}}{x^{*k}+1}$, takže

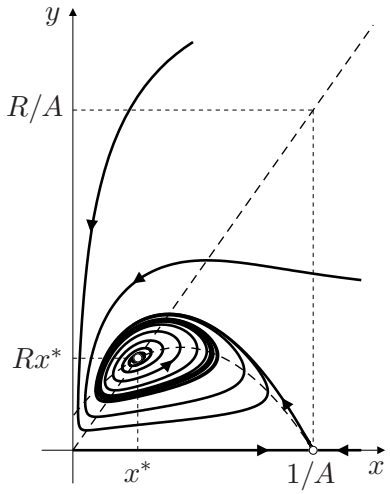
$$\begin{aligned} f'(x^*) &= Rkx^{*k-1} - kx^{*k-1}(1-Ax^*) + A\left(x^{*k}+1\right) = \\ &= Rkx^{*k-1} - Rkx^{*k-1}\frac{x^{*k}}{x^{*k}+1} + A\left(x^{*k}+1\right) = \\ &= Rkx^{*k-1}\frac{1}{x^{*k}+1} + A\left(x^{*k}+1\right) > 0. \end{aligned}$$

Je-li tedy x^* kořenem rovnice $f(x) = 0$, pak je funkce f v bodě x^* rostoucí. Odtud a ze spojitosti funkce f plyne, že rovnice (8.38) má nejvýše jeden kořen. Zejména je tedy singulární bod $[x^*, Rx^*]$ izolovaný.

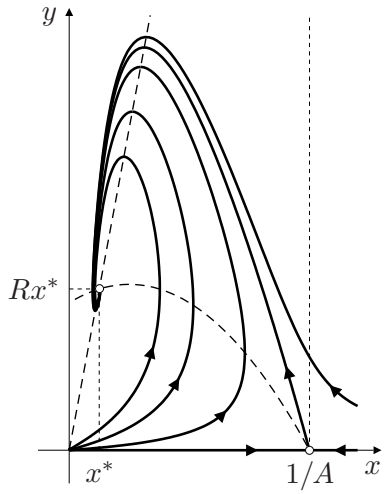
Nutná a dostatečná podmínka (8.35) pro to, aby singulární bod $[x^*, Rx^*]$ systému (8.37) byl stabilní, má tvar

$$1 - 2Ax^* - R\frac{kx^{*k}}{\left(x^{*k}+1\right)^2} < \min\left\{B, \frac{Rx^{*k}}{x^{*k}+1}\right\}.$$

Ukázky chování trajektorií systému (8.37) s $k = 1$ jsou na na obrázcích 8.8 ($A = 0.1$, $\beta = 0.2$, $R = 1$ — singulární bod je nestabilní ohnisko a existuje stabilní limitní cyklus) a 8.9 ($A = 0.5$, $\beta = 1$, $R = 4.375$ — singulární bod je stabilní nevlastní uzel).



Obr. 8.8



Obr. 8.9

8.5 Poznámky k literatuře

Model dravec-kořist ve tvaru

$$N_1' = \varepsilon_1 N_1 - V(N_1)N_2, \quad N_2' = [-\varepsilon_2 + \kappa V(N_1)]\, N_2$$

zavedl G. F. Gause v knize

> Gause G. F. (1934) *The struggle for existence.* Baltimore: Williams and Wilkins,

a podrobně analyzoval v práci

> Gause G. F., Smaragdova N. P., Witt A. A. (1936) Further studies of interaction between predator and prey. *J. Anim. Ecol.*, vol. 5, no. 1, p. 1–18.

Pojem funkcionální odezvy (trofické funkce) poprvé použil C. S. Holling ve věhlasné experimentální studii procesu predace

> Holling C. S. (1965) The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Canada*, vol. 45, p. 1–60.

V této práci byly popsány trofické funkce typů I, II a III. Esovitý tvar trofické funkce vysvětloval Holling „silně racionálním“ chováním dravce. Ovšem později byly analyzovány rozsáhlé experimentální údaje v práci

Hassel M. P., Lawton J. H., Beddington J. R. (1977) Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.*, vol. 46, no. 1, p. 249–262,

a bylo shledáno, že esovitá trofická funkce je v přírodních systémech nejobvyklejší a je častá i mezi bezobratlými. Trofickou funkci typu IV (v naší terminologii) zavedl až J. St. Amant ve své magisterské práci

St. Amant J. (1970) *The mathematics of predator-prey interactions.* M.A. Thesis, Univ. of Calif., Santa Barbara,

pro popis situace, kdy kořist má úkryt. Modelem s takovou trofickou funkcí se zabýval G. W. Harrison v článku

Harrison G. W. (1979) Global stability of predator-prey interactions. *J. Math. Biol.*, vol. 8, p. 159–171.

Model ve tvaru

$$N_1' = \varepsilon_1 N_1 - \alpha N_1^2 - \beta N_1 N_2, \quad N_2' = B\left(1 - \frac{N_2}{\varrho N_1}\right) N_2$$

použil Patrick Holt Leslie v práci

Leslie P. H. (1948) Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, vol. 35, p. 213–245,

a na tvar

$$N_1' = \mu(N_1) - V(N_1)N_2, \quad N_2' = B\left(1 - \frac{N_2}{K(N_1)}\right) N_2$$

ho zobecnil G. W. Harrison v citovaném článku. Speciálním případem tohoto systému — systémem (8.36) s $k = 1$ — se zabýval R. M. May v monografii

May R. M. (1973) *Stability and complexity in model ecosystems.* Princeton: Univ. Press.

proto se tomuto modelu někdy říká Mayův.

Stabilita singulárního bodu v modelu dravec-kořist je studována v dnes již klasickém článku

Rosenzweig M. L., MacArthur R. H. (1963) Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *Amer. Natur.*, vol. 97, no. 893, p. 209–223.

V pozdějším kontroverzním článku

Rosenzweig M. L. (1971) Paradox of Enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, vol. 171, p. 385–387,

Rosenzweig formuloval paradox obohacení: „Člověk musí být opatrný při pokusech obohatit ekosystémy za účelem zvýšení výnosů potravin. Existuje reálná možnost, že taková činnost zdecimuje právě ty druhy, jejichž hojnost byla požadována."

Dostatečné podmínky pro existenci limitního cyklu v modelu dravec-kořist odvodil H. I. Freedman:

> Freedman H. I. (1976) Graphical stability, enrichment and pest control by a natural enemy. *Math. Biosci.*, vol. 31, no. 3/4, p. 207–225.

Jednoznačnost limitního cyklu systému (8.8) dokázal Cheng:

> Cheng K.-S. (1981) Uniqueness of a limit cycle for predator-prey system. *SIAM J. Math. Anal.*, vol. 12, p. 541 – 548.

Jednoznačností limitních cyklů v obecnějších systémech se zabývají například práce

> Kuang Y., Freedman H. I. (1988) Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey systems. *Math. Biosci.*, vol. 58, p. 67–84,
>
> Hasík K. (2000) Uniqueness of limit cycle in the predator-prey system with symmetric prey isocline. *Math. Biosci.*, vol. 164, p. 203–215,

jejich nejednoznačností například práce

> Kuang Y. (1988) Nonuniqueness of limit cycles of Gause-type predator-prey systems. *Appl. Anal.*, vol. 29, p. 269–287,
>
> Wrzosek D. M. (1990) Limit cycles in predator-prey models. *Math. Biosci.*, vol. 98, p. 1–12.

Různé průběhy trajektorií v systémech dravec-kořist, v nichž se projevuje nebo neprojevuje vnitrodruhová konkurence populace kořisti nebo dravce byly podrobně studovány v práci

> Bazykin A. D. (1974) Sistema Volterra i uravnenie Michaelisa-Mentena. In: Voprosy matematičeskoj genetiki. Novosibirsk: SO AN SSSR, p. 103–143.

Jedna z možných aplikací uvedené teorie (integrovaná ochrana jihomoravských vinic) je popsána v článku

> Hluchý M., Pospíšil Z. (1991) Use of the predatory mite Typhlodromus pyri Scheuten (Acari: Phytoseiidae) for biological protection of grape vines from phytophagous mites. In: Dusbábek F., Bukva V. (Ed.) *Modern acarology,* vol. 2. The Hague: Academia Prague and SPB Academic Publishing bv, 1991, p. 655–660.

Modely společenstva dravec-kořist Gauseho i Leslieho typu s populací kořisti vykazující vnitrodruhovou konkurenci mají podobné vlastnosti. To ukazuje, že obě tyto třídy modelů jsou částmi nějaké obecnější třídy. Obecný model tvaru

$$N_1' = \mu(N_1) - V(N_1)\xi(N_2), \quad N_2' = q(N_1)\eta(N_2) + f(n_2),$$

kde ξ, q jsou neklesající funkce analyzoval z hlediska stability singulárního bodu G. W. Harrison v citovaném článku. V práci

> Vance R. R. (1990) A general dynamical model of one consumer-one resource interactions. *J. Math. Biol.*, vol. 28, p. 645–669,

byla studována stabilita singulárního bodu jiného obecného modelu tvaru

$$N_1' = \mu(N_1) - V(N_1, N_2)\, N_2, \quad N_2' = \gamma(N_1, N_2)\, N_2\,,$$

kde funkce μ, V, γ splňují předpoklady:

- funkce μ, V, γ jsou spojitě diferencovatelné;
- existuje konstanta $K \in (0, \infty) \cup \{\infty\}$ taková, že $\mu(N_1) > 0$ pro $N_1 \in (0, K)$ a pokud $K < \infty$ pak $\mu(N_1) < 0$ pro $N_1 > K$;
- $V(0, N_2) = 0$ pro $N_2 \geq 0$, $V(N_1, N_1) > 0$ pro $N_1 > 0$ a $N_2 \geq 0$;
- $\dfrac{\partial V(N_1, N_2)}{\partial N_1} > 0$, $\dfrac{\partial V(N_1, N_2)}{\partial N_2} \leq 0$ pro $N_1 \geq 0$, $N_2 \geq 0$;
- $\dfrac{\partial \{N_2 V(N_1, N_2)\}}{\partial N_2} > 0$ pro $N_2 > 0$, $N_1 \geq 0$.
- $\lim\limits_{N_2 \to \infty} N_2 V(N_1, N_2) = \infty$ pro $N_1 > 0$;
- $\gamma(0, N_2) < 0$ pro $N_2 \geq 0$;
- $\dfrac{\partial \gamma(N_1, N_2)}{\partial N_1} > 0$, $\dfrac{\partial \gamma(N_1, N_2)}{\partial N_2} \leq 0$ pro $N_1 \geq 0$, $N_2 \geq 0$;
- pro každé $N_2 \geq 0$ existuje $\lim\limits_{N_1 \to \infty} \dfrac{\gamma(N_1, N_2)}{V(N_1, N_2)}$, která je nenulová pokud $\lim\limits_{N_1 \to \infty} \gamma(N_1, N_2) = 0$.

První a poslední z podmínek kladených na funkce μ, V, γ jsou „technické“, ostatní mají jasnou ekologickou interpretaci (promyslete). Ani takto obecně pojatý model nezahrnuje všechny jevy pozorovatelné ve skutečných společenstvech. Trofická funkce monotonní v obou proměnných neumožňuje modelovat například spolupráci dravců při lovu nebo aktivní obranu více jedinců kořisti (smečka lvic uloví jednoho buvola, na stádo zaujímající „kruhovou obranu“ si netroufne). Skupinovou obranu kořisti modelovali Freedman a Wolkowicz v článku

> Freedman H. I., Wolkowicz G. S. K (1986) Predator-prey systems with group defence: The paradox of enrichment revisited. *Bull. Math. Biol.*, vol. 48, no. 5/6, p. 493–508.

8.6 Cvičení

1. Analyzujte model (8.36) s $\alpha = 0$ a $k = 1$.
2. Určete, jaký vztah populací o velikostech N_1 a N_2 popisuje následující model

$$N_1' = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1 + b_1 N_2}\right), \quad N_2' = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2 + b_2 N_1}\right).$$

Přitom konstanty r_1, r_2, K_1, K_2 jsou kladné, pro konstanty b_1, b_2 platí $b_1 b_2 \geq 0$.

Výsledky:

1. Pokud $S\varrho > \varepsilon_1$, má systém singulární bod $\left[\frac{\varepsilon_1}{S\varrho - \varepsilon_1}, \frac{S\varrho}{S\varrho - \varepsilon_1}\right]$. Je-li navíc $\varepsilon_1^2 < \beta S\varrho$, pak je tento bod asymptoticky stabilní.
2. $b_1 > 0, b_2 > 0$ — mutualismus, $b_1 < 0, b_2 < 0$ — konkurence, $b_1 = 0, b_2 > 0$ — amensalismus, $b_1 = 0, b_2 < 0$ — komensalismus.

Kapitola 9

Stabilita biologických společenstev

Přirozeným požadavkem pro to, aby nějaké biologické společenstvo mohlo být považováno za stabilní, je dlouhodobé přežívání všech populací, které je tvoří. Pokud populace jednoho druhu vymře, mohou zbývající vytvořit stabilní společenstvo, ale již se bude jednat o společenstvo jiné. Pro matematický dynamický model společenstva zapsaný systémem diferenciálních rovnic to znamená, že jeho každé řešení, jehož všechny složky jsou na začátku kladné, má kladné všechny složky po celou dobu vývoje systému, tj. pro jakýkoliv čas $t \geq 0$. Matematický model je ale pouze idealizací skutečného společenstva. Složky řešení (fázové proměnné) představují nějakou střední hodnotu, kolem níž velikosti skutečné populace náhodně kolísají. Pokud by se tedy některá složka příliš přiblížila k nule, může skutečná populace v důsledku náhodné fluktuace vymřít. Proto nebudeme v modelu požadovat pouze nenulovost všech složek řešení, ale existenci kladné konstanty, která všechny složky řešení ohraničí zdola.

Druhým požadavkem, který budeme na model klást, je existence konstanty, která všechny složky řešení ohraničí shora. Ve skutečném společenstvu nemůže žádná populace neomezeně růst. Pokud neomezeně roste nějaká složka řešení matematického modelu, může to znamenat, že model není adekvátní (při jeho formulaci byly nepřípustně zanedbány nějaké omezující vlivy). Tento jev ale také může ukazovat na nestabilitu modelovaného společenstva. Poněvadž zdroje v jakémkoliv skutečném ekosystému jsou vždy omezené, tak neomezený růst některé populace vede k vyčerpání zdroje, který pak bude chybět jiným populacím, což povede k jejich vyhynutí.

Systém diferenciálních rovnic, v jehož každém řešení je každá složka pro velká t ohraničená shora i zdola předem danými konstantami, se nazývá Lagrangeovsky stabilní. V této kapitole se tedy budeme zabývat speciálním případem Lagrangeovské stability systémů autonomních diferenciálních rovnic — požadujeme navíc, aby zdola byla každá složka každého řešení ohraničena kladnou konstantou. Tato vlastnost se nazývá *permanence* daného systému. Ve stejném významu se někdy používají pojmy *stejnoměrná persistence* nebo *kooperativnost* systému. Pojem permanence byl přímo motivován potřebami modelováni v biologii na rozdíl od Ljapunovské nebo asymptotické stability motivovaných technickými a fyzikálními aplikacemi.

V prvním odstavci jsou přesně zavedeny potřebné pojmy. Ve druhém je dokázána dostatečná podmínka pro permanenci obecného systému diferenciálních rovnic. Pro odvození této podmínky je využita jistá analogie aplikace Ljapunovských funkcí v důkazu asymptotické stability. Třetí odstavec se zabývá permanencí speciální třídy modelů — systémy Kolmogorovova typu. Ve čtvrtém odstavci je studován model dynamiky společenstva tří vzájemně si konkurujících druhů. Výsledky tohoto odstavce jsou také příspěvkem do diskuse o vztahu komplexnosti a stability biologického společenstva. Model společenstva dvou konkurujících si populací kořisti a jedné populace dravce uvedený v pátém odstavci je dalším příspěvkem k tomuto tématu.

9.1 Přípravné úvahy

Uvažujme systém obyčejných diferenciálních rovnic

$$x' = f(x)\,, \tag{9.1}$$

kde $f \in C\left(\overline{\mathbb{R}^n_+}, \mathbb{R}^n\right)$ je taková funkce, že (9.1) s počáteční podmínkou

$$x(0) = x_0 \in \overline{\mathbb{R}^n_+} \tag{9.2}$$

má jediné řešení definované na intervalu $\langle 0, \infty)$. Navíc předpokládáme, že množina $\overline{\mathbb{R}^n_+}$ je pozitivně invariantní. Tyto vlastnosti musí mít každý „rozumný“ model biologického společenstva. Označme $\varphi(\cdot, x_0)$ řešení úlohy (9.1), (9.2). Poznamenejme, že funkce $\varphi : \langle 0, \infty) \times \overline{\mathbb{R}^n_+} \to \overline{\mathbb{R}^n_+}$ je podle věty o spojité závislosti řešení na počátečních podmínkách [KR95, Věta 6.2, str. 82] spojitá.

Označme $C^+(x_0)$ polotrajektorii systému (9.1) odpovídající řešení s počáteční podmínkou (9.2), tj. $C^+(x_0) = \{\varphi(t, x_0) : t \geq 0\}$, a $\Omega\left(C^+(x_0)\right)$ její ω-limitní množinu. Pro libovolnou podmnožinu $M \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$ definujme vztahem

$$C^+(M) = \bigcup \left\{C^+(x) : x \in M\right\} = \{\varphi(t, x) : t \geq 0, x \in M\}$$

polotrajektorii množiny M a vztahem

$$\Omega(M) = \bigcup \{\Omega\left(C^+(x)\right) : x \in M\}$$

ω-limitní množinu množiny M. Množina $C^+(M)$ je zřejmě pozitivně invariantní a platí $M \subseteq C^+(M)$.

Řekneme, že *množina* $K \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$ *absorbuje množinu* $M \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$, jestliže K je pozitivně invariantní a $K \cap C^+(x_0) \neq \emptyset$ pro každý bod $x_0 \in M$. Jinými slovy, pozitivně invariantní množina $K \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$ absorbuje množinu $M \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$, jestliže ke každému $x_0 \in M$ existuje $T \geq 0$ takové, že $\varphi(t, x_0) \in K$ pro všechna $t \geq T$. Pokud množina $K \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$ absorbuje celou množinu $\overline{\mathbb{R}^n_+}$, řekneme, že K *je globálně absorbující*.

Na množině $\overline{\mathbb{R}^n_+}$ uvažujeme Euklidovskou metriku d. Nechť $A, B \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$, $A \subseteq B$. Pokud množina A je otevřená (resp. kompaktní) v metrickém prostoru B s indukovanou metrikou, budeme stručně říkat, že A je otevřená (resp. kompaktní) v B.

Systém (9.1) se nazývá *dissipativní*, jestliže existuje ohraničená globálně absorbující množina.

Definice 1. Řekneme, že systém (9.1) je *permanentní*, je-li dissipativní a existuje kompaktní množina $K \subseteq \mathbb{R}^n_+$, která absorbuje množinu $\mathbb{R}^n_+$.

Z kompaktnosti množiny $K \subseteq \mathbb{R}^n_+$ plyne, že vzdálenost

$$\delta = d\left(K, \partial\mathbb{R}^n_+\right)$$

množiny K od hranice kladného orthantu $\mathbb{R}^n_+$ je kladná. Poněvadž K je pozitivně invariantní, ke každému $x_0 \in \mathbb{R}^n_+$ existuje $T \geq 0$ takové, že $d\left(\varphi(t, x_0), \partial\mathbb{R}^n_+\right) \geq \delta$ pro všechna $t \geq T$. Jinými slovy, každé řešení rovnice (9.1) začínající uvnitř $\mathbb{R}^n_+$ se v konečném čase „vzdálí“ alespoň na vzdálenost δ od $\partial\mathbb{R}^n_+$ a již se k $\partial\mathbb{R}^n_+$ více nepřiblíží, což znamená, že každá jeho složka je pro $t \geq T$ zdola ohraničená kladnou konstantou δ.

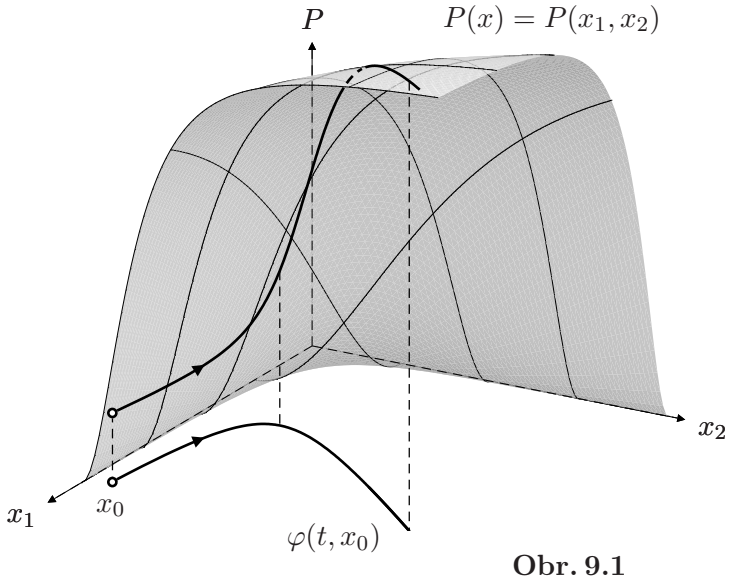
9.2 Permanence obecných systémů

Nejobtížnějším problémem při vyšetřování permanence systémů obyčejných diferenciálních rovnic je hledání odpovědi na otázku, zda každé řešení začínající v $\mathbb{R}^n_+$ se nepřiblíží k $\partial\mathbb{R}^n_+$. Při jeho řešení se nabízí myšlenka využít funkcí, které jsou jistou analogií Ljapunovských funkcí užívaných při vyšetřování asymptotické stability stacionárních řešení systémů obyčejných diferenciálních rovnic. Podaří-li se nalézt funkci $P : \overline{\mathbb{R}^n_+} \to \mathbb{R}$, která má vlastnosti

(i) $P(x) = 0$ pro $x \in \partial\mathbb{R}^n_+$, $P(x) > 0$ pro $x \in \mathbb{R}^n_+$ a $P(x) > P(y)$ pro $d\left(x, \partial\mathbb{R}^n_+\right) > d\left(y, \partial\mathbb{R}^n_+\right)$,

(ii) funkce $P(\varphi(\cdot, x))$ je rostoucí pro každé x z ryzího okolí množiny $\partial\mathbb{R}^n_+$,

pak je jasné, že každé řešení začínající v ryzím okolí množiny $\partial\mathbb{R}^n_+$ se od $\partial\mathbb{R}^n_+$ vzdaluje — viz obr. 9.1. Nalézt takovou funkci P ovšem může být velice obtížně, pokud vůbec, řešitelný problém. Naštěstí, obě podmínky kladené na funkci P mohou být zeslabeny. Stačí, aby funkce P byla na $\partial\mathbb{R}^n_+$ nulová a na $\mathbb{R}^n_+$ kladná. Funkce $P(\varphi(\cdot, x))$ nemusí být rostoucí, ale stačí, aby bylo $P(\varphi(t, x)) > P(\varphi(0, x))$ pro nějaké $t > 0$ a tuto vlastnost nemusí funkce P mít pro každé x z ryzího okolí množiny $\partial\mathbb{R}^n_+$, ale stačí pro nějaké x z ryzího okolí ω-limitní množiny $\partial\mathbb{R}^n_+$. Přesné formulaci a důkazu tohoto tvrzení je věnován tento odstavec.



Obr. 9.1

Následující úvahy se neomezí pouze na systémy definované na $\overline{\mathbb{R}^n_+}$, budou se týkat systému obyčejných diferenciálních rovnic

$$x' = f(x)\,, \tag{9.3}$$

kde $f \in C(D, \mathbb{R}^n)$, přičemž $D \subseteq \mathbb{R}^n$ je neprázdná množina s vlastností $\overline{\operatorname{int} D} = \overline{D}$. O funkci f předpokládáme, že je taková, aby systém (9.3) s počáteční podmínkou

$$x(0) = x_0 \in D$$

měl jediné řešení definované na $\langle 0, \infty)$. Označíme toto řešení opět $\varphi(\cdot, x_0)$. Přijatý předpoklad zaručí spojitost funkce φ. Pojmy zavedené v předchozím odstavci (s výjimkou permanence) budeme používat v mírně modifikovaném smyslu — množinu $\overline{\mathbb{R}^n_+}$ při jejich definování nahradíme množinou D.

Lemma 2. *Buď $X \subseteq \mathbb{R}^n$ uzavřená pozitivně invariantní množina a $S \subseteq X$ neprázdná množina s prázdným vnitřkem. Dále nechť $P : X \to \overline{\mathbb{R}_+}$ je spojitá funkce taková, že $P(x) = 0$ pro $x \in S$ a $P(x) > 0$ pro $x \in X \setminus S$. Pro $t \geq 0$ a $x \in X$ položme*

$$\alpha(t, x) = \liminf_{\substack{y \to x \\ y \in X \setminus S}} \frac{P(\varphi(t, y))}{P(y)} \,. \tag{9.4}$$

Pak množina

$$U(c, t) = \{x \in X : \alpha(t, x) > c\}$$

je otevřená v X pro všechna $c \in \mathbb{R}$ a $t \geq 0$.

Poznamenejme, že ze spojitosti funkce P na množině X a funkce φ na množině $\langle 0, \infty) \times X$ a z toho, že $P(x) > 0$ pro $x \in X \setminus S$ plyne spojitost funkce $\alpha(\cdot, \cdot)$ na množině $\langle 0, \infty) \times (X \setminus S)$; pro $x \in S$ a libovolné $t \geq 0$ lze psát $\alpha(t, x) = \liminf_{\substack{y \to x \\ y \in X \setminus S}} \alpha(t, y)$.

Důkaz. Buďte $t \geq 0$ a c libovolná reálná čísla a $x \in U(c, t)$. Připusťme, že v každém okolí bodu x existuje bod $y \in X$ pro nějž $\alpha(t, y) \leq c$, jinými slovy, že existuje posloupnost $\{y_k\}_{k=1}^{\infty}$ taková, že $\lim_{k \to \infty} y_k = x$ a $\alpha(t, y_k) \leq c$.

Kdyby existovala posloupnost $\{y_{k_l}\}_{l=1}^{\infty}$ vybraná z $\{y_k\}_{k=1}^{\infty}$ taková, že $y_{k_l} \in X \setminus S$, pak by

$$\alpha(t, x) = \liminf_{\substack{y \to x \\ y \in X \setminus S}} \alpha(t, y) \leq \liminf_{l \to \infty} \alpha\left(t, y_{k_l}\right) \leq c$$

a $x \notin U(c, t)$. To není možné a tedy od jistého indexu k_0 počínaje je $y_k \in S$.

Buď nyní $k > k_0$. Z vlastností limes inferior plyne, že k němu existuje posloupnost $\left\{y_l^k\right\}_{l=0}^{\infty} \subseteq X \setminus S$ taková, že

$$\lim_{l \to \infty} y_l^k = y_k \quad \text{a} \quad \lim_{l \to \infty} \alpha(t, y_l^k) = \alpha(t, y_k) \leq c.$$

K číslu $\varepsilon = 1/k > 0$ existuje l_k takové, že $d\left(y_l^k, y_k\right) < \varepsilon$ a $\alpha(t, y_l^k) < c + \varepsilon$ pro všechna $l \geq l_k$.

Pro posloupnost $\left\{y_{l_k}^k\right\}_{k=k_0}^{\infty}$ nyní platí $y_{l_k}^k \in X \setminus S$, $d\left(y_{l_k}^k, y_k\right) < \frac{1}{k}$, tedy

$$\lim_{k\to\infty} d\left(y_{l_k}^k, x\right) \leq \lim_{k\to\infty} \left(d\left(y_{l_k}^k, y_k\right) + d(y_k, x)\right) = 0,$$

neboli $\lim_{k\to\infty} y_{l_k}^k = x$; přitom $\alpha\left(t, y_{l_k}^k\right) < c + \frac{1}{k}$.

Odtud plyne $\alpha(t,x) \leq \liminf_{k\to\infty} \alpha\left(t, y_{l_k}^k\right) \leq c$, což znamená, že $x \notin U(c,t)$. Obdrželi jsme spor, který dokazuje, že existuje okolí bodu x v X, které je podmnožinou $U(c,t)$. □

Lemma 3. *Buďte $Y, N \subseteq \mathbb{R}^n$ množiny takové, že N je otevřená v Y, $\overline{N} \subseteq Y$ a $\overline{N}$ je kompaktní. Nechť*

(i) Y je pozitivně invariantní,

(ii) pro každé $x \in Y$ je $C^+(x) \cap N \neq \emptyset$.

Pak $M = C^+(\overline{N})$ je kompaktní podmnožina Y, která absorbuje množinu Y.

Důkaz. V celém důkazu budeme uvažovat metrický prostor Y s relativní metrikou indukovanou metrikou prostoru $\mathbb{R}^n$.

Podle (ii) ke každému $x \in \overline{N} \subseteq Y$ existuje $T_0(x) \geq 0$ takové, že $\varphi(T_0(x), x) \in N$. Ze spojitosti funkce $\varphi(\cdot, x)$ a z toho, že N je otevřená množina plyne existence $T(x) > T_0(x) \geq 0$ takového, že $\varphi(T(x), x) \in N$. Položme $y = \varphi(T(x), x)$. Poněvadž N je otevřená, existuje okolí $U(y)$ bodu y takové, že $U(y) \subseteq N$. Ze spojitosti funkce $\varphi(T(x), \cdot)$ plyne, že existuje okolí $V(x)$ bodu x takové, že

$$\{\varphi(T(x), \xi) : \xi \in V(x)\} \subseteq U(y)\,.$$

Takto získaná okolí $V(x)$ bodů $x \in \overline{N}$ tvoří otevřené pokrytí množiny $\overline{N}$. Poněvadž množina $\overline{N}$ je kompaktní, existuje její konečné podpokrytí tvořené okolími $V(x_1), V(x_2), \ldots, V(x_m)$.

Ze spojitosti funkcí $\varphi(T(x_i), \cdot)$ dále plyne, že

$$\left\{\varphi(T(x_i), \xi) : \xi \in \overline{V(x_i)}\right\} \subseteq \overline{N} \tag{9.5}$$

a ze spojitosti funkce $\varphi(\cdot, \cdot)$ plyne, že množiny

$$M_i = \left\{\varphi(t, \xi) : t \in \langle 0, T(x_i)\rangle, \xi \in \overline{V(x_i)} \cap \overline{N}\right\}, \quad i = 1, 2, \ldots, m$$

jsou kompaktní a tedy také $M = \bigcup_{i=1}^{m} M_i$ je kompaktní. Je-li $y \in M$, pak existují $\tilde{x}$, x_i a $\tilde{t}$ tak, že $\tilde{x} \in \overline{V(x_i)} \cap \overline{N}$, $\tilde{t} \in \langle 0, T(x_i)\rangle$ a $y = \varphi(\tilde{t}, \tilde{x}) \in C^+(\tilde{x})$. Tedy $M \subseteq C^+\left(\overline{N}\right)$.

Naopak, je-li $z \in C^+\left(\overline{N}\right)$, existují $\tilde{x}_1 \in \overline{N}$ a $\tilde{t}_1 \geq 0$ tak, že $z = \varphi(\tilde{t}_1, \tilde{x}_1)$. Poněvadž $\tilde{x}_1 \in \overline{N}$, existuje $i_1 \in \{1, 2, \ldots, m\}$ takové, že $\tilde{x}_1 \in \overline{V(x_i)}$. Je-li $\tilde{t}_1 \leq T(x_{i_1})$, je $z \in M_{i_1} \subseteq M$. Pokud $\tilde{t}_1 > T(x_{i_1})$, položíme $\tilde{x}_2 = \varphi\left(T(x_{i_1}), \tilde{x}_1\right)$ a $\tilde{t}_2 = \tilde{t}_1 - T(x_{i_1})$. Pak $z = \varphi\left(\tilde{t}_2, \tilde{x}_2\right)$. Poněvadž $\tilde{x}_2 \in \overline{N}$ podle (9.5), existuje $i_2 \in \{1, 2, \ldots, m\}$ takové, že $\tilde{x}_2 \in \overline{V(x_{i_2})}$. Je-li $\tilde{t}_2 \leq T(x_{i_2})$, je $z \in M_{i_2} \subseteq M$, v opačném případě postup opakujeme. Po konečném počtu kroků (poněvadž $T(x_i) > 0$ pro každé $i \in \{1, 2, \ldots, m\}$) dojdeme k závěru, že $z \in M$. Odtud plyne, že $C^+\left(\overline{N}\right) \subseteq M$. Celkem je $C^+\left(\overline{N}\right) = M$, což znamená, že M je pozitivně invariantní.

Z podmínky (ii) nyní plyne, že M absorbuje množinu Y, neboť $N \subseteq M$ a pro libovolné $x \in Y$ je $\emptyset \neq C^+(x) \cap N \subseteq C^+(x) \cap M$. □

Lemma 4. *Buď $X \subseteq \mathbb{R}^n$ kompaktní globálně absorbující množina, $S \subseteq X$ uzavřená množina s prázdným vnitřkem a nechť množiny S a $X \setminus S$ jsou neprázdné a pozitivně invariantní. Nechť existuje spojitá funkce $P : X \to \mathbb{R}_+$ taková, že $P(x) = 0$ pro $x \in S$, $P(x) > 0$ pro $x \in X \setminus S$ a nechť $\alpha(\cdot, \cdot)$ je funkce definovaná rovností (9.4). Jestliže*

$$\sup\{\alpha(t, x) : t > 0\} > 1 \text{ pro každé } x \in S, \tag{9.6}$$

pak existuje kompaktní množina $K \subseteq X \setminus S$, která absorbuje množinu $X \setminus S$.

Důkaz. Pro $h > 0$ a $t > 0$ položme

$$U(h, t) = \{x \in X : \alpha(t, x) > 1 + h\}.$$

Podle lemmatu 2 je každá z množin $U(h, t)$ otevřená a zřejmě $U(h_2, t) \subseteq U(h_1, t)$ pro $h_1 \leq h_2$.

Je-li $\tilde{x} \in S$, pak podle (9.6) existuje $\tilde{t} > 0$ takové, že $\alpha(\tilde{t}, \tilde{x}) > 1$. Položíme-li $\tilde{h} = \dfrac{\alpha(\tilde{t}, \tilde{x}) - 1}{2}$, pak $\tilde{h} > 0$ a $\tilde{x} \in U(\tilde{h}, \tilde{t})$. Odtud plyne, že

$$S \subseteq \bigcup_{h>0} \bigcup_{t>0} U(h, t).$$

Poněvadž S jakožto uzavřená podmnožina kompaktní množiny v $\mathbb{R}^n$ je kompaktní, existují $h_1, h_2, \ldots, h_m > 0$, $t_1, t_2, \ldots, t_m > 0$ takové, že

$$S \subseteq \bigcup_{i=1}^{m} U(h_i, t_i).$$

Položme $\bar{h} = \min\{h_1, h_2, \dots, h_m\}$, $V = \bigcup_{i=1}^{m} U(\bar{h}, t_i)$. Pak $W = \overline{V} \cap X$ je kompaktní a $S \subseteq W$. Dále položme $p = \max\{P(x) : x \in W\}$. Pro každé $y \in W$ je $P(y) \leq p$.

Ukážeme, že ke každému $x \in W \setminus S$ existuje $T \geq 0$ takové, že $\varphi(T, x) \notin W$. Připusťme, že existuje $y_1 \in W \setminus S$ takové, že $C^+(y_1) \subseteq W$. Poněvadž $y_1 \in W$, existuje $t_{i_1} \in \{t_1, t_2, \dots, t_m\}$ takové, že $y_1 \in \overline{U\left(\bar{h}, t_{i_1}\right)}$, neboli $\alpha\left(t_{i_1}, y_1\right) \geq 1 + \bar{h}$. Položme $y_2 = \varphi\left(t_{i_1}, y_1\right)$. Z pozitivní invariance množiny $X \setminus S$ plyne, že $y_2 \in X \setminus S$ a tedy

$$1 + \bar{h} \leq \alpha\left(t_{i_1}, y_1\right) = \frac{P\left(\varphi\left(t_{i_1}, y_1\right)\right)}{P(y_1)} = \frac{P(y_2)}{P(y_1)},$$

neboli $P(y_2) \geq (1 + \bar{h})P(y_1)$. Současně $y_2 \in C^+(y_1) \subseteq W$, takže $P(y_2) \leq p$. Opakováním této úvahy sestrojíme posloupnost $y_1, y_2, \dots$ takovou, že $P(y_k) \leq p$ a $P(y_k) \geq (1 + \bar{h})^{k-1} P(y_1)$. Avšak pravá strana poslední nerovnosti roste do $+\infty$ pro $k \to \infty$. Tento spor dokazuje platnost tvrzení.

Položme $Y = X \setminus S$, $N = X \setminus W$. Pak N je otevřená množina v X, $\overline{N}$ jakožto uzavřená podmnožina kompaktní množiny X v R^n je kompaktní a poněvadž $S \subseteq \operatorname{int} W$ (vnitřek rozumíme v metrice prostoru X), platí $\overline{N} = X \setminus \operatorname{int} W \subseteq X \setminus S = Y$. Y je pozitivně invariantní podle předpokladu. Je-li $x \in Y$, pak buď $x \in N$ nebo $x \in Y \setminus N = W \setminus S$. Ve druhém případě podle již dokázaného tvrzení existuje $T \geq 0$ takové, že $\varphi(T, x) \in N$. V obou případech tedy $C^+(x) \cap N \neq \emptyset$. Všechny předpoklady lemmatu 3 jsou splněny. K dokončení důkazu tedy stačí položit $K = C^+(\overline{N})$. □

Poznámka. Z toho, že množiny S a $K \subseteq X \setminus S$ jsou kompaktní, plyne $d(K, S) > 0$.

Lemma 5. *Nechť v předpokladech lemmatu 4 je podmínka (9.6) nahrazena slabší podmínkou*

$$\sup\{\alpha(t, x) : t > 0\} > \begin{cases} 1, & x \in \overline{\Omega(S)} \\ 0, & x \in S \end{cases}. \tag{9.7}$$

Pak tvrzení lemmatu 4 zůstává v platnosti.

Důkaz. Pro libovolná $t, t' > 0$ a $x \in X$ platí

$$\begin{aligned}
\alpha(t+t',x) &= \liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \frac{P\left(\varphi(t+t',y)\right)}{P(y)} = \\
&= \liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \left(\frac{P\left(\varphi(t,y)\right)}{P(y)} \frac{P\left(\varphi(t',\varphi(t,y))\right)}{P\left(\varphi(t,y)\right)} \right) \geq \\
&\geq \liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \frac{P\left(\varphi(t,y)\right)}{P(y)} \liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \frac{P\left(\varphi(t',\varphi(t,y))\right)}{P\left(\varphi(t,y)\right)} = \\
&= \alpha(t,x)\alpha\left(t',\varphi(t,x)\right) . \qquad (9.8)
\end{aligned}$$

Jako první krok důkazu dokážeme tvrzení: ke každému $x \in S$ a každému $T > 0$ existuje $t_0 \geq T$ takové, že $\alpha(t_0, x) > 0$.

Připusťme, že platí opak, tedy že existují $\tilde{x} \in S$ a $\tilde{T} > 0$ taková, že $\alpha(t, \tilde{x}) = 0$ pro všechna $t \geq \tilde{T}$ ($\alpha(t, \tilde{x})$ musí být nezáporné, neboť funkce P je nezáporná). Položme

$$\tau = \inf\left\{t' : \alpha(t,\tilde{x}) = 0 \text{ pro } t \geq t'\right\}.$$

Pro každé $t > \tau$ je $\alpha(t, \tilde{x}) = 0$ a existuje neklesající posloupnost $\{t_k\}$ taková, že $t_k \to \tau$, $t_k \leq \tau$, $\alpha(t_k, \tilde{x}) > 0$. Z druhé části (9.7) a pozitivní invariantnosti množiny S plyne existence $\tilde{t} > 0$ takového, že $\alpha\left(\tilde{t}, \varphi(\tau, \tilde{x})\right) > 0$. Položme $V = \{x \in X : \alpha(\tilde{t}, x) > 0\}$. Pak $\varphi(\tau, \tilde{x}) \in V$, takže podle lemmatu 2 je V neprázdná otevřená množina. Existuje tedy $k_0 \in \mathbb{N}$ takové, že pro $k \geq k_0$ je současně $\varphi\left(t_k, \tilde{x}\right) \in V$ (to plyne z toho, že $t_k < \tau$) a $t_k > \tau - \tilde{t}$ (poněvadž $t_k \to \tau$). Avšak podle (9.8) je

$$\alpha\left(t_k + \tilde{t}, \tilde{x}\right) \geq \alpha\left(t_k, \tilde{x}\right) \alpha\left(\tilde{t}, \varphi(t_k, \tilde{x})\right) > 0,$$

což je spor, neboť $t_k + \tilde{t} > \tau$.

Ve druhém kroku ukážeme, že z (9.7) plyne (9.6).

Buď $x \in S$ libovolné. Použijeme označení zavedené v důkazu lemmatu 4 a podobně jako tam definujme okolí $V = \bigcup_{i=1}^{m} U(\bar{h}, t_i)$ množiny $\overline{\Omega(S)}$. Z definice ω-limitní množiny a z věty 1 kapitoly 2 plyne, že k $x \in S$ existuje $\hat{t} \geq 0$ takové, že $\varphi(t, x) \in V$ pro $t \geq \hat{t}$. Podle prvního kroku důkazu k $x \in S$ existuje $t' \geq \hat{t}$ takové, že $\alpha(t', x) > 0$. Buď nyní $\nu \in \mathbb{N}$ takové, že

$$(1 + \bar{h})^{\nu} \alpha(t', x) > 1 \qquad (9.9)$$

a $\bar{t} = \max\{t_1, t_2, \ldots, t_m\}$, kde $t_1, t_2, \ldots, t_m$ jsou čísla, jejichž existence byla zdůvodněna při konstrukci okolí V.

Poněvadž $\varphi(\cdot,\cdot)$ je spojité zobrazení na $\langle 0,\infty)\times(X\setminus S)$, existuje okolí $\hat{W}$ bodu x takové, že množina

$$\varphi\left((t',t'+\nu\bar{t}\,),\hat{W}\right)=\{x\in X:\,x=\varphi(s,y),t'\le s\le t'+\nu\bar{t},y\in\hat{W}\}$$

je podmnožinou okolí V. Buď $y\in\hat{W}\setminus S$ libovolný bod a položme $z=\varphi(t',y)$. Pak $z\in V\setminus S$, poněvadž množina $X\setminus S$ je pozitivně invariantní, a také platí $\varphi\left((0,\bar{t}),z\right)\subseteq V\setminus S$. Podle definice množiny V tedy existuje $t_{i_1}\in\{t_1,t_2,\ldots,t_m\}$, že $\alpha\left(t_{i_1},z\right)>1+\bar{h}$, neboli

$$P\left(\varphi\left(t_{i_1},z\right)\right)>(1+\bar{h})P(z).$$

Analogicky lze ukázat, že existuje $t_{i_2}\in\{t_1,t_2,\ldots,t_m\}$ takové, že

$$\alpha\left(t_{i_2},\varphi\left(t_{i_1},z\right)\right)>1+\bar{h},$$

neboli

$$\begin{aligned}P\left(\varphi\left(t_{i_1}+t_{i_2},z\right)\right)\;&=\;P\left(\varphi\left(t_{i_2},\varphi\left(t_{i_1},z\right)\right)\right)>(1+\bar{h})P\left(\varphi\left(t_{i_1},z\right)\right)>\\&>(1+\bar{h})^2P(z).\end{aligned}$$

ν-násobným opakováním téže úvahy ukážeme, že existuje $t\in(0,\nu\bar{t}\,)$ takové, že $P\left(\varphi(t,z)\right)>(1+\bar{h})^\nu P(z)$, neboli

$$\alpha(t,z)>(1+\bar{h})^\nu.$$

Podle (9.8) nyní platí

$$\begin{aligned}\alpha(t+t',y)=\alpha\left(t,\varphi(t',y)\right)\;&\ge\\\ge\;\alpha(t',y)\alpha\left(t,\varphi(t',y)\right)\;&=\alpha(t',y)\alpha(t,z)\;>\;\alpha(t',y)(1+\bar{h})^\nu\,,\end{aligned}$$

což znamená

$$\begin{aligned}\alpha(t+t',x)\;&=\;\liminf_{\substack{y\to x\\y\in X\setminus S}}\alpha(t+t',y)\;\ge\\&\ge(1+\bar{h})^\nu\liminf_{\substack{y\to x\\y\in X\setminus S}}\alpha(t',y)\;=\;(1+\bar{h})^\nu\alpha(t',x)\,,\end{aligned}$$

takže vzhledem k (9.9) je důkaz hotov. □

Dokázali jsme tedy následující větu:

Věta 13. *Nechť $X \subseteq \mathbb{R}^n$ je kompaktní množina, $S \subseteq X$ neprázdná uzavřená množina s prázdným vnitřkem a nechť obě množiny X a $X \setminus S$ jsou pozitivně invariantní. Jestliže existuje spojitá funkce $P : X \to \overline{\mathbb{R}_+}$ splňující podmínky*

(i) $P(x) = 0$ *právě tehdy, když* $x \in S$,

(ii)
$$\sup\left\{\liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \frac{P\left(\varphi(t,y)\right)}{P(y)} : t>0\right\} > \begin{cases}1, & x\in\overline{\Omega(S)}\\ 0, & x\in S\end{cases},$$

pak existuje kompaktní množina $K \subseteq X$ v kladné vzdálenosti od S, která absorbuje množinu $X \setminus S$.

Buď P funkce z věty 13. Předpokládejme navíc, že funkce $P(\varphi(\cdot, x))$ má spojitou první derivaci na intervalu $\langle 0, \infty)$ pro každé $x \in X$. Označme

$$\dot{P}(t,x) = \frac{\mathrm{d}P(\varphi(t,x))}{\mathrm{d}t}$$

derivaci funkce P vzhledem k rovnici (9.3).

Důsledek 4. *Nechť $X \subseteq \mathbb{R}^n$ je kompaktní množina, $S \subseteq X$ neprázdná uzavřená množina s prázdným vnitřkem a nechť obě množiny X a $X \setminus S$ jsou pozitivně invariantní. Dále buď $P : X \to \overline{\mathbb{R}_+}$ spojitá funkce, která splňuje podmínky*

(i) $P(x) = 0$ *právě tehdy, když* $x \in S$,

(ii) $P(\varphi(\cdot, y)) \in C^1(\langle 0, \infty))$ *pro každé* $y \in X \setminus S$,

(iii) funkce $\dfrac{\dot{P}(t,\cdot)}{P(\varphi(t,\cdot))}$ *je stejnoměrně spojitá na* $X \setminus S$ *pro každé* $t \geq 0$.

Definujme funkci $\psi : \langle 0, \infty) \times X \to \mathbb{R}$ vztahem

$$\psi(t,x) = \lim_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \frac{\dot{P}(t,y)}{P(\varphi(t,y))}. \tag{9.10}$$

Je-li funkce $\psi(\cdot, x)$ spojitá na $\langle 0, \infty)$ a platí

$$\sup\left\{\int_0^t \psi(s,x)\mathrm{d}s : t>0\right\} > 0 \text{ pro kad } x\in\overline{\Omega(S)}\,, \tag{9.11}$$

pak existuje kompaktní množina $K \subseteq X \setminus S$, která absorbuje množinu $X \setminus S$.

Důkaz. Nejdříve poznamenejme, že funkce ψ je definována korektně, neboť z podmínky (iii) plyne, že funkci

$$\tilde{\psi}(t,\cdot) = \frac{\dot{P}(t,\cdot)}{P(\varphi(t,\cdot))}$$

definovanou na $X \setminus S$ pro každé $t \geq 0$ lze limitním přechodem (9.10) spojitě rozšířit na $X = \overline{X \setminus S}$.

Pro všechna $y = X \setminus S$ a $t \geq 0$ platí

$$\psi(t,y) = \frac{\dfrac{\mathrm{d}P(\varphi(t,y))}{\mathrm{d}t}}{P(\varphi(t,y))} = \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} \ln P(\varphi(t,y))\,.$$

Odtud integrací v mezích od 0 do t dostaneme

$$\int_0^t \psi(s,t)\mathrm{d}s \;= [\ln P(\varphi(s,y))]_0^t = \ln \frac{P(\varphi(t,y))}{P(y)}\,,$$

neboli

$$\frac{P(\varphi(t,y))}{P(y)} = \exp \int_0^t \psi(s,t)\mathrm{d}s \;\;.$$

Funkce $\psi(t,\cdot)$ je spojitá na kompaktní množině X pro každé $t \geq 0$ a funkce $\psi(\cdot,x)$ je spojitá na na každém kompaktním podintervalu intervalu $\langle 0,\infty)$ pro každé $x \in X$. Podle věty o spojitosti integrálů závislých na parametru je funkce $g(\cdot) = \int_0^t \psi(s,\cdot)\mathrm{d}s$ spojitá na X pro každé $t \geq 0$. Odtud plyne, že pro každé $x \in X$ je

$$\liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \frac{P(\varphi(t,y))}{P(y)} = \liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}} \exp \int_0^t \psi(s,y)\mathrm{d}s \;= \exp \int_0^t \psi(s,x)\mathrm{d}s\,.$$

Výraz na pravé straně je pro všechna $x \in X$, $t \geq 0$ kladný, proto je kladný i výraz na levé straně a druhá část podmínky (ii) z věty 13 je splněna. První část této podmínky plyne z (9.11). □

Poznámka. Podmínka (9.11) se zjednoduší v případě, že množina $\Omega(S)$ je tvořena pouze singulárními body, $\Omega(S) = \{\hat{x}_1, \hat{x}_2, \ldots, \hat{x}_m\}$ a funkce P je diferencovatelná. Pak totiž $\varphi(t,\hat{x}_j) = \hat{x}_j$ pro každé $t \geq 0$, a tedy

$$\psi(t,\hat{x}_j) = \lim_{\substack{y\to\hat{x}_j\\ y\in X\setminus S}} \frac{\dot{P}(t,y)}{P(y)} = \lim_{\substack{y\to\hat{x}_j\\ y\in X\setminus S}} \frac{1}{P(y)} \sum_{i=1}^{n} \frac{\partial P(y)}{\partial x_i} f_i\,(y)$$

pro každé $j \in \{1, 2, \ldots, m\}$ nezávisí na t. Označme $\hat{\psi}_j = \psi(t, \hat{x}_j)$. Pak

$$\int_0^t \psi(s, \hat{x}_j)\,\mathrm{d}s = \hat{\psi}_j t$$

a podmínka (9.11) je ekvivalentní s podmínkou

$$\hat{\psi}_j > 0, \text{ pro } j = 1, 2, \ldots, m\,.$$

Věta 13 nebo její důsledek 4 již dávají návod, jak vyšetřovat permanenci systému (9.1). Nejdříve ověříme, zda systém 9.1 je dissipativní. Pokud ano, najdeme globálně absorbující kompaktní množinu $X \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$. Položíme $S = X \cap \partial\mathbb{R}^n_+$ a ověříme, zda jsou množiny X a $X \setminus S$ pozitivně invariantní. Pokud ano, jsou všechny předpoklady z věty 13 o množinách X a $X \setminus S$ splněny a můžeme hledat funkci P. To je obecně úkol obtížný, avšak pro speciální tvar systému (9.1) řešitelný, jak uvidíme v odstavci 9.3.

Na závěr ještě uvedeme bez důkazu jisté obrácení věty 13 a jejího důsledku:

Věta 14. *Nechť $X \subseteq \mathbb{R}^n$ je kompaktní množina, $S \subseteq X$ neprázdná uzavřená množina s prázdným vnitřkem a nechť obě množiny X a $X \setminus S$ jsou pozitivně invariantní. Buď dále $U \subseteq S$ taková množina, že pro každé $u \in U$ a $t > 0$ je $\varphi(t, u) \in \operatorname{int} U$ (vnitřek chápeme ve smyslu relativní metriky na S). Jestliže existuje spojitá funkce $P : X \to \overline{\mathbb{R}_+}$ splňující podmínky*

(i) $P(x) = 0$ *právě tehdy, když* $x \in S$,

(ii)
$$\inf\left\{\limsup_{\substack{y \to x \\ y \in X \setminus S}} \frac{P(\varphi(t, y))}{P(y)} : t > 0\right\} < 1 \text{ pro } u \in \overline{\Omega(U)},$$

pak existují $x_0 \in X \setminus S$ a posloupnost $\{t_k\}_{k=1}^{\infty}$, $t_k \to \infty$ takové, že

$$\lim_{k \to \infty} d(\varphi(t_k, x_0), U) = 0.$$

Důsledek 5. *Nechť $X \subseteq \mathbb{R}^n$ je kompaktní množina, $S \subseteq X$ neprázdná uzavřená množina s prázdným vnitřkem, nechť obě množiny X a $X \setminus S$ jsou pozitivně invariantní a nechť dále $U \subseteq S$ je taková množina, že pro každé $u \in U$ a $t > 0$ je $\varphi(t, u) \in \operatorname{int} U$. Dále buď $P : X \to \overline{\mathbb{R}_+}$ spojitá funkce, která splňuje podmínky (i) – (iii) z důsledku 4. Definujme funkci*

$\psi : \langle 0, \infty) \times X \to \mathbb{R}$ *vztahem* (9.10). *Je-li funkce* $\psi(\cdot, x)$ *spojitá na* $\langle 0, \infty)$ *a splňuje podmínku*

$$\inf \left\{ \int_0^t \psi(s, u) \mathrm{d}s : t > 0 \right\} < 0 \text{ pro kad } u \in \overline{\Omega(U)}, \tag{9.12}$$

pak platí tvrzení věty 14.

9.3 Kolmogorovovy modely společenstva populací

Uvažujme společenstvo tvořené n populacemi. Budeme předpokládat, že každá z populací ve společenstvu se vyvíjí způsobem popsaným v odstavci 3.1. Přitom ale specifická míra růstu jednotlivé populace nezávisí pouze na velikosti jí samé, ale také na velikostech ostatních populací. Označíme-li tedy $x_i = x_i(t)$ velikost i-té populace v čase t a $\mu_i = \mu_i(x_1, x_2, \ldots, x_n)$ míru jejího růstu, lze vývoj společenstva popsat systémem autonomních diferenciálních rovnic

$$\frac{\mathrm{d}x_i}{\mathrm{d}t} = x_i \mu_i(x_1, x_2, \ldots, x_n), \quad i = 1, 2, \ldots, n\,. \tag{9.13}$$

V nejjednodušším případě jsou funkce μ_i lineární, tedy tvaru

$$\mu_i(x_1, x_2, \ldots, x_n) = r_i - a_{i1}x_1 - a_{i2}x_2 - \cdots - a_{in}x_n.$$

V tomto případě se systé (9.13) nazývá *Lotkův–Volterrův*. Samozřejmě, že rozumný smysl mají pouze nezáporná řešení systému (9.13) — i-tá populace buď ve společenstvu není nebo má kladnou velikost. Spolu s (9.13) budeme uvažovat počáteční hodnoty

$$x_i(0) \geq 0 \tag{9.14}$$

a budeme předpokládat, že funkce $\mu_i : \overline{\mathbb{R}^n_+} \to \mathbb{R}^n$ jsou spojité a takové, aby počáteční problém (9.13), (9.14) měl jediné řešení definované na intervalu $\langle 0, \infty)$. Z tvaru systému (9.13) a předpokládané jednoznačnost řešení plyne, že množiny $\mathbb{R}^n_+$ a $\partial\mathbb{R}^n_+$ jsou pozitivně invariantní. Bod $[0, 0, \ldots, 0]$ je zřejmě singulárním bodem systému (9.13).

O dissipativitě systému (9.13) umožňuje v některých případech rozhodnout následující věta.

Věta 15. *Nechť existují kladné reálné konstanty* $h_1, h_2, \dots, h_n$, $\nu_1, \nu_2, \dots, \nu_n$ *a permutace* $\{i_1, i_2, \dots, i_n\}$ *množiny* $\{1, 2, \dots, n\}$ *tak, že pro každý index* $k \in \{2, 3, \dots, n\}$ *a každý bod* $[x_1, x_2, \dots, x_n] \in \overline{\mathbb{R}^n_+}$ *platí:*

$$\text{z nerovnosti } x_{i_1} > h_{i_1} \text{ plyne } \mu_{i_1}(x_1, x_2, \dots, x_n) \le -\nu_1,$$

$$\text{z nerovnost } x_{i_k} > h_{i_k} \text{ a } x_{i_l} \le h_{i_l} \text{ pro kad } l \in \{1, 2, \dots, k-1\},$$

$$\text{plyne } \mu_{i_k}(x_1, x_2, \dots, x_n) \le -\nu_k\,.$$

Pak množina $X = \langle 0, h_1\rangle \times \langle 0, h_2\rangle \times \cdots \times \langle 0, h_n\rangle$ *je globálně absorbující, tedy systém* (9.13) *je dissipativní.*

Důkaz. Nechť $[x_1(\cdot), x_2(\cdot), \dots, x_n(\cdot)]$ je řešením (9.13). Nejprve dokážeme pomocné tvrzení:

Jestliže existují $\tau_1 \ge 0$ a $k \in \{1, 2, \dots, n\}$ taková, že

$$x_{i_l}(t) \le h_{i_l} \text{ pro všechna } t \ge \tau_1 \text{ a všechna } l \in \{1, 2, \dots, k-1\}$$

a

$$x_{i_k}(\tau_1) \le h_{i_k}\,,$$

pak

$$x_{i_k}(t) \le h_{i_k} \text{ pro všechna } t \ge \tau_1.$$

Připusťme, že předpoklady tohoto pomocného tvrzení jsou splněny a existuje $\tau_2 > \tau_1$ takové, že $x_{i_k}(\tau_2) > h_{i_k}$. Pak platí

$$x_{i_k}(\tau_1) \le h_{i_k} = \frac{h_{i_k} + h_{i_k}}{2} < \frac{h_{i_k} + x_{i_k}(\tau_2)}{2} < \frac{x_{i_k}(\tau_2) + x_{i_k}(\tau_2)}{2} = x_{i_k}(\tau_2)\,,$$

neboli

$$\tilde{h} = \frac{h_{i_k} + x_{i_k}(\tau_2)}{2} \in \langle x_{i_k}(\tau_1), x_{i_k}(\tau_2)\rangle\ .$$

Odtud podle Bolzanovy věty plyne, že množina

$$M = \left\{t \in \langle \tau_1, \tau_2\rangle :\ x_{i_k}(t) = \tilde{h}\right\}$$

je neprázdná. Tato množina je samozřejmě také ohraničená shora, můžeme tedy položit $\tilde{\tau} = \sup M$. Pro $\tilde{\tau}$ platí

$$x_{i_k}(\tilde{\tau}) = \tilde{h} > h_{i_k}, \quad x_{i_k}(t) > \tilde{h} \text{ pro všechna } t \in (\tilde{\tau}, \tau_2\rangle\,.$$

Poněvadž funkce $x_{i_k}(\,\cdot\,)$ je diferencovatelná, platí dále

$$0 \le \lim_{t\to\tilde\tau+} \frac{x_{i_k}(t)-x_{i_k}(\tilde\tau)}{t-\tilde\tau} = x'_{i_k}(\tilde\tau) = \\ = x_{i_k}(\tilde\tau)\mu_{i_k}\left(x_1(\tilde\tau),x_2(\tilde\tau),\dots,x_n(\tilde\tau)\right) \le x_{i_k}(\tilde\tau)(-\nu_k) < 0\,,$$

což je spor. Pomocné tvrzení je tedy dokázáno.

Integrací každé z rovnic (9.13) v mezích od t_1 do t_2 dostaneme

$$x_i(t_2) = x_i(t_1)\exp\int_{t_1}^{t_2}\mu_i\left(x_1(\tau),x_2(\tau),\dots,x_n(\tau)\right)\mathrm{d}\tau\,. \tag{9.15}$$

Připusťme, že $x_{i_1}(t) > h_{i_1}$ pro všechna $t \ge 0$. Pak podle (9.15) a předpokladu věty platí

$$\begin{aligned} x_{i_1}(t) &= x_{i_1}(0)\exp\int_0^t \mu_{i_1}\left(x_1(\tau),x_2(\tau),\dots,x_n(\tau)\right)\mathrm{d}\tau \le \\ &\le x_{i_1}(0)\exp(-t\nu_1)\,. \end{aligned} \tag{9.16}$$

Poněvadž $x_{i_1}(0) > h_{i_1}$, je $\ln\dfrac{x_{i_1}(0)}{h_{i_1}} > 0$ a tedy

$$\hat t = \frac{1}{\nu_1}\ln\frac{x_{i_1}(0)}{h_{i_1}} > 0.$$

Pro $\hat t$ podle (9.16) je

$$x_{i_1}(\hat t\,) \le x_{i_1}(0)\exp\left(-\ln\frac{x_{i_1}(0)}{h_{i_1}}\right) = h_{i_1}\,,$$

což je spor. Existuje tedy $T_1 \ge 0$ takové, že $x_{i_1}(T_1) \le h_{i_1}$. Z pomocného tvrzení plyne, že $x_{i_1}(t) \le h_{i_1}$ pro všechna $t \ge T_1$.

Připusťme nyní, že $x_{i_2}(t) > h_{i_2}$ pro všechna $t \ge T_1$. Pak podle (9.15) a předpokladu věty platí

$$\begin{aligned} x_{i_2}(t) &= x_{i_2}(T_1)\exp\int_{T_1}^t \mu_{i_2}\left(x_1(\tau),x_2(\tau),\dots,x_n(\tau)\right)\mathrm{d}\tau \le \\ &\le x_{i_2}(T_1)\exp((T_1-t)\nu_2)\,. \end{aligned} \tag{9.17}$$

Poněvadž $x_{i_2}(T_1) > h_{i_2}$, je $\ln \dfrac{x_{i_2}(T_1)}{h_{i_2}} > 0$ a tedy

$$\tilde{t} = T_1 + \frac{1}{\nu_2} \ln \frac{x_{i_2}(T_1)}{h_{i_2}} > T_1.$$

Pro $\tilde{t}$ podle (9.17) je

$$x_{i_2}(\tilde{t}\,) \;\leq\; x_{i_2}(T_1) \exp\left(- \ln \frac{x_{i_2}(T_1)}{h_{i_2}} \right) \;=\; h_{i_2}\,,$$

což je spor. Existuje tedy $T_2 \geq T_1$ takové, že $x_{i_2}(T_2) \leq h_{i_2}$. Z pomocného tvrzení opět plyne, že $x_{i_2}(t) \leq h_{i_2}$ pro všechna $t \geq T_2$.

Po $n-2$ analogických krocích najdeme neklesající konečnou posloupnost $T_1, T_2, \ldots, T_n$ takových čísel, že $x_{i_k}(t) \leq h_{i_k}$ pro všechna $t \geq T_k$, zejména tedy pro všechna $t > T_n$ a všechna $k \in \{1, 2, \ldots, n\}$ je $x_{i_k}(t) \leq h_{i_k}$. To znamená, že pro $t > T_n$ je $[x_1(t), x_2(t), \ldots, x_n(t)] \in X$.

Z pomocného tvrzení také plyne, že množina X je pozitivně invariantní. Vskutku, je-li $\tau_1 \geq 0$ takové, že $[x_1(\tau_1), x_2(\tau_1), \ldots, x_n(\tau_1)] \in X$, pak $x_{i_1}(t) \leq h_{i_1}$ pro všechna $t \geq \tau_1$. Dále $x_{i_2}(t) \leq h_{i_2}$ pro všechna $t \geq \tau_1$, atd. Nakonec $x_{i_n}(t) \leq h_{i_n}$ pro všechna $t \geq \tau_1$. □

Předpoklady věty 15 jsou splněny zejména tehdy, když existuje číslo $\nu > 0$ takové, že pro každý bod $[x_1, x_2, \ldots, x_n] \in \overline{\mathbb{R}^n_+}$ a každý index $i \in \{1, 2, \ldots, n\}$ z nerovnosti $x_i > h_i$ plyne $\mu_i(x_1, x_2, \ldots, x_n) \leq -\nu$.

Poznamenejme, že systém (9.13) je dissipativní právě tehdy, když existuje kompaktní globálně absorbující množina. Je-li totiž (9.13) dissipativní, existuje ohraničená globálně absorbující množina K. Položíme-li $Y = \overline{\mathbb{R}^n_+}$ a $N = \big\{x \in \overline{\mathbb{R}^n_+} : d(K, x) < 1\big\}$, pak N je otevřená (v $\overline{\mathbb{R}^n_+}$) ohraničená množina, $\overline{N}$ je kompaktní a $K \subseteq N$. Všechny předpoklady lemmatu 3 jsou splněny, takže množina $C^+(\overline{N})$ je kompaktní globálně absorbující množina. Opačná implikace plyne přímo z definice dissipativity.

V dalším budeme předpokládat, že systém (9.13) je dissipativní, tedy že existuje kompaktní globálně absorbující množina $X \subseteq \overline{\mathbb{R}^n_+}$. Položme $S = X \cap \partial\mathbb{R}^n_+$.

Nechť $[\varphi_1(\,\cdot\,, x_1(0), \ldots, x_n(0)), \ldots, \varphi_n(\,\cdot\,, x_1(0), \ldots, x_n(0))]$ je řešení počáteční úlohy (9.13), (9.14). Množiny X a S splňují předpoklady důsledků 4 a 5. Definujme funkci $P : \overline{\mathbb{R}^n_+} \to \mathbb{R}_+$ vztahem

$$P(x_1, x_2, \ldots, x_n) = x_1^{\alpha_1} x_2^{\alpha_2} \cdots x_n^{\alpha_n}, \tag{9.18}$$

kde $\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \alpha_n$ jsou zatím neurčené kladné konstanty. Funkce P zřejmě splňuje podmínky (i) a (ii) z důsledku 4. Dále je

$$\begin{aligned}\dot{P}(t, x_1, x_2, \ldots, x_n) &= \sum_{i=1}^{n} \frac{\partial P(x_1, x_2, \ldots, x_n)}{\partial x_i} \frac{\mathrm{d}x_i}{\mathrm{d}t} = \\ &= \sum_{i=1}^{n} \left(\alpha_i \frac{x_1^{\alpha_1} x_2^{\alpha_2} \cdots x_n^{\alpha_n}}{x_i} \right) x_i \mu_i(x_1, \ldots, x_n) = \\ &= P(x_1, x_2, \ldots, x_n) \sum_{i=1}^{n} \alpha_i \mu_i(x_1, x_2, \ldots, x_n),\end{aligned}$$

takže funkce $\psi : \langle 0, \infty) \times X \to \mathbb{R}$ daná vztahem

$$\begin{aligned}&\psi(t, x_1, x_2, \ldots, x_n) = \\ &\qquad = \sum_{i=1}^{n} \alpha_i \mu_i \left(\varphi_1(t, x_1, \ldots, x_n), \ldots, \varphi_n(t, x_1, \ldots, x_n) \right) \quad (9.19)\end{aligned}$$

je spojitá na svém definičním oboru.

Vyšetříme případ, kdy množina $\Omega(S)$ je konečná, tj. skládá se z m singulárních bodů $\left[\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k\right]$, $k = 1, 2, \ldots, m$, přičemž ke každému $k \in \{1, 2, \ldots, m\}$ existuje alespoň jedno $i \in \{1, 2, \ldots, n\}$, že $\hat{x}_i^k = 0$. Označme

$$I_k = \left\{ i \in \{1, 2, \ldots, n\} : \hat{x}_i^k = 0 \right\}, \quad k = 1, 2, \ldots, m$$

a

$$p_i^k = \mu_i \left(\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k \right), \quad k = 1, 2, \ldots, m, \ i \in I_k.$$

Poněvadž $\left[\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k\right]$ je singulárním bodem, platí

$$\mu_i \left(\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k \right) = 0 \quad \text{pro } i \in \{1, 2, \ldots, n\} \setminus I_k \,.$$

Za uvedených předpokladů systém (9.13) popisuje vývoj společenstva tvořeného takovými populacemi, že každé „k-té podspolečenstvo“, tj. společenstvo sestávající z populací označených indexy z množiny $\{1, 2, \ldots, n\} \setminus I_k$ má stacionární stav; je-li tento stacionární stav (singulární bod v modelu „podspolečenstva“) navíc stabilní, pak příslušné populace dlouhodobě koexistují se stálými velikostmi. Konstanta p_i^k určuje míru růstu další, i-té populace o malé velikosti, která je v prostředí tvořeném „k-tým podspolečenstvem“. Lze si to představit také tak, že do oblasti osídlené stabilizovaným „k-tým podspolečenstvem“ se dostali „vetřelci“ z i-té populace a

začnou se tam množit s mírou růstu p_i^k. Z těchto důvodů se konstanty p_i^k nazývají *invazní parametry.*

Poznamenejme ještě, že systém (9.13) není modelem popsaného společenstva, neboť funkce μ_i v něm nejsou nijak specifikovány; (9.13) představuje třídu modelů tohoto společenstva.

Z předpokladů důsledku 4 zbývá ověřit (9.11). Poněvadž $\Omega(S)$ je tvořena pouze singulárními body, lze využít poznámku za důsledkem 4. Pro $\left[\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k\right] \in \Omega(S)$ je

$$\psi\left(t, \hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k\right) = \sum_{i=1}^{n} \alpha_i \mu_i\left(\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k\right) = \sum_{i \in I_k} \alpha_i p_i^k \,.$$

Dostáváme jednoduchou dostatečnou podmínku pro permanenci systému (9.13): *Za shora uvedených předpokladů je systém* (9.13) *permanentní, pokud existují kladné konstanty* $\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \alpha_n$ *takové, že*

$$\sum_{i \in I_k} \alpha_i p_i^k > 0\,, \text{ pro vechna } k \in \{1, 2, \ldots, m\}\,. \tag{9.20}$$

Zejména jsou-li všechny invazní parametry kladné, lze volit $\alpha_1 = \alpha_2 = \cdots = \alpha_n = 1$. Tedy: *Jsou-li všechny invazní parametry kladné, je systém* (9.13) *permanentní.*

Nyní uvedeme jednu dostatečnou podmínku pro to, aby systém (9.13) nebyl permanentní. Negací takové podmínky bude nutná podmínka pro jeho permanenci.

Existují-li $k_0 \in \{1, 2, \ldots, m\}$ a $i_0 \in \{1, 2, \ldots, n\}$ taková, že $p_{i_0}^{k_0} < 0$, položíme

$$\alpha_i = \begin{cases} 1, & i \neq i_0 \\ \varepsilon - \dfrac{1}{p_{i_0}^{k_0}} \left(\displaystyle\sum_{i \in I_{k_0} \setminus \{i_0\}} p_i^{k_0} \right), & i = i_0\,, \end{cases}$$

kde $\varepsilon > 0$ je takové číslo, aby $\alpha_{i_0} > 0$. Pak

$$\psi\left(t, \hat{x}_1^{k_0}, \hat{x}_2^{k_0}, \ldots, \hat{x}_n^{k_0}\right) = \sum_{i \in I_{k_0} \setminus \{i_0\}} p_i^{k_0} + \left(\varepsilon p_{i_0}^{k_0} - \sum_{i \in I_{k_0} \setminus \{i_0\}} p_i^{k_0} \right) = \varepsilon p_{i_0}^{k_0} < 0$$

Vidíme, že v tomto případě jsou podmínky v důsledku 5 splněny tehdy, když existuje okolí U singulárního bodu $\left[\hat{x}_1^{k_0}, \hat{x}_2^{k_0}, \ldots, \hat{x}_n^{k_0}\right]$ v S takové, že

polotrajektorie každého řešení začínající v U je podmnožinou U. To nastane zejména tehdy, pokud příslušné stacionární řešení systému (9.13) je asymptoticky stabilní v S.

Jistou představu o chování trajektorií systému tvaru (9.13) v okolí množiny $\Omega(S)$ může v případě $n \leq 3$ poskytnout i „schematický fázový portrét“ systému: Do obrázku zakreslíme všechny singulární body ležící v množině $\Omega(S)$. K singulárnímu bodu $\left[\hat{x}_1^k, \hat{x}_2^k, \ldots, \hat{x}_n^k\right]$ zakreslíme šipky rovnoběžné s i-tými souřadnými osami, $i \in I_k$. Šipku rovnoběžnou s i-tou souřadnou osou orientujeme souhlasně s touto osou, je-li příslušný invazní parametr p_i^k kladný, nesouhlasně v případě $p_i^k < 0$. Pokud je $n = 3$, můžeme ještě zakreslit nulkliny jednotlivých „dvoudruhových podspolečenstev“.

Příklad. Uvažujme jednoduchý systém dravec-kořist Gauseho typu s trofickou funkcí typu II:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1\left(\varepsilon_1 - \alpha N_1 - \frac{\gamma_1}{p+N_1}N_2\right), \\ N_2' &= N_2\left(-\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{p+N_1}N_1\right), \end{aligned}$$

sr. 8.1. V tomto případě je

$$\begin{aligned} \mu_1(N_1,N_2) &= \varepsilon_1 - \alpha N_1 - \frac{\gamma_1}{p+N_1}N_2\,, \\ \mu_2(N_1,N_2) &= -\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{p+N_1}N_1\,. \end{aligned}$$

Přitom všechny konstanty ε_1, ε_2, γ_1, γ_2, p jsou kladné. Nyní nepožadujeme splnění nerovnosti (8.10), pouze nerovnosti

$$\gamma_2 > \varepsilon_2\,.$$

Tato podmínka zaručí, že při nadbytku kořisti, tj. když $N_1 \to \infty$, je $\mu_2(N_1,N_2) > 0$, což znamená, že populace dravce roste.

O disipativitě tohoto systému obecně nelze rozhodnout podle věty 15 (rozmyslete si, proč). V odstavci 8.2 však bylo ukázáno, že systém je disipativní s globálně absorbující množinou

$$X = \left\{[N_1,N_2] :\, 0 \leq N_1 \leq K, 0 \leq N_2 \leq q - \kappa \max\{N_1, \bar{N}_1\}\right\}$$

(význam konstant K, q, κ, $\bar{N}_1$ je stejný jako v 8.2). Položíme-li $S = X \cap \partial\mathbb{R}^2_+$, je

$$\Omega(S) = \left\{[0,0], \left[\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, 0\right]\right\}, \qquad I_1 = \{1,2\}, \quad I_2 = \{2\}$$

a příslušné invazní parametry jsou

$$p_1^1 = \varepsilon_1\,, \quad p_2^1 = -\varepsilon_2\,, \quad p_2^2 = \frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)}{\varepsilon_1+\alpha p}\,.$$

Dostatečnou podmínkou permanence uvažovaného systému je existence kladných konstant α_1, α_2 takových, aby

$$\alpha_1\varepsilon_1 - \alpha_2\varepsilon_2 > 0\,, \qquad \alpha_2\frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)}{\varepsilon_1+\alpha p} > 0\,.$$

Je-li $p_2^2 > 0$, tedy $\varepsilon_1\gamma_2 > \varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)$, lze volit např.

$$\alpha_1 = 1 + \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}\,, \qquad \alpha_2 = 1\,.$$

Nechť $p_2^2 < 0$, což nastane právě tehdy, když $\varepsilon_1\gamma_2 < \varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)$. V tomto případě lze s použitím věty 15 ukázat, že pro libovolné kladné číslo ν menší než $\dfrac{\varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)-\varepsilon_1\gamma_2}{\gamma_2-\varepsilon_2}$ je $\left\langle 0, \dfrac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha}\right\rangle \times \langle 0,\nu\rangle$ globálně absorbující množinou: Položíme

$$h_1 = \frac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha},\ h_2 = \nu,\ \nu_1 = \nu,\ \nu_2 = \frac{\varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)-\varepsilon_1\gamma_2-\nu(\gamma_2-\varepsilon_2)}{\alpha p+\varepsilon_1+\nu}\,.$$

Pak pro $N_1 > h_1 = \dfrac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha}$ je

$$\mu_1(N_1,N_2) = \varepsilon_1 - \alpha N_1 - \frac{\gamma_1}{p+N_1}N_2 \ < \ \varepsilon_1 - \alpha\frac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha} \ = \ -\nu\,,$$

a poněvadž

$$\frac{\partial\mu_2(N_1,N_2)}{\partial N_1} \ = \ \frac{\gamma_2 p}{(p+N_1)^2} \ > \ 0\,,$$

tj. funkce μ_2 je v první proměnné rostoucí, pro $N_1 \le h_1 = \dfrac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha}$ platí

$$\mu_2(N_1,N_2) \ \le \ \mu_2\left(\frac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha},N_2\right) \ = \ -\varepsilon_2 + \frac{\gamma_2}{p+\dfrac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha}}\frac{\varepsilon_1+\nu}{\alpha} \ =$$

$$= \ \frac{\varepsilon_1\gamma_2-\varepsilon_2(\varepsilon_1+\alpha p)+\nu(\gamma_2-\varepsilon_2)}{\alpha p+\varepsilon_1+\nu} \ = \ -\nu_2\,,$$

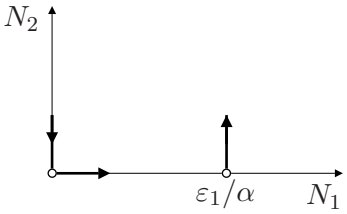
tedy všechny předpoklady věty 15 jsou splněny. Odtud již plyne, že v tomto případě uvažovaný systém není permanentní.

Vidíme, že podmínka permanence $\varepsilon_1\gamma_2 > \varepsilon_2(\varepsilon_1 + \alpha p)$ je „skoro nutná a postačující“, neboť pravděpodobnost, že parametry ε_1, ε_2, γ_2, α, p pro konkrétní společenstvo dravec-kořist vyhoví rovnici $\varepsilon_1\gamma_2 = \varepsilon_2(\varepsilon_1 + \alpha p)$, je nulová.

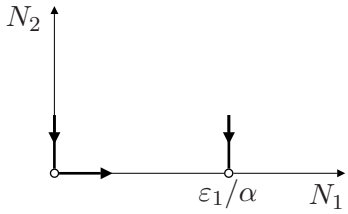
Všimněme si také, že podmínka permanence zaručí, že uvažovaný systém má singulární bod

$$\left[\frac{\varepsilon_2 p}{\gamma_2 - \varepsilon_2}\,,\ \gamma_2 p\,\frac{\varepsilon_1\gamma_2 - \varepsilon_2(\varepsilon_1 + \alpha p)}{\gamma_1}\right]$$

uvnitř prvního kvadrantu. „Schematické fázové portréty“ permanentního a nepermanentního systému dravec-kořist jsou na obr. 9.2 a 9.3.



Obr. 9.2



Obr. 9.3

Získané výsledky lze snadno interpretovat: Pokud stabilizovaná populace kořisti umožní růst malé populace dravce, pak obě populace společenstva dravec-kořist budou dlouhodobě přežívat.

9.4 Model konkurence tří populací

Uvažujme společenstvo, tvořené třemi populacemi, které soupeří o zdroje (sluneční svit, potravu, teritorium ap.). Analogicky jako v kapitole 5 předpokládáme, že vliv jednotlivých populací na specifické míry růstu je přímo úměrný velikosti těchto populací. Označme

$N_i = N_i(t)$	$\cdots$	velikost i-té populace v čase t,
ε_i	$\cdots$	míra růstu malé a izolované i-té populace,
α_{ii}	$\cdots$	míra vnitrodruhové konkurence i-té populace,
α_{ij}, $i \neq j$	$\cdots$	míra mezidruhové konkurence mezi i-tou a j-tou populací, tj. zmenšení míry růstu i-té populace působením konkurence j-té populace jednotkové velikosti.

Všechny uvedené konstanty jsou kladné.

Matematický model společenstva má pak tvar systému tří diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2 - \alpha_{13}N_3)\,, \\ N_2' &= N_2(\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2 - \alpha_{23}N_3)\,, \\ N_3' &= N_3(\varepsilon_3 - \alpha_{31}N_1 - \alpha_{32}N_2 - \alpha_{33}N_3)\,. \end{aligned}$$

Označíme-li $a_{ij} = \dfrac{\alpha_{ij}}{\varepsilon_i}\dfrac{\varepsilon_j}{\alpha_{jj}}$, $i,j = 1,2,3$, lze tento systém transformací

$$N_i = \frac{\varepsilon_i}{\alpha_{ii}}x_i$$

převést na trochu jednodušší tvar

$$\begin{aligned} x_1' &= \varepsilon_1 x_1(1 - x_1 - a_{12}x_2 - a_{13}x_3)\,, \\ x_2' &= \varepsilon_2 x_2(1 - a_{21}x_1 - x_2 - a_{23}x_3)\,, \\ x_3' &= \varepsilon_3 x_3(1 - a_{31}x_1 - a_{32}x_2 - x_3)\,. \end{aligned} \tag{9.21}$$

Každý počáteční problém pro tento systém má jediné řešení definované na $\langle 0,\infty)$. Systém je Kolmogorovova typu, takže množiny $\mathbb{R}^3_+$ a $\partial\mathbb{R}^3_+$ jsou pozitivně invariantní.

Buď $h > 1$ libovolné číslo a položme $\nu = (h-1)\min\{\varepsilon_1,\varepsilon_2,\varepsilon_3\}$. Pak $\nu > 0$ a pro každé $i \in \{1,2,3\}$ platí

$$h \geq 1 + \frac{\nu}{\varepsilon_i}.$$

Poněvadž všechny konstanty v systému (9.21) jsou kladné, pro každý index $i \in \{1,2,3\}$ z nerovnosti $x_i > h$ plyne nerovnost

$$\begin{aligned} \varepsilon_i(1 - a_{i1}x_1 - a_{i2}x_2 - a_{i3}x_3) < \varepsilon_i(1 - a_{ii}x_i) = \varepsilon_i(1 - x_i) < \\ < \varepsilon_i(1-h) \leq \varepsilon_i\left(1 - 1 - \frac{\nu}{\varepsilon_i}\right) = -\nu\,, \end{aligned}$$

takže podle věty 15 je množina

$$X = \left\{[x_1,x_2,x_3] \in \mathbb{R}^3 : 0 \leq x_i \leq h, i = 1,2,3\right\}$$

kompaktní globálně absorbující množinou. Položme $S = X \cap \partial\mathbb{R}^3_+$.

Při vyšetřování permanence systému (9.21) budeme využívat výsledky z odstavce 9.3. Analýza modelu konkurence dvou populací provedená v 5.1

ukazuje, že množina $\Omega(S)$ se skládá pouze ze singulárních bodů, kterých může být nejvýše sedm. Singulární body a příslušné množiny indexů jsou

$$\begin{aligned}
\mathbf{x}_1 &= [0,0,0]\,, & I_1 &= \{1,2,3\},\\
\mathbf{x}_2 &= [1,0,0]\,, & I_2 &= \{2,3\},\\
\mathbf{x}_3 &= [0,1,0]\,, & I_2 &= \{1,3\},\\
\mathbf{x}_4 &= [0,0,1]\,, & I_2 &= \{1,2\},\\
\mathbf{x}_5 &= \left[\frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}, 0\right]\,, & I_5 &= \{3\},\\
\mathbf{x}_6 &= \left[\frac{1-a_{13}}{1-a_{13}a_{31}}, 0, \frac{1-a_{31}}{1-a_{13}a_{31}}\right]\,, & I_6 &= \{2\},\\
\mathbf{x}_7 &= \left[0, \frac{1-a_{23}}{1-a_{23}a_{32}}, \frac{1-a_{32}}{1-a_{23}a_{32}}\right]\,, & I_7 &= \{1\}.
\end{aligned}$$

Singulární bod $\mathbf{x}_1$ nazveme *vrcholový*, singulární body $\mathbf{x}_2$, $\mathbf{x}_3$, $\mathbf{x}_4$ nazveme *hranové* a singulární body $\mathbf{x}_5$, $\mathbf{x}_6$, $\mathbf{x}_7$ nazveme *stěnové*. Vrcholový i všechny hranové singulární body leží v množině $\Omega(S)$. Stěnový singulární bod $\mathbf{x}_5$ je v množině $\Omega(S)$ a nesplývá s žádným z bodů $\mathbf{x}_1$, $\mathbf{x}_2$, $\mathbf{x}_3$ právě tehdy, když

$$\frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}} > 0, \quad \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} > 0. \tag{9.22}$$

Vydělením těchto nerovností dostaneme nerovnost

$$\frac{1-a_{12}}{1-a_{21}} > 0,$$

která je splněna právě tehdy, když

$$a_{12} < 1 \text{ a } a_{21} < 1 \quad \text{nebo} \quad a_{12} > 1 \text{ a } a_{21} > 1. \tag{9.23}$$

Naopak, pokud $a_{12} < 1$ a $a_{21} < 1$, pak $1 - a_{12}a_{21} > 0$ a rovnice (9.22) jsou splněny; pokud $a_{12} > 1$ a $a_{21} > 1$, pak $1 - a_{12}a_{21} < 0$ a rovnice (9.22) jsou opět splněny. Dokázali jsme tedy, že podmínka (9.23) je nutná a dostatečná pro to, aby $\mathbf{x}_5 \in \Omega(S) \setminus \{\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \mathbf{x}_3\}$. Analogickou úvahu lze provést i pro zbývající stěnové singulární body $\mathbf{x}_6$, $\mathbf{x}_7$.

Invazní parametry jsou

$$p_1^1 = \varepsilon_1, \quad p_2^1 = \varepsilon_2, \quad p_3^1 = \varepsilon_3,$$

$$
\begin{aligned}
p_2^2 &= \varepsilon_2\,(1-a_{21})\,, \quad p_3^2 = \varepsilon_3\,(1-a_{31})\,,\\
p_1^3 &= \varepsilon_1\,(1-a_{12})\,, \quad p_3^3 = \varepsilon_3\,(1-a_{32})\,,\\
p_1^4 &= \varepsilon_1\,(1-a_{13})\,, \quad p_2^4 = \varepsilon_2\,(1-a_{23})\,,\\
p_3^5 &= \varepsilon_3\left(1-\frac{a_{31}-a_{31}a_{12}+a_{32}-a_{32}a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}\right),\\
p_2^6 &= \varepsilon_2\left(1-\frac{a_{21}-a_{21}a_{13}+a_{23}-a_{23}a_{31}}{1-a_{13}a_{31}}\right),\\
p_1^7 &= \varepsilon_1\left(1-\frac{a_{12}-a_{12}a_{23}+a_{13}-a_{13}a_{32}}{1-a_{23}a_{32}}\right).
\end{aligned}
$$

Podobně jako u singulárních bodů, invazní parametry p_i^1, $i \in \{1,2,3\}$ nazveme *vrcholové*, invazní parametry p_i^k, $k \in \{2,3,4\}$, $i \in I_k$ nazveme *hranové* a zbývající invazní parametry nazveme *stěnové*.

Porovnáním podmínky (9.23) s vyjádřením hranových invazních parametrů p_2^2, p_1^3 vidíme, že

$$\mathbf{x}_5 \in \Omega(S) \setminus \{\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \mathbf{x}_3\} \;\Leftrightarrow\; (1-a_{12})\,(1-a_{21}) > 0 \;\Leftrightarrow\; p_1^3 p_2^2 > 0.$$

Analogicky lze nahlédnout, že

$$\mathbf{x}_6 \in \Omega(S) \setminus \{\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \mathbf{x}_4\} \;\Leftrightarrow\; (1-a_{13})\,(1-a_{31}) > 0 \;\Leftrightarrow\; p_1^4 p_3^2 > 0.$$

$$\mathbf{x}_7 \in \Omega(S) \setminus \{\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_3, \mathbf{x}_4\} \;\Leftrightarrow\; (1-a_{23})\,(1-a_{32}) > 0 \;\Leftrightarrow\; p_2^4 p_3^3 > 0.$$

Podle výsledků odstavce 9.3 dostáváme bezprostředně jednu dostatečnou podmínku permanence systému (9.21): jsou-li všechny relevantní invazní parametry (tj. invazní parametry příslušné k singulárním bodům ležícím v $\Omega(S)$) kladné, pak je systém (9.21) permanentní. Vrcholové invazní parametry jsou kladné vždy, neboť konstanty ε_1, ε_2, ε_3 jsou kladné. Všechny hranové invazní parametry jsou kladné právě tehdy, když

$$a_{ij} < 1, \quad \text{pro všechna } i,j \in \{1,2,3\}\,,\ j \neq i. \tag{9.24}$$

Pokud jsou všechny hranové invazní parametry kladné, pak stěnové singulární body jsou v množině $\Omega(S)$. Všechny stěnové invazní parametry jsou kladné právě tehdy, když

$$1 + a_{12}a_{31} + a_{21}a_{32} \;>\; a_{31} + a_{32} + a_{12}a_{21}\,, \tag{9.25}$$

$$1 + a_{13}a_{21} + a_{23}a_{31} \;>\; a_{21} + a_{23} + a_{13}a_{31}\,, \tag{9.26}$$

$$1 + a_{12}a_{23} + a_{13}a_{32} \;>\; a_{12} + a_{13} + a_{23}a_{32}\,. \tag{9.27}$$

Obecnější dostatečnou podmínku permanence systému (9.21) dostaneme specifikací podmínky (9.20): existují-li kladné konstanty α_1, α_2, α_3 takové, že

$$\alpha_1 p_1^1 > 0, \quad \alpha_2 p_2^1 > 0, \quad \alpha_3 p_2^1 > 0, \tag{9.28}$$

$$\alpha_2 p_2^2 + \alpha_3 p_3^2 > 0, \tag{9.29}$$

$$\alpha_1 p_1^3 + \alpha_3 p_3^3 > 0, \tag{9.30}$$

$$\alpha_1 p_1^4 + \alpha_2 p_2^4 > 0, \tag{9.31}$$

$$\alpha_1 p_1^7 > 0, \quad \alpha_2 p_2^6 > 0, \quad \alpha_3 p_3^5 > 0, \tag{9.32}$$

pak je systém (9.21) permanentní. Poněvadž všechny vrcholové parametry jsou kladné, je nerovnost (9.28) splněna vždy. Podmínky (9.29)–(9.31) budou splněny, pokud existují kladné konstanty A_1, A_3 takové, že

$$p_2^2 + A_3 p_3^2 > 0, \tag{9.33}$$

$$A_1 p_1^3 + A_3 p_3^3 > 0, \tag{9.34}$$

$$A_1 p_1^4 + p_2^4 > 0. \tag{9.35}$$

Pak totiž stačí vzít libovolné kladné α_2 a položit $\alpha_1 = A_1\alpha_2$, $\alpha_3 = A_3\alpha_2$ a podmínky (9.29)–(9.31) jsou splněny.

Najdeme dostatečnou podmínku permanence v případě, že množina $\Omega(S)$ neobsahuje žádné stěnové singulární body. Již víme, že tato situace nastane právě tehdy, když

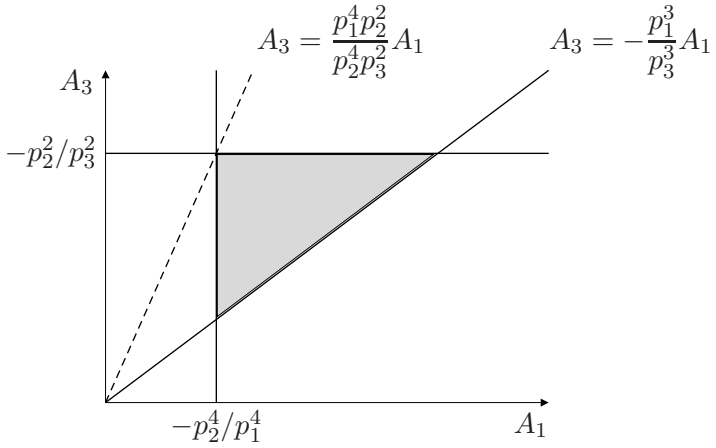
$$p_1^3 p_2^2 \le 0, \quad p_1^4 p_3^2 \le 0, \quad p_2^4 p_3^3 \le 0. \tag{9.36}$$

Nechť nejprve $p_2^2 > 0$. Z této nerovnosti ovšem podle (9.36) plyne $p_1^3 \le 0$ a aby mohla být splněna podmínka (9.34), musí být $p_3^3 > 0$. Pak opět podle (9.36) platí $p_2^4 \le 0$ a aby mohla být splněna podmínka (9.35), musí být $p_1^4 > 0$ a tedy $p_3^2 \le 0$. Poněvadž pravděpodobnost rovností v právě uvedených podmínkách je u skutečných společenstev nulová, budeme předpokládat, že všechny nerovnosti jsou ostré, tedy že platí

$$a_{12} > 1, \ a_{13} < 1, \ a_{21} < 1, \ a_{23} > 1, \ a_{31} > 1, \ a_{32} < 1. \tag{9.37}$$

Za těchto předpokladů lze rovnice (9.33)–(9.35) upravit na tvar

$$A_3 < -\frac{p_2^2}{p_3^2}, \quad A_3 > -\frac{p_1^3}{p_3^3}A_1, \quad A_1 > -\frac{p_2^4}{p_1^4}.$$



Obr. 9.4

Odtud je vidět (viz obr. 9.4), že soustava rovnic (9.33)–(9.35) má kladné řešení právě tehdy, když

$$-\frac{p_1^3}{p_3^3} < \frac{p_1^4}{p_2^4}\frac{p_2^2}{p_3^2},$$

neboli

$$p_1^4 p_2^2 p_3^3 + p_1^3 p_2^4 p_3^2 > 0.$$

Poslední nerovnost je ekvivalentní s nerovností

$$(1 - a_{13})\,(1 - a_{21})\,(1 - a_{32}) + (1 - a_{12})\,(1 - a_{23})\,(1 - a_{31}) > 0. \tag{9.38}$$

V případě $p_2^2 \leq 0$ dojdeme analogickými úvahami k podmínkám

$$a_{12} < 1,\ a_{13} > 1,\ a_{21} > 1,\ a_{23} < 1,\ a_{31} < 1,\ a_{32} > 1 \tag{9.39}$$

a opět k podmínce (9.38).

Nerovnosti (9.32) nelze splnit, pokud $\Omega(S)$ obsahuje stěnový singulární bod s příslušným invazním parametrem záporným; nerovnosti (9.29)–(9.31) nelze splnit, pokud oba z dvojice hranových invazních parametrů příslušných k jednomu hranovému singulárnímu bodu jsou záporné.

Vyšetříme případ, kdy $\mathbf{x}_5 \in \Omega(S) \setminus \{\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \mathbf{x}_3\}$ a $p_3^5 < 0$. Nechť nejprve

$$\begin{gathered} a_{12} < 1, \quad a_{21} < 1, \\ 1 + a_{12}a_{31} + a_{21}a_{32} < a_{31} + a_{32} + a_{12}a_{21}. \end{gathered} \tag{9.40}$$

Podle výsledků uvedených v odstavci 5.1 je v tomto případě singulární bod $\mathbf{x}_5$ stabilní v $\Omega(S)$. To podle výsledku ze závěru 9.3 znamená, že systém

(9.21) není permanentní. Pokud

$$a_{12} > 1, \quad a_{21} > 1,$$

pak nelze o permanenci systému (9.21) pomocí teorie studované v této kapitole rozhodnout. Analogicky lze ukázat, že pokud

$$\begin{gathered} a_{31} < 1, \quad a_{13} < 1, \\ 1 + a_{13}a_{21} + a_{23}a_{31} < a_{21} + a_{23} + a_{13}a_{31}, \end{gathered} \tag{9.41}$$

nebo

$$\begin{gathered} a_{32} < 1, \quad a_{23} < 1, \\ 1 + a_{12}a_{23} + a_{13}a_{32} < a_{12} + a_{13} + a_{23}a_{32}, \end{gathered} \tag{9.42}$$

pak systém (9.21) není permanentní.

Nakonec vyšetříme případ, kdy oba hranové invazní parametry příslušné k singulárnímu bodu $\mathbf{x}_2$ jsou záporné, $p_2^2 < 0$, $p_3^2 < 0$. To nastane právě tehdy, když

$$a_{21} > 1, \quad a_{31} > 1. \tag{9.43}$$

Variační matice systému (9.21) v bodě $\mathbf{x}_2$ je

$$J(1,0,0) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -\varepsilon_1 a_{12} & -\varepsilon_1 a_{13} \\ 0 & \varepsilon_2 (1 - a_{21}) & 0 \\ 0 & 0 & \varepsilon_3 (1 - a_{31}) \end{bmatrix},$$

její vlastní čísla $\lambda_1 = -\varepsilon_1$, $\lambda_2 = \varepsilon_2 (1 - a_{21})$, $\lambda_3 = \varepsilon_3 (1 - a_{31})$ jsou záporná. To znamená, že singulární bod $\mathbf{x}_2$ je stabilní, v nějakém jeho okolí začíná řešení, které k tomuto bodu pro $t \to \infty$ konverguje. V tomto případě tedy systém (9.21) není permanentní.

Analogicky lze ukázat, že pokud

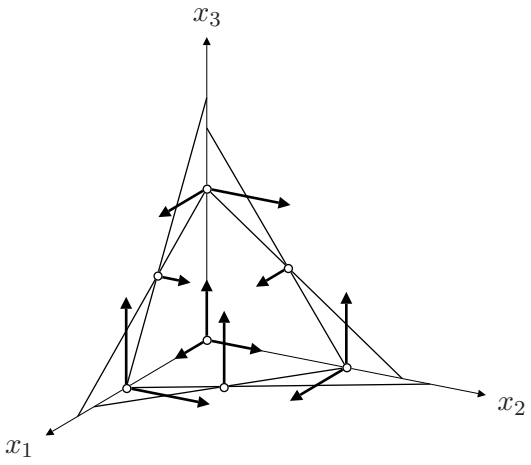
$$a_{12} > 1, \quad a_{32} > 1, \tag{9.44}$$

nebo

$$a_{13} > 1, \quad a_{23} > 1, \tag{9.45}$$

pak systém (9.21) není permanentní.

Provedená analýza umožňuje zformulovat závěr: *Pokud jsou současně splněny podmínky* (9.24)–(9.27)*, nebo podmínka* (9.37) *spolu s podmínkou* (9.38)*, nebo podmínka* (9.39) *spolu s podmínkou* (9.38)*, pak je systém* (9.21)

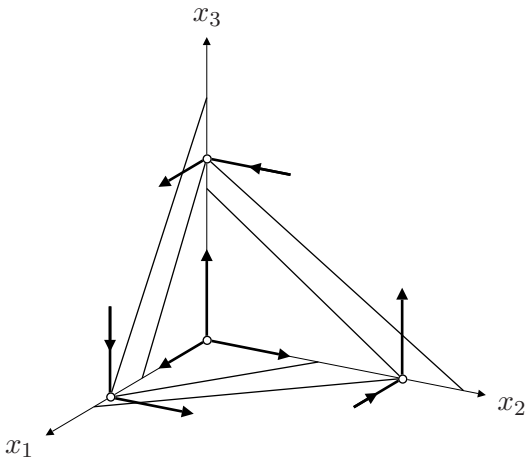


Obr. 9.5

permanentní. Pokud je splněna alespoň jedna z podmínek (9.40)–(9.45)*, pak systém* (9.21) *není permanentní.*

Systém (9.21) splňující podmínky (9.24)–(9.27), jehož „schematický fázový portrét“ je na obr. 9.5, lze popsat následujícím způsobem (sr. analýzu modelu dvou konkurujících si populací z odstavce 5.1). V každém „podspolečenstvu“ tvořeném dvěma druhy obě populace dlouhodobě koexistují a mají konstantní velikosti. Pokud se do prostředí obsazeného dvěma stabilizovanými populacemi dostane malá populace třetího druhu, bude její velikost růst. Jinými slovy, stabilizované dvoudruhové „podspolečenstvo“ nespotřebovává zdroje do té míry, aby nezůstaly v dostatečném množství pro zabezpečení růstu třetí malé populace. Tento výsledek samozřejmě není nijak překvapivý.

Zajímavější je permanentní systém (9.21) splňující podmínky (9.37), (9.38); „schematický fázový portrét“ příkladu takového systému je nakreslen na obr. 9.6. V něm žádné dvě z uvažovaných populací nemohou dlouhodobě koexistovat, ale všechny tři společně ano; v tomto smyslu lze říci, že konkurující populace je vlastně mutualistou dvou zbývajících. Tento systém tedy představuje příklad společenstva, v němž větší komplexnost — více populací a více vzájemných vztahů — vede k větší ekologické stabilitě.



Obr. 9.6

9.5 Koexistence dvou konkurujících si populací zprostředkovaná dravcem

Uvažujme společenstvo tvořené třemi populacemi. Dvě z populací, populace kořisti, soupeří o omezené zdroje prostředí a současně tvoří potravu populace třetí, populace dravce. Označme pro $i, j = 1, 2$

$N_i = N_i(t)$	...	velikost i-té populace kořisti v čase t,
$M = M(t)$	...	velikost populace dravce v čase t,
ε_i	...	míru růstu malé a izolované i-té populace kořisti,
$-\varepsilon_3$	...	míru růstu populace dravce za nepřítomnosti kořisti,
α_{ii}	...	míru vnitrodruhové konkurence i-té populace kořisti,
$\alpha_{ij},\ i \neq j$	...	míru mezidruhové konkurence mezi i-tou a j-tou populací kořisti.

Všechny uvedené konstanty jsou kladné.

Dále označme $\varphi_i(N_1, N_2)$ množství kořisti z i-té populace, kterou zničí populace dravce o jednotkové velikosti za jednotku času v případě, že velikosti populací kořisti jsou N_1 a N_2. Předpokládejme, že velikost přírůstku populace dravce vztažená k její okamžité velikosti a k času je přímo úměrná velikosti zničené populace kořisti a že příspěvky populací kořisti k tomuto přírůstku se sčítají. Model uvažovaného společenstva pak bude mít tvar

systému tří diferenciálních rovnic:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1\left(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2\right) - M\varphi_1(N_1,N_2)\,, \\ N_2' &= N_2\left(\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2\right) - M\varphi_2(N_1,N_2)\,, \\ M' &= M\left(-\varepsilon_3 + k_1\varphi_1(N_1,N_2) + k_2\varphi_2(N_1,N_2)\right)\,. \end{aligned}$$

Předpokládejme dále, že za nepřítomnosti j-té populace kořisti dravec zničí tím více z i-té populace kořisti, čím více jí je přítomno. Jeden dravec (populace dravce o jednotkové velikosti) ovšem nemůže i při neomezené velikosti populace kořisti zničit její neomezené množství, ale pouze množství až do jisté hladiny nasycení. Pokud se ve společenstvu vyskytuje také j-tá populace kořisti, dravec loví i ji, a tedy jeho hladina nasycení i-tou kořistí se zmenší. Čím více je k dispozici j-té kořisti, tím méně dravec loví kořisti i-té. Nejjednodušší funkce φ_i, která vyhovuje všem těmto předpokladům, je dána předpisem

$$\varphi_i(N_1,N_2) = \frac{\gamma_i}{(p_i+N_i)(q_j+N_j)}N_i\,, \quad i,j=1,2,\ i\neq j,.$$

Konstanty p_i, q_j, γ_i jsou kladné. V tomto případě je

$$\frac{\gamma_i}{q_j} = \lim_{N_i\to\infty}\varphi_i(N_1,N_2)$$

hladinou nasycení dravce i-tou populací kořisti za nepřítomnosti j-té populace. Označíme-li $\kappa_i = k_i\gamma_i$, lze model uvažovaného společenstva zapsat ve tvaru

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1\left(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2\right) - \frac{\gamma_1 N_1 M}{(p_1+N_1)(q_2+N_2)}\,, \\ N_2' &= N_2\left(\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2\right) - \frac{\gamma_2 N_2 M}{(p_2+N_2)(q_1+N_1)}\,, \\ M' &= M\left(-\varepsilon_3 + \frac{\kappa_1 N_1}{(p_1+N_1)(q_2+N_2)} + \frac{\kappa_2 N_2}{(p_2+N_2)(q_1+N_1)}\right)\,. \end{aligned} \tag{9.46}$$

Pravá strana tohoto systému je lokálně lipschitzovská a definovaná na $\overline{\mathbb{R}^3_+}$. To znamená, že tento systém s libovolnými nezápornými počátečními podmínkami má jediné řešení definované na $\langle 0,\infty)$. Systém je navíc Kolmogorovova typu, takže množiny $\mathbb{R}^3_+$ a $\partial\mathbb{R}^3_+$ jsou pozitivně invariantní.

Nejdříve ukážeme, že systém (9.46) je dissipativní. Označme

$$k = \max\left\{\frac{\kappa_1}{\gamma_1}, \frac{\kappa_2}{\gamma_2}\right\} \tag{9.47}$$

a položme $M = ky$. Systém (9.46) se transformuje na tvar

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1\left(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2\right) - \frac{k\gamma_1 N_1 y}{(p_1+N_1)(q_2+N_2)}\,, \\ N_2' &= N_2\left(\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2\right) - \frac{k\gamma_2 N_2 y}{(p_2+N_2)(q_1+N_1)}\,, \\ y' &= y\left(-\varepsilon_3 + \frac{\kappa_1 N_1}{(p_1+N_1)(q_2+N_2)} + \frac{\kappa_2 N_2}{(p_2+N_2)(q_1+N_1)}\right). \end{aligned} \tag{9.48}$$

Provedená transformace — změna měřítka velikosti populace dravce — neovlivňuje dissipativitu, tj. systém (9.46) je dissipativní právě tehdy, když je dissipativní systém (9.48), což je opět systém Kolmogorovova typu. Označme $S = N_1 + N_2 + y$. Pak platí

$$\begin{aligned} S' &= N_1\left(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2\right) + N_2\left(\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2\right) + \\ &\quad + \frac{(\kappa_1 - k\gamma_1)N_1 y}{(p_1+N_1)(q_2+N_2)} + \frac{(\kappa_2 - k\gamma_2)N_2 y}{(p_2+N_2)(q_1+N_1)} - \varepsilon_3 y. \end{aligned}$$

Je-li $N_1(0) \geq 0$, $N_2(0) \geq 0$ a $y(0) \geq 0$, pak pro všechna $t \geq 0$ platí $N_1(t) \geq 0$, $N_2(t) \geq 0$ a $y(t) \geq 0$. Navíc konstanta k byla volena tak, aby $\kappa_1 - k\gamma_1 \leq 0$ a $\kappa_2 - k\gamma_2 \leq 0$. Odtud plyne, že

$$S' \leq \varepsilon_1 N_1 + \varepsilon_2 N_2 - \varepsilon_3 y = -\varepsilon_1 N_1 - \varepsilon_2 N_2 - \varepsilon_3 y + 2\left(\varepsilon_1 N_1 + \varepsilon_2 N_2\right). \tag{9.49}$$

Poněvadž všechny konstanty v systému (9.48) jsou kladné, platí

$$N_1' \leq N_1\left(\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1\right), \qquad N_2' \leq N_2\left(\varepsilon_2 - \alpha_{22}N_1\right),$$

takže podle srovnávací věty [KR, Věta 3.2, str. 91] pro všechna $t \geq 0$ je

$$N_i(t) \leq \frac{N_i(0)}{\dfrac{\alpha_{ii}}{\varepsilon_i}N_i(0) + \left(1 - \dfrac{\alpha_{ii}}{\varepsilon_i}N_i(0)\right)\exp(-\varepsilon_i t)}\,, \quad i = 1, 2\,.$$

Limita pravé strany poslední nerovnice pro $t \to \infty$ je $\dfrac{\varepsilon_i}{\alpha_{ii}}$. Buď nyní δ libovolné kladné číslo. K němu existuje $\hat{t} \geq 0$ takové, že pro všechna $t \geq \hat{t}$ je

$$N_i(t) < \frac{\varepsilon_i}{\alpha_{ii}} + \delta\,, \quad i = 1, 2\,.$$

Označme

$$\tilde{\varepsilon} = \min\left\{\varepsilon_1, \varepsilon_2, \varepsilon_3\right\}, \quad c = 2\left(\frac{\varepsilon_1^2}{\alpha_{11}} + \frac{\varepsilon_2^2}{\alpha_{22}} + (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)\,\delta\right). \tag{9.50}$$

Pro $t \geq \hat{t}$ nyní podle (9.49) platí

$$S' \;\leq\; -\tilde{\varepsilon} S + c\,,$$

takže podle zmíněné srovnávací věty pro $t \geq \hat{t}$ platí

$$S(t) \;\leq\; \frac{c}{\tilde{\varepsilon}} + \left(S\left(\hat{t}\right) - \frac{c}{\tilde{\varepsilon}}\right) \exp\left(-\tilde{\varepsilon}\left(t - \hat{t}\right)\right)\,,$$

což znamená, že $\lim\limits_{t\to\infty} S(t) = \dfrac{c}{\tilde{\varepsilon}}$. K $\delta > 0$ tedy existuje $t_0 \geq \hat{t}$ takové, že

$$S(t) \;<\; \frac{c}{\tilde{\varepsilon}} + \delta \quad \text{pro všechna } t \geq t_0.$$

Pro každé $t \geq t_0$ je tedy

$$N_1(t) < \frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}} + \delta\,, \quad N_2(t) < \frac{\varepsilon_2}{\alpha_{22}} + \delta\,, \quad y(t) < \frac{c}{\tilde{\varepsilon}} + \delta - N_1(t) - N_2(t)\,.$$

Jinými slovy: *Systém* (9.46) *je disipativní s globálně absorbující kompaktní množinou*

$$X = \left\{(N_1, N_2, M) \in \overline{\mathbb{R}^3_+} : N_1 \leq N_1^*, N_2 \leq N_2^*, M \leq M^* - k\,(N_1 + N_2)\right\},$$

přičemž

$$N_1^* = \frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}} + \delta, \quad N_2^* = \frac{\varepsilon_2}{\alpha_{22}} + \delta, \quad M^* = k\left(\frac{c}{\tilde{\varepsilon}} + \delta\right),$$

kde δ je libovolné kladné číslo a konstanty k, c, $\tilde{\varepsilon}$ jsou dány vztahy (9.47) *a* (9.50).

Označme jako obvykle $S = X \cap \partial\mathbb{R}^3_+$. Zavedeme funkce μ_1, μ_2, μ_3 předpisy

$$\begin{aligned}
\mu_1(N_1, N_2, M) &= \varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2 - \frac{\gamma_1 M}{(p_1 + N_1)(q_2 + N_2)}\,,\\
\mu_2(N_1, N_2, M) &= \varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2 - \frac{\gamma_2 M}{(p_2 + N_2)(q_1 + N_1)}\,,\\
\mu_3(N_1, N_2, M) &= -\varepsilon_3 + \frac{\kappa_1 N_1}{(p_1 + N_1)(q_2 + N_2)} + \frac{\kappa_2 N_2}{(p_2 + N_2)(q_1 + N_1)}\,.
\end{aligned}$$

Systém (9.46) nabývá tvaru

$$\begin{aligned}
N_1' &= N_1\mu_1(N_1, N_2, M)\,,\\
N_2' &= N_2\mu_2(N_1, N_2, M)\,,\\
M' &= M\mu_3(N_1, N_2, M)\,.
\end{aligned} \tag{9.51}$$

Jedná se o systém Kolmogorovova typu. Pro vyšetřování jeho permanence a nepermanence lze tedy využít důsledky 4 a 5 z odstavce 9.2, přičemž funkce ψ bude zadána analogicky jako v (9.19), tedy

$$\psi(t, N_1, N_2, M) \;=\; \sum_{i=1}^{3} \alpha_i \mu_i(N_1(t), N_2(t), M(t))\,.$$

Uvažovaných společenstev může být více typů podle toho, jaká jsou „dvoudruhová podspolečenstva“, tj. zda izolované a stabilizované populace kořisti mohou uživit malou populaci dravce nebo zda mohou dlouhodobě koexistovat konkurující si populace kořisti. Vyšetříme pouze jeden typ společenstva, ostatní by bylo možno analyzovat analogickými metodami.

Předpokládejme, že v systému (9.46) jsou splněny podmínky

(P1) $\varepsilon_1\alpha_{21} < \varepsilon_2\alpha_{11},\ \varepsilon_1\alpha_{22} < \varepsilon_2\alpha_{12}$,

(P2) $\varepsilon_1\kappa_1 < q_2\varepsilon_3(\varepsilon_1 + p_1\alpha_{11})$,

(P3) $\varepsilon_2\kappa_2 > q_1\varepsilon_3(\varepsilon_2 + p_2\alpha_{22})$.

Podmínka (P1) říká, že v „podspolečenstvu“ tvořeném populacemi kořisti vymře první populace (viz závěr odstavce 5.1). Podle podmínky (P2) stabilizovaná izolovaná první populace kořisti, tj. populace, jejíž velikost je $\varepsilon_1/\alpha_{11}$, není schopna uživit sebemenší populaci dravce a podle podmínky (P3) stabilizovaná izolovaná druhá populace kořisti, tj. populace o velikosti $\varepsilon_2/\alpha_{22}$, je schopna zajistit růst malé populace dravce (viz příklad v 9.3). Tedy z „dvoudruhových podspolečenstev“ uvažovaného společenstva může dlouhodobě koexistovat pouze populace dravce s druhou populací kořisti.

Za podmínek (P1)–(P3) jsou v množině S následující singulární body

$$\mathbf{N}_1 = [0,0,0],$$

$$\mathbf{N}_2 = \left[\frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}}, 0, 0\right], \qquad \mathbf{N}_3 = \left[0, \frac{\varepsilon_2}{\alpha_{22}}, 0\right],$$

$$\mathbf{N}_4 = \left[0, \frac{p_2q_1\varepsilon_3}{\kappa_2 - q_1\varepsilon_3}, \frac{p_2q_1\kappa_2(\varepsilon_2\kappa_2 - q_1\varepsilon_2\varepsilon_3 - p_2q_1\alpha_{22}\varepsilon_3)}{\gamma_2(\kappa_2 - q_1\varepsilon_3)^2}\right].$$

Příslušné invazní parametry jsou

$$p_1^1 \;=\; \varepsilon_1\,, \quad p_2^1 \;=\; \varepsilon_2\,, \quad p_3^1 \;=\; -\varepsilon_3\,,$$

$$p_2^2 \;=\; \varepsilon_2 - \frac{\alpha_{21}\varepsilon_1}{\alpha_{11}}\,, \quad p_3^2 \;=\; \frac{\varepsilon_1\kappa_1}{q_2(\varepsilon_1 + p_1\alpha_{11})} - \varepsilon_3\,,$$

$$p_1^3 \;=\; \varepsilon_1 - \frac{\alpha_{12}\varepsilon_2}{\alpha_{22}}\,, \quad p_3^3 \;=\; \frac{\varepsilon_2\kappa_2}{q_1(\varepsilon_2 + p_2\alpha_{22})} - \varepsilon_3\,,$$

$$p_1^4 \;=\; \varepsilon_1 - \frac{p_2q_1\alpha_{12}\varepsilon_3}{\kappa_2 - q_1\varepsilon_3} - \frac{p_2q_1\gamma_1\kappa_2(\varepsilon_2\kappa_2 - q_1\varepsilon_2\varepsilon_3 - p_2q_1\alpha_{22}\varepsilon_3)}{p_1\gamma_2(\kappa_2 - q_1\varepsilon_3)(q_2\kappa_2 - q_1q_2\varepsilon_3 + p_2q_1\varepsilon_3)}\,.$$

Vzhledem k podmínkám (P1), (P2), (P3) platí

$$p_1^1 > 0, \quad p_2^1 > 0, \quad p_3^1 < 0, \qquad p_2^2 > 0, \quad p_3^2 < 0, \quad p_1^3 < 0, \quad p_3^3 > 0.$$

Množina $\Omega(S)$ může také obsahovat limitní cyklus v rovině souřadnic N_2M. Předpokládejme, že takový cyklus je nejvýše jeden (jednoznačnost limitního cyklu nebyla v 8.2 dokázána, proto je nutné ji předpokládat) a označme ho C. Nechť limitní cyklus, pokud existuje, je hladkou křivkou a je popsán parametrickými rovnicemi

$$N_1 = 0, \quad N_2 = f(t), \quad M = g(t), \quad t \in \langle 0, T\rangle.$$

Přitom samozřejmě platí

$$\begin{aligned} &f(0) = f(T), \quad g(0) = g(T), \quad f(t) > 0, \quad g(t) > 0, \\ &f'(t) = f(t)\mu_2(0, f(t), g(t)), \quad g'(t) = g(t)\mu_3(0, f(t), g(t)), \end{aligned} \tag{9.52}$$

pro $t \in \langle 0, T\rangle$. Je-li bod $\tilde{\mathbf{N}} = [0, \tilde{N}_2, \tilde{M}]$ prvkem C, pak

$$\psi(t, 0, \tilde{N}_2, \tilde{M}) = \sum_{i=1}^{3} \alpha_i\mu_i(0, f(t), g(t)).$$

Pro bod $\tilde{\mathbf{N}} \in C \subseteq \Omega(S)$ je podmínka (9.11) z důsledku 4 splněna zejména tehdy, když

$$0 \;<\; \int_0^T \psi\left(t, 0, \tilde{N}_2, \tilde{M}\right) \mathrm{d}t \;=\; \sum_{i=1}^{3} \alpha_i \int_0^T \mu_i(0, f(t), g(t))\mathrm{d}t\,.$$

Buď $\tau \in \langle 0, T\rangle$ takové, že $\mu_2(0, f(\tau), g(\tau)) = 0$. Pak $f'(\tau) = 0$ a, poněvadž C je hladká křivka, $g'(\tau) \neq 0$. Odtud dále plyne

$$\begin{aligned} &\left[\frac{\mathrm{d}\mu_2(0, f(t), g(t))}{\mathrm{d}t}\right]_{t=\tau} = \\ &\quad= \left(-\alpha_{22} + \frac{\gamma_2 g(\tau)}{q_1(p_2 + f(\tau))^2}\right) f'(\tau) - \frac{\gamma_2}{q_1(p_2 + f(\tau))} g'(\tau) \;= \\ &\qquad\qquad= -\frac{\gamma_2}{q_1(p_2 + f(\tau))} g'(\tau) \;\neq\; 0\,, \end{aligned}$$

což znamená, že funkce $\mu_2(0, f(\cdot), g(\cdot))$ je v bodě τ ryze monotonní a tedy τ je izolovaný bod intervalu $\langle 0, T\rangle$. Proto lze s využitím (9.52) psát

$$\int_0^T \mu_2\left(0, f(t), g(t)\right) \mathrm{d}t \;=\; \int_0^T \frac{\mu_2\left(0, f(t)g(t)\right)}{f(t)\mu_2\left(0, f(t)g(t)\right)} f'(t)\mathrm{d}t \;=$$

$$= \int_0^T \frac{f'(t)}{f(t)}\mathrm{d}t \;=\; \ln\frac{f(T)}{f(0)} \;=\; 0\,.$$

Analogicky lze ukázat, že

$$\int_0^T \mu_3\left(0, f(t), g(t)\right) \mathrm{d}t \;=\; 0\,.$$

Systém (9.51) je tedy permanentní, pokud existují kladné konstanty α_1, α_2, α_3 takové, že

$$\begin{array}{rrrrrrl} \alpha_1 & \varepsilon_1 & +\alpha_2 & \varepsilon_2 & -\alpha_3 & \varepsilon_3 & > \;\; 0\,, \\ & & \alpha_2 & p_2^2 & +\alpha_3 & p_3^2 & > \;\; 0\,, \\ \alpha_1 & p_1^3 & +\alpha_2 & p_3^3 & & & > \;\; 0\,, \\ \alpha_1 & p_1^4 & & & & & > \;\; 0\,, \end{array} \tag{9.53}$$

$$\alpha_1 \int_0^T \mu_1\left(0, f(t), g(t)\right) \mathrm{d}t \;>\; 0\,. \tag{9.54}$$

Je-li

$$p_1^4 \;=\; \varepsilon_1 - \frac{p_2 q_1 \alpha_{12}\varepsilon_3}{\kappa_2 - q_1\varepsilon_3} - \frac{p_2 q_1 \gamma_1 \kappa_2(\varepsilon_2\kappa_2 - q_1\varepsilon_2\varepsilon_3 - p_2 q_1 \alpha_{22}\varepsilon_3)}{p_1\gamma_2(\kappa_2 - q_1\varepsilon_3)(q_2\kappa_2 - q_1 q_2\varepsilon_3 + p_2 q_1\varepsilon_3)} \;>\; 0, \tag{9.55}$$

pak jsou podmínky (9.53) splněny například pro

$$\alpha_1 = 1, \quad \alpha_3 = \frac{p_3^3 - p_1^3}{p_3^3},$$

$$\alpha_2 = 1 + \max\left\{\frac{p_3^2(p_3^3 - p_1^3)}{p_2^2 p_3^3}, \frac{(p_3^3 - p_1^3)\varepsilon_3 - \varepsilon_1}{p_3^3\varepsilon_2}\right\}.$$

Podmínka (9.54) je splněna, pokud

$$\int_0^T \mu_1\,(0, f(t), g(t))\,\mathrm{d}t \;>\; 0\,. \tag{9.56}$$

Závěr: *Nechť jsou splněny podmínky* (P1), (P2), (P3). *Systém* (9.46) *je permanentní, pokud platí podmínka* (9.55) *a v případě, že podsystém*

$$N_2' \;=\; N_2\mu_2(0, N_2, M)\,, \qquad M' \;=\; M\mu_3(0, N_2, M) \tag{9.57}$$

systému (9.51) *(tj. jinak zapsaného systému* (9.46)*) má jediné periodické řešení dané parametrickými rovnicemi*

$$N_2 = f(t), \quad M = g(t), \quad t \in \langle 0, T\rangle,$$

platí podmínka (9.56). Podmínku (9.55) lze ověřit přímým výpočtem. Přesné ověření podmínky (9.56) je obtížné, neboť funkce f, g obecně nejsou známy. Lze ji však ověřit numerickým řešením systému (9.57) a pak numerickou integrací.

Podmínku (9.55) lze interpretovat: Pokud společenstvo tvořené populací dravce a druhou z populací kořisti je v rovnovážném stavu, pak populace kořisti spotřebovává zdroje prostředí jen do té míry, že jich zbývá dostatek pro zajištění růstu malé první populace kořisti. Podmínku (9.56) lze interpretovat podobně: Pokud ve společenstvu tvořeném populací dravce a druhou z populací kořisti velikosti populací periodicky kolísají kolem jistých středních hodnot, pak v dlouhodobém průměru zůstává v prostředí dostatek zdrojů k zabezpečení růstu malé první populace kořisti.

Permanentní systém (9.46) s podmínkami (P1), (P2), (P3) popisuje společenstvo dvou konkurujících si populací, jimiž se živí populace dravce. Pokud by se v takovém společenstvu populace dravce nevyskytovala, první z populací kořisti by vymřela. Populace dravce tedy zprostředkovává přežití první z populací kořisti, tedy dlouhodobou koexistenci konkurujících si populací. V jistém smyslu je tedy dravec mutualistou první populace kořisti — bez něho by tato populace nemohla dlouhodobě přežívat. Máme tedy další příklad společenstva, v němž větší komplexnost vede k větší ekologické stabilitě.

Na závěr uvedeme jednu podmínku, která zaručí, že systém (9.46) není permanentní. Je-li

$$\varepsilon_2(\kappa_2 - q_1\varepsilon_3) \;<\; p_2\alpha_{22}(\kappa_2 + q_1\varepsilon_3)\,,$$

pak singulární bod $\mathbf{N}_4$ je asymptoticky stabilní v S (sr. 8.1). Je-li v takovém případě v (9.55) obrácená nerovnost, pak systém (9.46) permanentní není (sr. 9.3).

9.6 Poznámky k literatuře

Zavedení pojmu permanence předcházela dlouhá diskuse matematických biologů, ekologů, ale i ekonomů, který z pojmů stability (ljapunovská stabilita, asymptotická stabilita, globální asymptotická stabilita, orbitální stabilita zvnějšku) je nejvhodnější formalizací vágního, ale beze sporu velice důležitého pojmu „ekologická stabilita“. Výsledky této diskuse jsou zpracovány v monografii [44]. Autoři v ní dospívají v podstatě k definici permanence používané v této kapitole, nevyšetřují ji však obecně ale pro každou ze studovaných tříd modelů jinak; v každé z nich je za vhodnou formalizaci pojmu „ekologická stabilita“ považován některý ze známých definic stability.

Definice permanence zavedená v této kapitole není jediným možným upřesněním pojmu „ekologická stabilita“. Jiné možnosti byly diskutovány v osmdesátých letech minulého století; systematicky jsou zpracovány v článku

> Freedman H. I., Moson P. (1990) Persistence definitions and their connections. *Proc. Amer. Math. Soc.* Vol. 109, no. 4, p. 1025–1033.

Ovšem pojetí permanence systému podle definice 1 je v současnosti všeobecně přijímáno.

Myšlenka vyšetřovat permanenci systémů pomocí jisté analogie ljapunovských funkcí se objevila v práci

> Schuster P., Sigmund K., Wolf R. (1979) Dynamical systems under constant organization 3: Cooperative and competitive behaviour of hypercycles. *J. Diff. Eqns.* Vol. 32, p. 357–368.

Je pozoruhodné, že motivací v tomto případě nebyla oblast ekologie, ale jistý model prebiotické evoluce. Myšlenka byla následně rozpracována a zobecňována v sérii článků

> Hofbauer J. (1981) A general cooperation theorem for hypercycles. *Monatsh. Math.* Vol. 91, p. 233–240,
>
> Hutson V. (1984) A theorem on average Liapunov functions. *Monatsh. Math.* Vol. 98, p. 267–275,
>
> Hutson V., Moran W. (1985) Persistence in systems with diffusion. In: Aubin J. P., Sarri D., Sigmund K. (eds.) *Dynamics of Macrosystems*, Lecture Notes Econ. Math. Syst. 257, p. 43–48, Berlin: Springer,
>
> Hofbauer J., Hutson V., Jansen W. (1987) Coexistence for systems governed by difference equations of Lotka-Volterra type. *J. Math. Biol.* Vol. 25, p. 553–570.

Funkce P z věty 13 bývá nazývána „an average Liapunov function“. Rozvíjená teorie byla použita pro důkaz permanence různých modelů konkrétních společenstev, např.

> Hutson V., Vickers G. T. (1982) A criterion for permanent coexistence of species, with an application to a two-prey one-predator system. *Math. Biosci.* Vol. 63, p. 253–269,
>
> Hutson V., Law R. (1985) Permanent coexistence in general models of three interacting species. *J. Math. Biol.* Vol. 21, p. 285–298.

V těchto aplikacích byla použita funkce tvaru (9.18). Ve všech takto vyšetřovaných modelech byla dissipativita systému předpokládána, nikoliv dokázána, a ω-limitní množina hranice kladného orthantu $\partial\mathbb{R}^n_+$ byla konečná, tj. byla tvořena pouze singulárními body. Pro případ, že v této množině je např. limitní cyklus, metodu modifikoval T. C. Gard:

> Gard T. C. (1987) Uniform persistence in multispecies population models. *Math. Biosci.* Vol 85, p. 93–104.

Tato modifikace vychází z odhadu ohraničení ω-limitní množiny a modifikovaná metoda je tím citlivější, čím je tento odhad přesnější. Podle ní je dostatečnou podmínkou permanence systému existence funkce P splňující podmínku (i) z věty 13 a nerovnost

$$\sup\left\{\liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\setminus S}}\frac{P(\varphi(t,y))}{P(y)}\,:\,t>0\right\}>1\quad\text{pro všechna } x\in M\supseteq\Omega\left(\mathbb{R}^n_+\right);$$

jedná se tedy o přímý důsledek věty 13. Použitelnost této metody na čtyřrozměrný systém je ukázána v článku

> Mukherjee D., Roy A. B. (1990) Uniform persistence and global stability of two prey-predator pairs linked by competition. *Math. Biosci.* Vol. 99, p. 31–45.

Věta 13 dává pouze dostatečnou podmínku permanence systému. V některých případech (jak jsme viděli v odstavci 9.4) neumožňuje o permanenci systému rozhodnout. Existuje však i jiná dostatečná podmínka permanence systému; ta vychází z detailního popisu směrového pole vyšetřovaného systému v okolí množiny $\Omega\left(\mathbb{R}^n_+\right)$. Metoda se objevila poprvé při vyšetřování konkrétních třírozměrných systémů:

> Freedman H. I., Waltman P. (1984) Persistence in models of three interacting predator-prey populations. *Math. Biosci.* Vol. 68, p. 213–231,

později byla zformulována obecně,

> Butler G., Waltman P. (1984) Persistence in dynamical systems. *J. Diff. Eqns.* Vol. 63, p. 255–263,

a dále zobecněna pro širší třídu modelů:

> Hale J. K., Waltman P. (1989) Persistence in infinite-dimensional systems. *SIAM J. Math. Anal.* Vol. 20, no. 2, p. 388–395.

Její využití je např. v článku

> Freedman H. I., So J. W.-H. (1985) Global stability and persistence of simple food chains. *Math. Biosci.* Vol. 76, p. 69–86.

Obě metody jsou nesrovnatelné. Existují systémy, o jejichž permanenci nelze rozhodnout pomocí první metody, ale druhé metody ano (příkladem mohou být systémy popisující konkurenci tří populací, o jejichž permanenci nebylo v odstavci 9.4 možno rozhodnout) a naopak (například systém (9.21) splňující podmínky (9.37), (9.38)).

Důležitým výsledkem v teorii permanence je také tvrzení, že každý permanentní systém má v kladném orthantu $\mathbb{R}^n_+$ singulární bod. Důkaz využívající Schauderovu větu o pevném bodě je uveden v práci

> Hutson V. (1990) The existence of an equilibrium for permanent systems. *Rocky Mtn. J. Math.* Vol 20., no. 4, p. 1033–1040.

Obrácením tohoto tvrzení dostaneme dostatečnou podmínku nepermanence systému: Pokud systém nemá v kladném orthantu $\mathbb{R}^n_+$ singulární bod, pak není permanentní.

Teorie permanence v podobě, k jaké dospěla na začátku devadesátých let, je zpracována v rozsáhlém přehledném článku

> Hutson V., Schmitt K. (1992) Permanence and the dynamics of biological systems. *Math. Biosci.* Vol. 111, p. 1–71,

v němž je uvedena i řada aplikací — nejen pro modely tvořené obyčejnými diferenciálními rovnicemi, ale i diferenčními rovnicemi, parciálními diferenciálními rovnicemi, nebo rovnicemi se zpožděním.

Ještě doplňme, že důkaz dissipativity modelu populace dravce živícího se dvěma vzájemně si konkurujícími populacemi kořisti je speciálním případem důkazu podaného v práci

> Pospíšil Z. (1996) Remark on the dissipativity of an n prey-one predator system. *Math. Biosci.* Vol.131, p. 173–183,

a myšlenka vyjádřit podmínky permanence pomocí integrálu z funkce, jejímiž vnitřními složkami jsou funkce z parametrického popisu limitního cyklu, je převzata z článku

> Freedman H. I., Hongshun Q. (1988) Interactions leading to persistence in predator-prey systems with group defence. *Bull. Math. Biol.* Vol. 50, no. 5, p. 517–530.

9.7 Cvičení

1. Najděte podmínky permanence systému (5.1) popisujícího konkurenci dvou populací a porovnejte ji s podmínkou pro existenci stabilního singulárního bodu uvnitř prvního kvadrantu.
2. Odvoďte podmínky (9.38), (9.39) z předpokladu $p_2^2 \leq 0$.
3. Rozhodněte o permanenci následujících systémů.

   a) Konkurence tří populací:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(2 - 2N_1 - N_2 - 4N_3), \\ N_2' &= N_2(3 - 4N_1 - 3N_2 - 2N_3), \\ N_3' &= N_3(4 - N_1 - 5N_2 - 4N_3). \end{aligned}$$

   b) Konkurence tří populací:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(3 - 3N_1 - 2N_2 - N_3), \\ N_2' &= N_2(2 - N_1 - 2N_2 - N_3), \\ N_3' &= N_3(1 - \frac{1}{3}N_1 - \frac{2}{3}N_2 - N_3). \end{aligned}$$

   c) Konkurence tří populací:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(272 - 272N_1 - 256N_2 - 255N_3), \\ N_2' &= N_2(30 - 25N_1 - 30N_2 - 24N_3), \\ N_3' &= N_3(12 - 9N_1 - 8N_2 - 12N_3). \end{aligned}$$

   d) Symbióza tří populací:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(6 - 6N_1 + 3N_2 + 2N_3), \\ N_2' &= N_2(4 + 6N_1 - 4N_2 + 5N_3), \\ N_3' &= N_3(8 + N_1 + N_2 - 4N_3). \end{aligned}$$

   e) Populace dravce se živí dvěma konkurujícími si populacemi kořisti:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(2 - 3N_1 - N_2) - \frac{4N_1}{(1 + N_1)(2 + N_2)}M, \\ N_2' &= N_2(1 - \frac{1}{2}N_1 - N_2) - \frac{6N_2}{(2 + N_1)(1 + N_2)}M, \\ M' &= M\left(-3 + \frac{14N_1}{(1 + N_1)(2 + N_2)} + \frac{6N_2}{(2 + N_1)(1 + N_2)}\right). \end{aligned}$$

f) Populace dravce se živí dvěma konkurujícími si populacemi kořisti a první z nich preferuje:

$$\begin{aligned} N_1' &= N_1(2 - N_1 - 5N_2) - \frac{4N_1}{1+N_1}M, \\ N_2' &= N_2(1 - 2N_1 - 3N_2) - e^{-N_1^2}\frac{16N_2}{1+2N_2}M, \\ M' &= M\left(-1 + \frac{4}{5}\frac{4N_1}{1+N_1} + \frac{1}{3}e^{-N_1^2}\frac{16N_2}{1+2N_2}\right). \end{aligned}$$

Výsledky cvičení 3:

a) Permanentní,

b) permanentní,

c) není permanentní, první populace vymře,

d) není permanentní, neboť není dissipativní; přitom ale každé dvě z populací mohou koexistovat,

e) permanentní, přitom populace dravce v prostředí obsazeném pouze jednou z populací kořisti vymře,

f) permanentní; přitom populace kořistí bez přítomnosti dravce nemohou koexistovat.

Kapitola 10

Modely chování

Tato kapitola ukazuje, že lze matematicky modelovat i některé aspekty chování živočichů. Sestavíme a budeme částečně analyzovat model vývoje počtu párů v populaci, skládající se z jedinců dvou pohlaví. Ve druhém odstavci se budeme zabývat pohybem mravenců orientujících se pomocí feromonů a ve třetím budeme modelovat dynamiku konfliktů jedinců, soupeřících o nějaké zdroje.

10.1 Tvorba párů v bisexuální populaci

Označme $F = F(t)$, resp. $M = M(t)$, počet nespárovaných (volných) samic, resp. samců, tj. počet „svobodných“, „ovdovělých“ nebo „rozvedených“ jedinců, a $P = P(t)$ počet párů v čase t. Celkový počet jedinců populace je tedy $N = F + M + 2P$. Dále označme: κ_F, resp. κ_M, počet potomků samičího, resp. samčího, pohlaví, který má jeden pár za časovou jednotku („porodnost“); μ_M, resp. μ_F, relativní počet samců, resp. samic, kteří uhynou za časovou jednotku („úmrtnost“); σ relativní počet párů, které za jednotku času zaniknou („rozvodovost“); φ počet párů, které za časovou jednotku vzniknou („sňatečnost“). Budeme předpokládat, že „rozvodovost“ je nezáporná, „porodnosti“ a „úmrtnosti“ jsou kladné konstanty nezávislé na struktuře a velikosti populace. Naproti tomu „sňatečnost“ $\varphi = \varphi(F, M)$ závisí na počtu volných samic a samců. Funkce $\varphi : \overline{\mathbb{R}^2_+} \to \mathbb{R}$ bývá nazývána funkce partnerství nebo manželství.[1]

Pro sestavení modelu vývoje struktury populace budeme dále předpokládat, že novorození jedinci mohou hned tvořit plodné páry a že všichni je-

[1] „the mating function“ nebo „the marriage function“

dinci jsou plodní až do konce života. Takto formulovaný předpoklad, zvláště jeho první část, často není realistický. Proto je třeba „narození“ chápat jako „začátek sexuálně aktivní fáze života“ a „úmrtí“ jako „konec plodné fáze života“.[2] V takovém případě je třeba také předpokládat, že doba trvání páru není kratší, než doba dospívání. Označíme-li jako obvykle Δt krátký časový interval a

$$\Delta F = F(t+\Delta t) - F(t), \quad \Delta M = M(t+\Delta t) - M(t),$$
$$\Delta P = P(t+\Delta t) - P(t),$$

vedou přijaté předpoklady k rovnicím

$$\begin{aligned}
\Delta F &= [(\kappa_F + \mu_M + \sigma)P(t) - \mu_F F(t) - \varphi(F(t), M(t))]\,\Delta t,\\
\Delta M &= [(\kappa_M + \mu_F + \sigma)P(t) - \mu_M M(t) - \varphi(F(t), M(t))]\,\Delta t,\\
\Delta P &= [-(\mu_F + \mu_M + \sigma)P(t) + \varphi(F(t), M(t))]\,\Delta t.
\end{aligned}$$

Z nich limitním přechodem $\Delta t \to 0$ dostaneme třídu modelů tvaru

$$\begin{aligned}
F' &= (\kappa_F + \mu_M + \sigma)P - \mu_F F - \varphi(F, M),\\
M' &= (\kappa_M + \mu_F + \sigma)P - \mu_M M - \varphi(F, M),\\
P' &= -(\mu_F + \mu_M + \sigma)P + \varphi(F, M).
\end{aligned} \tag{10.1}$$

Počáteční podmínky budeme uvažovat ve tvaru

$$F(0) = F_0, \quad M(0) = M_0, \quad P(0) = P_0. \tag{10.2}$$

Z hlediska modelovaného procesu jsou relevantní pouze nezáporná řešení tohoto systému.

Nyní je třeba specifikovat funkci φ. Ta musí splňovat tři přirozené předpoklady:

- Není-li volný žádný jedinec jednoho pohlaví, nemůže vzniknout žádný pár, tedy

$$\varphi(F, 0) = \varphi(0, M) = 0 \quad \text{pro všechna } F \geq 0,\ M \geq 0; \tag{10.3}$$

- vzroste-li počet volných samic nebo volných samců, počet nově vzniklých párů se nezmenší, tedy

$$\varphi(F+u, M+v) \geq \varphi(F, M) \quad \text{pro všechna } u \geq 0,\ v \geq 0; \tag{10.4}$$

[2] Z tohoto důvodu jsou u slov „porodnost“ a „úmrtnost“ uvozovky. Uvozovky u slov „sňatečnost“ a „rozvodovost“ mají naznačit, že nejde o jejich základní význam použitelný pouze u lidské populace. (Otázku, zda jde o analogii nebo homologii, nediskutujeme.)

- změní-li se počet volných samic a volných samců v populaci tak, že jejich poměr zůstane zachován, změní se počet nově vznikajících párů přímo úměrně relativní změně volných jedinců, tedy

$$\varphi(\alpha F, \alpha M) = \alpha\varphi(F, M) \quad \text{pro všechna } \alpha \geq 0. \tag{10.5}$$

Poznamenejme, že funkce splňující podmínku (10.5) se nazývá *homogenní prvního stupně.*

Označme $\varrho = \varphi(1, 1)$. Z podmínek (10.3) a (10.4) plyne, že $\varrho \geq 0$ a z podmínky (10.5) plyne

$$\varphi(x, x) = x\varphi(1, 1) = \varrho x \quad \text{pro každé } x \geq 0; \quad \text{zejména } \varphi(0, 0) = 0.$$

Snadno ověříme, že všechny tři podmínky (10.3)–(10.5) splňuje každá z funkcí

$$\varphi(x, y) = \varrho \min\{x, y\}, \tag{10.6}$$

$$\varphi(x, y) = \begin{cases} \dfrac{\varrho xy}{\beta x + (1-\beta)y}, & x^2 + y^2 \neq 0 \\ 0, & x^2 + y^2 = 0\,, \end{cases} \tag{10.7}$$

$$\varphi(x, y) = \varrho x^{\beta} y^{1-\beta}, \tag{10.8}$$

kde $\beta \in (0, 1)$. Funkce tvaru (10.6) je symetrická, tj. $\varphi(x, y) = \varphi(y, x)$. Pokud $\beta = \frac{1}{2}$, pak funkce tvaru (10.7) je ϱ-násobkem harmonického průměru čísel x a y, funkce tvaru (10.8) je ϱ-násobkem geometrického průměru čísel x, y a obě tyto funkce jsou rovněž symetrické. Budeme vyšetřovat systém (10.1) s funkcí φ tvaru (10.7). (Promyslete si, zda lze provést analogické, případně modifikované, úvahy i pro funkce tvarů (10.8) a (10.6).)

Nechť nejprve $\varrho = 0$. Systém (10.1) se redukuje na na lineární

$$\begin{aligned} F' &= (\kappa_F + \mu_M + \sigma)P - \mu_F F, \\ M' &= (\kappa_M + \mu_F + \sigma)P - \mu_M M, \\ P' &= -(\mu_F + \mu_M + \sigma)P, \end{aligned}$$

jehož řešení s počáteční podmínkou (10.2) je

$$F(t) = \left(F_0 + \frac{\kappa_F + \mu_M + \sigma}{\mu_M + \sigma} P_0\right) e^{-\mu_F t} - \\ - \frac{\kappa_F + \mu_M + \sigma}{\mu_M + \sigma} P_0 e^{-(\mu_F + \mu_M + \sigma)t},$$

$$M(t) \;=\; \left(M_0 + \frac{\kappa_M + \mu_F + \sigma}{\mu_F + \sigma} P_0\right) e^{-\mu_M t} - \\ - \frac{\kappa_M + \mu_F + \sigma}{\mu_F + \sigma} P_0 e^{-(\mu_F + \mu_M + \sigma)t},$$

$$P(t) \;=\; P_0 e^{-(\mu_F + \mu_M + \sigma)t}.$$

V tomto případě tedy je $\lim_{t\to\infty} F(t) = \lim_{t\to\infty} M(t) = \lim_{t\to\infty} P(t) = 0$. Tento výsledek lze interpretovat tak, že pokud v populaci nevznikají žádné páry, pak populace vymře. To je samozřejmě triviální zjištění. Ovšem pokud by z modelu takový důsledek neplynul, svědčilo by to o jeho neadekvátnosti.

Ve zbytku odstavce budeme tedy předpokládat, že $\varrho > 0$. Funkce φ má na množině $\mathbb{R}^2 \setminus \big\{[x,y] \in \mathbb{R}^2 : \beta x \neq (\beta-1)y\big\}$ spojité obě parciální derivace. Odtud plyne, že pravá strana systému (10.1) je na množině

$$\big(\mathbb{R}^2 \setminus \big\{[x,y] \in \mathbb{R}^2 : \beta x \neq (\beta-1)y\big\}\big) \times \mathbb{R}^2$$

lokálně lipschitzovská, což znamená, že počáteční problém (10.1), (10.2) má jediné řešení pro všechna reálná F_0, M_0, P_0 taková, že $\beta F_0 \neq (\beta-1)M_0$.

Pro všechna reálná F, M platí

$$0 \;\le\; \beta^2 F^2 + 2\beta(1-\beta)|FM| + (1-\beta)^2 M^2\,.$$

Pokud $\beta F \neq (\beta-1)M$, pak z této nerovnosti dostaneme

$$\begin{aligned} \beta(1-\beta)|FM| \;&\le\; (\beta F + (1-\beta)M)^2\,, \\ \frac{|FM|}{|\beta F + (1-\beta)M|} \;&\le\; \left|\frac{F}{1-\beta} + \frac{M}{\beta}\right| \;=\; \frac{1}{1-\beta}|F| + \frac{1}{\beta}|M|\,. \end{aligned}$$

Položme nyní

$$a = \max\left\{\mu_M + \frac{3\varrho}{\beta}, \mu_F + \frac{3\varrho}{1-\beta}, \kappa_F + \kappa_M + 2\mu_M + 2\mu_F + 3\sigma\right\}.$$

Pro všechna reálná F, M, P taková, že $\beta F \neq (\beta-1)M$ tedy platí

$$\begin{aligned} &|(\kappa_F + \mu_M + \sigma)P - \mu_F F - \varphi(F,M)| + \\ &\qquad + |(\kappa_M + \mu_F + \sigma)P - \mu_M M - \varphi(F,M)| + \\ &\qquad\quad + |-(\mu_F + \mu_M + \sigma)P + \varphi(F,M)| \le \\ &\le (\kappa_F + \kappa_M + 2\mu_F + 2\mu_M + 3\sigma)|P| + \mu_F|F| + \mu_M|M| + 3|\varphi(F,M)| \;\le \\ &\qquad\qquad \le\; a\,(|F| + |M| + |P|)\,. \end{aligned}$$

Poznamenejme, že tato nerovnost platí i pro $F = M = 0$. Podle věty o odhadu normy řešení systému rovnic [KR, str. 91, věta 3.2] tedy pro řešení $F = F(t)$, $M = M(t)$, $P = P(t)$ úlohy (10.1), (10.2), jejíž počáteční hodnoty splňují podmínku $[F_0, M_0] \in \mathbb{R}^2 \setminus \{[x, y] \in \mathbb{R}^2 : \beta x \neq (\beta - 1)y\}$, platí

$$|F(t)| + |M(t)| + |P(t)| \ \leq \ (|F_0| + |M_0| + |P_0|)\, e^{at}.$$

Zejména je každé řešení této úlohy definováno na intervalu $\langle 0, \infty)$.

Systém (10.1) má stacionární řešení $F \equiv 0$, $M \equiv 0$, $P \equiv 0$. Poněvadž ale funkce φ nemá v okolí bodu $[0, 0]$ spojité parciální derivace, nelze o jeho stabilitě rozhodnout pomocí Jacobiho matice.

Z toho, že funkce φ je homogenní prvního stupně, plyne následující vlastnost řešení systému (10.1): Je-li $F = \xi(t)$, $M = \eta(t)$, $P = \zeta(t)$ řešení systému (10.1) pak také $\alpha\xi(t)$, $\alpha\eta(t)$, $\alpha\zeta(t)$ je pro každé $\alpha \in \mathbb{R}$ řešením tohoto systému. Vskutku,

$$\begin{aligned}(\alpha\xi(t))' = \alpha\xi'(t) &= \alpha\left((\kappa_F + \mu_M + \sigma)\zeta(t) - \mu_F\xi(t) - \varphi(\xi(t), \eta(t))\right) = \\ &= (\kappa_F + \mu_M + \sigma)(\alpha\zeta(t)) - \mu_F(\alpha\xi(t)) - \varphi(\alpha\xi(t), \alpha\eta(t)),\end{aligned}$$

a analogicky ostatní rovnice. Z této vlastnosti systému (10.1) — která je „polovinou principu superpozice“ známého z teorie systémů lineárních homogenních rovnic — plyne, že (10.1) nemá v množině $\mathbb{R}^3_+$ izolované singulární body.

Pokud $M_0 = 0$ a $P_0 = 0$, resp. $F_0 = 0$ a $P_0 = 0$, pak řešení počátečního problému (10.1), (10.2) je

$$F(t) = F_0 e^{-\mu_F t}, \quad M(t) = 0, \quad P(t) = 0,$$

resp.

$$F(t) = 0, \quad M(t) = M_0 e^{-\mu_M t}, \quad P(t) = 0.$$

V obou případech platí $\lim\limits_{t\to\infty} F(t) = \lim\limits_{t\to\infty} M(t) = \lim\limits_{t\to\infty} P(t) = 0$. Dostáváme tak další přirozený výsledek: je-li populace tvořena pouze jedinci jednoho pohlaví, pak vymře. Z provedené úvahy také plyne, že množiny

$$I_F = \{[F, 0, 0] : F > 0\} \quad \text{a} \quad I_M = \{[0, M, 0] : M > 0\}$$

jsou pozitivně invariantními množinami systému (10.1).

Připusťme, že existuje řešení $F = F(t)$, $M = M(t)$, $P = P(t)$ systému (10.1) a číslo $\tau > 0$ tak, že

$$F(t) > 0, \quad M(t) > 0 \quad \text{pro každé } t \in (0, \tau\rangle,$$

$$P(t) > 0 \quad \text{pro každé } t \in \langle 0, \tau) \quad \text{a} \quad P(\tau) = 0.$$

Pak ovšem podle třetí z rovnic (10.1) a podle (10.7) je $P'(\tau) > 0$, což znamená, že funkce P je v bodě τ rostoucí a tedy na jistém levém okolí tohoto bodu je záporná. To je spor. Odtud a z předchozí úvahy plyne, že počáteční problém (10.1), (10.2) s $F_0 > 0$, $M_0 > 0$, $P_0 \geq 0$ má taková řešení, že nastane právě jedna z následujících možností:

- $P(t) > 0$ pro každé $t \geq 0$,
- existuje $\tau > 0$ takové, že $F(t) > 0$, $M(t) > 0$, $P(t) > 0$ pro $t \in \langle 0, \tau)$ a $F(\tau) = M(\tau) = P(\tau) = 0$, tj. populace vymře v konečném čase,[3]
- existuje $\tau > 0$ takové, že

  $$M(\tau) = P(\tau) = 0 \text{ nebo } F(\tau) = P(\tau) = 0.$$

  V takovém případě platí $\lim\limits_{t\to\infty} F(t) = \lim\limits_{t\to\infty} M(t) = \lim\limits_{t\to\infty} P(t) = 0$, tj. populace vymře.

Jinak řečeno, pokud populace dlouhodobě přežívá, pak je počet párů stále kladný. To umožňuje zavést nové proměnné

$$x = \frac{F}{P}, \quad y = \frac{M}{P}. \tag{10.9}$$

S využitím (10.5) dostaneme

$$\begin{aligned} x' = \frac{F'P - FP'}{P^2} = \\ = \frac{1}{P}\left[(\kappa_F + \mu_M + \sigma)P - \mu_F xP - \varphi(xP, yP)\right] - \\ - \frac{x}{P}\left[-(\mu_F + \mu_M + \sigma)P + \varphi(xP, yP)\right] = \\ = \kappa_F + (\mu_M + \sigma)(1 + x) - (1 + x)\varphi(x, y) \end{aligned}$$

a podobně

$$y' = \kappa_M + (\mu_F + \sigma)(1 + y) - (1 + y)\varphi(x, y).$$

Trojrozměrný systém (10.1) se tedy transformací (10.9) redukuje na dvojrozměrný

$$\begin{aligned} x' &= \kappa_F + (\mu_M + \sigma)(1 + x) - (1 + x)\varphi(x, y), \\ y' &= \kappa_M + (\mu_F + \sigma)(1 + y) - (1 + y)\varphi(x, y). \end{aligned} \tag{10.10}$$

[3] Tato možnost by mohla nastat v případě, že by úloha (10.1), (10.2) s $F_0 = M_0 = P_0 = 0$ nebyla jednoznačně řešitelná, což jsme provedenými úvahami nevyloučili.

Zajímají nás pouze nezáporná řešení tohoto systému. Nejprve si všimněme, že $[0,0]$ není jeho singulárním bodem. To znamená, že v dlouhodobě přežívající bisexuální populaci nemohou být všichni jedinci spárovaní; vždycky někdo „zůstane na ocet“, a to i v případě, že „porodnosti“ i „úmrtnosti“ samic a samců jsou stejné a funkce partnerství je symetrická.

Nyní budeme hledat singulární body systému (10.10) uvnitř prvního kvadrantu. Jejich souřadnice musí splňovat soustavu rovnic

$$\frac{\kappa_F}{1+x}+\mu_M+\sigma \;=\; \varphi(x,y)\,, \qquad \frac{\kappa_M}{1+y}+\mu_F+\sigma \;=\; \varphi(x,y)\,. \tag{10.11}$$

Musí tedy platit

$$\frac{\kappa_F}{1+x}+\mu_M \;=\; \frac{\kappa_M}{1+y}+\mu_F \tag{10.12}$$

a odtud

$$y=\frac{\kappa_M(1+x)}{\kappa_F+(\mu_M-\mu_F)(1+x)}-1=\frac{(\kappa_M-\mu_M+\mu_F)(1+x)-\kappa_F}{(\mu_M-\mu_F)(1+x)+\kappa_F}. \tag{10.13}$$

Označíme-li $A=\kappa_M+\mu_F-\mu_M$, $B=\kappa_M-\kappa_F+\mu_F-\mu_M$, dostaneme $y=\dfrac{Ax+B}{(\kappa_M-A)x+\kappa_M-B}$, takže

$$\varphi(x,y)=\varrho x\frac{\dfrac{Ax+B}{(\kappa_M-A)x+\kappa_M-B}}{\beta x+(1-\beta)\dfrac{Ax+B}{(\kappa_M-A)x+\kappa_M-B}}=$$

$$=\varrho x\frac{Ax+B}{\beta(\kappa_M-A)x^2+\beta(\kappa_M-B)x+A(1-\beta)x+(1-\beta)B}.$$

Toto vyjádření dosadíme do první z rovnic (10.11). Dostaneme rovnici

$$\frac{\kappa_F+\mu_M+\sigma+(\mu_M+\sigma)x}{1+x}=$$

$$=\frac{A\varrho x^2+B\varrho x}{\beta(\kappa_M-A)x^2+\left[\beta(\kappa_M-B-A)+A\right]x+(1-\beta)B}, \tag{10.14}$$

kterou lze upravit na tvar

$$(1-\beta)B(\kappa_F+\mu_M+\sigma)+\left[\beta(\kappa_M-A)(\mu_M+\sigma)-A\varrho\right]x^3=Cx^2+Dx,$$

kde C, D jsou nějaké reálné konstanty. Označíme-li dále

$$Q(x) = x^3 - \frac{Cx^2 + Dx}{\beta(\kappa_M - A)(\mu_M + \sigma) - A\varrho} + \frac{(1-\beta)B(\kappa_F + \mu_M + \sigma)}{\beta(\kappa_M - A)(\mu_M + \sigma) - A\varrho} =$$
$$= x^3 + \tilde{C}x^2 + \tilde{D}x + \frac{(1-\beta)(\mu_F - \mu_M + \kappa_M - \kappa_F)(\kappa_F + \mu_M + \sigma)}{\beta(\mu_M - \mu_F)(\mu_M + \sigma) - \varrho(\mu_F - \mu_M + \kappa_M)},$$

lze rovnici (10.14) zapsat ve tvaru kubické rovnice $Q(x) = 0$. Poněvadž koeficient u nejvyšší mocniny proměnné x v polynomu Q je kladný, platí $\lim_{x\to\infty} Q(x) = \infty$. Odtud a z Bolzanovy věty plyne, že pokud $Q(0) < 0$, pak má rovnice $Q(x) = 0$, a tedy také rovnice (10.14), kladný kořen $\hat{x}$. Poněvadž $1 - \beta > 0$ a $\kappa_F + \mu_M + \sigma > 0$, je podmínka $Q(0) < 0$ ekvivalentní s podmínkou

$$\frac{\mu_F - \mu_M + \kappa_M - \kappa_F}{\beta(\mu_M - \mu_F)(\mu_M + \sigma) - \varrho(\mu_F - \mu_M + \kappa_M)} \;<\; 0.$$

Jedna dostatečná podmínka pro existenci kladného kořene rovnice (10.14) je tedy současná platnost nerovností

$$\mu_F - \mu_M \;>\; \kappa_F - \kappa_M, \tag{10.15}$$

$$(\mu_M - \mu_F)(\mu_M - \sigma) \;<\; \frac{\varrho}{\beta}(\mu_F - \mu_M + \kappa_M). \tag{10.16}$$

Poněvadž

$$\varphi_y(x,y) = \varrho x\,\frac{\beta x + (1-\beta)y - y(1-\beta)}{(\beta x + (1-\beta)y)^2} = \frac{\beta\varrho x^2}{(\beta x + (1-\beta)y)^2},$$

tedy $\varphi_y(1,0) = \varrho/\beta$, lze nerovnost (10.16) upravit:

$$\begin{aligned}(\mu_M - \mu_F)(\mu_M + \sigma) &< -(\mu_M - \mu_F)\varphi_y(1,0) + \kappa_M\varphi_y(1,0)\,,\\ \mu_M - \mu_F &< \frac{\kappa_M\varphi_y(1,0)}{\mu_M + \sigma + \varphi_y(1,0)}\,.\end{aligned}$$

Z této nerovnosti a z (10.14) tedy dostaneme dostatečnou podmínku pro existenci kladného kořene $\hat{x}$ rovnice ve tvaru

$$\mu_M - \mu_F \;<\; \min\left\{\kappa_M - \kappa_F, \frac{\kappa_M\varphi_y(1,0)}{\mu_M + \sigma + \varphi_y(1,0)}\right\}. \tag{10.17}$$

Obrácením nerovností v (10.15) a (10.16) bychom dostali jinou dostatečnou podmínku. Dostatečnou podmínku pro to, aby soustava rovnic (10.11) měla

druhou složku řešení kladnou, dostaneme analogickým způsobem — z rovnice (10.12) vyjádříme x, dosadíme do druhé z rovnic (10.11) a po úpravách dostaneme kubickou rovnici. Tak dostaneme dostatečnou podmínku pro existenci kladného kořene $\hat{y}$ soustavy rovnic (10.11):

$$\mu_F - \mu_M \;<\; \min\left\{\kappa_F - \kappa_M, \frac{\kappa_F \varphi_x(0,1)}{\mu_F + \sigma + \varphi_x(0,1)}\right\}. \tag{10.18}$$

Platí tedy: Jsou-li současně splněny nerovnosti (10.17) a (10.18), pak existuje alespoň jeden (nejvýše však tři) singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ systému (10.10) uvnitř prvního kvadrantu.

Nyní budeme předpokládat, že systém (10.10) má singulární bod $[\hat{x}, \hat{y}]$ uvnitř prvního kvadrantu a vyšetříme jeho stabilitu. Jacobiho matici systému (10.10) v bodě $[\hat{x}, \hat{y}]$ můžeme vzhledem k (10.11) vyjádřit ve tvaru

$$J(\hat{x}, \hat{y}) = \begin{bmatrix} -\dfrac{\kappa_F}{1+\hat{x}} - (1+\hat{x})\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) & -(1+\hat{x})\varphi_y(\hat{x},\hat{y}) \\ -(1+\hat{y})\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) & -\dfrac{\kappa_M}{1+\hat{y}} - (1+\hat{y})\varphi_y(\hat{x},\hat{y}) \end{bmatrix}.$$

Její charakteristický polynom je

$$\begin{aligned} P(\lambda) &= \\ &= \lambda^2 + \left[\frac{\kappa_F}{1+\hat{x}} + \frac{\kappa_M}{1+\hat{y}} + (1+\hat{x})\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) + (1+\hat{y})\varphi_y(\hat{x},\hat{y})\right]\lambda + \\ &\quad + \frac{\kappa_F\kappa_M}{(1+\hat{x})(1+\hat{y})} + \kappa_M\frac{1+\hat{x}}{1+\hat{y}}\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) + \kappa_F\frac{1+\hat{y}}{1+\hat{x}}\varphi_y(\hat{x},\hat{y}). \end{aligned}$$

Označme

$$b = \frac{\kappa_F}{1+\hat{x}} + \frac{\kappa_M}{1+\hat{y}} + (1+\hat{x})\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) + (1+\hat{y})\varphi_y(\hat{x},\hat{y}),$$

$$c = \frac{\kappa_F\kappa_M}{(1+\hat{x})(1+\hat{y})} + \kappa_M\frac{1+\hat{x}}{1+\hat{y}}\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) + \kappa_F\frac{1+\hat{y}}{1+\hat{x}}\varphi_y(\hat{x},\hat{y}).$$

Diskriminant polynomu $P(\lambda)$ je

$$\begin{aligned} D = b^2 - 4c &= \\ &= \left[\frac{\kappa_F}{1+\hat{x}} + (1+\hat{x})\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) - \frac{\kappa_M}{1+\hat{y}} - (1+\hat{y})\varphi_y(\hat{x},\hat{y})\right]^2 + \\ &\quad + 4(1+\hat{x})(1+\hat{y})\varphi_x(\hat{x},\hat{y})\varphi_y(\hat{x},\hat{y}). \end{aligned}$$

Poněvadž

$$\varphi_x(\hat{x},\hat{y}) = \frac{\varrho(1-\beta)\hat{y}^2}{(\beta x+(1-\beta)y)^2} > 0,\ \ \varphi_y(\hat{x},\hat{y}) = \frac{\varrho\beta\hat{x}^2}{(\beta x+(1-\beta)y)^2} > 0,$$

je $b > 0$, $c > 0$, $D > 0$ a z toho dále plyne, že $D < b^2$. Polynom $P(\lambda)$ má tedy dva reálné záporné kořeny. To znamená, že singulární bod $[\hat{x},\hat{y}]$ je stabilním uzlem.

Pokud tedy soustava rovnic (10.11) *má řešení* $\hat{x} > 0$, $\hat{y} > 0$, *což zaručí současné splnění podmínek* (10.17) *a* (10.18) *pak uvažovaná bisexuální populace může dlouhodobě přežívat, přičemž poměr počtu volných samic a samců je konstantní a roven* $\hat{x}/\hat{y}$.

Poznamenejme, že analýza systému (10.10) není úplná. Ještě by bylo potřeba ukázat, že singulární bod uvnitř prvního kvadrantu je nejvýše jeden, najít nutné a dostatečné podmínky pro jeho existenci, vyloučit možnost existence limitních cyklů a ukázat, že všechna řešení jsou ohraničená. Taková analýza by však překročila rámec této publikace.

Hledejme na závěr singulární body systému (10.10) ve speciálním případě, kdy $\kappa_F = \kappa_M = \kappa$, $\mu_F = \mu_M = \mu$. Soustava rovnic (10.11) bude tvaru

$$\frac{\kappa}{1+\hat{x}} + \mu + \sigma = \varphi(\hat{x},\hat{y}), \qquad \frac{\kappa}{1+\hat{y}} + \mu + \sigma = \varphi(\hat{x},\hat{y}).$$

Odtud dostaneme $\hat{x} = \hat{y}$. Dosadíme do první z předchozích rovnic a upravíme s využitím (10.5) a rovnosti $\varphi(1,1) = \varrho$:

$$\begin{aligned} \frac{\kappa}{1+\hat{x}} + \mu + \sigma &= \hat{x}\varphi(1,1), \\ \kappa + \mu + \sigma + (\mu+\sigma)\hat{x} &= \varrho\hat{x} + \varrho\hat{x}^2, \\ \varrho\hat{x}^2 + (\varrho - \mu - \sigma)\hat{x} - \kappa - \mu - \sigma &= 0. \end{aligned} \tag{10.19}$$

Diskriminant této kvadratické rovnice je

$$\varrho^2 - 2\varrho(\mu+\sigma) + (\mu+\sigma)^2 + 4\varrho\kappa + 4\varrho(\mu+\sigma) = (\varrho+\mu+\sigma)^2 + 4\varrho\kappa,$$

tedy je kladný a odmocnina z něho je větší než $\varrho+\mu+\sigma$. To znamená, že rovnice (10.19) má jediný kladný kořen

$$\hat{x} = \frac{\mu+\sigma-\varrho+\sqrt{(\varrho+\mu+\sigma)^2+4\varrho\kappa}}{2\varrho}.$$

Bisexuální populace, v níž jsou stejné „porodnosti“ i „úmrtnosti“ samic a samců může tedy dlouhodobě přežívat tak, že počty volných jedinců obou pohlaví jsou stejné.

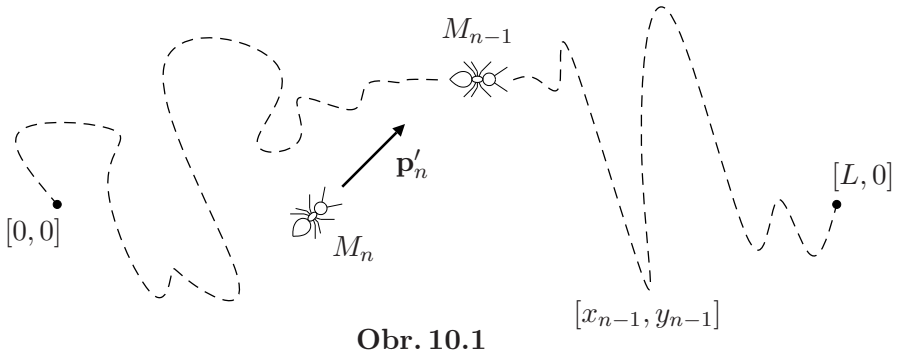
10.2 Model pohybu mravenců

Nějaký mravenec „průkopník“ se náhodně pohybuje v okolí mraveniště a svou cestu si značkuje. Když najde nějaký větší zdroj potravy, vrátí se podle svých feromonových značek do mraveniště a vyšle signál ostatním. Pak se znovu po značkované cestě vydá k potravě. Další mravenci ho jeden za druhým následují. Po nějaké době vytvoří řada mravenců přímou cestu spojující mraveniště s místem, kde se zdroj potravy nachází. Při pohledu na mravenčí cestičky člověka napadne otázka:

10.2.1 Proč jsou cesty mravenců tak hezky přímé?

Mají mravenci nějaký smysl pro geometrii? Jak řeší optimalizační úlohu nalezení nejkratší spojnice dvou bodů? Ukážeme, že u mravenců není potřeba předpokládat žádné intelektuální schopnosti. Žádný mravenec nemusí mít celkovou představu o cestě, stačí, když každý z nich sleduje toho předchozího. Jejich neuvědomělé kolektivní úsilí časem vytvoří optimální cestu k cíli.

Zavedeme souřadnou soustavu tak, že mraveniště se nachází v počátku $[0,0]$ a potrava v bodě $[L,0]$. Budeme předpokládat, že všichni mravenci se pohybují stejnou konstantní rychlostí v. Nechť mravenec „průkopník“ M_0 se pohybuje po své značkované cestě, na začátku je v mraveništi, tj. v čase $\tau_0 = 0$ je v bodě $[0,0]$, v čase t se nachází v bodě $[x_0(t), y_0(t)]$ a v jistém čase T_0 se dostane k cíli, tj. do bodu $[L,0]$.



Obr. 10.1

Dále buď $\delta > 0$. V čase $\tau_1 \geq \delta$ vyjde z mraveniště mravenec M_1 a míří přímo k mravenci M_0. Potom v čase $\tau_2 \geq \tau_1 + \delta$ vyjde z mraveniště mravenec M_2 a míří přímo k mravenci M_1, atd. Označme

$$\mathbf{p}_n = \mathbf{p}_n(t) = (x_n(t), y_n(t))$$

polohový vektor každého z mravenců M_n, $n = 0, 1, 2, \ldots$ v čase t. Vektor rychlosti mravence M_n tedy je

$$\mathbf{p}_n'(t) = \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mathbf{p}_n(t).$$

Poněvadž se všichni mravenci pohybují touž konstantní rychlostí v, platí

$$\left|\mathbf{p}_n'\right| = v, \quad n = 1, 2, \ldots; \tag{10.20}$$

Přitom $|\mathbf{q}|$ označuje velikost (euklidovskou normu) vektoru $\mathbf{q}$. Poněvadž mravenec M_n míří k mravenci M_{n-1}, je

$$\mathbf{p}_n' = c\left(\mathbf{p}_{n-1} - \mathbf{p}_n\right),$$

kde c je kladná konstanta, viz obr. 10.1. Z rovnice (10.20) plyne, že

$$c\left|\mathbf{p}_{n-1} - \mathbf{p}_n\right| = v.$$

Dostáváme tedy model pohybu mravenců ve tvaru potenciálně nekonečného systému diferenciálních vektorových rovnic

$$\mathbf{p}_n'(t) \;=\; v\,\frac{\mathbf{p}_{n-1}(t) - \mathbf{p}_n(t)}{\left|\mathbf{p}_{n-1}(t) - \mathbf{p}_n(t)\right|}, \quad n = 1, 2, \ldots. \tag{10.21}$$

Řešení tohoto systému musí splňovat počáteční podmínky

$$\mathbf{p}_n(\tau_n) = (0, 0), \quad n = 1, 2, \ldots. \tag{10.22}$$

Přitom $\{\tau_n\}_{n=1}^{\infty}$ je rostoucí posloupnost kladných reálných čísel taková, že $\tau_n - \tau_{n-1} = \delta + \varepsilon_n$, kde $\{\varepsilon_n\}_{n=1}^{\infty}$ je ohraničená posloupnost nezáporných čísel.

O vektorové funkci $\mathbf{p}_0 = \mathbf{p}_0(t)$ předpokládáme, že je definovaná na intervalu $\langle 0, \infty)$, je spojitá (mravenec nedělá skoky), na intervalu $(0, T_0)$ je diferencovatelná (mravenec se pohybuje konstantní rychlostí v, tj. $\mathbf{p}_0'$ existuje a $|\mathbf{p}_0'| = v$) a pro $t \geq T_0$ je $\mathbf{p}_0(t) = (L, 0)$. Tuto funkci považujeme za známou. Lze tedy numericky vyřešit počáteční problém (10.21), (10.22) s $n = 1$ a najít vektorovou funkci $\mathbf{p}_1 = \mathbf{p}_1(t)$. Pak lze numericky najít funkci $\mathbf{p}_2 = \mathbf{p}_2(t)$, atd. Pokud pro nějaké $\hat{\tau}_n \geq \tau_n$ platí $\mathbf{p}_n\left(\hat{\tau}_n\right) = \mathbf{p}_{n-1}\left(\hat{\tau}_n\right)$, pak pravá strana rovnice (10.21) není pro $t = \hat{\tau}_n$ definována, a tedy řešení $\mathbf{p}_n$ nelze prodloužit za $\hat{\tau}_n$. V takovém případě klademe $\mathbf{p}_n(t) = \mathbf{p}_{n-1}(t)$ pro $t > \hat{\tau}_n$. Tímto způsobem jsou všechny vektorové funkce $\mathbf{p}_n$, $n = 1, 2, \ldots$ definovány na intervalu $\langle \tau_n, \infty)$.

Některé vlastnosti systému (10.21) lze určit, aniž bychom tento systém řešili. Nejprve ukážeme, že vzdálenost mezi mravenci M_{n-1} a M_n se nezvětšuje, tedy že žádný z mravenců neuteče svému následovníku. Přesněji řečeno, ukážeme, že funkce

$$\Delta_n = \Delta_n(t) = |\mathbf{p}_{n-1}(t) - \mathbf{p}_n(t)|$$

je nerostoucí. Připomeňme, že pro každé dva vektory $\mathbf{q}$, $\mathbf{r}$ platí Cauchyova-Bunjakovského nerovnost $\mathbf{q}\cdot\mathbf{r} \le |\mathbf{q}|\,|\mathbf{r}|$, kde $\mathbf{q}\cdot\mathbf{r}$ je skalární součin těchto vektorů. S jejím využitím a podle (10.20), (10.21) dostaneme

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\Delta_n &= \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\sqrt{(\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n)\cdot(\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n)} \;= \\
&= \frac{(\mathbf{p}'_{n-1}-\mathbf{p}'_n)\cdot(\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n)+(\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n)\cdot(\mathbf{p}'_{n-1}-\mathbf{p}'_n)}{2\sqrt{(\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n)\cdot(\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n)}} = \\
&= (\mathbf{p}'_{n-1}-\mathbf{p}'_n)\cdot\frac{\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n}{|\mathbf{p}_{n-1}-\mathbf{p}_n|} \;=\; \frac{1}{v}(\mathbf{p}'_{n-1}-\mathbf{p}'_n)\cdot\mathbf{p}'_n \;= \\
&= \frac{1}{v}\left(\mathbf{p}'_{n-1}\cdot\mathbf{p}'_n - |\mathbf{p}'_n|^2\right) \;\le \\
&\le \frac{1}{v}\left(|\mathbf{p}'_{n-1}|\,|\mathbf{p}'_n| - v^2\right) \;=\; \frac{1}{v}\left(v^2-v^2\right) \;=\; 0\,,
\end{aligned}$$

což jsme potřebovali ukázat.

Do největší možné vzdálenosti od mraveniště, tj. od bodu $[0,0]$, se mravenec M_{n-1} dostane, pokud se pohybuje přímočaře. To znamená, že

$$\Delta_n(\tau_n) \le v\,(\tau_n - \tau_{n-1}) = v\,(\delta + \varepsilon_n)\;.$$

Označíme-li $D = v\,(\delta + \sup\{\varepsilon_n : n \in \mathbb{N}\})$, pak

$$\Delta_n(t) \le D \quad \text{pro všechna } t \ge \tau_n, \quad n = 1, 2, \ldots .$$

Odtud mimo jiné plyne, že každý mravenec se v konečném čase dostane do bodu $[L,0]$. Vskutku, v čase T_0, kdy se do tohoto bodu dostal mravenec M_0, je vzdálenost mravence M_1 od něho $\Delta_1(T_0) \le D$. Mravenec M_1 do bodu $[L,0]$ směřuje přímočaře, takže se tam dostane v čase

$$T_1 = T_0 + \frac{\Delta_1(T_0)}{v} \le T_0 + \frac{D}{v}.$$

Analogicky, n-tý mravenec se dostane do bodu $[L,0]$ v čase

$$\begin{aligned}
T_n = T_{n-1} + \frac{\Delta_n(T_{n-1})}{v} \le \\
\le T_{n-2} + \frac{D}{v} + \frac{D}{v} = T_{n-2} + \frac{2D}{v} \le \cdots \le T_0 + \frac{nD}{v}\,.
\end{aligned}$$

Je rozumné předpokládat, že cíl $[L,0]$ je tak daleko od mraveniště $[0,0]$, že n-tý mravenec k němu dorazí později, než jeho následovník $(n+1)$-ní mravenec vyjde z mraveniště, tj.

$$T_n > \tau_{n+1}, \quad \text{pro všechna } n = 0,1,2,\dots. \tag{10.23}$$

Označme

$$l_n \;=\; \int_{\tau_n}^{T_n} \sqrt{x_n'^{\,2}(s) + y_n'^{\,2}(s)}\,\mathrm{d}s \;=\; v\,(T_n - \tau_n) \tag{10.24}$$

celkovou délku dráhy, kterou urazí mravenec M_n. Poněvadž $T_n > \tau_n$, platí

$$l_n > 0 \quad \text{pro každé } n \in \mathbb{N}. \tag{10.25}$$

Od okamžiku T_n, kdy mravenec M_n dorazí k cíli $[L,0]$, se mravenec M_{n+1} pohybuje přímočaře. Proto celková délka l_{n+1} dráhy, kterou urazí mravenec M_{n+1}, je

$$\begin{aligned} l_{n+1} &= v\,(T_n - \tau_{n+1}) + \Delta_{n+1}\,(T_n) = \\ &= v\,(T_n - \tau_n) - v\,(\tau_{n+1} - \tau_n) + \Delta_{n+1}\,(T_n) = \\ &= l_n - v\,(\delta + \varepsilon_{n+1}) + \Delta_{n+1}\,(T_n)\,. \end{aligned} \tag{10.26}$$

Z nerovnosti (10.23) a z faktu, že Δ_{n+1} je nerostoucí funkce, plyne

$$\begin{aligned} l_{n+1} - l_n = \Delta_{n+1}(T_n) - v(\delta + \varepsilon_{n+1}) = \Delta_{n+1}(T_n) - \Delta_{n+1}(\tau_{n+1}) \le \\ \le \Delta_{n+1}(\tau_{n+1}) - \Delta_{n+1}(\tau_{n+1}) = 0, \end{aligned}$$

což znamená, že posloupnost $\{l_n\}_{n=0}^{\infty}$ je nerostoucí. Zejména tedy

$$l_n \le l_0 \quad \text{pro všechna } n = 1,2,\dots. \tag{10.27}$$

Nyní ukážeme, že existuje rostoucí posloupnost $\{n_k\}_{k=1}^{\infty}$ přirozených čísel taková, že

$$\Delta_{n_k}\,(T_{n_k-1}) \ge \frac{\delta v}{2}. \tag{10.28}$$

Připusťme opak, tedy že existuje $n_0 \in \mathbb{N}$ takové, že

$$\Delta_n\,(T_{n-1}) < \frac{\delta v}{2} \quad \text{pro všechna } n \ge n_0.$$

Z rovnosti (10.26) a z našeho předpokladu plyne, že pro $n \geq n_0$ je splněna nerovnost

$$l_{n+1} - l_n \leq -v\delta + \Delta_{n+1}(T_n) < -v\delta + \frac{v\delta}{2} = -\frac{v\delta}{2}.$$

Z ní dále úplnou indukcí plyne, že pro $n \geq n_0$ platí

$$l_n < l_{n_0} - (n - n_0)\frac{v\delta}{2}\,,$$

zejména tedy pro $n \geq n_0 + \dfrac{2}{v\delta} l_{n_0}$ je

$$l_n < l_{n_0} - (n - n_0)\frac{v\delta}{2} \leq l_{n_0} - \left(n_0 + \frac{2}{v\delta} l_{n_0} + n_0\right)\frac{v\delta}{2} = 0,$$

což je spor s (10.25).

Nakonec ukážeme, že pro dostatečně velké n je vzdálenost mravence M_n od úsečky spojující mraveniště a potravu po celou dobu jeho pohybu menší než libovolné, předem dané kladné číslo. To bude znamenat, že po jisté době se všichni mravenci pohybují v úzkém pásu kolem nejkratší spojnice mraveniště a cíle.

Funkce y_n (druhá složka polohového vektoru $\mathbf{p}_n$) je řešením počátečního problému

$$y_n' = \frac{v}{|\mathbf{p}_{n-1} - \mathbf{p}_n|}(y_{n-1} - y_n)\,, \quad y_n(\tau_n) = 0\,.$$

Je to tedy spojitá funkce na intervalu $\langle \tau_n, T_n \rangle$, což podle 2. Weierstrassovy věty znamená, že je to funkce ohraničená. Označme

$$Y_n^{\max} = \max\{y_n(t) : t \in \langle \tau_n, T_n \rangle\}\,,$$
$$Y_n^{\min} = \min\{y_n(t) : t \in \langle \tau_n, T_n \rangle\}\,.$$

Platí $0 = y_n(\tau_n) \leq Y_n^{\max} \leq Y_{n-1}^{\max}$. První nerovnost je triviální. Druhá vyjadřuje, že žádný mravenec se od úsečky spojující mraveniště a cíl nevzdálí více, než jeho bezprostřední předchůdce. Kdyby to neplatilo, tedy kdyby pro nějaké $s \in \langle \tau_n, T_n \rangle$ bylo

$$y_n(s) = Y_n^{\max} > Y_{n-1}^{\max} \geq y_{n-1}(s),$$

pak by $y_n'(s) = 0$ a současně

$$y_n'(s) = \frac{v}{|\mathbf{p}_{n-1}(s) - \mathbf{p}_n(s)|}(y_{n-1}(s) - y_n(s)) < 0,$$

což by byl spor. Posloupnost $\{Y_n^{\max}\}_{n=1}^{\infty}$ je tedy nerostoucí a zdola ohraničená, což znamená, že je konvergentní.

Buď nyní k libovolné přirozené číslo. S využitím (10.28) a faktu, že Δ_{n_k} je nerostoucí funkce, dostaneme, že pro každé $t \in (\tau_{n_k}, T_{n_k-1})$ platí

$$\begin{aligned} y'_{n_k}(t) &= \frac{v}{\Delta_{n_k}(t)} \left(y_{n_k-1}(t) - y_{n_k}(t)\right) \leq \\ &\leq \frac{2v}{\delta v} \left(Y_{n_k-1}^{\max} - y_{n_k}(t)\right) = \frac{2}{\delta} \left(Y_{n_k-1}^{\max} - y_{n_k}(t)\right) . \end{aligned}$$

Počáteční úloha pro lineární diferenciální rovnici

$$\eta' = \frac{2}{\delta} \left(Y_{n_k-1}^{\max} - \eta\right), \quad \eta\left(\tau_{n_k}\right) = 0$$

má řešení

$$\eta(t) = Y_{n_k-1}^{\max} \left(1 - e^{-2(t-\tau_{n_k})/\delta}\right).$$

Vzhledem k předchozí nerovnosti dostaneme podle srovnávací věty [KR, str.91, věta 3.2] nerovnost

$$y_{n_k}(t) \leq Y_{n_k-1}^{\max} \left(1 - e^{-2(t-\tau_{n_k})/\delta}\right),$$

která platí pro všechna $t \in \langle \tau_{n_k}, T_{n_k-1} \rangle$. Odtud plyne

$$Y_{n_k}^{\max} \leq Y_{n_k-1}^{\max} \left(1 - e^{-2(t-\tau_{n_k})/\delta}\right) \leq Y_{n_k-1}^{\max} \left(1 - e^{-2(T_{n_k-1}-\tau_{n_k})/\delta}\right).$$

S využitím (10.24) a (10.27) dostaneme nerovnost

$$T_{n_k-1} - \tau_{n_k} \leq T_{n_k-1} - \tau_{n_k-1} = \frac{l_{n_k-1}}{v} \leq \frac{l_0}{v}.$$

Celkem tedy platí

$$Y_{n_k}^{\max} \leq Y_{n_k-1}^{\max} \left(1 - e^{-2l_0/(\delta v)}\right),$$

neboli

$$\begin{aligned} 0 = y_{n_k}(\tau_{n_k}) \leq Y_{n_k}^{\max} &\leq Y_{n_1}^{\max} \left(1 - e^{-2l_0/(\delta v)}\right)^{n_k - n_1} = \\ &= \frac{Y_{n_1}^{\max}}{\left(1 - e^{-2l_0/(\delta v)}\right)^{n_1}} \left(1 - e^{-2l_0/(\delta v)}\right)^{n_k}. \end{aligned} \quad (10.29)$$

Poněvadž $\left|1 - e^{-2l_0/(\delta v)}\right| < 1$ a $\lim_{k\to\infty} n_k = \infty$, platí

$$\lim_{k\to\infty} \left(1 - e^{-2l_0/(\delta v)}\right)^{n_k} = 0,$$

takže z nerovnosti (10.29) a z věty o třech posloupnostech dostaneme

$$\lim_{k\to\infty} Y_{n_k}^{\max} = 0.$$

Poněvadž posloupnost $\left\{Y_{n_k}^{\max}\right\}_{k=1}^{\infty}$ je vybraná z konvergentní posloupnosti $\{Y_n^{\max}\}_{n=1}^{\infty}$, platí

$$\lim_{n\to\infty} Y_n^{\max} = 0.$$

Analogicky lze ukázat, že také $\lim_{n\to\infty} Y_n^{\min} = 0$.

10.2.2 Pohyb jednoho mravence

V předchozím pododstavci jsme sestavili a analyzovali model pohybu řady mravenců, který vycházel z předpokladu, že každý mravenec sleduje svého předchůdce a míří přímo k němu. Nyní se budeme zabývat otázkou, nakolik je tento předpoklad realistický, tedy zda jeden mravenec je schopen směřovat k nějakému cíli. O schopnostech jednoho mravence nebudeme předpokládat více než to, že umí vnímat každým z tykadel koncentraci nějakého feromonu. Podle rozdílu koncentrací feromonu přijímaných jednotlivými tykadly mění směr svého pohybu.

Označme $x = x(t)$ a $y = y(t)$ souřadnice hlavy mravence, $\vartheta = \vartheta(t)$ směrový úhel osy těla mravence, viz obr. 10.2. Předpokládejme pro jednoduchost, že se mravenec pohybuje konstantní rychlostí v, tj. že vektor jeho rychlosti je $(v\cos\vartheta, v\sin\vartheta)$. Za krátký časový interval Δt se poloha mravencovy hlavy změní o

$$\Delta x = (v\cos\vartheta)\,\Delta t, \quad \Delta y = (v\sin\vartheta)\,\Delta t.$$

Předpokládejme dále, že mravenec mění směrový úhel osy těla v časovém intervalu Δt v závislosti na koncentracích feromonu C_l a C_r přijatých levým a pravým tykadlem, tedy

$$\Delta\vartheta = F\left(C_l, C_r\right)\Delta t,$$

kde F je nějaká funkce dvou proměnných. Standardním limitním přechodem $\Delta t \to 0$ dostaneme třídu modelů pohybu jednoho mravence ve tvaru

$$x' = v\cos\vartheta, \quad y' = v\sin\vartheta, \quad \vartheta' = F\left(C_l, C_r\right). \tag{10.30}$$

Abychom dostali konkrétní model, musíme specifikovat funkci F. Budeme předpokládat, že existuje nějaká maximální změna směru pohybu $\theta > 0$, jíž je mravenec schopen, tj. $|\vartheta'| \leq \theta$. Aktuální změna směru pohybu je tím větší, čím je větší rozdíl $\Delta C = C_l - C_r$ koncentrací feromonu na koncích tykadel. Je-li tento rozdíl nulový, směr pohybu se nemění; je-li na levém tykadle větší koncentrace feromonu než na pravém, tj. když $\Delta C > 0$, mravenec se otáčí v kladném smyslu, v opačném případě v záporném smyslu. Uvedené předpoklady splňuje funkce F tvaru

$$F\left(C_l, C_r\right) = \theta \operatorname{sgn}(\Delta C) f(|\Delta C|), \tag{10.31}$$

kde funkce $f : \langle 0, \infty) \to \langle 0, \infty)$ je neklesající, spojitá a splňuje podmínky

$$f(0) = 0, \quad \lim_{\xi \to \infty} f(\xi) = 1.$$

Nejjednodušší funkce s těmito vlastnostmi je

$$f(\xi) = \frac{\xi}{\xi + \varrho}\,, \tag{10.32}$$

kde ϱ je kladná konstanta. Zbývá vyjádřit koncentrace feromonu na koncích tykadel. Předpokládejme, že zdroj feromonu se nachází v bodě $Z = [x_Z, y_Z]$ a odtud se šíří do prostoru všemi směry. Jeho koncentrace v bodě A bude tedy nepřímo úměrná druhé mocnině vzdáleností bodů A a Z. Kladnou konstantu úměrnosti, která závisí na koncentraci feromonu ve zdroji a na vlastnostech prostředí, označíme c. Dále označme R_l, resp. R_r, vzdálenost bodu Z od konce levého, resp. pravého, tykadla. Pak je

$$C_l = \frac{c}{R_l^2}, \quad C_r = \frac{c}{R_r^2}, \quad \Delta C = \frac{c}{R_l^2 R_r^2}\left(R_r^2 - R_l^2\right).$$

Dosazením do (10.32) dostaneme

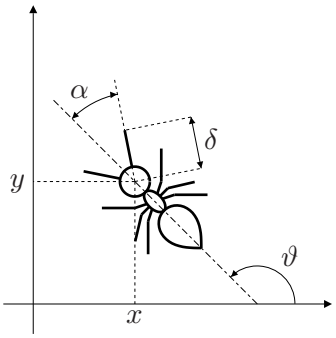
$$f\left(|\Delta C|\right) = \frac{c\left|R_r^2 - R_l^2\right|}{c\left|R_r^2 - R_l^2\right| + \varrho R_l^2 R_r^2}\,. \tag{10.33}$$

Nechť δ označuje délku jednoho tykadla (přesněji vzdálenost konce tykadla od středu hlavy) a α úhel, který tykadlo svírá s osou těla; zřejmě je $\delta > 0$, $0 < \alpha < \frac{\pi}{2}$. Souřadnice konce levého, resp. pravého, tykadla tedy jsou

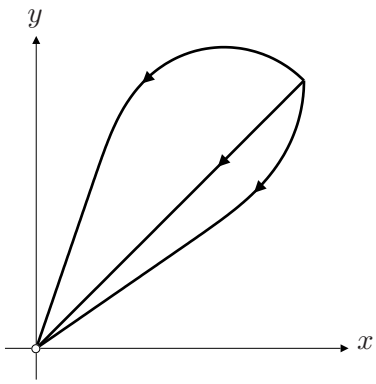
$$\left[x + \delta\cos\left(\vartheta + \alpha\right)\,,\, y + \delta\sin\left(\vartheta + \alpha\right)\right]\,,$$

resp.

$$\left[x + \delta\cos\left(\vartheta - \alpha\right)\,,\, y + \delta\sin\left(\vartheta - \alpha\right)\right]\,.$$



Obr. 10.2



Obr. 10.3

Pro vzdálenost R_l, resp. R_r, bodu $Z = [x_Z, y_Z]$ od levého, resp. pravého, tykadla platí

$$R_l^2 = (x_Z - x - \delta\cos(\vartheta+\alpha))^2 + (y_Z - y - \delta\sin(\vartheta+\alpha))^2\,, \qquad (10.34)$$

resp.

$$R_r^2 = (x_Z - x - \delta\cos(\vartheta-\alpha))^2 + (y_Z - y - \delta\sin(\vartheta-\alpha))^2\,. \qquad (10.35)$$

Odtud plyne

$$\begin{aligned} & R_r^2 - R_l^2 \;= \\ = \;& -2\delta\,(x_Z - x)\,(\cos(\vartheta-\alpha) - \cos(\vartheta+\alpha)) - \\ & -2\delta\,(y_Z - y)\,(\sin(\vartheta-\alpha) - \sin(\vartheta+\alpha)) + \\ & +\delta^2\left(\cos^2(\vartheta-\alpha) - \cos^2(\vartheta+\alpha)\right) + \\ & +\delta^2\left(\sin^2(\vartheta-\alpha) - \sin^2(\vartheta+\alpha)\right) \;= \\ = \;& -2\delta\,(2\,(x_Z - x)\sin\vartheta\sin\alpha - 2\,(y_Z - y)\cos\vartheta\sin\alpha) \;= \\ = \;& 4\delta\sin\alpha\,((y_Z - y)\cos\vartheta - (x_Z - x)\sin\vartheta)\,, \end{aligned} \qquad (10.36)$$

Nyní dosadíme (10.34), (10.35) a (10.36) do (10.33). Výsledný tvar funkce f a vztah

$$\operatorname{sgn}(\Delta C) \;=\; \operatorname{sgn}((y_Z - y)\cos\vartheta - (x_Z - x)\sin\vartheta)\,.$$

dosadíme do (10.31). Dostaneme vyjádření funkce F, které dosadíme do (10.30) a tím obdržíme model pohybu jednoho mravence. Tento model je

dosti složitý, takže z něho lze obtížně získat nějaké analytické výsledky. Lze ho ovšem řešit numericky a tím dostat tvar mravencovy cesty. To lze udělat v případě, že se bod Z nepohybuje, tedy když x_Z, y_Z jsou konstanty a řešený systém je autonomní, i v opačném případě, když $x_Z = x_Z(t)$, $y_Z = y_Z(t)$ a systém není autonomní.

Na obr. 10.3 jsou znázorněny tvary cesty mravenců v případě, že zdroj feromonů se nepohybuje a je v počátku souřadnic. Použité parametry byly: $v = 1$, $\theta = \frac{\pi}{2}$, $c = 10$, $\varrho = 0.01$, $\delta = 0.1$, $\alpha = \frac{\pi}{6}$. Vidíme, že po „zorientování se“ směřuje mravenec přímo k cíli. Toto „zorientování“ je tím rychlejší, čím přesněji směřovala osa těla mravence k cíli na počátku. Na základě tohoto výsledku lze přijmout předpoklad z odstavce 10.2.1.

Pokud je vzdálenost zdroje feromonu a mravencovy hlavy velká, přesněji řečeno, když $c|R_r^2 - R_l^2| \ll \varrho R_l^2 R_r^2$, pak porovnáním s (10.33) vidíme, že $f(|\Delta C|) \approx 0$. V takovém případě tedy můžeme model (10.30) nahradit jednoduchým systémem rovnic

$$x' = v\cos\vartheta, \quad y' = v\sin\vartheta, \quad \vartheta' = 0,$$

jehož řešením s počáteční podmínkou $x(0) = x_0$, $y(0) = y_0$, $\vartheta(0) = \vartheta_0$ je

$$x(t) = x_0 + vt\cos\vartheta_0, \quad y(t) = y_0 + vt\sin\vartheta_0, \quad \vartheta(t) = \vartheta_0.$$

Mravenec tedy na feromon nereaguje, nezmění směr a pohybuje se po přímce. To samo o sobě není nijak překvapivý závěr. Upozorňuje ale na skutečnost, že může být obtížné experimentálně rozhodnout, zda vzdálený mravenec nereaguje proto, že podnět je natolik slabý, že ho nezachytil, nebo proto, že rozdíl podnětů na koncích jednotlivých tykadel je příliš malý.

10.3 Vývoj vzorců chování

Jako motivaci k úvahám tohoto odstavce uvedeme jedno pozorování paviánů. Ti ve svém přirozeném prostředí žijí v tlupách, které se člení na mnoho „rodin“ tvořených dospělým samcem, jednou nebo několika samicemi a jejich potomky. Samec „svým“ samicím brání, aby se od něho příliš vzdálily. Přitom ale čas od času dochází k soubojům samců o samice. H. Kummer provedl v zoologické zahradě následující pokus. Dva samce, kteří se dříve neznali, umístil do velkého výběhu a to tak, že samec A se mohl po výběhu volně pohybovat, samec B byl v malé kleci, z níž mohl samce A pozorovat, ale nemohl nijak zasahovat do jeho chování. Potom do výběhu vpustil samici, kterou žádný ze samců před tím neznal. Samec A se

během asi dvaceti minut začal chovat jako její „vlastník“. Potom byl samec B vpuštěn do výběhu. Ten se vyhnul jakémukoliv styku se samcem A a samicí. Tento výsledek mohl být vysvětlen dvěma způsoby. Buď byl samec B slabší a proto nechtěl riskovat souboj se samcem A, nebo B respektoval „vlastnická práva“ samce A. Kummer proto obě zvířata oddělil a po dvou týdnech pokus zopakoval s novou samicí a s vyměněnými rolemi samců. Tentokrát si samici „přisvojil“ samec B a A do jeho „práv“ nezasahoval. Správné vysvětlení je tedy to druhé.

Sestavíme a budeme analyzovat model, který se pokouší vysvětlit původ takového chování, obecněji chování v konfliktních situacích, kdy dva jedinci nějaké populace soupeří o nějaké zdroje. Populací mohou být samci a zdrojem samice, smečky vlků a lovecké teritorium, stromy a místo na slunci a podobně. Budeme předpokládat, že vzorce chování — jisté relativně stálé způsoby, jak se jedinec v konfliktní situaci zachová — jsou dědičné, občas se jako mutace objeví nějaký nový vzorec. Vzorce chování v populaci jsou vystaveny Darwinovské selekci, tj. reprodukční zdatnost jedince závisí na tom, jaký vzorec chování použil on a ostatní příslušníci populace.

10.3.1 Obecný model soupeření

Předpokládejme, že v určitém čase projevuje každý jedinec z uvažované populace právě jeden z k možných vzorců chování. Nevylučujeme možnost, že tentýž jedinec v jiném čase používá jiný vzorec. Označme $n_i = n_i(t)$ počet jedinců v populaci, kteří v čase t používají i-tý vzorec chování. Pak

$$N = N(t) = \sum_{i=1}^{k} n_i(t)$$

je počet všech jedinců populace v čase t a

$$x_i = x_i(t) = \frac{n_i}{N}$$

je frekvence výskytu i-tého vzorce chování v čase t. Abychom mohli sestavit spojitý dynamický model vývoje frekvencí výskytu jednotlivých vzorců chování, budeme předpokládat, že funkce x_i, $i = 1, 2, \ldots, k$ jsou diferencovatelné. Tento předpoklad není úplně realistický, neboť x_i ve skutečnosti může nabývat pouze racionálních hodnot, ale při velkém N ho lze jako rozumné zjednodušení přijmout. Platí

$$\sum_{i=1}^{k} x_i = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{k} n_i = 1\,.$$

Označme dále a_{ij} zdatnost (průměrný počet potomků za časovou jednotku) jedince používajícího i-tý vzorec chování, který se střetl s jedincem používajícím j-tý vzorec. Koeficienty a_{ij} považujeme za konstantní, tedy za určené pouze prostředím, v němž se odehrává vývoj uvažované populace. Pravděpodobnost střetu konkrétního jedince používajícího i-tý vzorec s nějakým jedincem používajícím j-tý vzorec je x_j. Proto

$$c_i = \sum_{j=1}^{k} a_{ij} x_j$$

je průměrný počet potomků (vztažený k časové jednotce) jedince používajícího i-tý vzorec chování; $n_i c_i$ je počet potomků (opět za časovou jednotku) všech jedinců používajících i-tý vzorec chování.

Uvažujme nyní krátký časový interval Δt. Označíme-li ještě m mortalitu (průměrný počet jedinců uhynulých za jednotku času) uvažované populace, bude

$$\begin{aligned} n_i(t+\Delta t) &= n_i(t) + n_i(t)c_i(t)\Delta t - m n_i(t)\Delta t = \\ &= n_i(t)\left[1 - (m - c_i(t))\Delta t\right] = \\ &= N(t)x_i(t)\left[1 - \left(m - \sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t)\right)\Delta t\right] \end{aligned}$$

a

$$\begin{aligned} N(t+\Delta t) &= \sum_{i=1}^{k} n_i(t+\Delta t) = \\ &= N(t)\sum_{i=1}^{k} x_i(t)\left[1 - \left(m - \sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t)\right)\Delta t\right] = \\ &= N(t)\left[\sum_{i=1}^{k} x_i(t) - \left(m\sum_{i=1}^{k} x_i(t) - \sum_{i=1}^{k}\sum_{j=1}^{k} x_i(t)a_{ij}x_j(t)\right)\Delta t\right] = \\ &= N(t)\left[1 - \left(m - \sum_{i=1}^{k}\sum_{j=1}^{k} x_i(t)a_{ij}x_j(t)\right)\Delta t\right]. \end{aligned}$$

Označíme-li

$$\mathbf{x}(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ \vdots \\ x_k(t) \end{bmatrix} \quad \text{a} \quad A = \begin{bmatrix} a_{11} & \dots & a_{ik} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{k1} & \dots & a_{kk} \end{bmatrix},$$

je $\sum_{i=1}^{k}\sum_{j=1}^{k} x_i(t)a_{ij}x_j(t) = \mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)$ a tedy

$$N(t+\Delta t) \;=\; N(t)\left[1-\left(m-\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\right)\Delta t\right] .$$

Dostáváme

$$x_i(t+\Delta t) \;=\; \frac{n_i(t+\Delta t)}{N(t+\Delta t)} \;=\; x_i(t)\frac{1-\left(m-\sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t)\right)\Delta t}{1-\left(m-\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\right)\Delta t},$$

a tedy

$$\begin{aligned}\frac{x_i(t+\Delta t)-x_i(t)}{\Delta t} \;&=\; \frac{x_i(t)}{\Delta t}\left(\frac{1-\left(m-\sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t)\right)\Delta t}{1-\left(m-\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\right)\Delta t}-1\right) \;=\\ &=\; x_i(t)\frac{\sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t)-\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)}{1-\left(m-\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\right)\Delta t}.\end{aligned}$$

Odtud limitním přechodem $\Delta t \to 0$ obdržíme systém obyčejných diferenciálních rovnic

$$x_i'(t) \;=\; x_i(t)\left(\sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t)-\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\right), \quad i=1,2,\ldots,k. \qquad (10.37)$$

Tento systém bývá nazýván *selekční systém* nebo *replikátorová rovnice*. V uvažovaném případě popisuje vývoj frekvencí replikujících se vzorců chování v populaci. Obecně však může jít o jakékoliv *replikátory* — geny, genplexy, znaky, memy a podobně, které podléhají Darwinovské selekci.

Má-li systém (10.37) na množině (simplexu)

$$S^k \;=\; \left\{[x_1,x_2,\ldots,x_k]^T \in \overline{\mathbb{R}^k_+} : \sum_{i=1}^{k} x_i = 1\right\}$$

asymptoticky stabilní stacionární řešení $\mathbf{x}(t) \equiv \hat{\mathbf{x}} = [\hat{x}_1,\hat{x}_2,\ldots,\hat{x}_k]^T$, lze $\hat{\mathbf{x}}$ považovat za ustálené rozložení vzorců chování. Nemění-li se v tomto případě vnější podmínky (koeficienty matice A), frekvence jednotlivých vzorců

chování zůstávají v populaci konstantní. Pokud se frekvence změní (například když v důsledku mutace budou někteří potomci používat jiné vzorce chování než jejich rodiče) a tato změna nebude velká, po čase se frekvence jednotlivých vzorců chování v populaci vrátí ke stavu $\hat{\mathbf{x}}$. Proto se takové rozložení vzorců chování $\hat{\mathbf{x}}$ nazývá *evolučně stabilní strategie*. Přitom není podstatné, zda každý jedinec po celou dobu svého (plodného) života používá právě jeden vzorec chování, nebo zda jeden jedinec používá v různých dobách různé vzorce chování, přičemž i-tý používá s pravděpodobností $\hat{x}_i$. Je samozřejmě také možné, aby každý jedinec používal jednotlivé vzorce chování s jemu vlastní pravděpodobností. Podstatná je pouze pravděpodobnost (frekvence) používání jednotlivých vzorců chování v celé populaci.

Pro řešení systému (10.37) platí

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\left(\sum_{i=1}^{k} x_i(t) - 1\right) &= \sum_{i=1}^{k} x_i'(t) = \\ &= \sum_{i=1}^{k} x_i(t)\left(\sum_{j=1}^{k} a_{ij}x_j(t) - \mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\right) = \\ &= \mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\left(1 - \sum_{i=1}^{k} x_i(t)\right),\end{aligned}$$

takže

$$\frac{\dfrac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\left(\sum\limits_{i=1}^{k} x_i(t) - 1\right)}{\sum\limits_{i=1}^{k} x_i(t) - 1} = -\mathbf{x}^T(t)A\mathbf{x}(t)\,.$$

Integrací poslední rovnosti v mezích od 0 do t dostaneme

$$\left[\ln\left(\sum_{i=1}^{k} x_i(s) - 1\right)\right]_{s=0}^{t} = -\int_0^t \mathbf{x}^T(s)A\mathbf{x}(s)\mathrm{d}s\,,$$

neboli

$$\sum_{i=1}^{k} x_i(t) - 1 = \left(\sum_{i=1}^{k} x_i(0) - 1\right)\exp\left(\int_t^0 \mathbf{x}^T(s)A\mathbf{x}(s)\mathrm{d}s\right).$$

To znamená, že z rovnosti $\sum\limits_{i=1}^{k} x_i(0) = 1$ plyne pro všechna $t \geq 0$ platnost

rovnosti $\sum_{i=1}^{k} x_i(t) = 1$. Tím jsme ukázali, že S^k je invariantní množinou systému (10.37).

Z tvaru rovnice (10.37) také vidíme, že pokud je i-tá složka jejího řešení v počátečním čase $t = 0$ nulová, $x_i(0) = 0$, pak z jednoznačnosti řešení plyne, že $x_i(t) = 0$ pro všechna $t \geq 0$. Jinak řečeno, hranice simplexu S^k a každá „stěna“[4] tvořící tuto hranici je pozitivně invariantní množinou systému (10.37). To znamená, že všechny vzorce chování, které byly v populaci na počátku, zůstávají stále přítomny, případně mohou vymizet až v nekonečném čase. Vzorce chování, které se v populaci nevyskytovaly, se v ní nemohou objevit.

Replikátorová rovnice popisuje tedy jen první složku procesu evoluce — selekci, tj. jeho deterministickou část. Druhou složku — náhodné mutace — samozřejmě nelze deterministickým systémem popsat.

Transformace replikátorové rovnice na Lotkův-Volterrův systém

Zavedeme zobrazení $F : \operatorname{int} S^k \to \mathbb{R}_+^{k-1}$, tj. zobrazení $F = [f_1, f_2, \ldots, f_k]$ vnitřku k-rozměrného simplexu S^k do vnitřku prvního orthantu $(k-1)$-rozměrného euklidovského prostoru. Toto zobrazení definujeme rovnostmi

$$y_j = f_j(x_1, x_2, \ldots, x_k) = \frac{x_j}{x_k}, \quad j = 1, 2, \ldots, k-1. \tag{10.38}$$

Dále definujeme zobrazení $G = [g_1, g_2, \ldots, g_{k-1}] : \mathbb{R}_+^{k-1} \to \operatorname{int} S^k$ vztahy

$$x_i = g_i(y_1, y_2, \ldots, y_{k-1}) = \begin{cases} y_i \left(1 - \sum_{j=1}^{k-1} y_j\right), & i = 1, 2, \ldots, k-1, \\ 1 - \sum_{j=1}^{k-1} y_j, & i = k. \end{cases}$$

[4] „Stěnou“ je míněna jakákoliv podmnožina simplexu S^k tvaru

$$\left\{ [x_1, x_2, \ldots, x_k]^T \in \overline{\mathbb{R}_+^k} : \sum_{i=1}^{k} x_i = 1, (\exists j \in \{1, 2, \ldots, k\})\, x_j = 0 \right\}.$$

Snadno ověříme, že F a G jsou prostá, diferencovatelná a splňují rovnost

$$G \circ F(x_1, x_2, \dots, x_k) = G\left(\frac{x_1}{x_k}, \frac{x_2}{x_k}, \dots, \frac{x_{k-1}}{x_k}\right) =$$
$$= G\left(\frac{y_1\left(1 - \sum_{j=1}^{k-1}\right)}{1 - \sum_{j=1}^{k-1}}, \frac{y_2\left(1 - \sum_{j=1}^{k-1}\right)}{1 - \sum_{j=1}^{k-1}}, \dots, \frac{y_{k-1}\left(1 - \sum_{j=1}^{k-1}\right)}{1 - \sum_{j=1}^{k-1}}\right) =$$
$$= [x_1, x_2, \dots, x_k].$$

To znamená, že F a G jsou vzájemně inverzní difeomorfismy prostorů S^k a $\mathbb{R}_+^{k-1}$.

Nechť $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_k(t)]^t$ je řešení replikátorové rovnice (10.37) s počáteční hodnotou uvnitř simplexu S^k. Tato vektorová funkce má každou souřadnici kladnou. Proto zobrazení $\tau : \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ dané předpisem

$$s = \tau(t) = \int_0^t x_k(\sigma)\mathrm{d}\sigma \tag{10.39}$$

je rostoucí a má vlastnosti

$$\tau(0) = 0,\ \tau(t) > 0 \text{ pro } t > 0, \quad \lim_{t\to\infty} \tau(t) = \infty.$$

Proměnnou $s = \tau(t)$ můžeme proto považovat za transformovaný čas; za čas, který neplyne stejnoměrně, ale závisle na velikosti proměnné $x_k(t)$, a to tak, že

$$\frac{\mathrm{d}s}{\mathrm{d}t} = x_k(t), \quad \frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}s} = \frac{1}{x_k(t)} = \frac{1}{x_k\big(\tau^{-1}(s)\big)}.$$

Nyní pro libovolné $j = 1, 2, \dots, k-1$ vypočítáme (a pro zkrácení zápisu

budeme vynechávat označení nezávisle proměnných):

$$\begin{aligned} y_j' &= \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}s} y_j = \frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}s}\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\frac{x_j}{x_k} = \frac{1}{x_k}\frac{x_j' x_k - x_j x_k'}{x_k^2} = \\ &= \frac{x_j\left(\sum_{p=1}^{k} a_{jp}x_p - \mathbf{x}^T A\mathbf{x}\right)x_k - x_j x_k\left(\sum_{p=1}^{k} a_{kp}x_p - \mathbf{x}^T A\mathbf{x}\right)}{x_k^3} = \\ &= \frac{1}{x_k^3} x_j x_k \sum_{p=1}^{k} (a_{jp} - a_{kp})\, x_p = \\ &= \frac{x_j}{x_k}\left(\sum_{p=1}^{k-1} (a_{jp} - a_{kp})\frac{x_p}{x_k} + (a_{jk} - a_{kk})\right) = \\ &= y_j\left(a_{jk} - a_{kk} - \sum_{p=1}^{k-1} (a_{kp} - a_{jp})\, y_p\right). \end{aligned}$$

Označme nyní

$$r_j = a_{jk} - a_{kk}, \quad b_{ji} = a_{ki} - a_{ji}, \quad i, j = 1, 2, \ldots, k-1. \tag{10.40}$$

Dostaneme tak rovnice

$$y_j'(s) = y_j(s)\left(r_j - \sum_{i=1}^{k-1} b_{ji} y_i(s)\right), \quad j = 1, 2, \ldots, k-1. \tag{10.41}$$

To je $(k-1)$-rozměrný systém s kvadratickou nelinearitou; je to klasický Lotkův-Volterrův systém.

Provedené úvahy můžeme shrnout: Bijektivní zobrazení F vnitřku k-rozměrného simplexu S^k na vnitřek prvního orthantu $\mathbb{R}_+^{k-1}$ dané vztahem (10.38) převádí trajektorie replikátorové rovnice (10.37) na trajektorie Lotkova-Volterrova systému (10.41) s parametry danými rovnostmi (10.40). Místo systému (10.37) lze tedy analyzovat jednodušší systém (10.41).

Čas t, který je nezávisle proměnnou replikátorové rovnice, je vztahem (10.39) transformován na čas s, který je nezávisle proměnnou Lotkova-Volterrova systému. Čas popisující kinematiku selekce je transformován na čas popisující vývoj vztahů vícedruhového společenstva nějakých organismů. V tomto smyslu lze rovnost (10.39) považovat za transformaci mezi evolučním časem a časem ekologickým.

10.3.2 Model soupeření „jestřábů“ a „holubic“

Předpokládejme, že se v populaci vyskytují pouze dva vzorce chování nazvané „jestřáb“ (*hawk*) a „holubice“ (*dove*). Jedinec používající první z nich — „jestřáb“ — bojuje o zdroj a ustoupí jedině po prohraném boji; jedinec používající druhý vzorec — „holubice“ — o zdroje nebojuje a spotřebovává je pouze v případě, že jeho protivník ustoupí. Předpokládejme, že zdatnost jedince, nespotřebovávajícího zdroje, je c; užitek ze spotřebovaného zdroje (přírůstek zdatnosti) je $V > 0$; náklady na boj (úbytek zdatnosti) jsou $D > 0$. Všichni „jestřábi“ jsou stejně silní, takže při setkání dvou „jestřábů“ je pravděpodobnost spotřebování zdroje kterýmkoliv z nich stejná (rovna $\frac{1}{2}$). Při setkání „jestřába“ a „holubice“ zdroj spotřebuje „jestřáb“ a při setkání dvou „holubic“ je stejná pravděpodobnost, že kterákoliv z nich zdroj spotřebuje. Je tedy

$$a_{11} = c + \frac{V-D}{2}, \quad a_{12} = c + V, \quad a_{21} = c, \quad a_{22} = c + \frac{V}{2}, \tag{10.42}$$

$$r_1 = \frac{V}{2}, \quad b_{11} = \frac{D-V}{2}.$$

Stavová proměnná y nyní označuje podíl frekvencí „jestřábů“ a „holubic“ v populaci. Model (10.41) je tvaru

$$y' \;=\; y\left(\frac{V}{2} - \frac{D-V}{2}y\right). \tag{10.43}$$

Stacionární řešení rovnice (10.43) jsou $y(t) \equiv 0$ (v populaci se vyskytují pouze „holubice“) a $y(t) \equiv V/(D-V)$. Poněvadž proměnná y může nabývat pouze nezáporných hodnot, má druhé stacionární řešení význam pouze pokud $V < D$.

Označme $f(y) = \frac{1}{2}y\big(V - (D-V)y\big)$ pravou stranu rovnice (10.43). Pak

$$f'(y) = \frac{1}{2}V - (D-V)y,$$

tedy

$$f'(0) = \frac{V}{2} > 0, \quad f'\left(\frac{V}{D-V}\right) = -\frac{1}{2}V < 0.$$

Odtud plyne, že stacionární řešení $y(t) \equiv 0$ je nestabilní. Pokud je $V < D$, pak stacionární řešení $y(t) \equiv V/(D-V)$ je asymptoticky stabilní. Tedy

$$\lim_{t\to\infty} y(t) = \begin{cases} \dfrac{V}{D-V}, & V < D, \\ \infty, & V \geq D. \end{cases}$$

Z provedené analýzy plyne závěr: Pokud náklady na boj nepřevýší užitek ze zdrojů ($V \geq D$), v populaci převládnou „jestřábi“; jsou-li náklady na boj větší než užitek ze zdrojů, ($V < D$), poměr frekvencí výskytu „jestřábů“ a „holubic“ v populaci se ustálí na hodnotě $V/(D-V)$. To znamená, že s rostoucími náklady na boj roste podíl „holubic“ v populaci.

Pro relativní frekvence „jestřábů“ x_1, resp. „holubic“ x_2 platí $x1/x_2 = V/(D-V)$ a $x1+x_2 = 1$. Z těchto vztahů vypočítáme, že relativní frekvence „jestřábů“ a „holubic“ v rovnovážnném stavu jsou

$$x_1^* = \frac{V}{D} \quad \text{a} \quad x_2^* = \frac{D-V}{D}.$$

Všimněme si ještě průměrného užitku ze zdrojů, který vyjádříme jako průměrný přírůstek reprodukční zdatnosti jedince z uvažované populace. V případě, že se v populaci vyskytují pouze „holubice“, je tento užitek roven $V/2$; v případě, že se v populaci vyskytují pouze „jestřábi“, je tento užitek $(V-D)/2 < V/2$; v případě, že v populaci jsou ustálené frekvence „jestřábů“ V/D a „holubic“ $1-V/D$, je tento užitek

$$\frac{V}{D}\left(\frac{V}{D}\frac{V-D}{2} + \frac{D-V}{D}V\right) + \frac{D-V}{D}\left(\frac{V}{D}0 + \frac{D-V}{D}\frac{V}{2}\right) = \\ = \frac{V}{2}\left(1-\frac{V}{D}\right) < \frac{V}{2}\,.$$

Vidíme, že užitek ze zdrojů je v populaci tvořené pouze „holubicemi“ větší, než užitek ze zdrojů v populacích, jejichž rozložení vzorců chování představuje evolučně stabilní strategie; populace samých „holubic“ využívá zdroje nejefektivněji. Tento — na první pohled paradoxní — výsledek ukazuje známou skutečnost, že evoluce neprobíhá na úrovni populací, ale na úrovni jedinců. Pokud se totiž do populace „holubic“ dostane „jestřáb“, má velkou evoluční výhodu. Užitek ze zdrojů je pro něho dvakrát větší než pro „holubici“. Jeho geny se budou v populaci šířit a jsou-li náklady na boj malé, „jestřábi“ podle našeho modelu v populaci převládnou. Jsou-li ale náklady na boj velké, s rostoucím zastoupením „jestřábů“ v populaci roste pravděpodobnost, že v konfliktu narazí „jestřáb“ na „jestřába“, průměrný užitek ze zdrojů získaných bojem se výrazně zmenšuje a začne být výhodnější neplýtvat energií na boj, tedy chovat se jako „holubice“.

Studovaný model poskytuje také jistý vhled do procesu růstu lesů. Zdrojem je pro strom sluneční světlo. Část energie, kterou z něho získá, „investuje“ do tvorby semen, její zbytek do růstu. Růst je vlastně bojem o sluneční světlo. Stejně vysoké stromy si vzájemně zastiňují v průběhu dne koruny.

Vyšší strom (vítěz v konfliktu) získá více slunečního svitu a zastíní strom menší. Náklady na boj (růst) nejsou vysoké, neboť stromy si tvoří opěrné orgány z neživé hmoty (dřeva), která nepotřebuje stále dodávat energii. Výsledkem soupeření o sluneční svit jsou vysoké stromy v lese. Nápadně vysoké jsou zejména stromy v tropických deštných lesích, kde je užitek ze zdroje, tj. energie slunečního světla, velká.

10.3.3 Model soupeření o zdroje s definovaným vlastnictvím

Předpokládejme nyní, že je nějakým způsobem určeno vlastnictví zdrojů. Přitom ale konflikty o zdroje pokračují, jde v nich o přivlastnění volného zdroje nebo o „předefinování vlastnických vztahů“. Nechť vedle vzorců chování „jestřáb“ a „holubice“ existuje ještě třetí vzorec nazvaný „měšťák“ (*bourgeois*). „Měšťák“ brání zdroje ve svém vlastnictví jako „jestřáb“. Pokud se ale dostane ke zdroji, který není bráněn, zmocní se ho; při soupeření o zdroj, který není jeho, se tedy chová jako „holubice“.

Označme po řadě x_1, x_2 a x_3 relativní frekvence „jestřábů“, „holubic“ a „měšťáků“ v populaci. Zdatnosti a_{ij}, $i,j = 1,2$ jsou opět dány rovnostmi (10.42). Dále pro jednoduchost předpokládejme, že při konfliktu „měšťáka“ s nějakým jedincem z populace je stejná pravděpodobnost rovná $\frac{1}{2}$, že kdokoliv z nich je vlastníkem zdroje, o nějž v konfliktu jde. Pak je

$$a_{13} = c + \frac{1}{2}\frac{V-D}{2} + \frac{1}{2}V = c + \frac{3V-D}{4}, \quad a_{23} = c + \frac{1}{2}\frac{V}{2} = c + \frac{V}{4},$$

$$a_{31} = c + \frac{1}{2}\frac{V-D}{2} = c + \frac{V-D}{4}, \quad a_{32} = c + \frac{1}{2}V + \frac{1}{2}\frac{V}{2} = c + \frac{3V}{4},$$

$$a_{33} = c + \frac{1}{2}V.$$

Dosadíme do vztahů (10.40) a dostaneme

$$r_1 = \frac{V-D}{4}, \quad r_2 = -\frac{V}{4},$$

$$b_{11} = \frac{D-V}{4}, \quad b_{21} = \frac{V-D}{4}, \quad b_{12} = -\frac{V}{4}, \quad b_{22} = \frac{V}{4}.$$

Transformovaný model (10.41) je nyní tvaru

$$\begin{aligned} y_1' &= \tfrac{1}{4}y_1\left(V - D - (D-V)y_1 + Vy_2\right), \\ y_2' &= \tfrac{1}{4}y_2\left(\ -V\ \ + (D-V)y_1 - Vy_2\right). \end{aligned} \tag{10.44}$$

Tento systém má v prvním kvadrantu jediný singulární bod $[y_1^*, y_2^*] = [0, 0]$. Pro Jacobiho matici tohoto systému platí

$$J(y_1, y_2) = \tfrac{1}{4}\begin{bmatrix} V - D - 2(D-V)y_1 + Vy_2 & Vy_1 \\ (D-V)y_1 & -V + (D-V)y_1 - 2Vy_2 \end{bmatrix},$$

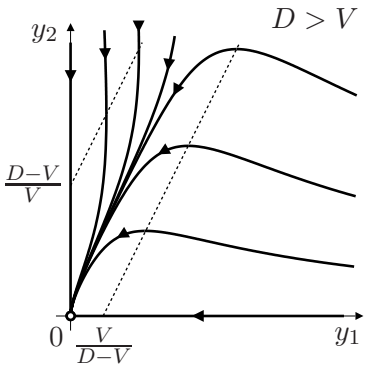
$$J(0,0) = \tfrac{1}{4}\begin{bmatrix} V - D & 0 \\ 0 & -V \end{bmatrix}.$$

Charakteristický polynom matice $J(0,0)$ má kořeny $\lambda_1 = V - D$ a $\lambda_2 = -V$.

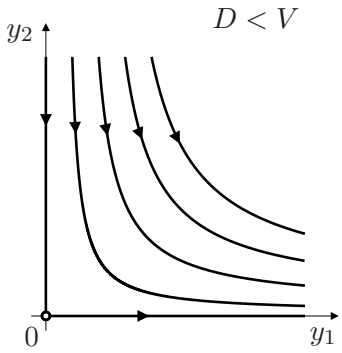
Pokud je $D > V$, jsou oba kořeny záporné a singulární bod $[0,0]$ je stabilní uzel. Tedy pro libovolné řešení systému (10.44) platí

$$\lim_{t\to\infty} y_1(t) = 0 = \lim_{t\to\infty} y_2(t).$$

Evolučně stabilní strategií je tedy vymizení „jestřábů“ i „holubic“ a zachování „měšťáků“. Průběh trajektorií v tomto případě je znázorněn na obr.10.4. Parametry jsou zde voleny tak, že $D/V = 3$, čárkovaně jsou znázorněny nulkliny.



Obr. 10.4



Obr. 10.5

Pokud $D < V$, mají charakteristické kořeny opačná znaménka a singulární bod $[0,0]$ je sedlo. Navíc v tomto případě je pravá strana první rovnice systému (10.44) pro $y_2 = 0$ kladná a pravá strana druhé rovnice je pro $y_1 = 0$ záporná. To znamená, že na ose y_1 jsou trajektorie orientovány doprava a na ose y_2 jsou orientovány dolů. Tedy pro libovolné řešení systému (10.44) s počáteční podmínkou $y_1(0) > 0$ platí

$$\lim_{t\to\infty} y_1(t) = \infty, \quad \lim_{t\to\infty} y_2(t) = 0.$$

Evolučně stabilní strategií je tedy výskyt pouze „jestřábů“ a vzmizení ostatních vzorců chování. Průběh trajektorií je znázorněn na obr. 10.5. Parametry jsou nyní voleny tak, že $D/V = \frac{1}{2}$. (Nakreslete si také nulkliny a „fázový portrét“ systému (10.44) v obou případech.)

Podobně jako v případě dvou možných vzorců chování i nyní platí, že jsou-li náklady na boj o zdroj menší než užitek z něho, pak v populaci převládnou „jestřábi“. Jsou-li naopak náklady na boj větší než užitek ze zdroje, v populaci převládnou „měšťáci“ a ostatní vzorce chování vymizí. Model tedy vysvětluje vývoj teritoriálního chování i chování paviánů uvedené na začátku.

10.4 Poznámky k literatuře

Matematický přístup k problematice vývoje bisexuální populace a tvorby párů v ní se objevuje koncem první poloviny dvacátého století:

> Keyfitz N. (1949) The mathematics of sex and marriage. *Sixth Berkeley Symp. Math. Stat. Probab.* Vol. 4: Biology and Health, p. 89–108.

Od té doby se touto problematikou zabývalo více autorů. Výsledky jsou shrnuty jednotným způsobem v práci

> Hadeler K. P., Waldstätter R., Wörz-Busekros A. (1988) Models for pair formation in bisexual populations. *J. Math. Biol.* Vol. 26, p. 635–649.

Z ní je také převzat obecný model (10.1). V tomto modelu koeficienty „porodnosti“, „mortality“ a „rozvodovosti“ nezávisí na velikosti populace; jedná se tedy o modifikaci Malthusova modelu růstu. Model s koeficienty závisejícími na velikosti a struktuře populace je studován v práci

> Castillo-Chavez C., Huang W. (1995) The logistic equation revisited: The two-sex case. *Math. Biosci.* Vol. 128, p. 299–316.

Tento modifikovaný Verhulstův model růstu má jediné netriviální asymptoticky stabilní řešení.

Otázku, zda mají mravenci nějaký smysl pro geometrii, položil Richard Feynman v kapitole „The Amateur Scientist“ své knihy

> Feynman R. P. (1985) Surely You're Joking, Mr. Feynman! Toronto: Bantam Books.
>
> Český překlad: Feynman R. P. (2001) To nemyslíte vážně, pane Feynmane! Praha: Aurora. (V předchozích českých vydáních nebyla tato kapitola zahrnuta.)

Model přímé mravenčí cesty vzniklé tak, že každý mravenec sleduje pouze svého bezprostředního předchůdce, popsal Alfred Bruckstein v práci

Bruckstein A. M. (1993) Why the Ant Trails Look so Stright and Nice. *Mathematical Intelligencer*. Vol. 15, no. 2, p. 59–62.

Problém je tam zařazen do širšího kontextu problematiky sledování pohyblivých cílů. (Bruckstein uvádí, že článek napsal v lednu 1991 poté, co několik raket SCUD Saddama Husseina minulo jeho pracovnu v Haifě.)

Model sledování feromonové stopy jedním mravencem je sestaven a analyzován v článku

Calenbuhr V., Deneubourg J.-L. (1990) A model for trail following in ants: individual and collective behaviour. In: Alt W., Hoffmann G. (Eds.) *Biological Motion. Proceedings of a Workshop held in Königswinter, March 16–19, 1989*. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona: Springer-Verlag.

V něm jsou také odkazy na pozorování, která jsou s modelem v souladu.

Pokus s paviány je popsán v knize

Kummer H. (1971) *Primates Societies*. Chicago: Aldine Atherton, Inc.

Pozdější pozorování paviánů ve volné přírodě:

Noe R. (1992) Aliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In: Harcourt A. H., de Waal F. B. M., *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press,

ukázala, že jejich chování je ještě složitější. Dva mladí samci se někdy spojí a společně odeženou starého samce od jeho samice. O tu se pak spolu poperou.

V průkopnickém článku

Maynard Smith J., Price G. R. (1973) The logic of animal conflict. *Nature*. Vol. 246, p. 15–18,

jeho autoři použili teorii her (která se do té doby zabývala pouze konflikty, v nichž alespoň jeden „hráč“ jedná racionálně) na modelování konfliktů mezi zvířaty (tedy protivníky, u nichž se žádné intelektuální schopnosti nepředpokládají) tak, že „výhru“ nahradili „evoluční výhodou“. John Maynard Smith později tuto problematiku zpracoval v podnětné monografii

Maynard Smith J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Evolučně stabilní strategii definoval Maynard Smith v termínech teorie her. Taylor a Jonker v práci

Taylor P. D., Jonker L. B. (1978) Evolutionarily stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* Vol. 40, p. 145–156,

ukázali, že evolučně stabilní strategie jsou stabilními singulárními body jistých systémů diferenciálních rovnic. Ekvivalenci replikátorové rovnice a Lotkova-Volterrova systému ukázal Josef Hofbauer v článku

Hofbauer J. (1981) On the occurrence of limit cycles in the Loka–Volterra equation. *Nonlinear Analysis*. Vol. 5, p. 1003–1007.

Populárně a přehledně je problematika vývoje chování živočichů zpracována v knize

Ridley M. (2000) *Původ ctnosti. O evolučních základech a zákonitostech nesobeckého jednání člověka*. Praha: Portál,

kde lze najít mnoho dalších odkazů.

Přehled symbolů

$\mathbb{N}$	množina všech přirozených čísel
$\mathbb{Z}$	množina všech celých čísel
$\mathbb{R}$	množina všech reálných čísel
$\mathbb{R}^m$	m-rozměrný euklidovský prostor
$\mathbb{R}_+$	otevřený interval $(0, \infty)$
$\mathbb{R}_+^m$	m-tá kartézská mocnina množiny $\mathbb{R}_+$
$C(D, \mathbb{R}^m)$	prostor všech spojitých zobrazení $D \to \mathbb{R}^m$
$C^1(D, \mathbb{R}^m)$	prostor všech spojitých zobrazení $D \to \mathbb{R}^m$ třídy C^1
C^+	kladná polotrajektorie
C^-	záporná polotrajektorie
$C^+(M)$	kladná polotrajektorie množiny M
$\Omega(C^+)$	ω-limitní množina
$\Omega(M)$	ω-limitní množina množiny M
$A(C^-)$	α-limitní množina
$\Lambda(C)$	limitní množina
∂M	hranice množiny M
$\overline{M}$	uzávěr množiny M
$\operatorname{int} M$	vnitřek množiny M
$d(x, M)$	vzdálenost bodu x od množiny M
$d(M_1, M_2)$	vzdálenost množin M_1, M_2
$\to$	konvergence
$\rightrightarrows$	stejnoměrná konvergence
$\lvert \cdot \rvert$	absolutní hodnota nebo norma
$\mathfrak{P}^2$	projektivní rovina
$J(x, y)$	hodnota Jacobiho matice v bodě $[x, y]$
$\vec{v}_I$, $\vec{v}_{II}$	charakteristické směry
$x = y \pmod{2\pi}$	x a y jsou ve vztahu $x = y + 2k\pi$, kde $k \in \mathbb{Z}$

Literatura

[KR] Kalas J., Ráb M. (1995) *Obyčejné diferenciální rovnice*. Brno: Masarykova univerzita.

[1] Amelkin V. V., Sadovskij A. P. (1982) *Matematičeskie modeli i differencialnye uravnenija*. Minsk: Vyšejšaja škola.

[2] Bailey N. (1957) *The Mathematical Theory of Epidemics*. New York.

[3] Bailey N. (1970) *Matematika v biologii i medicine*. Moskva: Mir (ruský překlad z anglického originálu).

[4] Bailey N. (1975) *The Mathematical Theory of Infectious Diseases and its Applications*. London: Charles Griffin.

[5] Bailey N., Sendov B., Tsanev R. (1974) *Mathematical Models in Biology and Medicine*. Amsterdam.

[6] Bašta A. a kol. (1978) *Aplikovaná matematika*. Praha: Státní nakladatelství technické literatury.

[7] Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. (1997) *Ekologie. Jedinci, populace, společenstva*. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého.

[8] Beltrami E. (1993) *Mathematical Models in the Social and Biological Sciences*. Boston, London: Jones and Barlett Publishers.

[9] Borůvka O., Herčík F. (1944) *Prostorový model života*. Věda a život 11/12.

[10] Braun M. (1978) *Differential Equations and Their Applications*. New York - Heidelberg - Berlin: Springer-Verlag.

[11] Braun M., Coleman C. S., Drew D. A. (Ed.) (1983) *Differential Equation Models*. New York: Springer-Verlag.

[12] Burton T. A. (Ed.) (1980) *Modelling and Differential Equations in Biology*. New York - Basel: Marcel Dekker.

[13] Capasso V. (1993) *Mathematical Structures of Epidemic Systems*. Berlin - Heidelberg: Springer-Verlag.

[14] Edelstein-Keshet L. (1987) *Mathematical Models in Biology*. New York: The Random House/Birkhäuser Mathematics Series.

[15] Glaser R. (1979) *Biologie trochu jinak*. Praha: Panorama.

[16] Gluškov V. M. a kol. (1980) *Metody matematičeskoj biologii*. Kyjev.

[17] Gluškov V. M., Ivanov V. V., Janěnko V. M. (1983) *Modelirovanije razvivajuščichsja sistem*. Moskva: Nauka.

[18] Hartman P. (1964) *Ordinary Differential Equations*. New York - London - Sydney: John Wiley and Sons.

[19] Havránek T., Albrecht V., Dvořák I., Jirků P., Louvar B. (1981) *Matematika pro biologické a lékařské vědy*. Praha: Academia.

[20] Hončariv R., Hončarivová K. (1989) *Matematické obrazy života*. Bratislava: Obzor.

[21] Hoppensteadt F. C., Peskin C. S. (1992) *Mathematics in Medicine and the Life Sciences*. New York: Springer-Verlag, Inc.

[22] Hoppensteadt F. C. (1975) *Mathematical Theories of Populations: Demographics, Genetics and Epidemics*. CMBS Lectures Vol. 20. Philadelphia: SIAM Publications.

[23] Koçak H. (1989) *Differential and Difference Equations through Computer Experiments*. New York - Berlin - Heidelberg - Tokyo: Springer-Verlag.

[24] Krasnoščekov P. S., Petrov A. A. (1983) *Principy postrojenija modelej*. Moskva.

[25] Křivý I. (1991) *Modely v populační biologii a ekologii*. Ostrava: Ostravská univerzita.

[26] Kůrka P. (Ed.) (1989) *Geometrie živého*. Praha: ZP ČSVTS při FGÚ ČSAV a Nakladatelství Doporučená četba.

[27] Lefschets S. (1957) *Differential Equations: Geometric Theory.* New York - London: Interscience Publishers.

[28] Mesterton-Gibbons M. (1989) *A Concrete Approach to Mathematical Modelling.* Addison-Wesley Publishing Company.

[29] Moisejev N. N., Dobrodnicyn A. A., Karpovová N. I., Ivanickij G. R., Kuniskij A. S., Sviežev Ju. M., Voroščuk A. N., Rvačev L. A. (1983) *Číslo a myšlení.* Praha: Mladá fronta.

[30] Molčanov A. M. (Ed.) (1975) *Matematičeskoe modelirovanie v biologii. Materialy I školy po matematičeskomu modelirovaniju složnych biologičeskich sistem.* Moskva: Nauka.

[31] Murray J. D. (1990) *Mathematical Biology.* Berlin - Heidelberg - New York - London - Paris - Tokyo: Springer-Verlag.

[32] Nečas J. (Ed.) (1977) *Aplikovaná matematika.* Oborové encyklopedie. Praha: Státní nakladatelství technické literatury.

[33] Pazourek J. (1992) *Simulace biologických systémů.* Praha: Grada a.s.

[34] Peschel M., Mende W. (1986) *The Predator-Prey Model. Do We Live in a Volterra World?* Wien - New York: Springer-Verlag.

[35] Pielou E. C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology.* New York - London - Sydney - Toronto: John Willey & Sons, Inc.

[36] Ponomarev K. K. (1973) *Sostavlenije differencialnych uravnenij.* Minsk: Vyšejšaja škola.

[37] Pych J. A. (1983) *Ravnovesije i ustojčivosť v modeljach populjacionnoj dinamiky.* Moskva: Nauka.

[38] Rashevsky N. (1964) *Some Medical Aspects of Mathematical Biology.* Springfield: Charles C. Thomas.

[39] Rosen R. (Ed.) (1973) *Foundations of Mathematical Biology.* New York and London: Academic Press.

[40] Ruan S., Wolkowicz G. S. K., Wu J. (Eds.) (1999) *Differential Equations with Application to Biology.* Providence, Rhode Island: American Mathematical Society.

[41] Smítalová K., Šujan Š. (1989) *Dynamické modely biologických spoločenstiev*. Bratislava: Veda, Vydavatel'stvo Slovenskej akadémie vied.

[42] Smith M. (1974) *Models in Ecology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

[43] Stewart I. (1996) *Čísla přírody. Neskutečná skutečnost matematické představivosti*. Bratislava: Archa s.r.o.

[44] Svirežev Ju. M., Logofet D. O. (1978) *Ustojčivosť biologičeskich soobščestv*. Moskva: Nauka.

[45] Tu P. N. V. (1992) *Dynamical Systems* Berlin - Heidelberg - New York: Springer-Verlag.

[46] Verhulst F. (1990) *Nonlinear Differential Equations and Dynamical Systems*. Berlin - Heildelberg: Springer-Verlag.

[47] Waltman P. (1974) *Deterministic Threshold Model in the Theory of Epidemics*. New York: Springer-Verlag.

[48] Yeargers E. K., Shonkwiler R. W., Herod J. V. (1996) *An Introduction to the Mathematics of Biology with Computer Algebra Models*. Boston - Basel - Berlin: Birkhäuser.

Rejstřík

amensalismus, 60
analýza modelu
    dimenzionální, 48
    matematická, 49

Bendixsonovo kritérium, 10
bod
    α-limitní, 5
    ω-limitní, 5
    singulární v nekonečnu, 19
býložravec, 129

cyklus
    α-limitní, 7
    ω-limitní, 7
    limitní, 7
    stabilní orbitálně, 12
        asymptoticky, 12

čas evoluční a ekologický, 237
číslo infekční kontaktní, 92

dravec, 69, 129

efekt
    Alleeho, 103
    prahový, 88
efektivnost přeměny, 70
epidemie
    jednoduchá, 84
    obecný případ, 86

fragment prostředí, 104
funkce
    homogenní, 213
    partnerství (manželství), 211
    trofická, 132
funkcionální odezva, 132

glykémie, 37

hladina nasycení, 132
hodnota prahová, 88, 107
hostitel, 129

charakteristický směr, 13
chemostat, 45
chování teritoriální, 242

identifikace koeficientů, 4
integrovaná ochrana, 156

kapacita prostředí (nosná), 104
kinetika Michaelisova-Mentenova, 47
koeficient
    maximální kontaktní, 100
    růstu, 31
    zpomalení růstu, 31
    šíření nákazy, 84
komensalismus, 60
konkurence, 60
    exploatační, 60
    interferenční, 60
    vnitrodruhová, 30
konstanta
    přeměnová, 28, 43

rozpadová, 28
kooperace, 60
kooperativnost, 170
kořist, 69, 129
kritérium
Bendixsonovo, 10
Dulacovo, 9
Hurwitzovo, 160
Rosenzweigovo–MacArthurovo, 136
křivka
epidemická, 85
Gompertzova, 31
logistická, 31, 85

metapopulace, 104
metoda
radiokarbonová, 43
migrace, 104
množina
α-limitní, 5
ω-limitní, 5
absorbující, 171
invariantní, 5
negativně, 5
pozitivně, 5
limitní, 5
model, 1
demonstrativní, 3
deterministický, 3
diskrétní, 3
dravec-kořist, 69
Mayův, 164
obecný, 165
s limitním cyklem, 138
s vnitrodruhovou konkurencí, 75
dynamický, 3
epidemie
jednoduché, 84
obecný případ, 86
explikativní, 3
funkční, 2
fyzický, 3
ideální, 2
konkurence, 60
konzument-producent, 129
Malthusův, 30
matematický, 3
materiální, 2
medikace, 42
metapopulace, 123
Levinsův, 127
panda-bambus, 129
radioaktivního rozpadu, 28
regulace glykémie, 37
rovnováhy druhů na ostrově, 34
rybolovu, 42
růstový, 27
růstu
bakterií, 32, 45
populace organismů, 30
rostlin, 29
s vitální dynamikou, 86
samočištění jezera, 29
schematický, 3
SEIR, 87
SEIRS, 87
SEIS, 87
SI, 85
SIR, 87
bez vitální dynamiky, 87
s vitální dynamikou, 102
SIRS, 87
bez vitální dynamiky, 91
SIS, 87
smíšený, 2
spojitý, 3
statický, 3
stochastický, 3

strukturní, 2
substanciální, 2
symbiózy, 67
znakový, 3
šíření kapavky, 95
modelování, 1
mutualismus, 60
míra růstu specifická, 28

nepřítel přirozený, 130
neutralismus, 60
nulklina, 52

období
inkubační, 83
izolace, 83
latentní, 83
nakažlivé, 83
náchylnosti k onemocnění, 83
obrana kořisti, 166
originál, 1
očkování, 101, 102

paradox obohacení, 137
parametr invazní, 187
parazit, 104, 129
parazitoid, 129
partner sexuální, 107
persistence, 170
Poincarého kruh, 19
polotrajektorie, 5
kladná, 5
záporná, 5
poločas rozpadu, 43
populace, 27
hladovějící, 104
klimaxová, 104
lokální, 104
průkopnická, 103
populační vlny, 104
potenciál biotický, 154
predace, 60
predátor, 69, 104
prototyp, 1
práh přežití, 107
předmět modelování, 1
představa, 3
přirozená rovnováha
obnova, 156
porušení, 146

rostlina masožravá, 129
rovnice
logistická, 31
Pearlova–Verhulstova, 41
replikátorová, 233
Verhulstova, 31
rychlost vnitřní reproduktivní, 92
růst lesa, 239

schránka černá, 2
selekce Darwinovská, 231
sféra
dvojnásobně nakrývající, 20
Poincarého, 20
situace konfliktní, 231
směr charakteristický, 13
stabilita
ekologická, 206
Lagrangeovská, 170
orbitální, 12
asymptotická, 12
strategie evolučně stabilní, 234
symbióza, 60
systém
dissipativní, 171
Lotkův–Volterrův, 182
permanentní, 171

šelma, 129

teorie epidemií, 83
    prahová, 88
trajektorie
    α-limitní, 7
    ω-limitní, 7
    heteroklinická, 7
    homoklinická, 7
    limitní, 7

úživnost prostředí, 104

věta
    o permanenci systému, 179
    o struktuře ω-limitní množiny, 11
    Poincarého–Bendixsonova, 11

zdatnost reprodukční, 231, 232
zdroj
    infekce, 83
    potravy, 116