

VYSOKÉ UČENÍ TECHNICKÉ V BRNĚ
BRNO UNIVERSITY OF TECHNOLOGY



FAKULTA STROJNÍHO INŽENÝRSTVÍ
ÚSTAV MATEMATIKY
FACULTY OF MECHANICAL ENGINEERING
INSTITUTE OF MATHEMATICS

MODELOVÁNÍ DYNAMIKY POPULACÍ

MODELING OF POPULATION DYNAMICS

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE
BACHELOR'S THESIS

AUTOR PRÁCE
AUTHOR

LUBOŠ PECKA

VEDOUcí PRÁCE
SUPERVISOR

prof. RNDr. JAN FRANČŮ, CSc.

BRNO 2008

Abstrakt

Cílem této práce je popsat základní modely dynamiky populací. V první části jsou uvedeny modely dynamiky jedné populace, v druhé modely zabývající se koexistencí dvou biologických druhů. Vždy začínáme s popisem modelů jednodušších a postupně jsou vytvářeny modely realističtější. V poslední části jsou naznačeny další možnosti zpřesnění modelů, kterými se naše úvahy při modelování dynamiky populací mohou dále ubírat.

Klíčová slova

Matematický model, populace, specifická míra růstu, stacionární bod.

Abstract

The aim of this thesis is to describe the basic models of the population dynamics. In the first part of the thesis, the models which describe the dynamic of one population are mentioned, in the second part there are models of the coexistence of two biological kinds. We always begin with the description of the basic models and we try gradually to create models that are more realistic. In the last section further possibilities of specification for the models, which can also be taken into account, are indicated

Keywords

Mathematical model, population, specific rate of growth, stationary point.

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci *Modelování dynamiky populací* vypracoval samostatně pod vedením prof. RNDr. Jan Franců, CSc. s použitím materiálů uvedených v seznamu literatury.

Luboš Pecka

Děkuji svému školiteli prof. RNDr. Jan Franců, CSc. za vedení mé bakalářské práce.

Luboš Pecka

Obsah

1	Úvod	10
2	Rozdělení modelů	11
2.1	Pojem modelu a modelování	11
2.2	Základní dělení modelů	11
3	Modely popisující jednu populaci	13
3.1	Základní předpoklady	13
3.2	Růstové modely	13
3.3	Malthusův model	14
3.4	Verhulstova (logistická) rovnice	15
3.5	Gompertzova křivka	17
3.6	Dynamika klimaxové populace	18
3.7	Shrnutí obecných modelů popisujících jednu populaci	19
4	Modely koexistence dvou biologických druhů	22
4.1	Předpoklady koexistence dvou druhů	22
4.2	Dimenzionální analýza	23
4.3	Konkurence mezi dvěma biologickými druhy	24
4.4	Symbióza dvou biologických druhů	27
4.5	Modely dravec-kořist	29
4.6	Modely dravec-kořist Gauseho typu	29
4.7	Shrnutí modelů popisujících koexistenci dvou biologických druhů	34
5	Složitější modely	35
6	Závěr	36
7	Seznam použité literatury	37

1 Úvod

Matematika byla vždy propojena s jinými vědními obory a aplikace matematiky v nich je velmi zřetelná. Tato spojitost je patrná zejména ve vztahu matematiky a fyziky, kde je vazba velice úzká. Ovšem její uplatnění čím dál tím více proniká i do jiných oborů, jako je chemie, medicína, ekonomie a samozřejmě také biologie.

Základní aplikací matematiky v biologii je kvantifikace jevů živé přírody, kde se ke zpracování získaných údajů využívá zejména matematické statistiky. Další oblastí aplikace je matematické modelování. Jednou z nejvýznamnějších oblastí modelování v biologii je modelování dynamiky populací, které nám v mnoha případech pomáhá porozumět chování populací, stanovit, jak se budou populace v čase vyvíjet, a tím nám umožňuje regulovat vývoj populací tak, aby nedošlo například k vyhlazení určitého druhu.

Cílem této práce je popsání základních vybraných modelů dynamiky populací. U jednotlivých modelů jsou nejdříve uvedeny předpoklady, které většinou vycházejí z praktických zkušeností a výsledků pozorování, a následně je sestaven model ve tvaru diferenciální rovnice (jedná-li se o model jedné populace), nebo soustavy diferenciálních rovnic (modelování dynamiky dvou populací). Následně je diferenciální rovnice, resp. soustava diferenciálních rovnic, vyřešena a tím je vyřešen i model. U modelů dynamiky jedné populace jsou rovnice spočtené nejen obecně, ale i pro konkrétní hodnoty. Při popisu dvou biologických druhů je již uvedeno pouze obecné odvození. U každého modelu je také pro lepší ilustraci uvedeno grafické znázornění řešení daného modelu.

V práci jsou tímto způsobem popsány základní modely popisující vývoj jedné populace s ohledem na předem stanovené předpoklady. Postupně se od modelů jednodušších, spíše teoretických, dostáváme postupným určováním reálnějších předpokladů k modelům složitějším, realističtějším, které dávají dobrou shodu se skutečností. V další části jsou popsány modely koexistence dvou biologických druhů - případ symbiózy, konkurence a modely dravec-kořist Gauseho typu. V poslední části práce se zabýváme dalšími možnostmi vývoje modelů a dalšími předpoklady, které modely ještě dále přibližují realitě, například reprodukční schopností jedinců až od reprodukčního věku.

2 Rozdělení modelů

2.1 Pojem modelu a modelování

Modelem nazýváme zjednodušené zobrazení zkoumané skutečnosti (například technického procesu, problému řízení, fyzikálního, chemického objektu), které se realizuje k určitému cíli. Matematický model je abstraktní model užívající matematický jazyk k popisu chování systému. Matematické modely jsou používány nejen v přírodních vědách (fyzika, biologie) a inženýrských disciplínách (strojírenství, stavitelství, elektrotechnika), ale také ve vědách společenských (ekonomika, sociologie, politologie).

Modelování je účelové zobrazování vyšetřovaných vlastností pomocí vhodně zvolených vlastností modelu. Modelování je dnes velmi rozšířenou pracovní metodou nacházející uplatnění v různých oblastech.

2.2 Základní dělení modelů

Modely lze klasifikovat podle různých hledisek. Základním kritériem pro jejich třídění je jejich chování v čase. Z tohoto hlediska dělíme modely na:

- statické neboli deskriptivní (v čase se nemění)
- dynamické (v čase se vyvíjející)

Matematické modely lze také dělit podle charakteru veličin a proměnných v něm vystupujících. Jedna možnost, jak je lze z tohoto hlediska rozlišit, je dělení na:

- stochastické (v modelu se vyskytuje alespoň jedna náhodná veličina)
- deterministické (v modelu náhodná veličina není)

Přitom náhodnou veličinou u dynamických modelů není čas.

Jiná možnost klasifikace matematických modelů vychází z jejich vztahu k okolí, tj. k veličinám, které nejsou součástí modelu. V tomto případě lze modely dělit na

- autonomní (nezávislé na okolí)
- neautonomní (explicitně závislé na nějaké vnější proměnné).

U dynamických modelů je nejdůležitější závislost na čase. Systémy dynamických rovnic se dělí na autonomní a neautonomní podle toho, zda je v jejich pravých stranách explicitně uveden čas, či nikoli. Modely autonomní v čase i ostatních proměnných vyjadřují fundamentální přírodní zákony; např. rozpad částic probíhá stejně ve čtvrtek jako v pátek, na Zemi nebo na Marsu. Většinu přírodních procesů popisujeme modely autonomními v čase a neautonomními v jiných proměnných.

Posledním dělením, které zde uvedeme, je dělení modelů na modely:

- diskrétní
- spojité
- smíšené

Diskrétní modely jsou takové, u nichž všechny vyšetřované vlastnosti mají diskrétní chování. Jsou tudíž charakteristické tím, že všechny stavové proměnné nabývají nejvýše spočetně mnoha hodnot a v průběhu času se mění skokem. *Spojitémi* modely nazýváme takové modely, jejichž zkoumané vlastnosti mají chování spojitě, to znamená, že se nemění skokem, ale nabývají hodnot z nějakého kontinua. Uvažovanou spojitou veličinou může být například čas nebo velikost populace (počet jedinců). U modelů *kombinovaných* mohou být vyšetřované vlastnosti jak spojitého, tak diskrétního typu.

3 Modely popisující jednu populaci

3.1 Základní předpoklady

Zabýváme-li se modelem, který má popisovat jednu populaci, předpokládáme model, který je dynamický, deterministický a se spojitým časem (což znamená s překrývajícími se generacemi). Dalšími zjednodušeními, která budeme předpokládat, je, že neuvažujeme náhodné vlivy (v biologii je běžné, že variabilita veličin je i 20%) a že celou zkoumanou populaci považujeme za homogenní směs, tj. neuvažujeme rozdělení jedinců podle pohlaví, věkovou strukturu jedinců ani její prostorové rozložení. Jedinou stavovou veličinou, která nás tedy zajímá, je velikost populace, která je reprezentována počtem jedinců, populační hustotou, atd.

3.2 Růstové modely

Nechť $x = x(t)$ označuje nějakou číselnou „míru“ velikosti jisté populace v čase t . *Populací* rozumíme nejen společenstvo živých organismů, např. lidí, ale také třeba množství atomů radioaktivní látky, dřevní hmotu rostoucího stromu apod. Jako příklad vhodné míry velikosti populace může sloužit počet milionů lidí žijících na Zemi nebo tuny biomasy rybí populace.

Sledujeme-li vývoj velikosti této populace v časovém intervalu $\langle t, t + \Delta t \rangle$, můžeme ji vyjádřit zápisem

$$x(t + \Delta t) = x(t) + \text{množství narozených} - \text{množství zemřelých}$$

Nyní předpokládejme, že $b(t, x)$ udává míru přidávání jednotek k dané populaci za jednotku času na každou jednotku populace uvažovanou v čase t při velikosti populace x . Je to tedy jakási „rychlost“ růstu populace na jednu jednotku populace, případně tento výraz můžeme chápat jako koeficient porodnosti. Obdobně $d(t, x)$ značí míru, ve které jednotky populace umírají (případně jsou z populace odstraňovány), tudíž jakýsi koeficient úmrtnosti.

Budeme předpokládat, že $b(t, x)$, $d(t, x)$ jsou spojitě, nezáporné funkce a že velikost populace $x = x(t)$ je diferencovatelná funkce. Dále předpokládáme, že množství narozených nebo zemřelých jedinců za krátký časový interval délky Δt je úměrný této délce (trvání). Pak výše uvedený vztah lze přepsat do tvaru

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

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

Dále tedy 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 $\Delta t \rightarrow 0$ obdržíme diferenciální rovnici

$$\frac{dx}{dt} = \mu(t, x)x, \quad (3.2)$$

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 i na řadě dalších parametrů. Rovnice (3.2) sama o sobě ještě není matematickým modelem. Tím se stává až po stanovení předpokladů kladených na specifickou míru růstu $\mu(t, x)$.

3.3 Malthusův model

U malých populací nemusíme předpokládat závislost specifické míry $\mu(t, x)$ na čase t , ani na velikosti populace x , tj. předpokládáme, že z hlediska prostředí, v němž populace žije, se vliv tohoto prostředí v čase nemění. Specifická míra růstu je tedy konstantní a označme ji g . Potom rovnice

$$x' = gx$$

s počáteční podmínkou

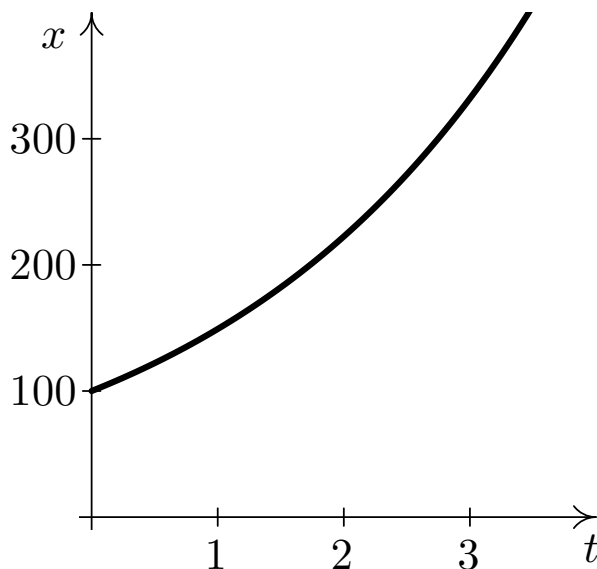
$$x(0) = x_0$$

má řešení ve tvaru

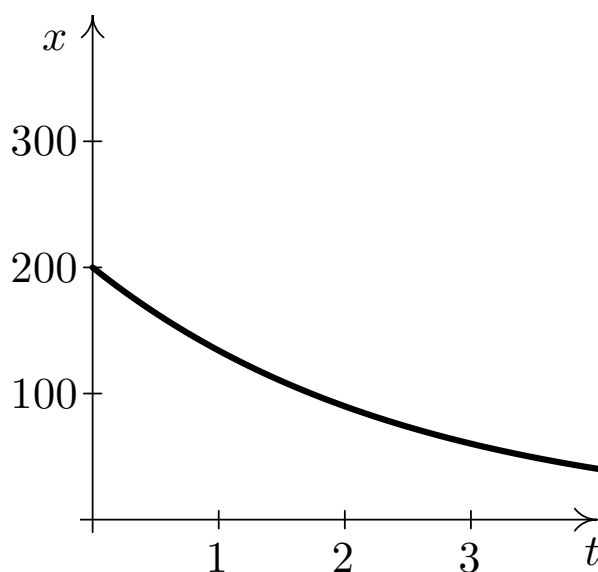
$$x(t) = x_0 e^{gt}.$$

U Malthusova modelu tedy mohou nastat tři základní možnosti vývoje populace v závislosti na velikosti koeficientu g .

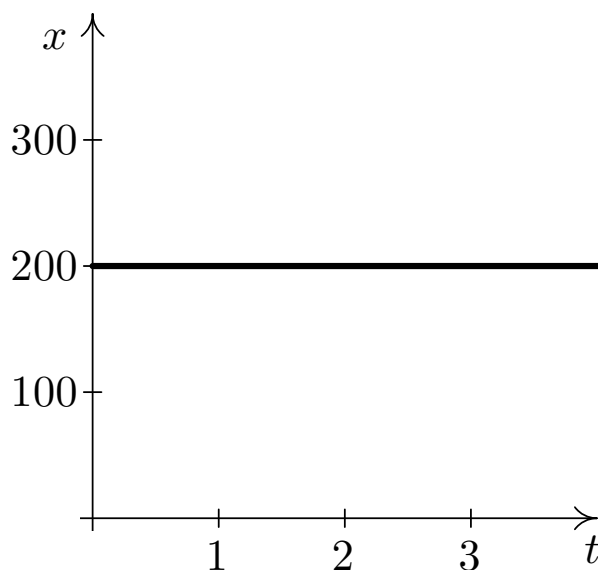
Prvním případem je, že výraz g nabývá kladné hodnoty. Tento případ nastává, pokud porodnost v populaci je větší než úmrtnost. Vykreslíme si graf pro určité hodnoty, konkrétně pro konstanty $g = 0,4$ a $x(0) = 100$. Dostáváme model tvaru $x(t) = 100e^{0,4t}$:



Další možností je, že specifická míra růstu g je záporná. V tomto případě dochází k postupnému vymírání populace vlivem vyšší úmrtnosti v populaci, než je její porodnost. Vykreslíme si i nyní graf pro konkrétní případ a to pro hodnoty parametrů $g = -0,4$ a $x(0) = 200$, dostáváme pak model tvaru $x(t) = 200e^{-0,4t}$, jehož průběh vidíme na následujícím grafu:



Poslední možností je, že specifická míra růstu g je nulová. Tato možnost nastane, pokud porodnost a úmrtnost jsou stejné, tedy populace se nevyvíjí a počet jedinců je konstantní, platí tudíž $g = 0$, počáteční velikost populace zvolíme $x(0) = 200$. Na následujícím grafu pak vidíme, že v takovém případě je velikost populace konstantní:



Malthusův model dává docela dobrou shodu se statistickými údaji, pokud se jedná o kratší časový interval a pokud není zkoumaná populace příliš velká. Při větších populacích již tento model nevyhovuje, jelikož podle něj populace neomezeně roste, což v reálném prostředí není možné mimo jiné z důvodu omezených zdrojů a omezeného území.

3.4 Verhulstova (logistická) rovnice

V reálném prostředí je velikost specifické míry růstu funkcí velikosti populace. Ve velké populaci je velká konkurence o zdroje, které jsou omezené, dochází tedy k *vnitrodruhové konkurenci*. Toto soupeření zvyšuje úmrtnost v populaci, popřípadě snižuje porodnost. Navíc konkurence je tím větší, čím více je soupeřících jedinců. Z tohoto důvodu je oprávněné předpokládat, že specifická míra růstu μ je klesající funkcí velikosti populace.

Nejjednodušší klesající funkcí je funkce lineární: $\mu(x) = a - bx$. Koeficient a se nazývá *koeficient růstu* (jde o specifickou míru růstu populace v idealizovaném prostředí s omezenými zdroji), koeficient b se nazývá *koeficient zpomalení růstu* a vyjadřuje velikost vnitrodruhové konkurence. Dosadíme-li tedy specifickou míru růstu do rovnice (3.2), dostáváme

$$\frac{dx}{dt} = (a - bx)x. \quad (3.3)$$

Rovnice (3.3) se nazývá *Verhulstova rovnice*, někdy také *logistická*. Graf řešení této rovnice se nazývá *logistická křivka*, což má naznačovat jistou podobnost s grafem logaritmické funkce. Rovnici (3.3) lze totiž přepsat na tvar $\frac{d}{dt} \ln(x) = a - bx$.

Předpokládejme, že koeficient růstu a je $a > 0$. Dále předpokládejme, že rovnice (3.3) má počáteční podmínku

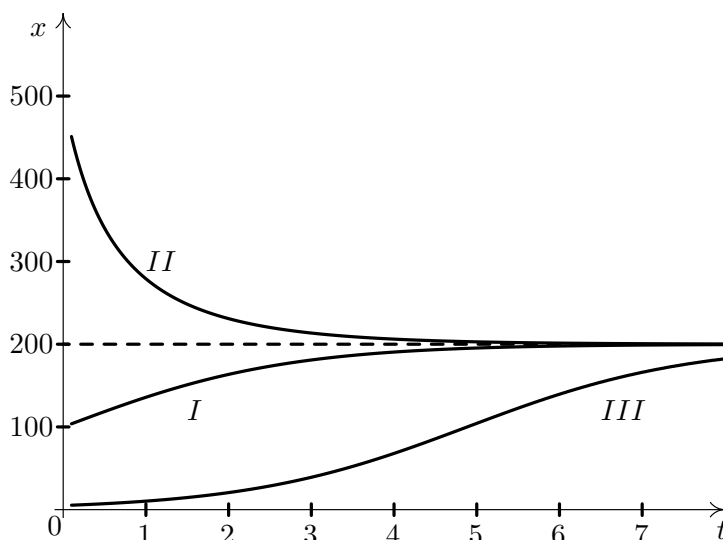
$$x(0) = x_0 \geq 0.$$

Pak uvažovaný počáteční problém má řešení tvaru:

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

Je-li $x_0=0$, pak řešení je tvaru $x(t) \equiv 0$.

Pokud ovšem $x_0 > 0$, dostáváme již netriviální řešení. Zvolme koeficient růstu $a = 100$ a koeficient zpomalení růstu $b = 0.5$. Vykreslíme si nyní průběh modelu pro tři různé počáteční podmínky. První možností bude případ, kdy velikost počáteční populace je $x_0 = 100$, tento typ označíme *I*, druhý případ, který namodelujeme, je pro $x_0 = 500$, označíme ho *II*. Posledním uvažovaným případem bude $x_0 = 5$, tento typ označíme *III*. Vykreslíme si průběh pro tyto tři případy:



Z výše uvedeného grafu vidíme, že model má pro různé počáteční podmínky různé průběhy. Společným poznatkem pro všechny tři případy je, že pro všechna $x_0 > 0$ platí $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a}{b}$, konkrétně v tomto případě $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{100}{0.5} = 200$. Vidíme, že funkce x je rostoucí, pokud $x_0 \in (0, a/b)$. V tomto rozmezí lze ještě rozlišit dva případy. Je-li $\frac{a}{2b} < x_0 < \frac{a}{b}$, čemuž u nás odpovídá případ *I*, je funkce v celém definičním oboru konkávní. Pokud je ovšem $x_0 < \frac{a}{2b}$, což je případ *III*, mění se funkce x , jak můžeme vidět na grafu, z funkce konvexní na funkci konkávní. Proč tomu tak je zjistíme, provedeme-li druhou derivaci rovnice (3.3):

$$x'' = -bx'x + (a - bx)x' = (a - 2bx)x'.$$

Vidíme tedy, že bod zlomu je opravdu $x_0 = \frac{a}{2b}$. Můžeme to vysvětlit například tím, že velmi malá populace na počátku nemá tak dobré podmínky pro rozmnožování, tudíž se zpočátku vyvíjí pomaleji.

Jestliže $x_0 > a/b$, je funkce x klesající, čemuž odpovídá křivka *II*, a pro $x_0 = a/b$ je funkce x funkcí konstantní. Jelikož $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a}{b}$, platí, že velikost populace se ustálí na hodnotě a/b , pokud na začátku nějakí jedinci dané populace existovali, pokud neexistovali, populace se neobjeví. Konstantu a/b nazýváme *úživnost prostředí*.

3.5 Gompertzova křivka

V předchozím případě jsme uvedli, že specifická míra růstu v reálném prostředí není konstantní, ale že je klesající funkcí velikosti populace a uvažovali jsme klesající lineární funkci: $\mu(x) = a - bx$. Ovšem to není jediná možnost, jak může funkce specifické míry růstu vypadat. Další možností volby je funkce daná předpisem: $\mu(x) = -a \ln(x/K)$, kde a a K jsou kladné parametry. U tohoto modelu je zřejmé, že platí $\lim_{x \rightarrow 0+} \mu(x) = \infty$. Tuto skutečnost lze interpretovat tak, že malá populace se brání intenzivní reprodukční aktivitou vyhynutí 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). Po dosazení této funkce do rovnice (3.2) dostáváme rovnici

$$\frac{dx}{dt} = -ax \ln \frac{x}{K}.$$

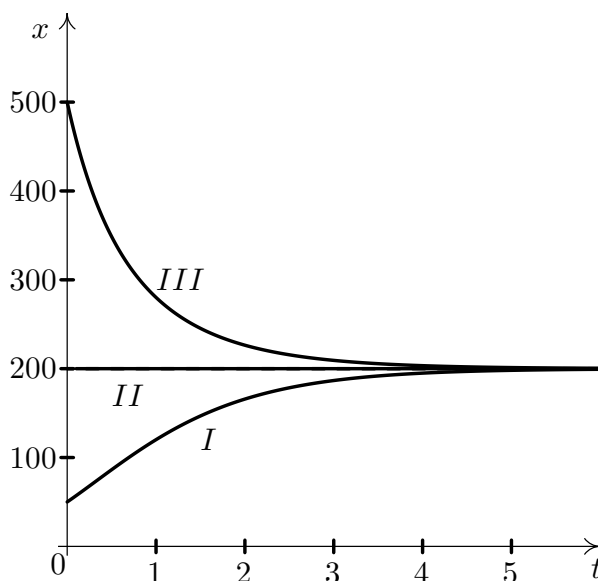
Máme-li počáteční podmínku

$$x(0) = x_0 \geq 0,$$

dostáváme řešení počátečního problému ve tvaru

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

Platí-li pro velikost populace na počátku $x_0 > 0$, pak $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$ a mohou u modelu nastat tři základní možnosti vývoje populace v závislosti na velikosti koeficientu x_0 . Zvolme tedy následující parametry: úživnost prostředí bude $K = 200$ a koeficient $a = 1$. Nyní nám mohou nastat opět tři základní možnosti, které ukážeme na konkrétních případech. První možnost, označme ji typ *I*, bude případ, kdy $x_0 = 50$. Druhý případ, typ *II*, bude $x_0 = 200$ a typ *III* bude $x_0 = 500$:



Vidíme tedy, že je-li $x_0 \in (0, K)$, čemuž odpovídá křivka I , je funkce x rostoucí. U křivky III vidíme, že funkce x je klesající. Obecně bude funkce klesající pro všechna $x_0 > K$. Křivka II je pro $x_0 = 200 = K$ a jedná se o funkci konstantní $x(t) \equiv K$. Jelikož $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$, parametr K tedy vyjadřuje hodnotu, na níž se ustálí velikost populace.

3.6 Dynamika klimaxové populace

Doposud jsme předpokládali, že specifická míra růstu μ populace o velikosti X je klesající funkcí své proměnné. Takto jsme modelovali omezující vliv vnitrodruhové konkurence na reprodukci či přežívání populace. Někdy je ovšem tento předpoklad třeba modifikovat. Může se totiž stát, že populace, jejíž velikost je menší než určitá mezní hodnota, vymírá - je-li populace malá, je pro jedince obtížné najít sexuálního partnera, v malé populaci je malá variabilita imunitního systému, a proto může celá populace vyhynout vlivem nějaké infekce.

U populací větších, než je prahová velikost populace, je již specifická míra růstu μ rostoucí funkcí velikosti populace (například se může projevit užitek ze spolupráce při získávání potravy či ze společné obrany mláďat před dravci). U velké populace je však již tento užitek potlačen nevýhodami plynoucími ze společného využívání omezených zdrojů (vnitrodruhové konkurence).

Nyní popíšeme model, pro který je specifická míra růstu $\mu = \mu(x)$ kladná pro $x \in (\Theta, K)$ a záporná pro $x \in (0, \Theta) \cup (K, \infty)$. Hodnota Θ představuje práh přežití populace a konstanta $K > \Theta$ nosnou kapacitu prostředí. Nejjednodušší funkce splňující uvedené předpoklady je

$$\mu(x) = \left(\frac{x}{\Theta} - 1\right) \left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Po dosazení do rovnice (3.2) tedy dostáváme diferenciální rovnici tvaru

$$\frac{dx}{dt} = x \left(\frac{x}{\Theta} - 1\right) \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (3.4)$$

Nyní uvažujme kladnou počáteční podmínku

$$x(0) = x_0 > 0,$$

pak řešení dostáváme implicitně ve tvaru

$$\frac{1}{K - \Theta} \left(K \ln \left| \frac{x - \Theta}{x_0 - \Theta} \right| - \Theta \ln \left| \frac{x - K}{x_0 - K} \right| \right) - \ln \frac{x}{x_0} = t.$$

Z tohoto vyjádření ovšem nedostáváme bezprostřední informace o tom, jak se popisovaný model chová.

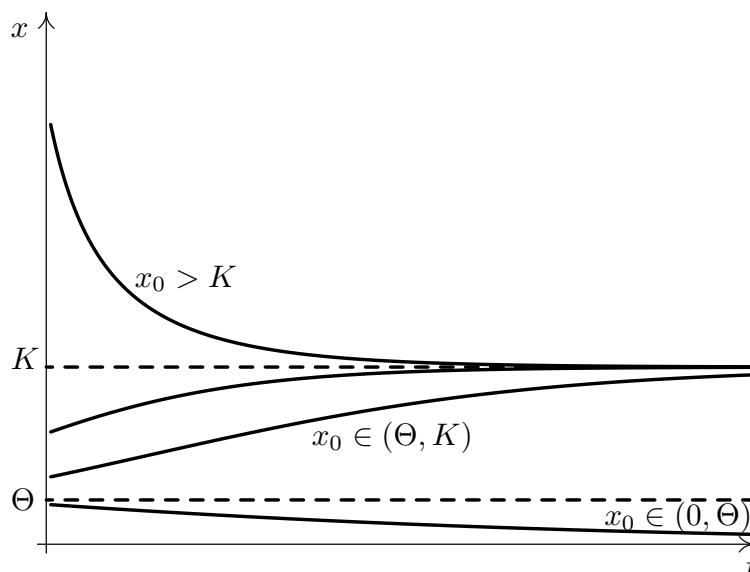
Označme tedy $f(x)$ pravou stranu rovnice (3.4). Tato rovnice má tři singulární body $x_1 = 0$, $x_2 = \Theta$ a $x_3 = K$. Protože platí

$$f'(x) = \left(\frac{x}{\Theta} - 1\right) \left(1 - \frac{x}{K}\right) + \frac{x}{\Theta} \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{x}{K} \left(\frac{x}{\Theta} - 1\right),$$

dostáváme

$$f'(0) = -1 < 0, \quad f'(\Theta) = \frac{K - \Theta}{K} > 0, \quad f'(K) = \frac{\Theta - K}{\Theta} < 0.$$

Proto stacionární řešení $x \equiv 0$ a $x \equiv K$ rovnice (3.4) jsou asymptoticky stabilní, ovšem řešení $x \equiv \Theta$ je nestabilní. Navíc hodnota $f(x)$ je kladná pro $x \in (\Theta, K)$ a záporná pro $x \in (0, \Theta) \cup (K, \infty)$. Nyní již máme dostatek informací k tomu, abychom opět mohli vykreslit graf vývoje populace.



Z výše uvedeného plyne závěr: pokud $x_0 \in (0, \Theta)$, pak řešení počátečního problému $x = x(t)$ je klesající funkcí a $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$. Pokud $x_0 \in (\Theta, K)$, pak je řešení $x = x(t)$ rostoucí a $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$. Jestliže $x_0 > K$, pak je řešení $x = x(t)$ klesající funkcí a opět $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$.

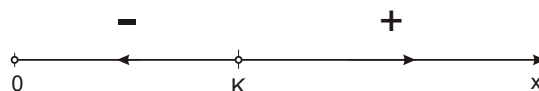
3.7 Shrnutí obecných modelů popisujících jednu populaci

Jak jsme viděli v předchozích odstavcích, modelů, které popisují dynamiku populací, je velké množství. Všechny modely lze vyjádřit ve tvaru $x' = \mu(x)x$, takže nejdůležitějším faktorem vývoje je tedy funkce μ , nazývaná specifická míra růstu. Celkové chování řešení nezáleží přitom na konkrétním tvaru funkce $\mu(x)$, ale na tom, kolikrát mění funkce $\mu(x)$ znaménko.

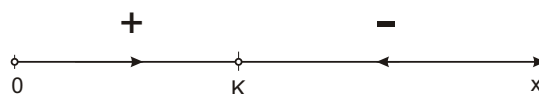
Nejjednodušší možností, která může nastat, je případ, kdy specifická míra růstu má po celou dobu (pro jakoukoliv velikost populace) stejné znaménko, tj. pořád je kladná, nebo pořád záporná (speciálním případem je, pokud je funkcí konstantní). Je-li pro jakoukoliv velikost populace μ kladná, populace roste nade všechny meze. Je-li ovšem μ záporná, pak funkce popisující vývoj populace v čase je klesající a populace tudíž postupně vymírá. Speciální možností je případ, kdy specifická míra růstu je konstantní, což vede na námi popsany Malthusův model. Jak jsme mohli vidět, splňuje naše tvrzení, že pro stále kladnou funkci μ roste populace nade všechny meze a pro zápornou funkci μ populace vymírá. Posledním možným uvažovaným případem je možnost, že specifická míra růstu je nulová, pak se velikost populace v čase nemění a zůstává konstantní. Tento model je v praxi ovšem velice nereálný a shodu se statistickými údaji dává pouze v případě, že se jedná o pozorování v krátkém časovém úseku a populace není příliš velká.

Další možností chování modelu je případ, že specifická míra růstu μ jednou mění své znaménko, to znamená, že pro velikost populace v intervalu $(0, K)$ má hodnotu buďto kladnou, nebo zápornou a v intervalu (K, ∞) je opačného znaménka. K je konstanta, která představuje hodnotu stacionárního bodu. Rozdělme proto tento případ na dvě možnosti.

První případ nastává, pokud funkce μ je pro velikost populace v intervalu $(0, K)$ záporná a od hodnoty K kladná. Pak platí, že pro velikost populace v intervalu $(0, K)$ je specifická míra růstu záporná, což má za následek postupné vymírání populace. Pokud je ovšem velikost populace větší než hodnota K , pak populace roste, roste ovšem neomezeně, což nám napovídá, že tato možnost chování modelu také není příliš realistická. Podíváme-li se na chování modelu v okolí stacionárního bodu K , můžeme si všimnout, že při vychýlení z hodnoty K populace buďto vymírá (pokud velikost populace klesne pod hodnotu K), nebo neomezeně roste (vzroste-li nad hodnotu K). Vidíme tedy, že stacionární bod K je nestabilní. Ovšem druhý stacionární bod modelu, bod 0 , je stabilní.



Druhou možností je, že μ je funkcí rostoucí pro velikost populace v intervalu $(0, K)$ a v intervalu (K, ∞) funkcí klesající, kde K je opět určitá konstanta. V tomto případě vidíme, že bod K je opět stacionární bod a pro každou velikost populace se model vyvíjí tak, že velikost populace konverguje k hodnotě K . Model má tedy stacionární bod K , který je v tomto případě stabilní, a proto při vychýlení ze stacionárního bodu se populace opět do tohoto bodu vrací. V této práci jsme se zabývali dvěma modely tohoto typu - Verhulstovou rovnicí a Gompertzovou křivkou. V obou případech jsme předpokládali, že konstanta K je tzv. úživnost prostředí.

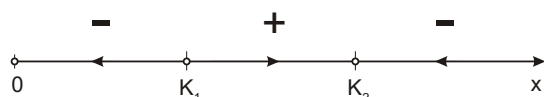


Další případ, o němž si nyní něco povíme, je možnost, kdy specifická míra růstu je kladná pro velikost populace z intervalu $(0, K_1)$. Od hodnoty K_1 je již hodnota μ záporná, ovšem opět pouze po určitou hodnotu K_2 , od které je hodnota specifické míry růstu opět kladná. Vidíme tedy, že pokud je velikost populace v intervalu $(0, K_1)$, populace roste a blíží se hodnotě K_1 . Je-li velikost populace větší než je hodnota K_1 , populace velikost populace postupně klesá a blíží se opět k hodnotě K_1 . Poslední možností je, že velikost populace je větší než je hodnota K_2 . Pak se populace rozrůstá a roste nade všechny meze. Jak si lze povšimnout, model má tři stacionární body - 0 , K_1 , K_2 , přičemž bod K_1 je stabilní a body 0 , K_2 jsou nestabilní. Model který by odpovídal tomuto chování jsme zde neuváděli, ovšem opět vidíme, že je zde nereálnost v tom smyslu, že populace může růst prakticky neomezeně, což samozřejmě v praxi není možné.



Poslední možností, která může nastat, je případ, kdy specifická míra růstu je funkcí zápornou až po nějakou hodnotu velikosti populace K_1 tj. pro velikost populace $x \in (0, K_1)$. Od hodnoty K_1 je již hodnota specifické míry růstu μ kladná, ovšem pouze po určitou hodnotu K_2 . Od této velikosti populace je hodnota funkce μ opět menší než nula. Jak tedy vidíme, je-li velikost populace v intervalu $(0, K_1)$, populace vymírá. Toto chování můžeme vysvětlit například tím, že pokud je populace malá, je pro jedince těžké najít partnera, a také tím, že variabilita imunního systému není tak velká, a proto je populace

více náchylná na různé choroby a infekce. Je-li velikost populace větší než je hodnota K_1 , její velikost roste a blíží se k hodnotě K_2 . Poslední možností je, že velikost populace je větší než hodnota K_2 . Pak populace opět zmenšuje svoji velikost a opět se ustálí na velikosti K_2 . Vidíme tedy, že tento model má tři stacionární body - 0, K_1 , K_2 , přičemž bod K_1 je nestabilní a body 0, K_2 jsou stabilní. Takového chování jsme mohli pozorovat u dynamiky klimaxové populace, kde hodnota K_1 představovala práh přežití a hodnota K_2 tzv. úživnost prostředí. Tento model je ze všech zde popsaných modelů nejrealističtější a dává nejlepší shodu s pozorováním a se statistickými výsledky.



Modely popisující jednu populaci mohou mít i více bodů, kde funkce μ mění své znaménko. Tyto modely jsou již spíše teoretické a v praxi nemají využití, proto se jimi nebudeme zabývat.

4 Modely koexistence dvou biologických druhů

4.1 Předpoklady koexistence dvou druhů

Předpokládejme, že máme dvě různé populace, které se nacházejí na jedné lokalitě. Jejich velikosti v čase t označme $X(t)$ a $Y(t)$. Pokud se populace vzájemně neovlivňují, lze jejich vývoj modelovat pomocí rovnic uvedených v předchozí kapitole, tedy rovnicemi

$$X' = (\varepsilon_1 - \alpha_1 X)X,$$

$$Y' = (\varepsilon_2 - \alpha_2 Y)Y,$$

kde $\alpha_1, \alpha_2, \varepsilon_1, \varepsilon_2$ jsou kladné konstanty. V reálném prostředí ovšem změny velikosti jedné populace bývají ovlivněny přítomností populace druhé a naopak. Lze předpokládat, že míra ovlivnění populací je úměrná pravděpodobnosti setkání jedinců z uvažovaných populací, kterou je možné považovat za úměrnou součinu velikostí jednotlivých populací. Provedená úvaha vede k následujícímu matematickému modelu

$$X' = (\varepsilon_1 - \alpha_1 X)X + \gamma_1 XY,$$

$$Y' = (\varepsilon_2 - \alpha_2 Y)Y + \gamma_2 XY,$$

což, jak vidíme, je systém dvou diferenciálních rovnic. Je-li $\gamma_1 > 0$, pak druhá populace podporuje růst populace první, pokud naopak druhá populace brzdí růst první, je $\gamma_1 < 0$. V případě, že druhá populace neovlivňuje první, je $\gamma_1 = 0$. Obdobně, pokud $\gamma_2 > 0$, první populace podporuje růst druhé, pokud $\gamma_2 < 0$, první populace brzdí růst druhé populace a při $\gamma_2 = 0$ platí, že první populace neovlivňuje druhou.

Podle znamének koeficientů γ_1, γ_2 lze vztahy mezi dvěma populacemi klasifikovat následovně:

+	+	mutualismus
+	0	komensalismus
+	−	predace
−	0	amensalismus
−	−	konkurence
0	0	neutralismus

Přitom vztah mezi populacemi nemusí vůbec souviset s jejich postavením v potravním řetězci. Jako příklad mutualismu (nazývaným též *symbióza*) může posloužit třeba soužití zelených řas a houby nebo mravenců a mšic. Příkladem komensalismu je například vztah krab poustevníček - plž. Krab poustevníček využívá ulity mrtvých plžů, ale živým ani neškodí, ani neprospívá. Typickým představitelem predace je vztah dravec - kořist. Amensalismus nastane například tehdy, pokud první populaci jsou toxické produkty metabolismu populace druhé. Ke konkurenci dochází, pokud obě populace využívají stejný omezený zdroj (prostor, sluneční svit, živiny, ...). Konkurenci můžeme dále rozdělit na *exploatační* (jedinci neomezují přístup ke zdroji ostatním, pouze zmenšují využitelnou část zdroje) a *interferenční* (každý jedinec si brání své zdroje).

4.2 Dimenzionální analýza

Podstatu *dimenzionální analýzy modelu* si ukážeme na modelu konkurence mezi dvěma biologickými druhy, který bude popsán v následující kapitole. Mějme tedy soustavu dvou diferenciálních rovnic ve tvaru:

$$\begin{aligned}X' &= (\varepsilon_1 - \alpha_{11}X - \alpha_{12}Y)X, \\Y' &= (\varepsilon_2 - \alpha_{21}X - \alpha_{22}Y)Y.\end{aligned}$$

Pomocí dimenzionální analýzy snížíme počet bezrozměrných konstant vhodnou volbou konstant jiných. Položme tedy

$$X = X^* \hat{X}, \quad Y = Y^* \hat{Y}, \quad t = t^* \tau,$$

kde X, Y, t značí původní veličiny, X^*, Y^*, t^* značí skalární násobky (bezrozměrné veličiny) a $\hat{X}, \hat{Y}, \tau$ označují jednotky nesoucí rozměr. Jednotky $\hat{X}, \hat{Y}, \tau$ jsou voleny pevně a nezávisle na čase t na rozdíl od bezrozměrných veličin X^*, Y^*, t^* , které na čase závislejší.

Dosazením dostáváme

$$\begin{aligned}\frac{dX^*}{dt^*} \hat{X} &= \tau(\varepsilon_1 - \alpha_{11}X^* \hat{X} - \alpha_{12}Y^* \hat{Y})X^* \hat{X}, \\ \frac{dY^*}{dt^*} \hat{Y} &= \tau(\varepsilon_2 - \alpha_{21}X^* \hat{X} - \alpha_{22}Y^* \hat{Y})Y^* \hat{Y}.\end{aligned}$$

Položíme-li

$$\tau = \frac{1}{\varepsilon_1}, \quad \hat{X} = \frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}}, \quad \hat{Y} = \frac{\varepsilon_1}{\alpha_{22}},$$

obdržíme následující soustavu

$$\begin{aligned}\frac{dX^*}{dt^*} &= (1 - X^* - \frac{\alpha_{12}}{\alpha_{22}}Y^*)X^* \\ \frac{dY^*}{dt^*} &= (\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1} - \frac{\alpha_{21}}{\alpha_{11}}X^* - Y^*)Y^*.\end{aligned}$$

Pokud místo X^*, Y^*, t^* píšeme X, Y, t a označíme-li

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

dostáváme systém tvaru

$$\begin{aligned}X' &= (1 - X - aY)X, \\ Y' &= (c - bX - Y)Y.\end{aligned}$$

Tento systém diferenciálních rovnic je mnohem jednodušší a průzračnější než systém původní. Navíc se tímto způsobem zbavíme několika bezrozměrných konstant. Proto také u většiny modelů před samotným řešením tuto analýzu provádíme.

4.3 Konkurence mezi dvěma biologickými druhy

Prvním případem, kterým se budeme zabývat, je model konkurence dvou biologických druhů, tj. model soužití dvou druhů, které navzájem soupeří o potravu, prostor apod. Označme tedy

X ... velikost první populace

Y ... velikost druhé populace

ε_1 ... specifická míra růstu prvního druhu

ε_2 ... specifická míra růstu druhého druhu

Předpokládáme, že při velkých velikostech populací dochází ke zpomalení růstu vlivem omezených zdrojů. Tuto skutečnost popisují funkce $f_1(X, Y)$, $f_2(X, Y)$. Předpokládejme pro jednoduchost, že

$$f_i(X, Y) = \alpha_{i1}X + \alpha_{i2}Y,$$

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

Matematický model má pak tvar systému dvou diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} X' &= (\varepsilon_1 - \alpha_{11}X - \alpha_{12}Y)X, \\ Y' &= (\varepsilon_2 - \alpha_{21}X - \alpha_{22}Y)Y. \end{aligned} \tag{4.5}$$

Každý počáteční problém pro tento systém má jediné úplné řešení. Nás budou zajímat pouze řešení, která leží v prvním kvadrantu.

Po dimenzionální analýze modelu dostáváme tvar:

$$\begin{aligned} X' &= (1 - X - aY)X, \\ Y' &= (c - bX - Y)Y, \end{aligned} \tag{4.6}$$

přičemž

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

Systém (4.6) má zřejmě singulární body $[0, 0]$, $[1, 0]$, $[0, c]$. Další singulární body musíme najít řešením systému dvou rovnic

$$\begin{aligned} X + aY &= 1, \\ bX + Y &= c. \end{aligned}$$

Zda takto získáme další singulární bod, který se bude nacházet v prvním kvadrantu, závisí na hodnotách a, b, c . Mohou nastat celkem čtyři případy:

1. $b < c, ac < 1$ „slabá konkurence“
2. $b > c, ac > 1$ „silná konkurence“
3. $b < c, ac > 1$ „dominance“ 2. druhu
4. $b > c, ac < 1$ „dominance“ 1. druhu

Dále se budeme zabývat pouze prvním případem, jelikož zbývající jsou obdobné a jejich výpočet se téměř neliší.

„Slabá konkurence“. Z výše uvedeného vyplývá, že musí platit $ab < ac < 1$. Systém (4.6) má pak singulární body

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

ležící v prvním kvadrantu. Jacobiho matice systému (4.6) je

$$J(X, Y) = \begin{bmatrix} 1 - 2X - aY & -aX \\ -bY & c - bX - 2Y \end{bmatrix}.$$

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

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

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

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

Singulární bod $[0, 0]$ je tedy nestabilní uzel, body $[1, 0]$, $[0, c]$ jsou sedla. Snadno určíme, že charakteristické směry v bodě $[0, 0]$ jsou $\vec{v}_I = \pm(1, 0)$, $\vec{v}_{II} = \pm(0, 1)$, 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 $[\bar{X}, \bar{Y}] = [(1 - ac)/(1 - ab), (c - b)/(1 - ab)]$ je hodnota Jacobiho matice

$$J(\bar{X}, \bar{Y}) = \begin{bmatrix} \frac{ac - 1}{1 - ab} & -a \frac{1 - ac}{1 - ab} \\ -b \frac{c - b}{1 - ab} & \frac{b - c}{1 - ab} \end{bmatrix}. \quad (4.7)$$

Matice (4.7) 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 jsou

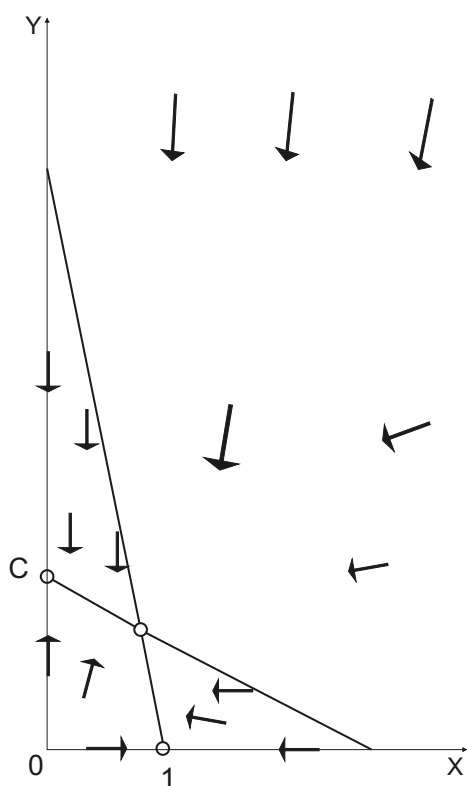
$$\lambda_{1,2} = \frac{ac - 1 + b - c \pm \sqrt{D}}{2(1 - ab)},$$

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

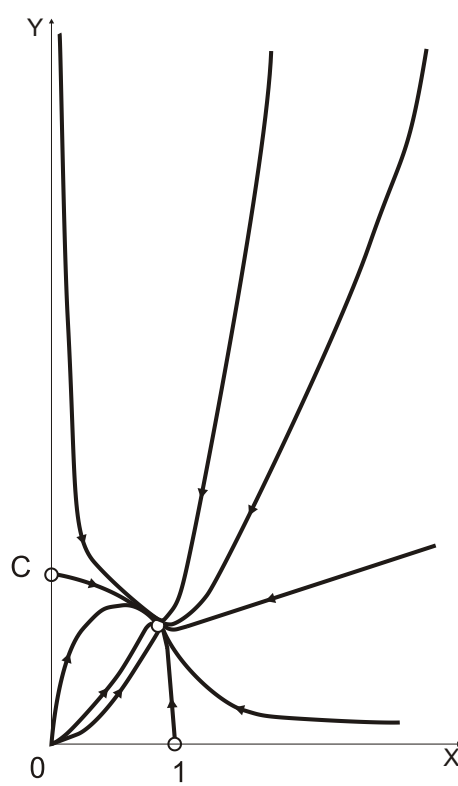
$$D = (1 - ac - c + b)^2 + 4(1 - ac)(c - b) - 4(1 - ab)(1 - ac)(c - b) > 4ab(1 - ac)(c - b) > 0.$$

Vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ jsou proto reálná různá a platí $\lambda_{1,2} < 0$. Singulární bod $[\bar{X}, \bar{Y}]$ je tudíž stabilní uzel.

Nyní již máme dost informací k tomu, abychom byli schopni model popsat. Vykreslíme tedy směrové pole modelu a vývoj obou populací v čase, čímž dostáváme následující grafy.



Obrázek 1: Směrové pole



Obrázek 2: Vývoj populací

Z grafu je zřejmé, že všechny trajektorie procházejí nějakým bodem množiny $\mathbb{R}_+^2$, který se pro $t \rightarrow \infty$ limitně blíží bodu $[\bar{X}, \bar{Y}]$. Je zřejmé, že po určité době se obě populace prakticky ustálí na hodnotách $\bar{X}, \bar{Y}$, takže obě populace přežívají.

Jak jsme již uvedli, je „slabá konkurence“ pouze jedna z možností, jak může vypadat vývoj modelu v případě konkurence. Uveďme tedy pouze výsledky pro ostatní možnosti.

Jedná-li se o „silnou konkurenci“, má model opět čtyři singulární body $[0, 0]$, $[1, 0]$, $[0, c]$, $[\frac{1-ac}{1-ab}, \frac{c-b}{1-ab}]$, přičemž bod $[0, 0]$ je nestabilní uzel, singulární body $[1, 0]$, $[0, c]$ jsou uzly stabilní a bod $[\frac{1-ac}{1-ab}, \frac{c-b}{1-ab}]$ je sedlo. Můžeme proto logicky usoudit, že každá trajektorie (až na konečný počet trajektorií) se limitně blíží k bodu $[1, 0]$ nebo $[0, c]$. To znamená, že dojde k postupnému vymírání jednoho druhu.

V případě „dominance“ prvního či druhého druhu má systém tři singulární body $[0, 0]$, $[1, 0]$ a $[0, c]$, které jsou nestabilní uzel, stabilní uzel a sedlo. V případě dominance druhého druhu se všechny trajektorie limitně blíží bodu $[0, c]$, přežívá tedy pouze druhý druh. V případě dominance prvního druhu se trajektorie blíží k bodu $[1, 0]$, takže přežívá první druh, druhý druh vymírá.

4.4 Symbióza dvou biologických druhů

Uvažujme dva vzájemně se podporující druhy, tzn. přítomnost jedinců prvního druhu urychluje růst populace druhého druhu a naopak. Označme

X ... velikost první populace

Y ... velikost druhé populace

ε_1 ... specifická míra růstu prvního druhu

ε_2 ... specifická míra růstu druhého druhu

Matematický model vývoje velikostí uvažovaných populací při symbióze se od modelu konkurence z předchozího odstavce liší pouze opačnými znaménky koeficientů vzájemného působení. Má tedy tvar

$$\begin{aligned} X' &= (\varepsilon_1 - \alpha_{11}X + \alpha_{12}Y)X, \\ Y' &= (\varepsilon_2 + \alpha_{21}X - \alpha_{22}Y)Y, \end{aligned} \quad (4.8)$$

respektive po provedení dimenzionální analýzy

$$\begin{aligned} X' &= (1 - X + aY)X, \\ Y' &= (c + bX - Y)Y. \end{aligned} \quad (4.9)$$

kde

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

Koeficienty a, b lze chápat jako relativní sílu symbiózy vzhledem k síle vnitrodruhové konkurence.

Systém (4.9) má v prvním kvadrantu singulární body $[0, 0]$, $[1, 0]$, $[0, c]$ a je-li $ab < 1$, pak je singulárním bodem také

$$[\bar{X}, \bar{Y}] = \left[\frac{1+ac}{1-ab}, \frac{b+c}{1-ab} \right].$$

Jacobiho matice systému (4.9) je

$$J(X, Y) = \begin{bmatrix} 1 - 2X + aY & aX \\ bY & c + bX - 2Y \end{bmatrix}.$$

Snadno bychom ověřili (určením vlastních čísel stejně 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), pak v singulárním bodě $[\bar{X}, \bar{Y}]$ je hodnota Jacobiho matice

$$J(\bar{X}, \bar{Y}) = \begin{bmatrix} -\frac{1+ac}{1-ab} & a\frac{1+ac}{1-ab} \\ b\frac{b+c}{1-ab} & -\frac{b+c}{1-ab} \end{bmatrix}. \quad (4.10)$$

Matice (4.10) má charakteristickou rovnici

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

takže vlastní čísla matice jsou

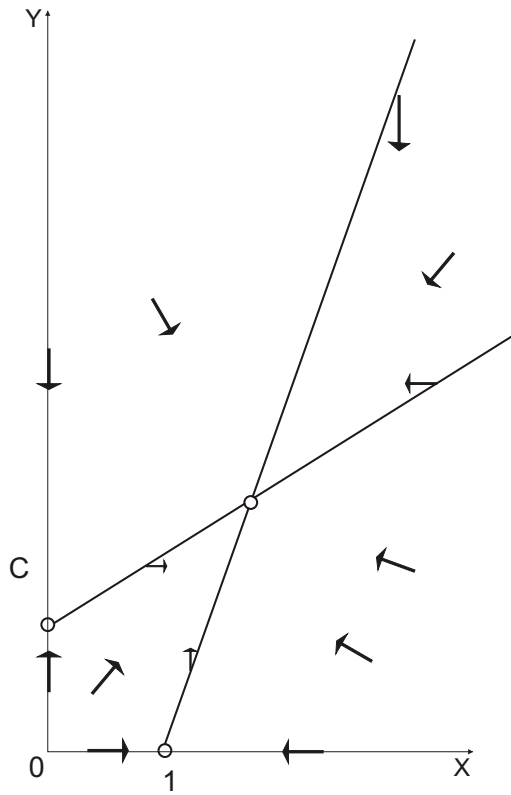
$$\lambda_{1,2} = \frac{-(1+b+c+ac) \pm \sqrt{D}}{2(1-ab)},$$

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

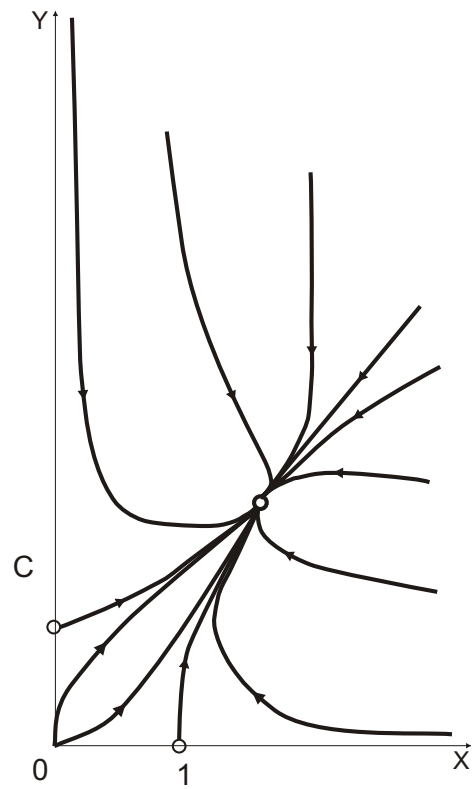
$$\begin{aligned} D &= (1+ac-b-c)^2 + 4(1+ac)(b+c) - 4(1+ac)(b+c)(1-ab) = \\ &= (1+ac-b-c)^2 + 4(1+ac)(b+c)(1-1+ab) > 4ab(1+ac)(c+b) > 0. \end{aligned}$$

Vlastní čísla $\lambda_{1,2}$ jsou proto reálná různá a platí $\lambda_{1,2} < 0$. Singulární bod $[\bar{X}, \bar{Y}]$ je tedy stabilní uzel.

Nyní již opět můžeme vykreslit do grafů směrové pole systému a vývoj velikostí populací v čase.



Obrázek 3: Směrové pole



Obrázek 4: Vývoj populací

Jak můžeme vidět, každá trajektorie ležící v prvním kvadrantu je ohraničená při $t \rightarrow \infty$ a žádná trajektorie systému nemůže být uzavřená. Dále je zřejmé, že všechny trajektorie procházející nějakým bodem množiny $\mathbb{R}_+^2$ se pro $t \rightarrow \infty$ limitně blíží k bodu $[\bar{X}, \bar{Y}]$. Obě populace tedy přežívají a jejich velikosti se ustálí na hodnotách, které jsou větší, než kdyby populace nežili v symbióze, ale žily osamoceně.

Nechť $ab > 1$, pak se jedná o tzv. silný mutualismus a uvnitř prvního kvadrantu se nenachází žádný singulární bod. Toto zapříčiňuje, že obě složky řešení neomezeně rostou, neboť pravé strany rovnic (4.9) jsou kladné. Samozřejmě tato možnost je v praxi vyloučena, jelikož zdroje v přírodě jsou omezené a tak neomezený růst není možný.

4.5 Modely dravec-kořist

Další možností, kterou se budeme zabývat, jsou modely vývoje dvou populací, kde první populace (dravec) spotřebovává populaci druhou (kořist). Těchto společenstev může být celá řada - vztah šelem a jejich kořisti, velryb a planktonu, masožravých rostlin a hmyzu, parazitů a jejich hostitelů, atd. Ve všech případech se jedná o to, že populace „dravce“ závisí na konzumaci jednoho podstatného zdroje. Proto tyto modely bývají někdy nazývány konzument-producent, v čínské literatuře pak panda-bambus kvůli zdůraznění výlučnosti zdroje potravy.

Modelů popisujících model dravec-kořist je velké množství, např. Lotkův-Volterrův model, modely Gauseho typu, model dravec-kořist s limitním cyklem, model Leslieho typu, atd. Řešení těchto modelů je zdlouhavé, proto v následujícím odstavci provedeme odvození pouze pro modely Gauseho typu.

4.6 Modely dravec-kořist Gauseho typu

Označme velikost populace kořisti $X = X(t)$ a velikost populace dravce $Y = Y(t)$. Nyní uvedeme několik předpokladů, které nám pomohou lépe popsat model:

- Přírůstek nebo úbytek izolované populace kořisti je úměrný její velikosti. Má-li tedy v čase t populace kořisti velikost X , pak v čase $t + \Delta t$ má $X + \mu_1 X \Delta t$. Specifická míra růstu μ přitom závisí pouze na velikosti populace, tzn. $\mu_1 = \mu_1(X)$.
- Jeden dravec za jednotku času zabije V jedinců kořisti, tzn. za čas Δt zničí $V \Delta t$ jedinců. Množství zničené kořisti závisí na množství kořisti (je-li populace kořisti malá, dravec tak snadno nenajde jedince kořisti) i množství dravců (dravci mohou spolupracovat či se naopak od kořisti odhánět)
- Populace kořisti je jediným (nebo alespoň dominantním) zdrojem obživy dravce. Tzn., že populace dravce vymírá, pokud v prostředí nejsou jedinci uvažované kořisti. Předpokládáme, že toto vymírání má konstantní rychlost $\varepsilon_2 > 0$.
- Mají-li dravci kořist, mohou se rozmnožovat. Jeden dravec má v takovém případě za jednotku času μ_2 potomků, za čas Δt se tudíž narodí $\mu_2 Y \Delta t$ nových jedinců. Specifická míra porodnosti je přitom závislá na množství zkonzumované kořisti, tedy $\mu_2 = \mu_2(V)$

Všechny tyto předpoklady vedou na následující soustavu rovnic

$$X(t + \Delta t) = X(t) + \mu_1(X(t))X(t)\Delta t - V(X(t), Y(t))Y(t)\Delta t,$$

$$Y(t + \Delta t) = Y(t) - \varepsilon_2 Y(t)\Delta t + \mu_2(V(X(t), Y(t)))Y(t)\Delta t.$$

Limitním přechodem $\Delta t \rightarrow 0$ dostáváme následující soustavu rovnic

$$X' = \mu_1(X)X - V(X, Y)Y,$$

$$Y' = [-\varepsilon_2 + \mu_2(V(X, Y))]Y.$$

Ovšem ještě pořád se nejedná o model. Modelem se soustava stává až po specifikaci funkcí μ_1, μ_2, V . Budeme předpokládat, že $\mu_1(X) = \varepsilon_1 - \alpha X$, kde ε_1, α jsou kladné konstanty. Dále pro jednoduchost předpokládáme, že dravci při lovu ani nespoluupracují, ani si nepřekáží,

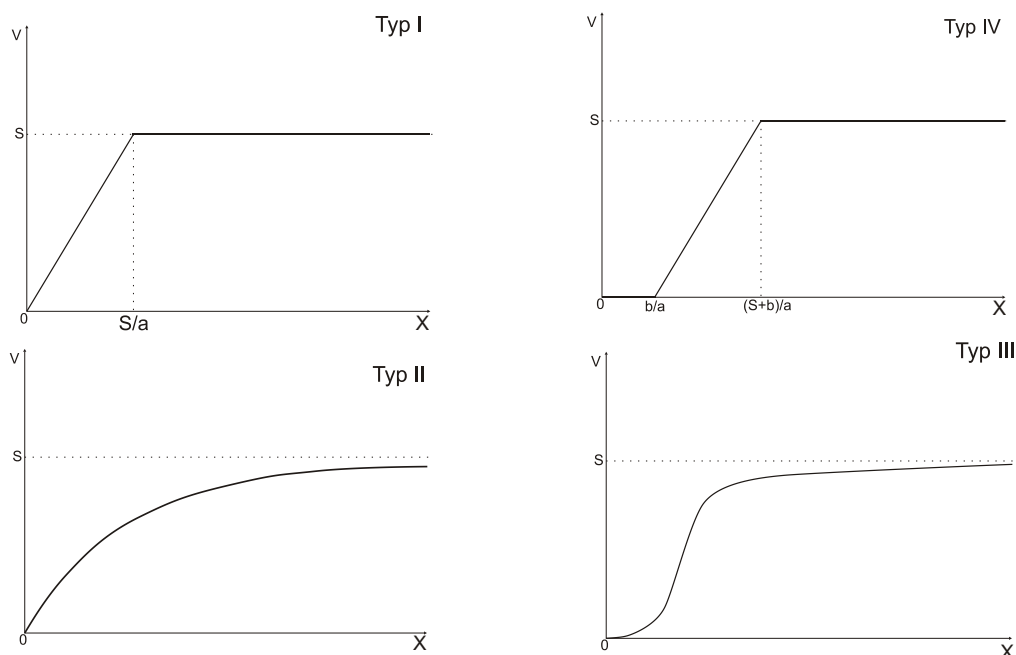
což znamená, že funkce V závisí pouze na velikosti populace kořisti, tj. $V = V(X)$. Dalším zjednodušením bude předpoklad, že množství zkonsumované kořisti se přímo podílí na růstu populace dravce, tj. $\mu_2(V) = \kappa V$, kde κ představuje efektivnost přeměny populaci kořisti na populaci dravce. Za těchto předpokladů se model zjednoduší na následující tvar

$$\begin{aligned} X' &= (\varepsilon_1 - \alpha X)X - V(X)Y, \\ Y' &= (-\varepsilon_2 + \kappa V(X))Y. \end{aligned} \quad (4.11)$$

Poslední, co nám zbývá, je specifikovat funkci V . Tuto funkci nazýváme *trofická funkce*. V reálném prostředí jeden dravec zkonsumuje pouze určité množství kořisti i při neomezeném množství dostupné kořisti, toto množství nazýváme *hladina nasycení*. Pro trofickou funkci je rozumné předpokládat následující podmínky:

- $V(0) = 0$ – pokud není dostupná kořist, dravci nic neuloví.
- $\lim_{X \rightarrow \infty} V(X) = S$ – při nadbytku kořisti uloví dravec za jednotku času nejvýše S jedinců kořisti.
- Funkce V je neklesající – vzroste-li množství dostupné kořisti, dravci ji neuloví méně.

Trofická funkce může mít různý průběh, který se dá určit empiricky, ovšem pro výpočty rozlišujeme čtyři základní možnosti průběhu trofické funkce.



Typ I - je-li kořisti méně, než je hladina nasycení dravce S , je množství zničené kořisti přímo úměrné množství dostupné kořisti. Při nadbytku kořisti zničené množství kořisti odpovídá hladině nasycení dravce. Trofickou funkci lze vyjádřit ve tvaru

$$V(X) = \begin{cases} aX, & X < S/a \\ S, & X \geq S/a \end{cases}$$

Typ IV. Tento tvar má trofická funkce, pokud prostředí obsahuje jisté množství úkrytů pro jedince kořisti (dravec loví jen neukryté jedince), nebo dravci ignorují kořist, pokud

jí je málo (např. pokud populace nepředstavuje jediný zdroj obživy dravce), jedná se pak o *přeskok preferencí*. Lze ji pak vyjádřit takto

$$V(X) = \begin{cases} 0, & X < b/a \\ aX - b, & b/a \leq X \leq (S+b)/a, \\ S, & X \geq (S+b)/a, \end{cases}$$

kde a, b jsou kladné konstanty.

Typ II - je v podstatě hladkou aproximací typu I, jde o konkávně rostoucí diferencovatelnou funkci blížíci se asymptoticky k hladině nasycení. K „vyhlazení zlomu“ dochází, pokud dravec přesně nerozlišuje mezi nasycením a skoro nasycením.

Typ III - je rostoucí funkcí, jejíž grafem je esovitá hladká křivka, která se asymptoticky blíží k hladině nasycení. Jedná se vlastně o hladkou aproximaci funkce typu IV.

Trofické funkce lze pro typy II a III vyjádřit 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 $k \in (0, 1)$ pro typ II a $k > 1$ pro typ III.

Dále se budeme zabývat pouze systémy s trofickou funkcí typu II nebo III a splňující

$$V'(X) \in (0, \infty) \quad \text{pro } X > 0 \quad \text{a} \quad \lim_{X \rightarrow 0+} V'(X) < \infty.$$

Je-li trofická funkce V některého uvažovaného typu, pak každý počáteční problém pro libovolný systém tvaru (4.11) má jediné úplné řešení.

Populace kořisti nemůže být dlouhodobě větší, než je úživnost prostředí ε_1/α . Aby populace dravce mohla dlouhodobě přežít, musí být její specifická míra růstu $-\varepsilon_2 + \kappa V(X)$ kladná alespoň v případě, kdy velikost populace kořisti je maximální. Proto musí platit

$$V\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha}\right) > \frac{\varepsilon_2}{\kappa}. \quad (4.12)$$

Z výše uvedeného, a jelikož $\kappa V(0) - \varepsilon_2 = -\varepsilon_2 < 0$, plyne z Bolzanovy věty existence čísla $X^* \in (0, \varepsilon_1/\alpha)$ takového, že

$$V(X^*) = \frac{\varepsilon_2}{\kappa}. \quad (4.13)$$

Jelikož trofická funkce je rostoucí, číslo X^* musí být pouze jediné.

Nyní zavedme pojem *nulkliny*. Nulkliny jsou křivky, na nichž jsou směrové elementy uvažovaného dvojrozměrného systému autonomních diferenciálních rovnic rovnoběžné se souřadnými osami. Jejich rovnice získáme tak, že pravou stranu první, resp. druhé, rovnice daného systému položíme rovnu nule.

Lze lehce ověřit, že X -nulkliny, resp. Y -nulkliny, libovolného systému ve tvaru (4.11) mají tyto rovnice

$$X = 0, \quad Y = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha X)X}{V(X)}, \quad \text{resp.,} \quad Y = 0, \quad X = X^*.$$

Označme

$$\nu(X) = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha X)X}{V(X)} \quad (4.14)$$

a

$$Y^* = \nu(X^*) = \frac{(\varepsilon_1 - \alpha X^*)X^*}{V(X^*)} = \frac{\kappa(\varepsilon_1 - \alpha X^*)X^*}{\varepsilon_2}. \quad (4.15)$$

Výše uvedenou funkci ν můžeme interpretovat jako poměr přirozeného přírůstku populace kořisti a jejího úbytku způsobeného predací, tedy jakousi míru predáčnického tlaku - čím je daný poměr vyšší, tím je predáčnický tlak menší.

Libovolný systém tvaru (4.11) má v prvním kvadrantu tři singulární body

$$[0, 0], \left[\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, 0 \right], [X^*, Y^*].$$

Jacobiho matice systému je

$$J(X, Y) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\alpha X - V'(X)Y & -V(X) \\ \kappa V'(X)Y & -\varepsilon_2 + \kappa V(X) \end{bmatrix}.$$

Matice

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

má vlastní hodnoty ε_1 a $-\varepsilon_2$ opačných znamének, proto bod $[0, 0]$ je sedlem. Matice

$$J\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha}, 0\right) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -V(\varepsilon_1/\alpha) \\ 0 & -\varepsilon_2 + \kappa V(\varepsilon_1/\alpha) \end{bmatrix}$$

má vlastní hodnoty $-\varepsilon_1 < 0$ a $\kappa V(\varepsilon_1/\alpha) > 0$ (tato nerovnost plyne z předpokladu (4.12)). Singulární bod $[\varepsilon_1/\alpha, 0]$ je tedy také sedlem.

Označme nyní $\delta = 2\alpha X^* - \varepsilon_1 + V'(X^*)Y^*$. Dle (4.13) platí

$$\kappa V(X^*) - \varepsilon_2 = 0,$$

tedy

$$J(X^*, Y^*) = \begin{bmatrix} -\delta & -V(X^*) \\ \kappa V'(X^*)Y^* & 0 \end{bmatrix}.$$

Tato matice má charakteristickou rovnici

$$\lambda^2 + \delta\lambda + \kappa Y^* V(X^*) V'(X^*) = 0,$$

jejíž kořeny jsou

$$\lambda_{1,2} = \frac{-\delta \pm \sqrt{D}}{2},$$

přičemž

$$D = \delta^2 - 4\kappa Y^* V(X^*) V'(X^*) = \delta^2 - 4\kappa(\varepsilon_1 - \alpha X^*) X^* V'(X^*),$$

jelikož $Y^* V(X^*) = (\varepsilon_1 - \alpha X^*) X^*$. Z tohoto jasně vidíme, že singulární bod $[X^*, Y^*]$ je uzlem, pokud $D > 0$ a ohniskem, pokud $D < 0$. Jelikož $X^* < \varepsilon_1/\alpha$ a $V'(X^*) > 0$ je $D < \delta^2$. Z této skutečnosti nám plyne, že stabilita singulárního bodu $[X^*, Y^*]$ závisí na znaménku δ : je-li $\delta > 0$, pak je stacionární řešení $[X(t), Y(t)] \equiv [X^*, Y^*]$ asymptoticky stabilní, ovšem pokud $\delta < 0$, je řešení nestabilní.

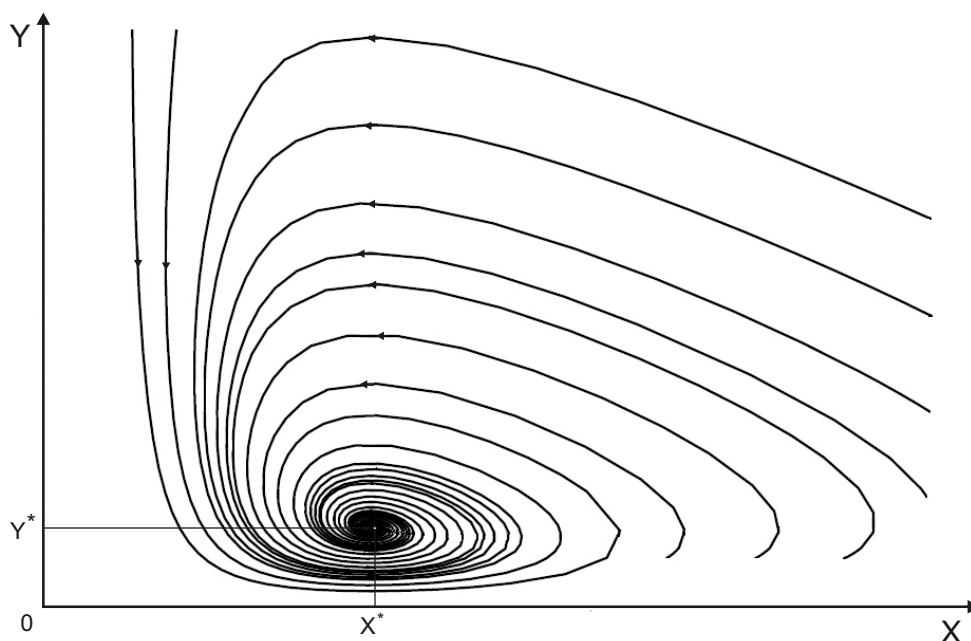
Jelikož dle předpokladu je $V(X^*) \neq 0$, můžeme podle (4.14) a (4.15) psát

$$\begin{aligned}\delta &= \frac{2\alpha X^* - \varepsilon_1}{V(X^*)} V(X^*) + \frac{(\varepsilon_1 - \alpha X^*) X^*}{V(X^*)} V'(X^*) = \\ &= V(X^*) \frac{(2\alpha X^* - \varepsilon_1) V(X^*) + (\varepsilon_1 - \alpha X^*) X^* V'(X^*)}{V(X^*)^2} = \\ &= V(X^*) \left[\frac{\partial}{\partial X} \frac{(\alpha X - \varepsilon_1) X}{V(X)} \right]_{X=X^*} = -V(X^*) \nu'(X^*).\end{aligned}$$

Podle vztahu (4.13) je $V(X^*) > 0$, proto výrazy δ a $\nu'(X^*)$ mají opačná znaménka. Z výše provedených úvah dostáváme *Rosenzweigovo-MacArturovo grafické kritérium stability* vnitřního singulárního bodu $[X^*, Y^*]$: Má-li tečna k X -nulklině (nulklině kořisti) v bodě $[X^*, Y^*]$ zápornou směrnici, je stacionární řešení $[X(t), Y(t)] \equiv [X^*, Y^*]$ asymptoticky stabilní (a platí tedy, že ať je počáteční velikost populací dravce i kořisti jakákoli, vždy se ustálí na jedné konkrétní hodnotě), je-li směrnice kladná, je řešení nestabilní (v takovém případě velikosti populací dravce i kořisti periodicky kolísají).

Vidíme, že výsledný vztah pro vývoj populací kořisti a dravce je závislý na počátečních podmínkách. Jak se bude model v kterém případě chovat jsme si popsali podle závislosti na koeficientech v rovnicích. Vždy ovšem máme tři stacionární body - dvě sedla a bod $[X^*, Y^*]$, který může být jak ohniskem, tak uzlem a může být stabilní i nestabilní.

Ukažme nyní alespoň pro ilustraci graf pro případ, že stacionární bod $[X^*, Y^*]$ je stabilní ohnisko.



4.7 Shrnutí modelů popisujících koexistenci dvou biologických druhů

V úvodu jsme uvedli, že v praxi se setkáváme s tím, že populace se nevyvíjí izolovaně, ale navzájem se ovlivňují, což má za následek, že nevystačíme s popisem libovolné populace pouze pomocí jedné diferenciální rovnice. K popisu je proto nutné použít soustavu diferenciálních rovnic, u kterých ovšem opět musíme zavést specifická omezení a zohlednit faktory působící na vývoj populací.

U modelů popisujících dvě populace je míra jejich vzájemného ovlivnění přímo úměrná pravděpodobnosti setkání jedinců z uvažovaných populací, kterou lze považovat za úměrnou součinu velikostí jednotlivých populací. Toto nás vede k následující soustavě diferenciálních rovnic:

$$X' = (\varepsilon_1 - \alpha_1 X)X + \gamma_1 XY,$$

$$Y' = (\varepsilon_2 - \alpha_2 Y)Y + \gamma_2 XY.$$

Jaký vliv má první populace na druhou a druhá na první, nám určují koeficienty γ_1 a γ_2 . Tyto faktory společně s dalšími předpoklady určují chování modelu. Jak již bylo řečeno, modelů je obrovské množství a nelze je všechny detailně popsat. Ovšem z výše popsaných modelů můžeme vidět, že některé modely jsou realistické a dávají dobrou shodu se statistickými výsledky, jiné ovšem zcela neodpovídají a jsou tedy spíše teoretické.

Mezi nerealistické modely můžeme zařadit ty, u nichž pro všechny počáteční úlohy rostly velikosti obou populací neomezeně nade všechny meze tak, jak tomu bylo například u silného mutualismu. Nerealistické nejsou ovšem pouze modely, kde velikosti obou populací rostou neomezeně, ale i modely, u nichž se stejným způsobem vyvíjí pouze velikost jedné populace. Tyto modely mají pouze teoretický význam, jelikož v reálném prostředí jsou zdroje potravy omezené, a tudíž velikost populace nemůže dlouhodobě přesáhnout úživnost prostředí, stejně jako tomu bylo u modelů popisujících jednu populaci.

Většina zde popsaných modelů ovšem je realističtější a dává v praxi dobrou shodu se statistickými výsledky. Zmíněné modely obsahují buď jeden, či více stacionárních bodů, v závislosti na specifických podmínkách modelu.

Jak jsme mohli vidět, tyto stacionární body mohou být různého typu. V modelech jsme pozorovali případy, kdy stacionární bod byl uzlem (např. u konkurence či symbiózy). Uzel byl stabilní, pokud vlastní čísla Jacobiho matice daného systému v daném bodě byla obě záporná a nestabilní, pokud obě vlastní čísla byla kladná. Jedná-li se o uzel stabilní, vyjadřuje stacionární bod hodnoty velikostí obou populací, na nichž se populace pro určité počáteční velikosti populací ustálí.

Další možností je, že stacionární bod je sedlo. To nastává, pokud vlastní čísla Jacobiho matice v bodě jsou opačného znaménka. S touto situací jsme se setkali u modelů konkurence, symbiózy i u Gauseho modelu dravec-kořist.

Poslední variantou, se kterou jsme se u popisu koexistence dvou modelů setkali, byl případ, že stacionární bod byl ohniskem, což nastává za předpokladu komplexně sdružených vlastních čísel Jacobiho matice. Navíc, pokud reálná část těchto čísel je kladná, pak se jedná o nestabilní ohnisko, a pokud je reálná část těchto čísel záporná, stacionární bod je stabilní ohnisko a obě populace se k této hodnotě velikosti populací asymptoticky blíží. S ohnisky jsme se setkali u modelů popisujících vztah dravec - kořist, tj. u modelů Gauseho typu.

5 Složitější modely

V předchozích dvou kapitolách jsme popsali základní modely popisující vývoj dynamiky jedné a dvou populací se základními předpoklady, mezi které patřilo zohlednění úživnosti prostředí, tedy omezenost zdrojů potravy (a tím způsobenou vnitrodruhovou konkurenci), možnost vyhynutí malé populace, atd.

Tyto předpoklady ovšem nejsou jediné, které nám vývoj populace v čase ovlivňují. Například jsme doposud vůbec nezohlednili to, že u většiny biologických druhů nejsou schopni jedinci dané populace rozmnožování, dokud nedosáhnou určitého věku, tzv. reprodukčního věku. Model se tím ještě více zkomplikuje. Použijeme-li tento předpoklad například pro logistickou rovnici, pak dostáváme vztah:

$$x'(t) = [a - bx(t - \tau)]x(t),$$

kde konstanta τ představuje hodnotu věku, kdy je jedinec schopný reprodukce. Tento model se nazývá rovnicí Hutchinsonové a popisuje následující situaci: předpokládejme, že populace žije v prostředí s dostatečným zdrojem potravy. Proto se, zejména při nízkém stavu, rozmnožuje relativně rychle, přibližně podle exponenciálního zákona. Jakmile se ovšem stav populace zvýší, začne se projevovat vnitrodruhová konkurence, zdroje potravy nedostačují a následkem toho se omezí porodnost. Když navíc dospělí jedinci narození v době s nízkou populační hustotou, přemnožení způsobí rychlý pokles populační hustoty a celý proces se opakuje.

Další možností je, že uvažujeme závislost velikosti populace na ročním období. V přírodě totiž dochází k tomu, že v různých ročních obdobích jsou velikosti populací různé právě vlivem časové závislosti. U takových modelů pak dostáváme řešení, které je periodicky se opakující. Většinou je tato perioda jeden rok.

V neposlední řadě nesmíme zapomenout na fakt, že většinou nežije na daném území pouze jedna izolovaná populace, popřípadě dvě navzájem na sebe působící (ovšem od ostatních populací izolované) populace, ale že ve společenstvech většinou bývá mnohem více živočišných druhů. Pak tedy dostáváme mnohem složitější systémy diferenciálních rovnic. V takových případech bývá vyřešit daný problém obtížné a většinou uvažujeme různá zjednodušení.

Modelů popisujících závislost velikosti populace na čase může být mnohem víc, výše uvedené podmínky můžeme různě kombinovat a skládat, popřípadě můžeme přidávat další, zde neuvedené podmínky. Skládáním podmínek samozřejmě komplikujeme i samotný model a tím se výrazně zvýší i obtížnost řešitelnosti úlohy.

6 Závěr

V přírodě se populace vyvíjejí podle různých zákonitostí. Matematické modely nám tyto zákonitosti poodhalují a pomáhají předvídat jejich další vývoj. Jak jsme mohli v práci pozorovat, modelů popisujících dynamiku populace je celá řada a vždy musíme zohlednit faktory ovlivňující tento vývoj.

Při popisu modelů popisujících jednu populaci jsme začali od nejjednoduššího, Malthusova modelu, který je ovšem ve skutečnosti značně nereálný, jelikož umožňuje růst populace nade všechny meze. Při odstraňování tohoto nedostatku jsme se dostali k logistické rovnici a posléze Gompertzově křivce. Předpoklad možného vyhynutí malé populace nás vedl k modelu dynamiky klimaxové populace, čímž jsme uzavřeli kapitolu věnující se modelům popisujících jednu populaci.

Při popisu modelů koexistence dvou biologických druhů jsme vycházeli z předpokladu, že míra vzájemného ovlivnění obou populací je přímo úměrná pravděpodobnosti setkání jedinců daných populací. Zaměřili jsme se na tři možné vztahy mezi populacemi. U modelu konkurence a u modelu symbiózy jsme si mohli povšimnout, že velikosti obou populací se ustálí na určitých hodnotách, takže obě populace přežívají. U modelů dravec-kořist Gauseho typu jsme zjistili, že vývoj populací závisí na velkém množství faktorů a mohou nastat různé případy - buď velikosti populací kolísají okolo stabilní hodnoty (v případě ohniska), nebo se velikosti populací této hodnotě blíží (ovšem nekolísá okolo ní).

7 Seznam použité literatury

1. KALAS, Josef, POSPÍŠIL, Zdeněk. Spojité modely v biologii. Brno : [s.n.], 2001. 265 s.
2. POSPÍŠIL, Zdeněk. Matematické modelování dynamiky populací [online]. 2006-4-12 [cit. 2008-01-22]. Dostupný z WWW: <<http://www.math.muni.cz/~pospisil/Habilitace/Pedagogicka.pdf>>.
3. KŮHNOVÁ, Jitka. Modely dravec-kořist a jejich počítačové simulace [online]. 2007 [cit. 2008-02-13]. Dostupný z WWW: <<http://is.muni.cz/dok/rfmgr.pl>>.
4. POSPÍŠIL, Zdeněk. Dynamika populací s oddělenými generacemi [online]. 2007-11-26 [cit. 2008-03-12]. Dostupný z WWW: <<http://www.math.muni.cz/~pospisil/FILES/DPNG.pdf>>.
5. MAŘÍK, Robert. Inženýrská matematika, autonomní systémy [online]. 2006-11-22 [cit. 2008-02-14]. Dostupný z WWW: <<http://old.mendelu.cz/~MARIK/inzmat/slidy-as.pdf>>.
6. Genetika populací - dynamika populací [online]. 2006 [cit. 2008-03-23]. Dostupný z WWW: <<http://old.mendelu.cz/~agro/af/genetika/vsg3/popodynam/uvod.html>>.