

VYSOKÉ UČENÍ TECHNICKÉ V BRNĚ  
BRNO UNIVERSITY OF TECHNOLOGY



FAKULTA STROJNÍHO INŽENÝRSTVÍ  
ÚSTAV MATEMATIKY

FACULTY OF MECHANICAL ENGINEERING  
INSTITUTE OF MATHEMATICS

# MATEMATICKÉ MODELOVÁNÍ POPULAČNÍCH PROBLÉMŮ V BIOLOGII

MATHEMATICAL MODELING OF POPULATION PROBLEMS IN BIOLOGY

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

BACHELOR'S THESIS

AUTOR PRÁCE

AUTHOR

MARTINA MIKUŠKOVÁ

VEDOUcí PRÁCE

SUPERVISOR

doc. RNDr. JAN ČERMÁK, CSc.

BRNO 2012

Vysoké učení technické v Brně, Fakulta strojního inženýrství

Ústav matematiky

Akademický rok: 2011/2012

## **ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE**

student(ka): Martina Mikušková

který/která studuje v **bakalářském studijním programu**

obor: **Matematické inženýrství (3901R021)**

Ředitel ústavu Vám v souladu se zákonem č.111/1998 o vysokých školách a se Studijním a zkušebním řádem VUT v Brně určuje následující téma bakalářské práce:

### **Matematické modelování populačních problémů v biologii**

v anglickém jazyce:

### **Mathematical modeling of population problems in biology**

Stručná charakteristika problematiky úkolu:

Problematika matematického modelování populačních problémů je významnou aplikací obyčejných diferenciálních a diferenčních rovnic. Mezi nejznámější modely patří např. logistická rovnice a Lotkova-Volterrova rovnice, které jsou studovány jak ve spojitém, tak i diskrétním případě.

Cíle bakalářské práce:

Cílem práce by mělo být uvedení přehledu základních matematických modelů (spojitých, příp. i diskrétních) vybraných populačních problémů. V případech jednodušších modelů se předpokládá jejich úplné vyřešení, u složitějších pak kvalitativní analýza jejich základních vlastností (konvergence řešení, stabilita).

Seznam odborné literatury:

1. J. Kalas, Z. Pospíšil. Spojité modely v biologii, Masarykova univerzita, Brno 2001.

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. Jan Čermák, CSc.

Termín odevzdání bakalářské práce je stanoven časovým plánem akademického roku 2011/2012.

V Brně, dne 16.11.2011

L.S.

---

prof. RNDr. Josef Šlapal, CSc.  
Ředitel ústavu

---

prof. RNDr. Miroslav Doupovec, CSc., dr. h. c.  
Děkan fakulty

## Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá modelováním populačních problémů v biologii. Jejím cílem je uvedení základních modelů popisujících dynamiku vývoje jedné nebo dvou populací. Modely, které jsou v této práci uvedené, jsou popsány obyčejnými diferenciálními rovnicemi prvního řádu. Při zkoumání vývoje populace v čase je hlavním problémem hledání singulárních bodů (a zkoumání jejich stability) diferenciálních rovnic, které vývoj dané populace popisují. Práce je proto věnována i těmto problémům.

## Abstract

This bachelor's thesis deals with the modeling of population problems in biology. The aim of this thesis is to mention some basic models describing dynamics of the evolution of one or two populations. Models mentioned in this thesis are described by first-order ordinary differential equations. Exploring the evolution of the population brings the main question - searching for singular points (and verifying their stability) of differential equations describing the evolution of the population. Therefore the thesis also deals with these problems.

## Klíčová slova

populační modely, singulární body, stabilita

## Keywords

population models, singular points, stability

## bibliografická citace

MIKUŠKOVÁ, M. *Matematické modelování populačních problémů v biologii*. Brno: Vysoké učení technické v Brně, Fakulta strojního inženýrství, 2012. 38 s. Vedoucí bakalářské práce doc. RNDr. JAN ČERMÁK, CSc.

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci Matematické modelování populačních problémů v biologii vypracovala samostatně pod vedením doc. RNDr. Jana Čermáka, CSc. s použitím materiálů uvedených v seznamu literatury.

Martina Mikušková

Děkuji svému školiteli doc. RNDr. Janu Čermákovi, CSc. za vedení mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat doc. Ing. Gabriele Holubové, Ph.D. za konzultace týkající se matematických populačních modelů.

Martina Mikušková

# Obsah

|  |           |
|--|-----------|
| <b>1. Úvod</b>                                     | <b>8</b>  |
| <b>2. Matematický aparát</b>                       | <b>9</b>  |
| <b>3. Modely jedné populace</b>                    | <b>13</b> |
| 3.1 Spojitý model růstu populace . . . . .         | 13        |
| 3.2 Larvy hmyzu žijící na stromě . . . . .         | 14        |
| 3.3 Modely růstu se zpožděním . . . . .            | 17        |
| 3.4 Sklizeň jediné populace . . . . .              | 18        |
| <b>4. Modely dvou populací</b>                     | <b>21</b> |
| 4.5 Lotkův-Volterrův model dravec-kořist . . . . . | 21        |
| 4.6 Realistický model dravec-kořist . . . . .      | 23        |
| 4.7 Model konkurence . . . . .                     | 25        |
| 4.8 Model symbiózy . . . . .                       | 28        |
| <b>5. Závěr</b>                                    | <b>31</b> |
| <b>6. Výstup z programu</b>                        | <b>33</b> |

# 1. Úvod

Sestavování populačních modelů je důležitou součástí matematické biologie. Populační modely jsou matematické modely, které nám umožňují studovat změny (dynamiku) populace a kterými můžeme popsat spoustu dějů probíhajících v přírodě. Tyto modely uvažují rychlost růstu dané populace, dále pak rychlost vymírání, kapacitu prostředí, migraci a spoustu dalších vlivů, které mají dopad na vývoj zkoumané populace. Populační modely nám pomáhají pochopit, jak a proč se populace mění v čase, nebo při interakci s jinou populací.

Matematické modelování populačních problémů má dlouhou historii, první modely byly sestavovány od 18. století. Jeden z nejjednodušších modelů je exponenciální model, kdy rychlost změny v populaci je úměrná velikosti populace. Tímto modelem se řídí například bakterie, které se množí exponenciálně až do doby, kdy dojde k vyčerpání živin. V roce 1838 Pierre Francois Verhulst formuloval logistický model růstu, který patří k základním populačním modelům. Hlavní zájem o populační modely přišel na počátku 20. století. V těchto letech vědci Alfred J. Lotka a Vito Volterra sestavili známý Lotkúv-Volterrúv model, který popisuje dynamiku dvou populací, z nichž jedna se živí druhou.

V této práci jsou uvedeny základní modely popisující dynamiku jedné nebo dvou populací. Všechny tyto modely jsou popsány obyčejnými diferenciálními rovnicemi prvního řádu. Zajímá nás, do jakého stavu se populace s časem vyvine, a proto je hlavním problémem hledání a zkoumání stability singulárních bodů daných diferenciálních rovnic.

První kapitolou této bakalářské práce je krátký úvod, kde je popsána problematika a cíl práce. Po úvodu následuje kapitola obsahující matematický aparát, kde jsou zavedeny důležité pojmy, kterými se budeme zabývat v dalším textu. Ve třetí kapitole jsou uvedeny modely popisující dynamiku jedné populace. Nejjednodušší z nich je exponenciální model a logistický model růstu, který je dále rozšířen v model larev hmyzu žijících na stromě, model růstu se zpožděním a model sklizně jedné populace. V následující čtvrté kapitole se budeme zabývat modely, které popisují dynamiku dvou populací. Nejjednodušším z nich je Lotkúv-Volterrúv model dravec-kořist, dále je zde uveden realistický model dravec-kořist, model konkurence a jako poslední je popsán model symbiózy. Pátá kapitola je věnována závěru, kde je uvedeno krátké shrnutí. K práci byl vytvořen program v Matlabu, jehož výstupy jsou uvedeny v příloze.



## 2. Matematický aparát

Věty, definice a poznámky uvedené v této kapitole lze nalézt v [3] a [4].

Uvažujme nelineární systém  $n$  obyčejných diferenciálních rovnic 1. řádu tvaru

$$\begin{aligned}y_1' &= f_1(t, y_1, y_2, \dots, y_n), \\y_2' &= f_2(t, y_1, y_2, \dots, y_n), \\&\vdots \\y_n' &= f_n(t, y_1, y_2, \dots, y_n)\end{aligned}\tag{2.1}$$

se spojitými pravými stranami a za předpokladu, že parciální derivace funkcí na pravých stranách,  $\partial f_i / \partial y_k$ ,  $i, k = 1, 2, \dots, n$ , existují a jsou spojité. Předpokládejme, že vektorová funkce  $\varphi(t) = (\varphi_1(t), \varphi_2(t), \dots, \varphi_n(t))$  je řešením systému (2.1) na intervalu  $I = \langle t_0, \infty \rangle$ , které v bodě  $t = t_0$  vyhovuje počáteční podmínce  $\varphi(t_0) = \varphi^0 = (\varphi_1^0, \dots, \varphi_n^0)$ .

**Definice 1 (Stabilita a nestabilita řešení).** Řešení  $\varphi(t)$  systému (2.1) se nazývá stabilní (podle Ljapunova) na intervalu  $\langle t_0, \infty \rangle$ , když pro libovolné kladné reálné číslo  $\varepsilon$  existuje kladné reálné číslo  $\delta$  takové, že pro každé řešení  $y(t) = (y_1(t), y_2(t), \dots, y_n(t))$  systému (2.1), které vyhovuje podmínce

$$|y_i(t_0) - \varphi_i^0| < \delta, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

platí

$$|y_i(t) - \varphi_i(t)| < \varepsilon, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

pro každé  $t \geq t_0$ .

Jestliže nějaké řešení nevyhovuje předcházející definici, pak ho nazveme nestabilním.

**Definice 2 (Asymptotická stabilita řešení).** Řešení  $\varphi(t)$  systému (2.1) se nazývá asymptoticky stabilní, pokud je stabilní a kromě toho nerovnosti

$$|y_i(t_0) - \varphi_i^0| < \delta, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

implikují relace

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |y_i(t) - \varphi_i(t)| = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

**Poznámka 1.** V dalším textu se budeme zabývat pouze případy  $n = 1$ , nebo  $n = 2$ .

Systém diferenciálních rovnic tvaru

$$\begin{aligned}x' &= f(x, y), \\y' &= g(x, y),\end{aligned}\tag{2.2}$$

kde  $f$  a  $g$  jsou funkce definované na nějaké oblasti  $\Omega$  v prostoru  $\mathbb{R}^2$ , se nazývá autonomní systém. Funkce  $f$  a  $g$  mohou být definovány také na celém prostoru  $\mathbb{R}^2$ . Oblast  $\Omega$  se nazývá fázový prostor, proměnná  $t$ , obsažená v systému (2.2) pouze implicitně, se nazývá čas. Budeme předpokládat, že funkce  $f$  a  $g$  v systému (2.2) jsou spojité, parciální derivace  $\partial f/\partial x$ ,  $\partial f/\partial y$ ,  $\partial g/\partial x$ ,  $\partial g/\partial y$  existují a jsou také spojité na  $\Omega$ . Tyto předpoklady nám zaručí, že každým bodem oblasti  $\Omega$  prochází právě jedno řešení  $x(t)$ ,  $y(t)$ .

**Definice 3 (Singulární řešení).** Nechť  $x^*$  a  $y^*$  jsou reálná čísla, která splňují

$$f(x^*, y^*) = 0,$$

$$g(x^*, y^*) = 0.$$

Pak dvojice konstantních řešení  $x(t) = x^*$ ,  $y(t) = y^*$  je řešením systému (2.2), které nazýváme singulární řešení. Bod  $[x^*, y^*]$  se nazývá singulární bod.

**Poznámka 2.** Místo pojmu singulární řešení resp. bod se také používá pojem stacionární řešení resp. bod nebo rovnovážný stav resp. bod.

**Poznámka 3.** Autonomní systém (2.2) je dvourozměrný. V případě jednorozměrného autonomního systému se pojem singulární (stacionární, rovnovážný) bod resp. řešení zavede analogicky.

**Definice 4 (Trajektorie autonomního systému).** Nechť dvojice funkcí  $x(t)$ ,  $y(t)$  je řešením systému (2.2). Množina  $T$  bodů v rovině  $(x, y)$  definovaná

$$T = \{(\bar{x}, \bar{y}) \in \Omega : x(\bar{t}) = \bar{x}, y(\bar{t}) = \bar{y} \text{ pro nějaké } \bar{t} \in \mathbb{R}\},$$

se nazývá trajektorie systému (2.2). Rovinu  $(x, y)$ , do které trajektorie zakreslujeme, nazýváme fázovou rovinou.

**Definice 5 (Nulkliny).** Křivka, složená z bodů  $(x, y)$  v rovině, které splňují  $f(x, y) = 0$ , se nazývá x-nulklina. V bodech této nulkliny platí  $x' = 0$  a každá trajektorie ji protíná ve svislém směru. Křivka, složená z bodů  $(x, y)$  v rovině, které splňují  $g(x, y) = 0$ , se nazývá y-nulklina. V bodech této nulkliny platí  $y' = 0$  a každá trajektorie ji protíná ve vodorovném směru.

**Poznámka 4.** Pokud partikulární řešení  $x(t)$ ,  $y(t)$  systému (2.2) chápeme jako křivku v prostoru  $\Omega$  danou parametricky rovnicemi  $x = x(t)$ ,  $y = y(t)$ , dostaneme trajektorii systému. Trajektorie systému tvoří fázový obraz řešení systému. Trajektorie je kolmým průmětem grafu vektorové funkce  $(x(t), y(t))$  z prostoru  $\mathbb{R} \times \Omega$  do prostoru  $\Omega$ .

**Poznámka 5.** Dvě různé trajektorie systému (2.2) nemají společný žádný bod, nebo jsou zcela totožné.

**Věta 6 (Klasifikace trajektorií).** Autonomní systém (2.2) může mít pouze tři následující typy trajektorií:

1. Stacionární body. Tyto trajektorie odpovídají singulárním řešením.
2. Uzavřené trajektorie (cykly). Tyto trajektorie odpovídají periodickým řešením. Uvnitř každého cyklu leží alespoň jeden stacionární bod.
3. Trajektorie, které samy sebe neprotínají.

**Definice 6 (Jacobiho matice).** Matice

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) & \frac{\partial f}{\partial y}(x, y) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x, y) & \frac{\partial g}{\partial y}(x, y) \end{pmatrix},$$

se nazývá Jacobiho matice systému (2.2).

**Poznámka 7.** Máme-li pouze jednu rovnici 1. řádu tvaru  $x' = f(x)$ , potom se Jacobiho matice redukuje na skalární výraz, značíme ji

$$J = \frac{df}{dx}.$$

**Definice 7 (Charakteristická rovnice, vlastní čísla).** Charakteristickou rovnicí matice  $A$  rozumíme rovnici

$$\det(A - \lambda I) = 0,$$

s neznámou  $\lambda$ . Kořeny této rovnice nazýváme vlastní čísla matice  $A$  (také charakteristická čísla matice  $A$ ).

**Poznámka 8.** Uvažujme matici  $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ . Označíme-li  $\text{Tr}(A) = a + d$  stopu matice  $A$  a  $\det(A) = ad - bc$  determinant matice  $A$ , můžeme charakteristickou rovnici matice psát ve tvaru  $\lambda^2 - \text{Tr}(A)\lambda + \det(A) = 0$ .

**Poznámka 9 (Klasifikace singulárních bodů).** Podle chování trajektorií v okolí singulárních bodů systému (2.2) rozdělujeme singulární body do následujících navzájem disjunktních skupin:

- Uzel: Singulární bod  $[x^*, y^*]$  se nazývá **uzel**, jestliže všechny trajektorie z nějakého okolí tohoto bodu konvergují pro  $t \rightarrow \infty$  nebo  $t \rightarrow -\infty$  k bodu  $[x^*, y^*]$  tak, že nedochází k oscilacím kolem limitní hodnoty.
- Ohnisko: Singulární bod  $[x^*, y^*]$  se nazývá **ohnisko**, jestliže všechny trajektorie z nějakého okolí tohoto bodu konvergují buď pro  $t \rightarrow \infty$  nebo pro  $t \rightarrow -\infty$  a to tak, že kolem tohoto bodu oscilují se zmenšující se amplitudou.
- Sedlo: Singulární bod  $[x^*, y^*]$  se nazývá **sedlo**, jestliže v každém jeho okolí existuje pouze konečný počet trajektorií, které pro  $t \rightarrow \pm\infty$  konvergují k tomuto bodu.
- Bod rotace: Singulární bod  $[x^*, y^*]$  se nazývá **bod rotace**, jestliže každé jeho okolí obsahuje nekonečně mnoho trajektorií, které jsou cykly. Pokud v nějakém okolí existují pouze cykly, nazývá se tento bod navíc **střed**.

**Věta 10 (Klasifikace singulárních bodů pomocí vlastních čísel Jacobiho matice).** Uvažujme vlastní čísla Jacobiho matice vypočtená v singulárním bodě systému (2.2).

- Jsou-li obě vlastní čísla reálná kladná, je singulární bod nestabilní (odpudivý) uzel.
- Jsou-li obě vlastní čísla reálná záporná, je singulární bod asymptoticky stabilní (přitažlivý) uzel.
- Jsou-li vlastní čísla reálná a mají-li opačná znaménka, je singulární bod sedlo.
- Jsou-li vlastní čísla komplexně sdružená s kladnou reálnou částí, je singulární bod nestabilní (odpudivé) ohnisko.

- Jsou-li vlastní čísla komplexně sdružená se zápornou reálnou částí, je singulární bod asymptoticky stabilní (přitažlivé) ohnisko.
- Jsou-li vlastní čísla komplexně sdružená s nulovou reálnou částí, je singulární bod ohnisko, nebo bod rotace.

**Poznámka 11.** Stabilní singulární bod, který není asymptoticky stabilní se nazývá neutrálně stabilní. Singulární bod typu střed je tedy neutrálně stabilní.

**Poznámka 12.** Věta 10 vychází z tzv. linearizace systému (2.2), čímž dostaneme lineární autonomní systém

$$\begin{pmatrix} y_1' \\ y_2' \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}, \quad (2.3)$$

kde matice  $A$  typu  $2 \times 2$  je konstantní. Pomocí Taylorova rozvoje systému (2.2) v okolí jeho singulárního bodu  $[x^*, y^*]$  lze ukázat, že matice  $A$  linearizovaného systému (2.3) je rovna Jacobiho matici systému (2.2) vypočtené v jeho singulárním bodě  $[x^*, y^*]$ , tedy  $A = J(x^*, y^*)$ .

Pokud je systém (2.2) přímo lineární, tedy tvaru (2.3), pak Věta 10 dává známé výsledky z teorie lineárních autonomních systémů.

O stabilitě singulárního bodu jednorozměrného nelineárního autonomního systému rozhodneme pomocí hodnoty vlastního čísla Jacobiho matice vypočtené v singulárním bodě tohoto systému. Je-li vlastní číslo záporné, potom je singulární bod asymptoticky stabilní. Je-li vlastní číslo kladné, potom je singulární bod nestabilní.

# 3. Modely jedné populace

Podklady pro výsledky třetí a čtvrté kapitoly vychází z monografie [1].

## 3.1 Spojitý model růstu populace

Označíme-li  $N(t)$  (dále také stručně  $N$ ) velikost populace v čase  $t$ , potom pro změnu populace dostaneme

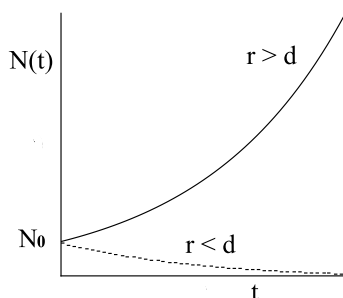
$$\frac{dN}{dt} = \text{narození} - \text{úmrtí} + \text{migrace}.$$

Pokud neuvažujeme migraci a předpokládáme, že rychlost růstu i rychlost vymírání populace jsou přímo úměrné velikosti populace, dostaneme model

$$\frac{dN}{dt} = rN - dN, \quad \text{kde } r, d \in \mathbb{R}^+. \quad (3.4)$$

Konstanta  $r$  značí rychlost růstu,  $d$  značí rychlost vymírání. Jedná se o lineární diferenciální rovnici 1. řádu, jejím řešením je

$$N(t) = N_0 e^{(r-d)t}, \quad \text{kde } N_0 \text{ je stav populace v čase } t=0.$$



Obrázek 3.1: Graf řešení rovnice (3.4)

Pokud rychlost růstu populace je větší než rychlost vymírání, tedy  $r > d$ , populace exponenciálně roste, v opačném případě exponenciálně vymírá.

Model (3.4) je však velmi nerealistický, populace nemůže neomezeně růst, protože zdroje potravy jsou omezené. Pokud budeme uvažovat úživnost prostředí, dostaneme logistický model růstu populace

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad \text{kde } r, K \in \mathbb{R}^+. \quad (3.5)$$

Konstanta  $r$  představuje rychlost růstu populace,  $K$  je úživnost prostředí. Z modelu vidíme, že pokud je velikost populace menší než  $K$ , pak  $\frac{N}{K} < 1$ , tedy  $1 - \frac{N}{K} > 0$ , z čehož plyne, že

$\frac{dN}{dt} > 0$ , což znamená, že populace roste. Pokud je velikost populace rovna hodnotě  $K$ , pak  $\frac{dN}{dt} = 0$ , tedy  $1 - \frac{N}{K} = 0$ , z čehož plyne, že  $\frac{dN}{dt} = 0$ , tedy velikost populace se nemění. V případě, kdy je velikost populace větší než  $K$ , je  $\frac{dN}{dt} < 0$ , tedy  $1 - \frac{N}{K} < 0$  a  $\frac{dN}{dt} < 0$ , což znamená, že velikost populace se zmenšuje.

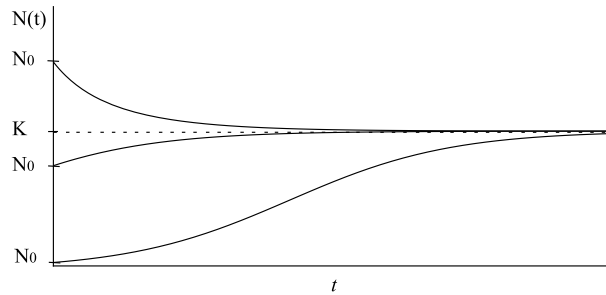
Rovnice (3.5) je diferenciální rovnice 1. řádu se separovanými proměnnými a také Bernoulliho rovnice, která má 2 konstantní řešení:  $N = 0$  a  $N = K$ . Zajímá nás, zda jsou tato řešení stabilní (asymptoticky stabilní). Jacobiho matice rovnice (3.5) je v daném případě skalární výraz

$$J = r - \frac{2Nr}{K}.$$

Po dosazení řešení  $N = 0$  do Jacobiho matice dostaneme  $J(0) = r$ , a současně tedy i vlastní číslo je  $\lambda = r$ . Vlastní číslo je kladné, z čehož podle Poznámky 12 plyne, že řešení  $N = 0$  je nestabilní. Pokud do Jacobiho matice dosadíme řešení  $N = K$ , dostaneme  $J(K) = -r$ , a vlastní číslo je  $\lambda = -r$ . Vlastní číslo je záporné, což podle Poznámky 12 znamená, že řešení  $N = K$  je asymptoticky stabilní.

Nekonstantním řešením rovnice (3.5) je

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}, \quad \text{kde } N_0 \text{ je stav populace v čase } t=0.$$



Obrázek 3.2: Graf řešení rovnice (3.5)

Z grafu řešení je vidět, že  $N(t) \rightarrow K$  pro  $t \rightarrow \infty$ . Velikost populace se tedy časem ustálí v rovnovážném stavu  $K$ , který je asymptoticky stabilním konstantním řešením rovnice (3.5).

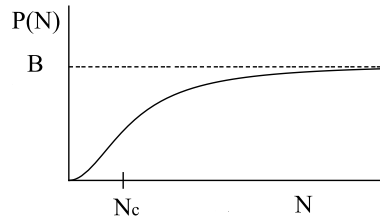
## 3.2 Larvy hmyzu žijící na stromě

Označme  $N(t)$  velikost populace larev hmyzu, které cizopasí na stromě. Dynamiku populace larev popisuje model

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left( 1 - \frac{N}{K_B} \right) - p(N), \quad \text{kde } r_B, K_B \in \mathbb{R}^+. \quad (3.6)$$

Konstanta  $r_B$  je rychlost růstu populace,  $K_B$  úživnost prostředí závislá na množství listů, popř. jehličí na stromě a funkce  $p(N)$  reprezentuje predaci, převážně ptactvo. Jako predaci uvažujeme

$$p(N) = \frac{BN^2}{A^2 + N^2}, \quad \text{kde } A, B \in \mathbb{R}^+.$$



Obrázek 3.3: Funkce  $p(N)$

Pro dostatečně velkou populaci  $N$  se predátoři nasytí a  $p(N)$  se ustálí na hodnotě  $B$ . Pokud je populace  $N$  menší než jistá prahová hodnota  $N_c$ , predátoři si hledají potravu jinde a predace rychle klesá. Po dosazení funkce  $p(N)$  rovnice (3.6) přejde na rovnici

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left( 1 - \frac{N}{K_B} \right) - \frac{BN^2}{A^2 + N^2}. \quad (3.7)$$

Zavedením substituce  $u = \frac{N}{A}$ ,  $r = \frac{Ar_B}{B}$ ,  $q = \frac{K_B}{A}$ ,  $\tau = \frac{Bt}{A}$  rovnice (3.7) přejde na

$$\frac{du}{d\tau} = ru \left( 1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2}. \quad (3.8)$$

Jedná se o diferenciální rovnici 1. řádu se separovanými proměnnými. Zajímají nás rovnovážné stavy, tedy konstantní řešení rovnice (3.8). Jedno konstantní řešení je  $u = 0$ , zbylá nenulová konstantní řešení nalezneme řešením rovnice  $ru \left( 1 - \frac{u}{q} \right) = \frac{u^2}{1 + u^2}$ , kterou můžeme upravit na kubickou rovnici

$$ru^3 - qru^2 + u(r + q) - qr = 0. \quad (3.9)$$

Řešením kubické rovnice (3.9) můžeme rozlišit 3 případy:

- Je-li  $-\frac{q^3}{r^3} - q^4 - 2q^2 + \frac{q^4}{4r^2} + \frac{5q^3}{r} - \frac{3q}{r} - \frac{3q^2}{r^2} > 1$ , pak má rovnice (3.9) tři různé reálné kořeny  $u_1, u_2$  a  $u_3$ , kde

$$u_1 = u^* + v^*, \quad u_2 = \left( -\frac{1}{2} + i\frac{\sqrt{3}}{2} \right) u^* + \left( -\frac{1}{2} - i\frac{\sqrt{3}}{2} \right) v^*,$$

$$u_3 = \left( -\frac{1}{2} - i\frac{\sqrt{3}}{2} \right) u^* + \left( -\frac{1}{2} + i\frac{\sqrt{3}}{2} \right) v^*, \quad \text{kde}$$

$$u^* = \sqrt[3]{\frac{q^3}{27} - \frac{q^2}{6r} + \frac{q}{3} + \sqrt{\frac{1}{27} \left( 1 + \frac{q^3}{r^3} + q^4 + 2q^2 - \frac{q^4}{4r^2} - \frac{5q^3}{r} + \frac{3q}{r} + \frac{3q^2}{r^2} \right)}},$$

$$v^* = \sqrt[3]{\frac{q^3}{27} - \frac{q^2}{6r} + \frac{q}{3} - \sqrt{\frac{1}{27} \left( 1 + \frac{q^3}{r^3} + q^4 + 2q^2 - \frac{q^4}{4r^2} - \frac{5q^3}{r} + \frac{3q}{r} + \frac{3q^2}{r^2} \right)}}.$$

Tento případ je znázorněn na obrázku 3.4 (a).

Nekonstantní řešení rovnice (3.8) získáme řešením

$$\int d\tau = \int \frac{du}{ru \left( 1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2}} = \int \frac{u^2 + 1}{u \left( -\frac{r}{q} u^3 + ru^2 - \frac{r+q}{q} u + r \right)} du =$$

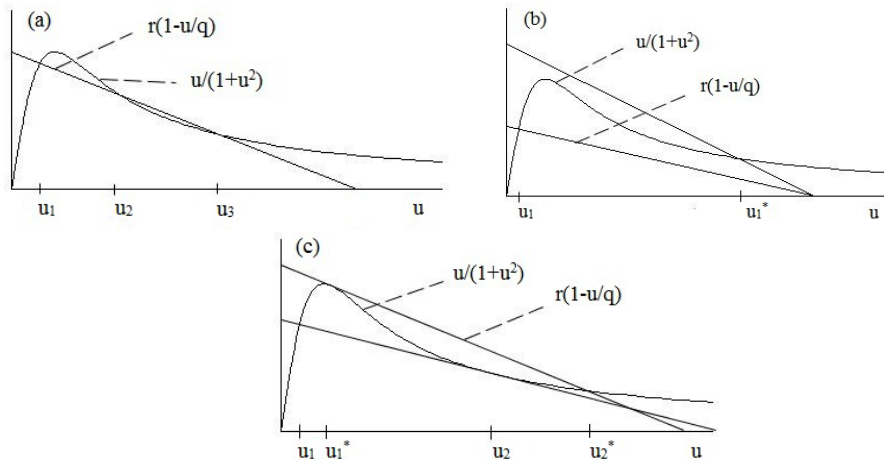
$$= - \int \frac{u^2 + 1}{u(u - u_1)(u - u_2)(u - u_3)} du,$$

kde  $u_1, u_2, u_3$  jsou řešení rovnice (3.9).

Obecné řešení rovnice (3.8) je tedy tvaru

$$\tau = c \ln \frac{u_1 u_2 u_3 \sqrt{u}}{(u - u_1)^{\frac{u_1^2+1}{u_1(u_1-u_2)(u_1-u_3)}} (u - u_2)^{\frac{u_2^2+1}{u_2(u_2-u_1)(u_2-u_3)}} (u - u_3)^{\frac{u_3^2+1}{u_3(u_3-u_1)(u_3-u_2)}}, \quad \text{kde } c \in \mathbb{R}.$$

- Je-li  $-\frac{q^3}{r^3} - q^4 - 2q^2 + \frac{q^4}{4r^2} + \frac{5q^3}{r} - \frac{3q}{r} - \frac{3q^2}{r^2} < 1$ , pak má rovnice (3.9) jeden reálný kořen  $u_1$ , popř.  $u_1^*$  (význam  $u_1^*$  je patrný z obrázku 3.4 (b)) a dva komplexně sdružené kořeny. Obecné řešení zde z důvodu jeho komplikovanosti uvádět nebudeme.
- Je-li  $-\frac{q^3}{r^3} - q^4 - 2q^2 + \frac{q^4}{4r^2} + \frac{5q^3}{r} - \frac{3q}{r} - \frac{3q^2}{r^2} = 1$ , pak má rovnice (3.9) dva reálné kořeny  $u_1, u_2$ , popř.  $u_1^*, u_2^*$  (význam  $u_1^*, u_2^*$  je patrný z obrázku 3.4 (c)), z nichž jeden je násobný. Obecné řešení zde z důvodu jeho komplikovanosti stejně jako v předchozím případě uvádět nebudeme.



Obrázek 3.4: Grafické znázornění řešení kubické rovnice (3.9)

Pro bližší ilustraci se nyní budeme zabývat případem, kdy  $q = 10, r = \frac{5}{9}$ . Kubická rovnice

(3.9) má tři různé reálné kořeny:  $u_1 = 1, u_2 = \frac{9}{2} - \frac{\sqrt{41}}{2}, u_3 = \frac{9}{2} + \frac{\sqrt{41}}{2}$ . Rovnice (3.8) má tedy 4 konstantní řešení ( $u = 0, u = u_1, u = u_2, u = u_3$ ), které jsou rovnovážnými stavy, a dále se budeme zabývat jejich stabilitou.

Jacobiho matice rovnice (3.8) je skalární výraz

$$J = r - \frac{2ru}{q} - \frac{2u}{(1+u^2)^2} = \frac{1}{9}(5-u) - \frac{2u}{(1+u^2)^2}.$$

Dosadíme-li do Jacobiho matice jednotlivé rovnovážné stavy  $u = 0, u = u_1, u = u_2, u = u_3$ , dostaneme:

- Pro  $u = 0$ :  $J(0) = \frac{5}{9}$ , vlastní číslo  $\lambda = \frac{5}{9}$  je kladné, z čehož podle Poznámky 12 plyne, že rovnovážný stav  $u = 0$  je nestabilní.



- Pro  $u = 1$ :  $J(1) = -\frac{1}{18}$ , vlastní číslo  $\lambda = -\frac{1}{18}$  je záporné, tedy podle Poznámky 12 je rovnovážný stav  $u = 1$  asymptoticky stabilní.
- Pro  $u = \left(\frac{9}{2} - \frac{\sqrt{41}}{2}\right)$ :  $J\left(\frac{9}{2} - \frac{\sqrt{41}}{2}\right) = \frac{1}{18} \left(1 + \sqrt{41}\right) - \frac{4(9 - \sqrt{41})}{(63 - 9\sqrt{41})^2} \approx 0,05 > 0$ , současně i vlastní číslo  $\lambda$  je kladné, z čehož podle Poznámky 12 plyne, že rovnovážný stav  $u = \left(\frac{9}{2} - \frac{\sqrt{41}}{2}\right)$  je nestabilní.
- Pro  $u = \left(\frac{9}{2} + \frac{\sqrt{41}}{2}\right)$ :  $J\left(\frac{9}{2} + \frac{\sqrt{41}}{2}\right) = \frac{1}{18} \left(1 - \sqrt{41}\right) - \frac{4(9 + \sqrt{41})}{(63 + 9\sqrt{41})^2} \approx -0,3 < 0$ , současně i vlastní číslo  $\lambda$  je záporné, tedy podle Poznámky 12 je rovnovážný stav  $u = \left(\frac{9}{2} + \frac{\sqrt{41}}{2}\right)$  asymptoticky stabilní.

Zjistili jsme tedy, že rovnovážné stavy  $u = 1$  a  $u = \left(\frac{9}{2} + \frac{\sqrt{41}}{2}\right) \approx 7,7$  jsou asymptoticky stabilní. Snahou je udržet velikost populace larev na jedné z těchto dvou hodnot. Dodejme, že výhodnější je udržovat velikost populace na menší hodnotě  $u = 1$ , protože nebezpečí, že by larvy strom úplně sežrali, je v tomto případě menší.

Model byl původně vytvořen koncem 20. století v Kanadě, kde larvy požírající jedli představovaly vážný problém. Model lze však použít pro jakýkoliv strom. Velikost úživnosti prostředí lze ovlivnit například sprayováním.

### 3.3 Modely růstu se zpožděním

V předchozích modelech jsme předpokládali, že rychlost růstu populace závisí na jejím okamžitém stavu. Ve skutečnosti však existuje určité zpoždění, během kterého proběhne těhotenství, dospívání, atd. S uvažováním takového zpoždění dostaneme logistický model růstu se zpožděním

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K}\right], \quad \text{kde } r, K, T \in \mathbb{R}^+. \quad (3.10)$$

Parametr  $T$  je zpoždění, konstanta  $r$  značí rychlost růstu populace a  $K$  je úživnost prostředí. Změna velikosti populace tedy závisí na velikosti populace v čase  $t - T$ . Rovnice (3.10) je rozšířením rovnice (3.5), její řešení lze hledat numericky.

Detailnějším rozбором stabilního a kvalitativního chování rovnice (3.10) se pro jeho komplikovanost zabývat nebudeme. Poznamenejme, že analogicky jako v případě logistické rovnice (3.5) existují 2 konstantní řešení  $N = 0$  a  $N = K$ . První z těchto dvou řešení je nestabilní, stabilita druhého konstantního řešení závisí na velikosti  $r$  a  $T$ . Pokud platí  $0 < rT < \frac{\pi}{2}$ , pak je řešení  $N = K$  asymptoticky stabilní. Na rozdíl od logistické rovnice (3.5) však není charakter řešení monotónní. Navíc lze ukázat, že uvažujeme-li rovnici (3.10) v linearizovaném případě, tj. pokud studujeme rovnici

$$\frac{dN}{dt} = rN(t-T) \quad (3.11)$$

(hodnotu parametru  $r$  z důvodu obecnosti nyní připouštíme libovolnou reálnou), potom při  $rT = -\frac{\pi}{2}$  existuje periodické řešení. Jako ilustraci uveďme rovnici

$$\frac{dN}{dt} = -N \left( t - \frac{\pi}{2} \right), \quad (3.12)$$

která připouští periodická řešení  $N(t) = \sin t$  a  $N(t) = \cos t$ .

### 3.4 Sklizeň jediné populace

Je třeba nalézt ekologicky výhodnou strategii pro sklizeň obnovitelných zdrojů, jako jsou nejrůznější plodiny nebo ryby v rybníce. Chceme, aby při minimálním vynaloženém úsilí úroda byla co největší. V předchozím logistickém modelu (3.5) bylo ukázáno, že velikost populace je udržována na konstantní hodnotě rovnající se úživnosti prostředí  $K$ , ve kterém populace žije. Pokud začneme populaci sklízet, zvýšíme tím její rychlost vymírání. Pokud sklizeň není příliš velká, populace se přizpůsobí a její velikost se ustálí na nové hodnotě  $N_h < K$ . Cílem tohoto modelu je tedy stanovit takovou rychlost sklizně, abychom dostali maximální úrodu a současně nedošlo k vymření sklizené populace.

Model dynamiky sklizené populace dostaneme rozšířením logistické rovnice (3.5), čímž dostaneme rovnici

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - EN, \quad \text{kde } r, K, E \in \mathbb{R}^+. \quad (3.13)$$

Konstanta  $r$  je rychlost růstu populace a  $K$  je úživnost prostředí. Člen  $EN$  označuje výnos sklizně za jednotku času,  $E$  značí vynaložené úsilí. Růst populace je tedy zmenšován v důsledku sklizně. Rovnice (3.13) je diferenciální rovnice se separovanými proměnnými a současně Bernoulliho rovnice. Jejím nekonstantním řešením je

$$N(t) = \frac{K(r-E)}{\frac{K^2(r-E)}{N_0} e^{-(r-E)t} - \frac{r}{K} e^{-(r-E)t} + r}, \quad \text{kde } N_0 \text{ je velikost populace v čase } t = 0.$$

Nás však zajímá konstantní řešení rovnice (3.13), což je kromě nulového řešení také

$$N_h(E) = K \left( 1 - \frac{E}{r} \right).$$

Pokud vynaložené úsilí na sklizeň je menší než rychlost růstu populace, tedy  $E < r$ , pak  $N_h(E) > 0$  a velikost populace se ustálí na nové hodnotě  $N_h$ . Pokud je však vynaložené úsilí na sklizeň větší než rychlost růstu populace, tedy  $E > r$ , pak  $N_h(E) < 0$  a jediné přípustné konstantní řešení je  $N = 0$ . Budeme se proto zabývat jen případem, kdy  $E < r$ .

Označíme-li  $Y(E)$  výnos sklizně, pak  $Y(E) = EN_h(E) = EK \left( 1 - \frac{E}{r} \right)$ . Maximální výnos

sklizeň  $Y_M$  dostaneme pro  $E = \frac{r}{2}$ , tedy  $Y_M = Y \left( \frac{r}{2} \right) = \frac{rK}{4}$  a příslušné řešení je tvaru

$$N_h \left( \frac{r}{2} \right) = \frac{K}{2}.$$

Pravou stranu rovnice (3.13) označíme jako  $f(N)$  a rozvineme ji v Taylorovu řadu v okolí rovnovážného bodu  $N_h$ , čímž dostaneme přibližné vyjádření

$$f(N) \approx f(N_h) + f'(N_h)(N - N_h).$$

Po dosazení za  $f(N)$  do pravé strany rovnice (3.13) dostaneme

$$\frac{dN}{dt} \approx f(N_h) + f'(N_h)(N - N_h). \quad (3.14)$$

Protože  $\frac{dN_h}{dt} = f(N_h) = 0$ , můžeme člen  $f(N_h)$  od obou stran rovnice (3.14) odečíst a dostaneme linearizovanou rovnici (3.13), tedy rovnici

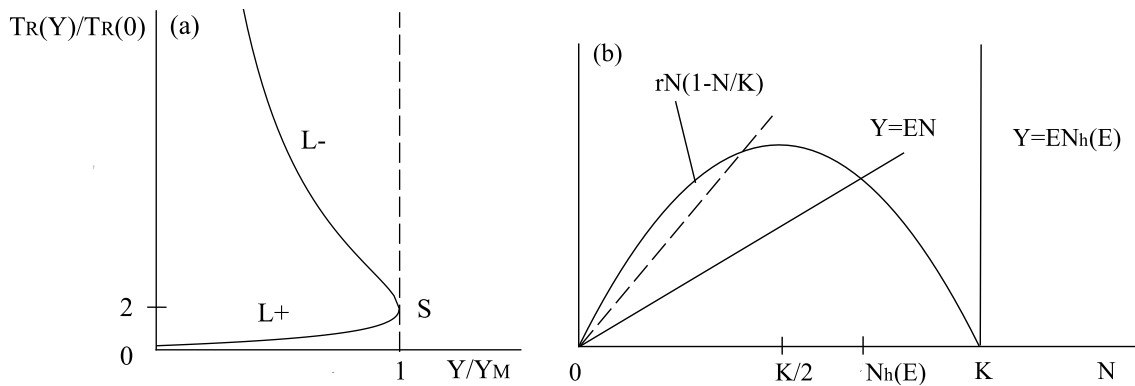
$$\frac{d}{dt}(N - N_h) \approx f'(N_h)(N - N_h). \quad (3.15)$$

Pomocí této linearizace pak můžeme provést odhady času k zotavení  $T_R$  pro původní model (3.13). Časem k zotavení  $T_R$  přitom rozumíme čas potřebný ke snížení hodnoty počáteční výchyvky z rovnovážného stavu v poměru 1 : e. Užitím dalších obrátů lze odvodit

$$\frac{T_R(E)}{T_R(0)} = O\left(\frac{1}{1 - \frac{E}{r}}\right), \quad (3.16)$$

tj. existuje  $L > 0$  takové, že  $|T_R(E)/T_R(0)| \leq L(1 - E/r)^{-1}$  pro všechny hodnoty  $E > 0$ . Ve vztahu (3.16) je zdůrazněna závislost hodnoty  $T_R$  na hodnotě  $E$  (symbolem  $T_R(0)$  rozumíme případ, kdy sklizeň je nulová). Nás však zajímá výnos sklizně  $Y$  a proto rovnici (3.16) přepíšeme pro proměnnou  $Y$ , čímž dostaneme

$$\frac{T_R(Y)}{T_R(0)} = O\left(\frac{2}{1 \pm \sqrt{1 - \frac{Y}{Y_M}}}\right). \quad (3.17)$$



Obrázek 3.5: Grafické znázornění vztahu (3.17) a (3.13)

Nyní můžeme diskutovat optimální strategii sklízení. V grafu obrázku 3.5 (a) je zobrazen vztah (3.17). Větev L+ znázorňuje kladné kořeny vztahu (3.17), větev L- kořeny záporné. Pokud začneme sklízet s malou rychlostí  $E$ , v grafu obrázku 3.5 (b), kde je zobrazen vztah (3.13), vidíme, že rovnovážný stav populace  $N_h$  je blízko rovnovážnému stavu  $K$ . Jakmile začneme rychlost sklízení  $E$  zvyšovat, velikost rovnovážného stavu  $N_h$  se blíží hodnotě  $\frac{K}{2}$ . Současně se v grafu (a) pohybujeme po větvi L+ směrem k bodu S. Do bodu S se dostaneme v případě, kdy rychlost sklízení  $E = \frac{r}{2}$  a rovnovážný stav  $N_h = \frac{K}{2}$ . Jestliže však stále zvyšujeme  $E$ , rovnovážný stav  $N_h$  klesne pod hodnotu  $\frac{K}{2}$  a dostaneme se na zápornou větev L-, což je velmi nebezpečné. Ideální je tedy sklízet takovou rychlostí  $E$ , abychom rovnovážný stav  $N_h$  udržovali nad hodnotou  $\frac{K}{2}$  a současně co nejblíže této hodnotě. Čím více se však této hodnotě blížíme, tím větší je nebezpečí, že se dostaneme na zápornou větev L-.

# 4. Modely dvou populací

## 4.5 Lotkùv-Volterrùv model dravec-kořist

Jestliže spolu žijí dvě populace, potom je velikost každé z populací ovlivněna přítomností populace druhé. Model dravec-kořist dostaneme, pokud máme dvě populace, z nichž jedna se živí druhou. Přítomnost první populace tedy podporuje růst druhé populace, zatímco přítomnost druhé populace potlačuje růst první populace.

Označme  $N(t)$  populaci kořisti a  $P(t)$  populaci dravce (dále opět stručně pouze  $N$  a  $P$ ). Potom Lotkùv-Volterrùv model dravec-kořist je popsán systémem rovnic

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N(a - bP), & \text{kde } a, b \in \mathbb{R}^+, \\ \frac{dP}{dt} &= P(cN - d), & \text{kde } c, d \in \mathbb{R}^+.\end{aligned}\tag{4.18}$$

Konstanta  $a$  značí rychlost růstu populace kořisti v nepřítomnosti populace dravce,  $d$  značí rychlost vymírání populace dravce v nepřítomnosti populace kořisti (tedy  $-d$  je rychlost růstu dravce v nepřítomnosti kořisti). Z první rovnice systému (4.18) je vidět, že rychlost růstu  $a$  populace kořisti je zmenšována v důsledku predace populací dravce. Predace je přímo úměrná velikosti populace dravce, tedy čím větší je populace dravce, tím větší je predace a menší rychlost růstu populace kořisti. Pokud je populace dravce nulová, rychlost růstu populace kořisti je rovna hodnotě  $a$ , což znamená, že neomezeně roste. Z druhé rovnice systému (4.18) je vidět, že záporná rychlost růstu populace dravce  $-d$  je zvyšována v důsledku predace populace kořisti. Velikost predace je přímo úměrná velikosti populace kořisti. Pokud je populace kořisti nulová, rychlost růstu populace dravce je rovna hodnotě  $-d$ , což znamená, že exponenciálně vymírá.

Zavedením substituce  $u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}$ ,  $v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}$ ,  $\tau = at$ ,  $\alpha = \frac{d}{a}$  systém (4.18) přejde na

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - v), \\ \frac{dv}{d\tau} &= \alpha v(u - 1).\end{aligned}\tag{4.19}$$

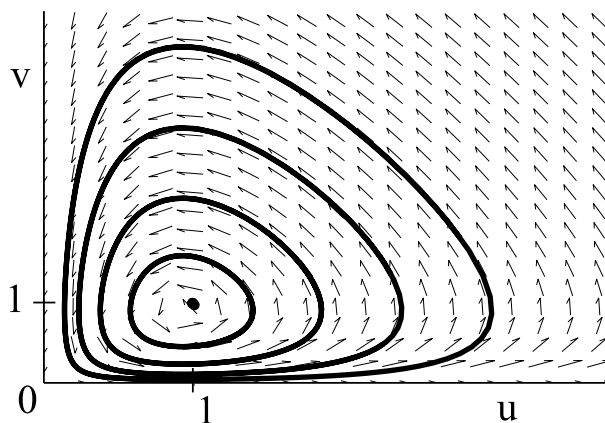
Po vydělení první rovnice systému (4.19) rovnicí druhou dostaneme

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u - 1)}{u(1 - v)}.\tag{4.20}$$

Integrací (4.20) získáme rovnici pro fázové trajektorie systému (4.19), tedy rovnici

$$\alpha u + v - \ln u^\alpha v = H,$$

kde  $H$  je obecná reálná konstanta, pro niž platí  $H \geq H_{\min} = H(u = 1, v = 1) = 1 + \alpha$ . Počáteční podmínky, tedy hodnoty  $u(0)$  a  $v(0)$ , určují konstantu  $H$  a tedy i trajektorii ve fázové rovině.



Obrázek 4.6: Trajektorie systému (4.19)

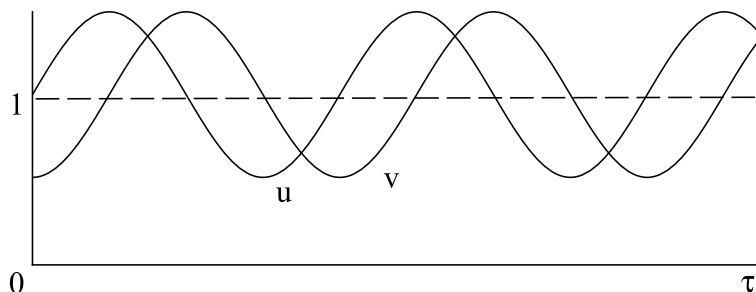
Systém (4.19) má 2 singulární body:  $[0,0]$  a  $[1,1]$ . Jacobiho matice systému je

$$J = \begin{pmatrix} 1-v & -u \\ \alpha v & \alpha(u-1) \end{pmatrix}.$$

Dosadíme-li do Jacobiho matice jednotlivé singulární body, dostaneme:

- Pro bod  $[0,0]$ :  $J(0,0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}$ , vlastní čísla  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = -\alpha$  jsou reálná s opačným znaménkem, z čehož podle Věty 10 plyne, že singulární bod  $[0,0]$  je nestabilní, typu sedlo.
- Pro bod  $[1,1]$ :  $J(1,1) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix}$ , vlastní čísla  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha}$  jsou komplexně sdružená s nulovou reálnou částí. Z obrázku 4.6 vidíme, že trajektorie v okolí bodu  $[1,1]$  jsou cykly. Podle Poznámek 9 a 11 je tedy singulární bod  $[1,1]$  neutrálně stabilní, typu střed.

Ze systému (4.19) vidíme, že  $\frac{du}{d\tau} = 0$ , když  $v = 1$ . Tedy  $u(\tau)$  mění svůj průběh z rostoucího na klesající, popř. naopak, když  $v(\tau) = 1$ . Podobně  $\frac{dv}{d\tau} = 0$ , když  $u = 1$ . Tedy  $v(\tau)$  mění rostoucí průběh na klesající, popř. klesající průběh na rostoucí, když  $v(\tau) = 1$ . Z obrázku 4.6 vidíme, že trajektorie systému (4.19) jsou uzavřené, což znamená, že řešení  $u(\tau)$ ,  $v(\tau)$  je periodické.



Obrázek 4.7: Znázornění periodického řešení  $u(\tau)$ ,  $v(\tau)$  systému (4.19)

Vrátíme-li se k původním parametrům systému (4.18), potom periodický průběh řešení lze vysvětlit tak, že pokud se populace kořisti zvětšuje, je podporován růst populace dravce.

Větší populace dravce však sežere více kořisti a populace kořisti se začne zmenšovat. Populace dravce nemá dostatek potravy a vymírá, což způsobí růst populace kořisti. Takto se celý cyklus opakuje. Velikosti populace kořisti a dravce se tedy periodicky opakují a současně kolísají kolem rovnovážných poloh. Velikost populace kořisti kolísá kolem hodnoty  $\frac{d}{c}$ , velikost populace dravce kolísá kolem  $\frac{a}{b}$ . Perioda řešení je  $T = \frac{2\pi}{\sqrt{ad}}$ , tedy klesá se zvýšením rychlosti růstu kořisti nebo rychlosti vymírání dravce.

## 4.6 Realistický model dravec-kořist

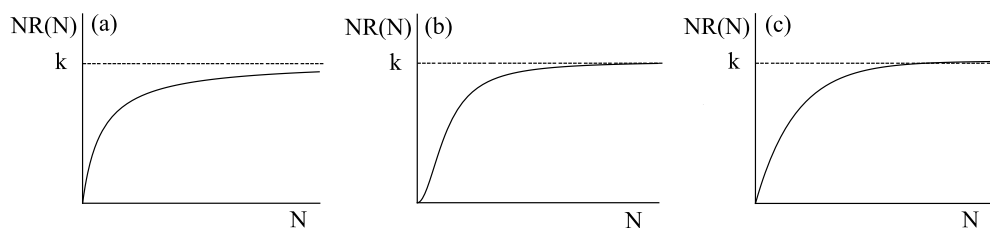
V Lotkově-Volterrově modelu populace kořisti v nepřítomnosti dravce neomezeně roste, což je velmi nerealistické. Raději proto použijeme realističtější model, který uvažuje úživnost prostředí populace kořisti. Stejně tak i populační rovnici dravce navrhne realističtější.

Označíme-li  $N(t)$  velikost populace kořisti a  $P(t)$  velikost populace dravce, pak realističtější model dravec-kořist je popsán systémem

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= Nr \left(1 - \frac{N}{K}\right) - NPR(N), & \text{kde } r, K, \in \mathbb{R}^+, \\ \frac{dP}{dt} &= Ps \left(1 - \frac{hP}{N}\right), & \text{kde } s, h \in \mathbb{R}^+. \end{aligned} \quad (4.21)$$

Konstanta  $r$  je rychlost růstu populace kořisti,  $K$  je úživnost prostředí kořisti v nepřítomnosti dravce a funkce  $R(N)$  je odpověď dravce na změnu v populaci kořisti. V Lotkově-Volterrově modelu byla odpověď dravce úměrná velikosti populace kořisti a lovce. Tato úvaha není příliš realistická, protože pokud je populace kořisti dostatečně velká, dravec se nasytí a větší množství kořisti už nepotřebuje. Některé příklady funkce  $R(N)$  proto jsou

$$R(N) = \frac{k}{N+D}, \quad R(N) = \frac{kN}{N^2+D^2}, \quad R(N) = \frac{k[1-e^{-kN}]}{N}, \quad \text{kde } k, D \in \mathbb{R}^+.$$



Obrázek 4.8: Znázornění  $NR(N)$ , (a)  $R(N) = \frac{k}{N+D}$ , (b)  $R(N) = \frac{kN}{N^2+D^2}$ , (c)  $R(N) = \frac{k[1-e^{-kN}]}{N}$ .

Budeme uvažovat funkci

$$R(N) = \frac{k}{N+D},$$

kterou dosadíme do systému (4.21) a dostaneme tak systém

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N \left[ r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{kP}{N+D} \right], \\ \frac{dP}{dt} &= P \left[ s \left(1 - \frac{hP}{N}\right) \right]. \end{aligned} \quad (4.22)$$

Zavedením substituce  $u(\tau) = \frac{N(t)}{K}$ ,  $v(\tau) = \frac{hP(t)}{K}$ ,  $\tau = rt$ ,  $a = \frac{k}{hr}$ ,  $b = \frac{s}{r}$ ,  $d = \frac{D}{K}$  systém (4.22) přejde na systém

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1-u) - \frac{auv}{u+d}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= bv \left(1 - \frac{v}{u}\right).\end{aligned}\tag{4.23}$$

Prvním singulárním bodem systému (4.23) je bod  $[1, 0]$ . Druhý singulární bod ležící v prvním kvadrantu označíme  $[u^*, v^*]$ , kde

$$u^* = v^* = \frac{1-d-a + \sqrt{(d+a-1)^2 + 4d}}{2},\tag{4.24}$$

Jacobiho matice systému (4.23) je

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2u - \frac{avd}{(u+d)^2} & \frac{-au}{u+d} \\ \frac{bv^2}{u^2} & b - \frac{2bv}{u} \end{pmatrix}.$$

Do Jacobiho matice dosadíme singulární bod  $[1, 0]$  a dostaneme

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & \frac{-a}{1+d} \\ 0 & b \end{pmatrix},$$

vlastní čísla  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = b$  jsou tedy reálná s opačným znaménkem, z čehož podle Věty 10 plyne, že singulární bod  $[1, 0]$  je nestabilní, typu sedlo.

Dosadíme-li do Jacobiho matice singulární bod  $[u^*, v^*]$ , dostaneme

$$J(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - \frac{au^*d}{(u^*+d)^2} & \frac{-au^*}{u^*+d} \\ \frac{b}{b} & -b \end{pmatrix}.$$

$J(u^*, v^*)$  lze s využitím vztahů (4.24) přepsat na

$$J(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} u^* \left[ \frac{au^*}{(u^*+d)^2} - 1 \right] & \frac{-au^*}{u^*+d} \\ \frac{b}{b} & -b \end{pmatrix}.$$

K posouzení stability singulárního bodu  $[u^*, v^*]$  nám pomohou vlastní čísla  $\lambda_1, \lambda_2$  matice  $J(u^*, v^*)$ , která dostaneme řešením rovnice  $\lambda^2 - [\text{tr}J(u^*, v^*)]\lambda + \det J(u^*, v^*) = 0$ . Singulární bod je podle Věty 10 asymptoticky stabilní, pokud reálná část vlastních  $\lambda_1, \lambda_2$  je záporná. Tento požadavek je splněn, pokud

$$\text{tr}J(u^*, v^*) < 0, \text{ tedy } u^* \left[ \frac{au^*}{(u^*+d)^2} - 1 \right] < b,\tag{4.25}$$

$$\det J(u^*, v^*) > 0, \text{ tedy } 1 + \frac{a}{u^*+d} - \frac{au^*}{u^*+d} = 1 + \frac{ad}{(u^*+d)^2} > 0.\tag{4.26}$$



Požadavek (4.26) je splněn vždy pro  $a > 0, d > 0$  a proto se budeme zabývat jen požadavkem (4.25). Dosadíme-li do požadavku (4.25)  $u^*, v^*$ , dané vztahy (4.24), dostaneme pro asymptotickou stabilitu singulárního bodu  $[u^*, v^*]$  podmínku

$$b > \left[ a - \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d} \right] \frac{\left[ 1 + a + d - \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d} \right]}{2a}. \quad (4.27)$$

Pravou stranu vztahu (4.27) označíme  $f(d, a)$  a budeme ji uvažovat jako funkci proměnné  $d$  s parametrem  $a$ . Protože nás zajímají pouze případy kdy  $a > 0, d > 0$ , můžeme zjistit, že  $f(d, a)$  má maximum pro  $d = 0$ . Po dosazení  $d = 0$  do (4.27) dostaneme

$$b > 2a - 1,$$

což pro  $a \in \left(0, \frac{1}{2}\right)$  splňuje každé  $b > 0$ .

Bod  $[1, 0]$  systému (4.23) je vždy nestabilní. Druhý singulární bod,

$$[u^*, v^*] = \left[ \frac{1 - d - a + \sqrt{(d+a-1)^2 + 4d}}{2}, \frac{1 - d - a + \sqrt{(d+a-1)^2 + 4d}}{2} \right],$$

je asymptoticky stabilní, pokud je  $b > 0, d > 0, 0 < a < \frac{1}{2}$ . Pokud je  $a > \frac{1}{2}$ , potom je asymptotická stabilita singulárního bodu  $[u^*, v^*]$  zajištěna podmínkou (4.27).

## 4.7 Model konkurence

Model konkurence dostaneme, pokud máme dvě populace a přítomnost každé z nich potlačuje růst druhé populace. Situace nastane např. v případě, když dvě populace bojují o stejnou potravu, která je na území, kde populace žijí, v omezeném množství. Označme  $N_1(t)$  velikost první populace a  $N_2(t)$  velikost druhé populace. Potom model konkurence popisuje systém rovnic

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left[ 1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right], & \text{kde } r_1, K_1, b_{12} \in \mathbb{R}^+, \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left[ 1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right], & \text{kde } r_2, K_2, b_{21} \in \mathbb{R}^+. \end{aligned} \quad (4.28)$$

Konstanty  $r_1, r_2$  značí rychlosti růstu populací  $N_1, N_2$  a  $K_1, K_2$  jsou úživnosti prostředí. Konstanta  $b_{12}$  značí míru konkurenčního dopadu  $N_2$  na  $N_1$  a  $b_{21}$  značí míru konkurenčního dopadu  $N_1$  na  $N_2$ .

Zavedeme substituci  $u_1 = \frac{N_1}{K_1}, u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \tau = r_1 t, \rho = \frac{r_2}{r_1}, a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$  a systém (4.28) přejde na systém

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{d\tau} &= u_1(1 - u_1 - a_{12}u_2), \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \rho u_2(1 - u_2 - a_{21}u_1). \end{aligned} \quad (4.29)$$

Systém (4.29) má 4 singulární body:  $[0, 0], [1, 0], [0, 1], \left[ \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right]$ . Jacobiho matice systému je

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -\rho a_{21}u_2 & \rho(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{pmatrix}.$$

Do Jacobiho matice dosadíme jednotlivé singulární body a dostaneme:

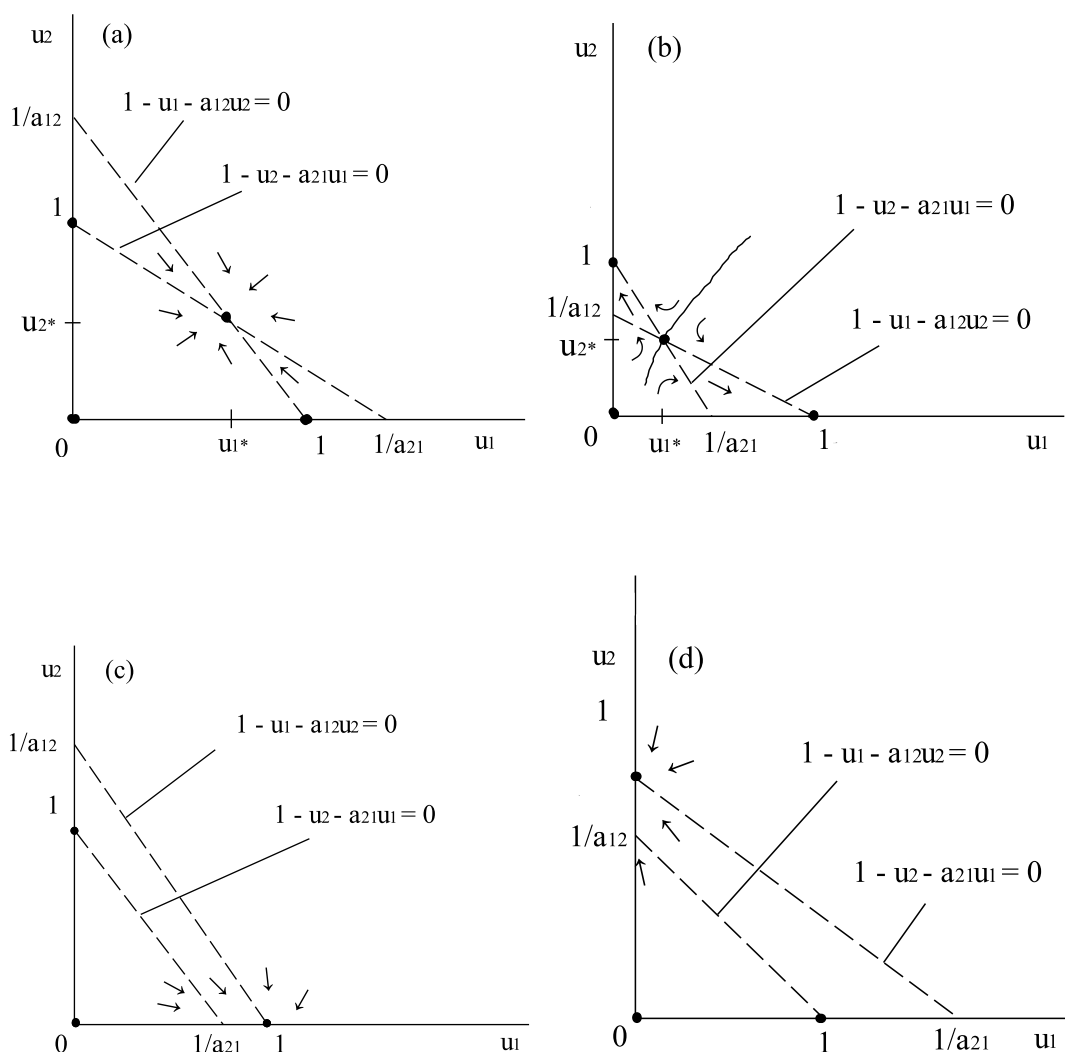
- Pro bod  $[0,0]$ :  $J(0,0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{pmatrix}$ , vlastní čísla  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = \rho$ , jsou obě reálná kladná, z čehož podle Věty 10 plyne, že singulární bod  $[0,0]$  je nestabilní odpudivý uzel.
- Pro bod  $[1,0]$ :  $J(1,0) = \begin{pmatrix} -1 & -a_{12} \\ 0 & \rho(1-a_{21}) \end{pmatrix}$ , vlastní čísla jsou  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = \rho(1-a_{21})$ . Mohou tedy nastat dva případy:
  - pro  $a_{21} < 1$  je  $\lambda_2 > 0$ , tedy singulární bod  $[1,0]$  je podle Věty 10 nestabilní, typu sedlo.
  - pro  $a_{21} > 1$  je  $\lambda_2 < 0$ , tedy singulární bod  $[1,0]$  je podle Věty 10 asymptoticky stabilní, typu přitažlivý uzel.
- Pro bod  $[0,1]$ :  $J(0,1) = \begin{pmatrix} 1-a_{12} & 0 \\ -\rho a_{21} & -\rho \end{pmatrix}$ , vlastní čísla jsou  $\lambda_1 = 1-a_{12}$ ,  $\lambda_2 = -\rho$ . Mohou tedy nastat dva případy:
  - pro  $a_{12} < 1$  je  $\lambda_1 > 0$ , tedy singulární bod  $[0,1]$  je podle Věty 10 nestabilní, typu sedlo.
  - pro  $a_{12} > 1$  je  $\lambda_1 < 0$ , tedy singulární bod  $[0,1]$  je podle Věty 10 asymptoticky stabilní, typu přitažlivý uzel.
- Pro bod  $\left[ \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right]$ :  $J \left( \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right) = \frac{1}{1-a_{12}a_{21}} \begin{pmatrix} a_{12}-1 & a_{12}(a_{12}-1) \\ \rho a_{21}(a_{21}-1) & \rho(a_{21}-1) \end{pmatrix}$ , vlastní čísla jsou 
$$\lambda_{1,2} = \frac{(\rho a_{21} - \rho + a_{12} - 1) \pm \sqrt{(-\rho a_{21} + \rho - a_{12} + 1)^2 - 4\rho(-a_{21} - a_{12} + 1 - a_{12}^2 a_{21}^2 + a_{12} a_{21}^2 + a_{12}^2 a_{21})}}{2(1 - a_{12} a_{21})}.$$

V závislosti na parametrech  $a_{12}, a_{21}$  tedy můžeme rozlišit 4 případy, znázorněné v obrázku 4.9. V každém z obrázků jsou zobrazeny  $u_1$ -nulkliny (přímky  $u_1 = 0$ ,  $1 - u_1 - a_{12}u_2 = 0$ ) a  $u_2$ -nulkliny (přímky  $u_2 = 0$ ,  $1 - u_2 - a_{21}u_1 = 0$ ) pro daný případ. Průsečík  $u_1$ -nulkliny s  $u_2$ -nulklinou je singulární bod systému (4.29). Dále jsou v každém obrázku schematicky znázorněny fázové trajektorie v okolí singulárních bodů. Jednotlivé případy si rozebereme podrobněji.

- Obr. 4.9 (a): Pro  $a_{12} < 1, a_{21} < 1$ , tedy  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} < 1, b_{21} \frac{K_1}{K_2} < 1$ , jsou singulární body  $[1,0]$  a  $[0,1]$  nestabilní, typu sedlo. Singulární bod  $\left[ \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right]$ , který leží v I. kvadrantu, je typu přitažlivý uzel. Tedy pouze jedno konstantní řešení systému (4.29) je asymptoticky stabilní, konkrétně řešení  $u_1 = \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, u_2 = \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}$ . Pokud jsou úživnosti prostředí  $K_1, K_2$  přibližně stejné a míry konkurenčního dopadu jedné populace na druhou  $b_{12}, b_{21}$  nejsou „příliš velké“, potom se velikosti obou populací ustálí v novém rovnovážném stavu, který je však menší než rovnovážný stav v případě, kdy populace žijí osamoceně.
- Obr. 4.9 (b): Pro  $a_{12} > 1, a_{21} > 1$ , tedy  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} > 1, b_{21} \frac{K_1}{K_2} > 1$ , jsou singulární body  $[1,0]$  a  $[0,1]$  asymptoticky stabilní, typu přitažlivý uzel. Singulární bod  $\left[ \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right]$

ležící v I kvadrantu je nestabilní, typu sedlo. Systém (4.29) má tedy dvě asymptoticky stabilní konstantní řešení, konkrétně řešení  $u_1 = 1, u_2 = 0$  a  $u_1 = 0, u_2 = 1$ . Přestože tato řešení jsou rovnovážnými stavy, ve skutečnosti nemohou existovat oba dva současně. Záleží na počátečních podmínkách, v jakém rovnovážném stavu se systém (4.29) ustálí. I. kvadrant fázového systému je rozdělen na dvě části, podle toho, k jakému konstantnímu řešení jednotlivé počáteční stavy konvergují. Pokud počáteční podmínky, tedy hodnoty  $u_1(0), u_2(0)$ , leží v pravé části I. kvadrantu, potom se systém ustálí v rovnovážném stavu  $u_1 = 1, u_2 = 0$ . Znamená to, že populace  $N_2$  vymře, zatímco velikost populace  $N_1$  se ustálí na hodnotě  $K_1$ . Velikost populace  $N_1$  tedy bude stejně velká jako v případě, kdy by populace žila osamoceně. Pokud však počáteční podmínky leží v levé části I. kvadrantu, systém se ustálí v rovnovážném stavu  $u_1 = 0, u_2 = 1$ . Populace  $N_1$  tedy vymře, zatímco populace  $N_2$  se ustálí na hodnotě  $K_2$ .

- Obr. 4.9 (c): Pro  $a_{12} < 1, a_{21} > 1$ , tedy  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} < 1, b_{21} \frac{K_1}{K_2} > 1$ , je singulární bod  $[1, 0]$  asymptoticky stabilní, typu přitažlivý uzel a singulární bod  $[0, 1]$  je nestabilní, typu sedlo. Singulární bod  $\left[ \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right]$  neleží v I. kvadrantu a proto se jím nebudeme zabývat. Systém (4.29) má tedy jedno asymptoticky stabilní konstantní řešení, konkrétně řešení  $u_1 = 1, u_2 = 0$ . Protože  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} < 1, b_{21} \frac{K_1}{K_2} > 1$ , je buď úživnost prostředí  $K_1$  podstatně větší než úživnost prostředí  $K_2$ , nebo populace  $N_1$  výrazně konkuruje populaci  $N_2$ . Velikost populace  $N_1$ , která má mnohem lepší podmínky než populace  $N_2$  se ustálí na hodnotě  $K_1$ , zatímco populace  $N_2$  vymře.
- Obr. 4.9 (d): Pro  $a_{12} > 1, a_{21} < 1$ , tedy  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} > 1, b_{21} \frac{K_1}{K_2} < 1$ , je singulární bod  $[1, 0]$  nestabilní, typu sedlo, a singulární bod  $[0, 1]$  je asymptoticky stabilní, typu přitažlivý uzel. Singulární bod  $\left[ \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right]$  neleží v I. kvadrantu a nebudeme se jím proto zabývat. Systém (4.29) má tedy pouze jedno asymptoticky stabilní konstantní řešení, konkrétně řešení  $u_1 = 0, u_2 = 1$ . Protože  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} > 1, b_{21} \frac{K_1}{K_2} < 1$ , je buď úživnost prostředí  $K_2$  podstatně větší než  $K_1$ , nebo populace  $N_2$  výrazně konkuruje populaci  $N_1$ . Populace  $N_1$  vymře, zatímco velikost populace  $N_2$  se ustálí na hodnotě  $K_2$ .



Obrázek 4.9: Nulkliny a singulární body systému (4.29)

## 4.8 Model symbiózy

Model symbiózy (také mutualismu) dostaneme, pokud máme dvě populace a přítomnost každé z populací podporuje růst populace druhé. Označme  $N_1(t)$  velikost první populace a  $N_2(t)$  velikost druhé populace. Potom model symbiózy popisuje systém rovnic

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left[ 1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right], & \text{kde } r_1, K_1, b_{12} \in \mathbb{R}^+, \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left[ 1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right], & \text{kde } r_2, K_2, b_{21} \in \mathbb{R}^+. \end{aligned} \quad (4.30)$$

Konstanty  $r_1, r_2$  značí rychlosti růstu populací  $N_1, N_2$  a  $K_1, K_2$  jsou úživnosti prostředí. Konstanta  $b_{12}$  značí sílu působení  $N_2$  na  $N_1$  a  $b_{21}$  značí sílu působení  $N_1$  na  $N_2$ .

Zavedeme substituci  $u_1 = \frac{N_1}{K_1}$ ,  $u_2 = \frac{N_2}{K_2}$ ,  $\tau = r_1 t$ ,  $\rho = \frac{r_2}{r_1}$ ,  $a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}$ ,  $a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$  a systém (4.30) přejde na

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{d\tau} &= u_1(1 - u_1 + a_{12}u_2), \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \rho u_2(1 - u_2 + a_{21}u_1).\end{aligned}\tag{4.31}$$

Systém (4.31) má 4 singulární body:  $[0, 0]$ ,  $[1, 0]$ ,  $[0, 1]$ ,  $\left[ \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right]$ . Jacobiho matice systému je

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2u_1 + a_{12}u_2 & a_{12}u_1 \\ \rho a_{21}u_2 & \rho(1 - 2u_2 + a_{21}u_1) \end{pmatrix}.$$

Do Jacobiho matice dosadíme jednotlivé singulární body a dostaneme

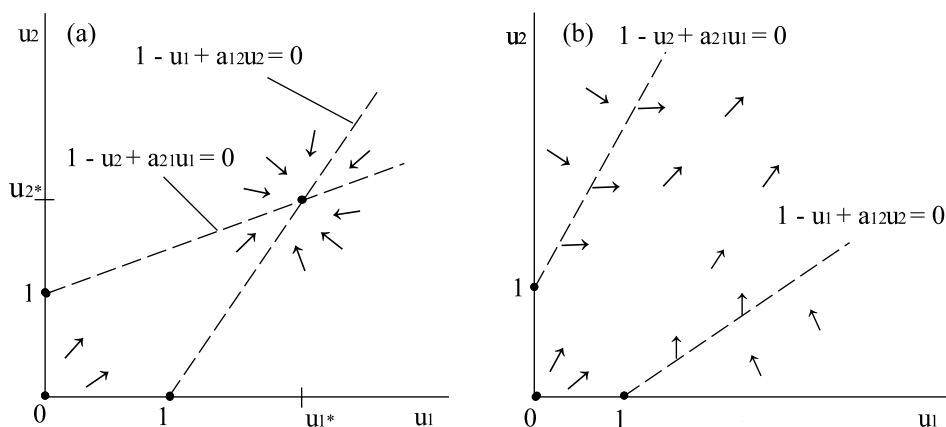
- Pro bod  $[0, 0]$ :  $J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{pmatrix}$ , vlastní čísla  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = \rho$ , jsou obě reálná kladná, z čehož podle Věty 10 plyne, že singulární bod  $[0, 0]$  je nestabilní odpudivý uzel.
- Pro bod  $[1, 0]$ :  $J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & a_{12} \\ 0 & \rho(1 + a_{21}) \end{pmatrix}$ , vlastní čísla  $\lambda_1 = -1$ ,  $\lambda_2 = \rho(1 + a_{21})$  jsou reálná, s opačným znaménkem, což podle Věty 10 znamená, že singulární bod  $[1, 0]$  je nestabilní, typu sedlo.
- Pro bod  $[0, 1]$ :  $J(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 + a_{12} & 0 \\ \rho a_{21} & -\rho \end{pmatrix}$ , vlastní čísla  $\lambda_1 = 1 + a_{12}$ ,  $\lambda_2 = -\rho$  jsou reálná, opačného znaménka, tedy singulární bod  $[0, 1]$  je podle Věty 10 nestabilní, typu sedlo.
- Pro bod  $\left[ \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right]$ :  $J\left( \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right) = \frac{1}{1 - a_{12}a_{21}} \begin{pmatrix} -a_{12} - 1 & a_{12}(a_{12} + 1) \\ \rho a_{21}(a_{21} + 1) & \rho(-a_{21} - 1) \end{pmatrix}$ , vlastní čísla jsou 
$$\lambda_{12} = \frac{(-\rho a_{21} - \rho - a_{12} - 1) \pm \sqrt{(\rho a_{21} + \rho + a_{12} + 1)^2 - 4\rho(a_{21} + a_{12} + 1 - a_{12}^2 a_{21}^2 - a_{12} a_{21}^2 - a_{12}^2 a_{21})}}{2(1 - a_{12}a_{21})}.$$

Na obrázku 4.10 jsou znázorněny dva případy, které mohou nastat v závislosti na parametrech  $a_{12}$ ,  $a_{21}$ . V každém obrázku jsou vykresleny  $u_1$ -nulkliny (přímky  $u_1 = 0$ ,  $1 - u_1 + a_{12}u_2 = 0$ ) a  $u_2$ -nulkliny (přímky  $u_2 = 0$ ,  $1 - u_2 + a_{21}u_1 = 0$ ) pro daný případ. Singulární bod systému (4.31) dostaneme jako průsečík  $u_1$ -nulkliny s  $u_2$ -nulklinou. V každém obrázku je schématické znázornění fázových trajektorií v okolí singulárních bodů. V dalším textu si oba dva případy rozebereme podrobněji.

- Obr 4.10 (a): Pro  $a_{12}a_{21} < 1$ , tedy  $b_{12} \frac{K_2}{K_1} b_{21} \frac{K_1}{K_2} = b_{12}b_{21} < 1$ , jsou singulární body  $[0, 0]$ ,  $[1, 0]$  a  $[0, 1]$  nestabilní. Singulární bod  $\left[ \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right]$ , který leží v I. kvadrantu je asymptoticky stabilní přitažlivý uzel. Systém (4.31) má tedy pouze jedno asymptoticky stabilní konstantní řešení, konkrétně řešení  $u_1 = \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}$ ,  $u_2 = \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$ . Pokud jsou úživnosti prostředí  $K_1, K_2$  přibližně stejné a míry konkurenčního dopadu jedné populace na druhou  $b_{12}, b_{21}$  nejsou „příliš velké“, potom se velikosti obou populací

ustálí v novém rovnovážném stavu, který je větší, než rovnovážný stav v případě, kdy obě populace žijí osamoceně.

- Obr 4.10 (b): Pro  $a_{12}a_{21} > 1$ , tedy  $b_{12}\frac{K_2}{K_1}b_{21}\frac{K_1}{K_2} = b_{12}b_{21} > 1$  jsou singulární body  $[0, 0]$ ,  $[1, 0]$  a  $[0, 1]$  nestabilní. Singulární bod  $\left[\frac{1+a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1+a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}\right]$  leží mimo I. kvadrant a nebudeme se jím proto zabývat. Systém (4.31) má pouze nestabilní konstantní řešení, což znamená, že obě populace neomezeně rostou.



Obrázek 4.10: Nulklíny a singulární body systému (4.31)

## 5. Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo uvedení základních matematických modelů vybraných populačních problémů. Po dvou úvodních kapitolách byl ve třetí kapitole uveden logistický model růstu, kde bylo ukázáno, že velikost populace se časem ustálí na hodnotě, která je rovna úživnosti prostředí, ve kterém populace žije. Pokud je však růst populace nějakým způsobem ovlivňován, např. predací nebo sklizní, populace buď vymře, nebo se její velikost ustálí v novém rovnovážném stavu. Dále byl ve třetí kapitole uveden model růstu se zpožděním. Ve čtvrté kapitole byly popsány dva modely dravec-kořist, z nichž jeden je známý Lotkuv-Volterrův. Dále byl popsán možný vývoj dvou populací, které si navzájem konkurují. Stejně tak byl vysvětlen vývoj populací, které žijí v zájemné symbióze.

V práci je možné pokračovat mnoha způsoby, jedním z nich je rozšíření jednotlivých modelů. Například model růstu se zpožděním lze použít při studiu šíření infekcí, kdy zpoždění  $T$  značí inkubační dobu, během které infekce propukne. Dále je možné uvést mnohé další modely typu dravec-kořist, např. model uvažující vnitrodruhovou konkurenci kořisti.

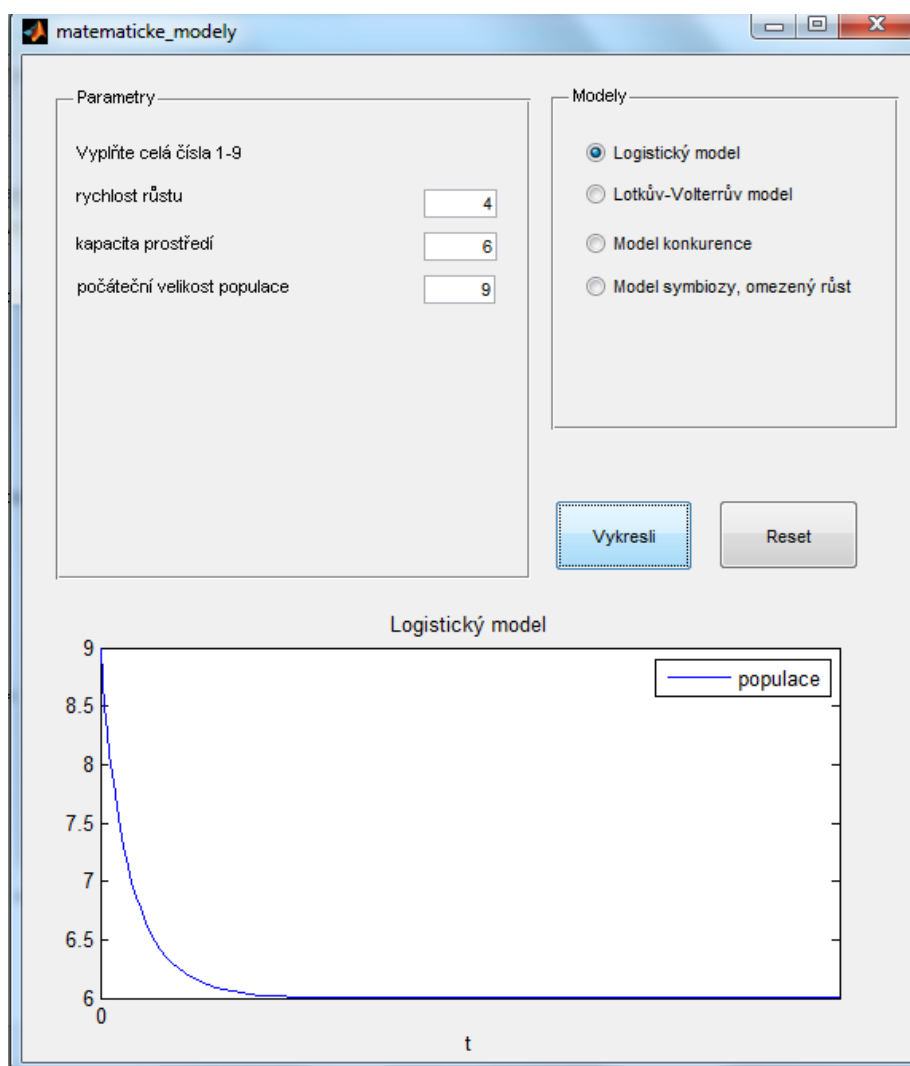
Práce vychází z výsledků uvedených v citované literatuře. Vlastním přínosem autorky této práce jsou některé výpočty a související klasifikace singulárních bodů provedené v kapitole třetí. K práci byl vytvořen program v Matlabu. Je možné vybrat si jeden ze čtyř modelů (logistický model, Lotkuv-Volterrův model, model symbiózy, model konkurence), zadat parametry jako je například rychlost růstu nebo počáteční velikost populace a program vykreslí velikost populace (popř. populací) v čase.

# Literatura

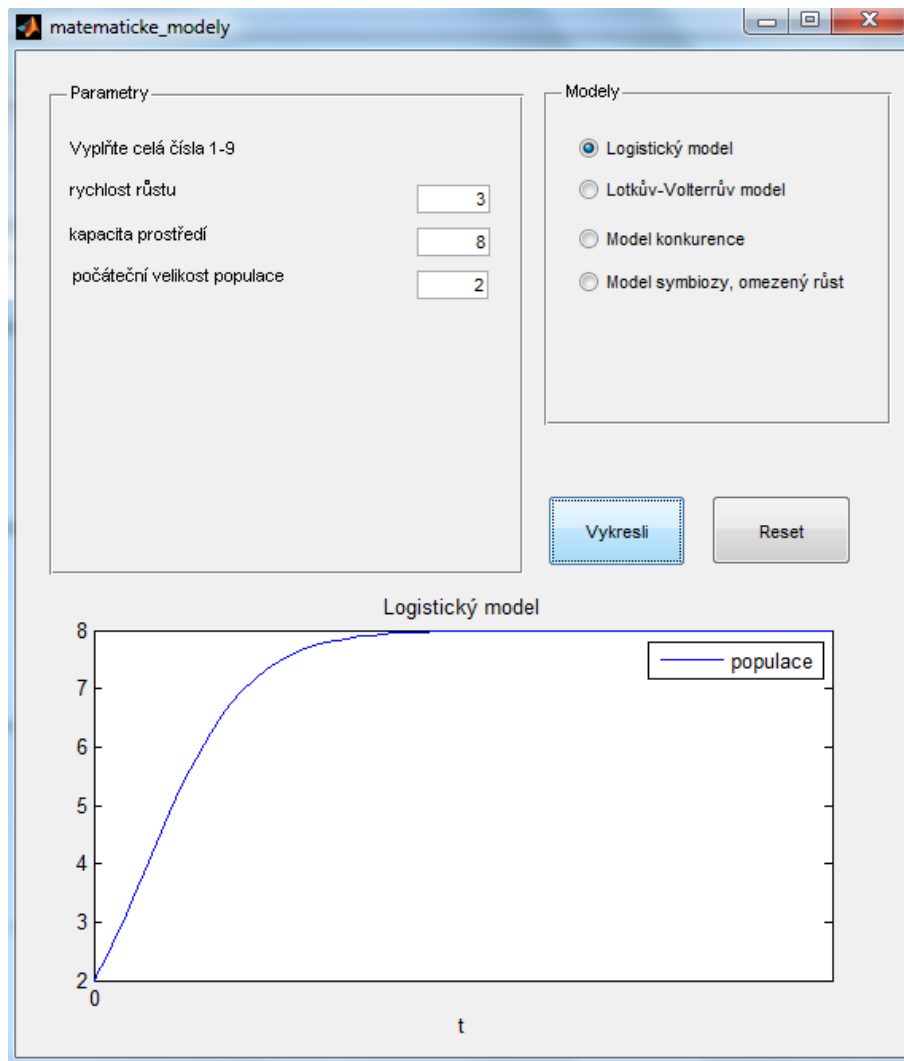
- [1] MURRAY, J. *Mathematical biology*. Springer, 3rd edition, Springer-Verlag, 2002.
- [2] KALAS, J., POSPÍŠIL, Z. *Spojité modely v biologii*. Masarykova univerzita, Brno, 2001.
- [3] DIBLÍK, J., RŮŽIČKOVÁ, M. *Obyčejné diferenciální rovnice*. Žilinská univerzita v Žilině, 2008.
- [4] MAŘÍK, R. *Diferenciální rovnice a autonomní systémy*. Mendelova zemědělská a lesnická fakulta, Brno, 2009.
- [5] KALAS, J., RÁB, M. *Obyčejné diferenciální rovnice*. Masarykova univerzita, Brno, 1995.



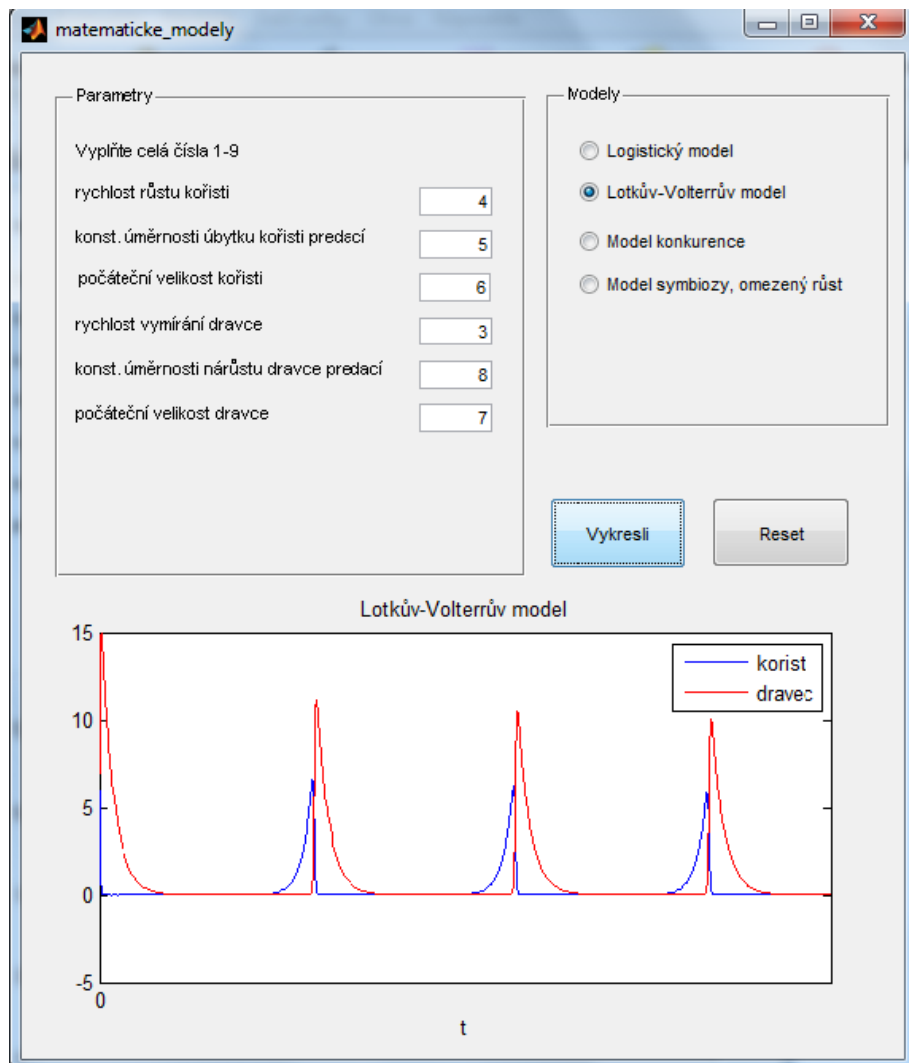
## 6. Výstup z programu



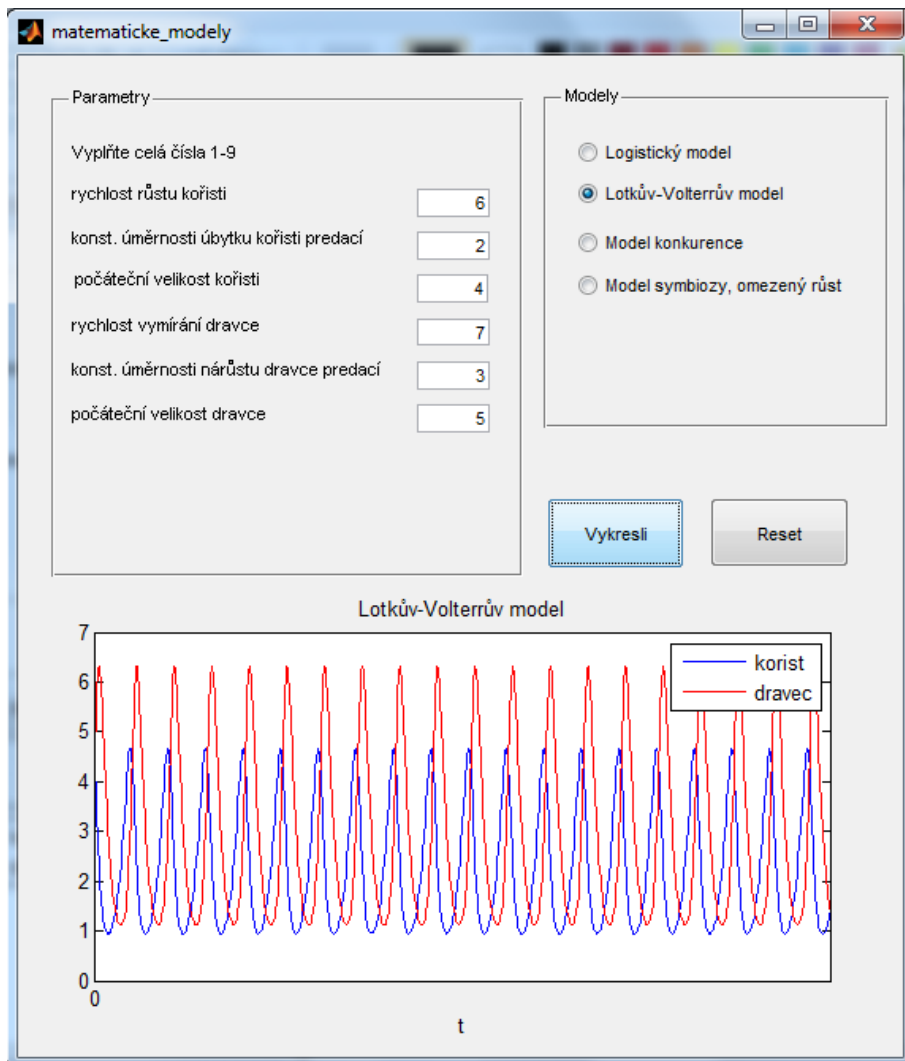
Obrázek 6.11: Logistický model



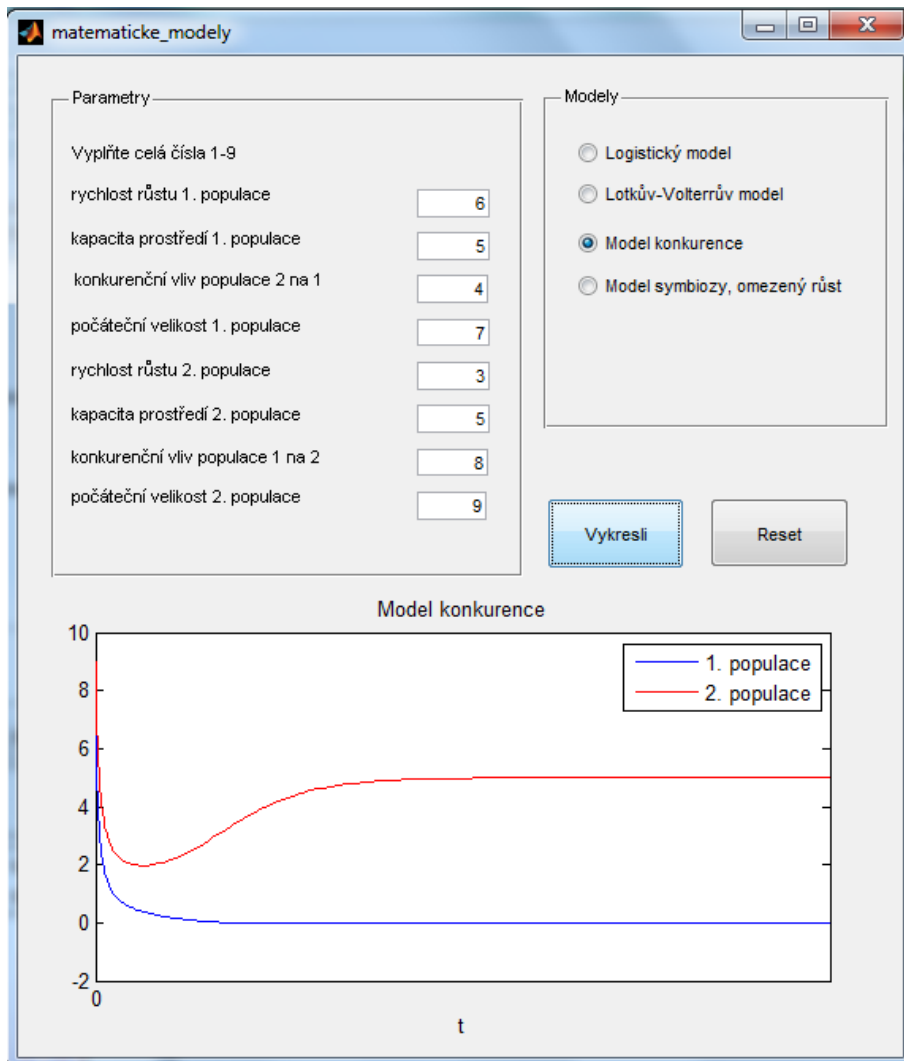
Obrázek 6.12: Logistický model



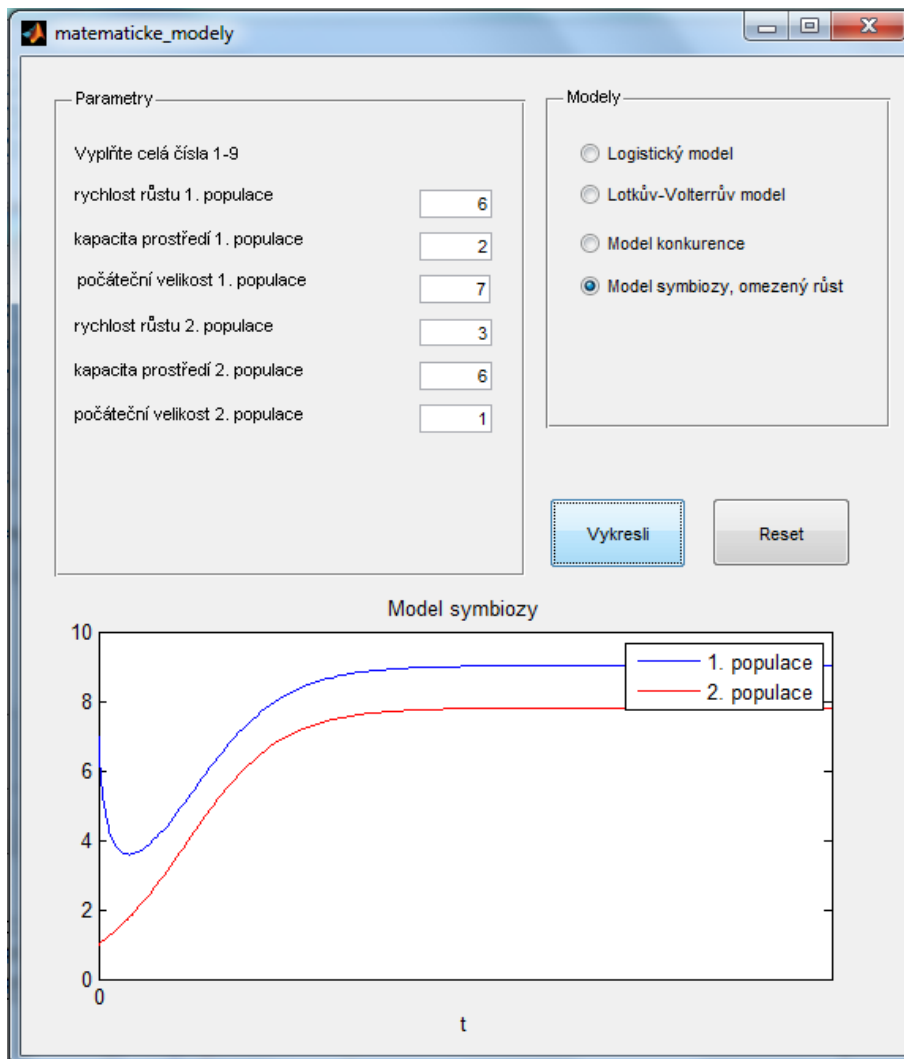
Obrázek 6.13: Lotkúv-Volterrúv model



Obrázek 6.14: Lotkúv-Volterrúv model



Obrázek 6.15: Model konkurence



Obrázek 6.16: Model symbiozy