

Dynamické modely v biologii

Robert Mařík

5. prosince 2006

Tento text je screen-friendly verzí učebního textu k volitelnému předmětu *Dynamické modely v biologii*. Na rozdíl od práce v hodinách je zde látka uspořádána tak, že jsou uvedeny nejprve teoretické výsledky týkající se diferenciálních a diferenčních rovnic poté uvádím aplikace.

Dokument nejde vytisknout. Studenti kteří mají předmět zapsaný najdou tisknutelnou verzi v Dokumentovém serveru na UISu po začátku semestru.

Obsah

Nejlepším modelem kočky je zase kočka, pokud možno ta samá.

Rosenblueth & Wiener (1945)

O významu matematiky v takové přesné vědě jako je fyzika nikdo nepochybuje, avšak význam použití matematiky v méně přesných vědách jako je ekologie, biologie a medicína, jsou velmi často zpochybňovány.

N. T. J. Bailey

Předmluva

Text obsahuje materiály pro výuku volitelného předmětu *Dynamické modely v biologii* a slouží jako podpůrný materiál pro práci na semináři. Nejedná se tedy v žádném případě o samostatný text na úrovni učebnice a nepředpokládám, že by si student znalosti osvojoval pouze samostatným čtením tohoto textu.

První část textu obsahuje některé poznatky z teorie diferenciálních a diferenciálních rovnic. Část této tematiky je opakováním látky probírané v předmětu *Základy vyšší matematiky*, větší část je však nová. Vzhledem k cílové skupině studentů, pro něž je tento text určen, je většina matematických formulací uvedena v co nejjednodušší podobě což zpravidla může profesionální matematik, či hlubší zájemce o danou problematiku, považovat za újmu. V tomto případě odkazuji

čtenáře na podrobné učebnice diferenciálních a diferenčních rovnic, kde je možné nalézt přesný výklad uvedených výsledků. Zejména se nikde v textu nezabýváme problematikou jednoznačnosti řešení, ale naopak: předpokládáme, že jednoznačnost je zajištěna formulací úlohy. Dále většinou mlčky předpokládáme spojitost či dostatečnou hladkost funkcí v místech, kde je to potřebné. Ukážeme, že mnoho kvalitativních aspektů řešení diferenciálních rovnic lze prozkoumat i bez znalosti analytického tvaru řešení, a to použitím poměrně jednoduchých metod, patřících mezi samé základy diferenciálního počtu.

Hlavní část textu obsahuje matematické modely různých biologických společenstev. Tyto modely jsou zpravidla jistým zjednodušením modelů převzatých z publikací ze seznamu literatury. V těchto publikacích lze nalézt také odkazy na některá pozorování a experimenty, která jsou v (kvalitativním či kvantitativním) souladu s dosaženými výsledky.

Vzhledem k tomu, že v textu modelujeme tutéž situaci i několika různými způsoby, nabízí se zdánlivě přirozená otázka, který z modelů je ten pravý, skutečně korektně popisující danou situaci. Odpověď je nasnadě — *všechny a žádný*. Každý z modelů má své místo, žádný však není univerzální, žádný nevysvětluje beze zbytku všechny vlastnosti uvažované populace či systému populací. Vždy je nutno kriticky porovnat výsledky modelu s experimentem či s reálným stavem věcí. Navíc, každý model lze vylepšit a zahrnout do něj další vlivy, dosud opomíjené. Při vytváření komplexních modelů však je nutno dávat pozor na tzv. *prokletí mnohotvárnosti* — obsahuje-li matematický model dostatečné množství

parametrů a stupňů volnosti, nemusí být obtížné získat shodu s experimentem i v případech modelu založeného na nesprávných předpokladech.

Biologie, jako velice komplexní disciplína úzce spolupracující s fyzikou, chemií, matematikou a jinými vědami paradoxně nedisponuje, na rozdíl od těchto uvedených věd, tak silnými zábrany, které by zatarasily vstup "vetřelcům" z jiných vědních oblastí¹. Zatímco biolog se jen s vynaložení velkého úsilí může stát chemikem, chemik se může nepoměrně snadněji stát odborníkem v jisté, úzce vymezené oblasti biologie, která je blízká jeho oboru. Odsud někdy mohou plynout různé problémy, způsobené neuváženou či zaslepenou aplikací teoretických výsledků v praxi. Autoři většiny učebnic týkajících se modelování biologických společenstev (a já nebudu výjimkou) zpravidla považují za nutné před tímto čtenáře důrazně varovat. Při snaze o korektní aplikaci teoretických výsledků je nutno pamatovat na evidentní skutečnost, že každé biologické společenstvo je sestaveno z velikého množství mnohdy komplikovaných vzájemných vztahů, a bylo by jistě chybou domnívat se, že všechny tyto interakce lze beze zbytku matematicky popsat, kvantifikovat a předpovědět budoucí vývoj systému ryze teoretickou cestou.

Zcela namísto je však domněnka, že pokud neopomeneme některý z důležitých aspektů, řešením modelu je nejpravděpodobnější průběh modelovaného procesu. Prostředky matematické biologie umožňují po sestavení scénáře, podle kterého druhů na sebe navzájem reagují, a po zadání počátečních podmínek předpovědět

¹viz. Roland Glaser: Biologie trochu jinak, nakl. Panorama, Praha (1979)

další vývoj a zejména stabilitu či nestabilitu daného společenstva a také posoudit vliv jednotlivých parametrů na tuto stabilitu či nestabilitu. Lze tak lépe pochopit mnoho mechanismů, které řídí rovnováhu druhů v přírodě a lze ukázat, že tyto na první pohled často komplikované mechanismy mohou být pouhými důsledky poměrně přirozených principů, řídicích vývoj populace.

Jako další zajímavý příklad aplikace matematických metod v biologii může posloužit pasáž z knihy [4], v níž je detailně diskutován mechanismus vzniku vzorů na srsti savců. I když zde, pochopitelně, hlavní roli hrají geny, genetika neříká nic o procesu, kterým jsou informace uložené v genech přepsány do procesu tvorby barevných skvrn, resp. pruhů na srsti leopardů, resp. tygrů. Pokud je pro nás znalost takového procesu podstatná, matematický model hraje roli mechanismu, který na základě počátečních hodnot jistých parametrů (geny) vytvoří příslušnou barevnou kresbu na srsti.

Jako příklad méně běžné aplikace matematické biologie uvádíme v textu i model chování jedinců téhož druhu při boji o společnou potravu, který do jisté míry vysvětluje, kdy je evolučně nejvýhodnější strategií boj jednotlivců o potravu a kdy je nejvýhodnější teritoriální chování jednotlivců.

Aby byla náplň předmětu udržena v požadovaných mezích časové dotace i matematických znalostí posluchačů, nejsou uvažovány stochastické modely (modely obsahující náhodné veličiny) a modely, matematicky formulované pomocí parciálních diferenciálních rovnic, například modely dravce a kořisti, které zohledňují prostorové rozložení jednotlivých druhů v dané lokalitě.

Odkazy na některé volně dostupné nástroje pro zkoumání a grafické řešení diferenciálních a diferenčních rovnic je možné najít na [www-stránkách](#) autora.

1. Úvodní poznámky

1.1. Směrnicový tvar přímky v rovině

Uvažujme kartézskou soustavu souřadnic s osami x , y . Pro každou přímku p , která není rovnoběžná² s osou y existují jednoznačně určená reálná čísla k , q s následující vlastností:

Bod o souřadnicích (x, y) leží na přímce p právě tehdy, když platí
$$y = kx + q.$$

Rovnice

$$y = kx + q \tag{1.1}$$

se nazývá *směrnicová rovnice přímky* a číslo k se nazývá *směrnice* přímky p . Číslo q udává y -souřadnici bodu, ve kterém přímka protíná osu y , protože dosazením $x = 0$ do (1.1) dostáváme $y = q$.

²Rovnice přímky rovnoběžné s osou y je $x = a$, $a \in \mathbb{R}$.

Směrnice je poměr změny veličiny y a odpovídající změny veličiny x . Vskutku, dosaďme $x + 1$ namísto x do pravé strany (1.1). Dostáváme

$$k(x + 1) + q = kx + k + q = (kx + q) + k$$

a vidíme, že pravá strana rovnice se při zvětšení x o jedničku zvětšuje právě o číslo k . Podobně, změníme-li hodnotu x o Δx , změní se hodnota y o $k\Delta x$. Odsud plyne:

- Je-li směrnice k nulová, přímka p je konstantní, tj. při změnách se x se veličina y nemění.
- Je-li směrnice k kladná, veličina y se při zvětšování x také zvětšuje a přímka je rostoucí.
- Je-li směrnice k záporná, veličina y se při zvětšování x zmenšuje a přímka je klesající.
- Je-li směrnice k blízká nule, přímka klesá nebo roste "pomalu". Je-li směrnice k mnohem větší než jedna (mnohem menší než minus jedna), přímka roste (klesá) velice rychle.

Z definice funkce tangens v trigonometrii vyplývá, že směrnice tečny je rovna tangenti úhlu, který svírá přímka s kladnou částí osy x . (S výjimkou případu

kdy je přímka rovnoběžná s osou y . V tomto případě neexistuje směrnicový tvar přímky, ani tangens příslušného úhlu³.)

1.2. Obecný tvar přímky v rovině

Pro každou přímku p v rovině x, y existují čísla a, b, c s vlastností:

Bod o souřadnicích (x, y) leží na přímce p právě tehdy když platí
 $ax + by + c = 0$.

Naopak, zápisu tvaru

$$ax + by + c = 0 \quad (1.2)$$

geometricky odpovídá množina bodů v rovině, které leží na přímce p .

Pokud je $a = 0$, veličina x se v rovnici nevyskytuje a přímka je proto rovnoběžná s osou x . Podobně, je-li $b = 0$, veličina y se v rovnici nevyskytuje a přímka je rovnoběžná s osou y . Zabýváme se nyní zbylými případy, tj. kdy $a \neq 0$ a $b \neq 0$.

- Průsečík této přímky s osou x určíme tak, že v rovnici položíme $y = 0$ a řešíme vzniklou rovnici vzhledem k x . Obdržíme $x = -\frac{c}{a}$.

³Tangens pravého úhlu není definován

- Průsečík s osou y obdržíme dosazením $x = 0$ a výpočtem hodnoty y . Takto získáme bod $[0, -\frac{c}{b}]$. Je-li $b \neq 0$, je možno z (1.2) explicitně vyjádřit y , čímž obdržíme směrnicový tvar

$$y = -\frac{a}{b}x - \frac{c}{b}.$$

1.3. Geometrický význam derivace

Nechť $x(t)$ je funkce proměnné t . Změna veličiny x po uplynutí času Δt je $x(t + \Delta t) - x(t)$. Průměrná rychlost změny funkce x v bodě t je dána podílem

$$\frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}.$$

Okamžitou rychlost získáme zkracováním časového intervalu Δt , až dospějeme limitním procesem $\Delta t \rightarrow 0$ k limitě

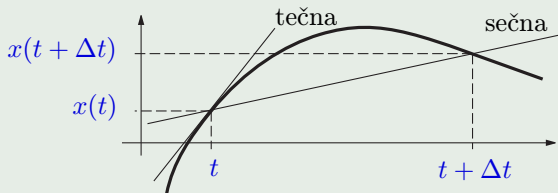
$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}, \quad (1.3)$$

která, pokud existuje a je konečná, je definicí derivace funkce x v čase t . Derivaci funkce $x(t)$ v bodě t označujeme zápisem $x'(t)$ nebo $\frac{dx(t)}{dt}$. Používáme-li zápis

x' , je nutné, aby z kontextu bylo zřejmé, která proměnná je nezávislá. Pokud toto zřejmé není, musíme specifikovat, podle které proměnné derivujeme. Píšeme například symbolicky $' = \frac{d}{dt}$, čímž vyjádříme, že čárka značí derivaci podle proměnné t

Funkce, která má derivaci v každém bodě svého definičního oboru se nazývá *hladká* a jejím grafem je spojitá křivka bez hrotů nebo zlomů.

Geometricky derivace udává směrnici tečny ke grafu funkce v tomto bodě. S přihlédnutím ke geometrické interpretaci směrnice přímky lze situaci graficky znázornit tak, jak je uvedeno na obrázku.



Obrázek 1: Geometrický význam derivace

Poznámka 1.1 (derivace jako směrnice přímky). Z geometrického významu derivace, z odstavce věnovaného směrnicovému tvaru přímky a z triviálního

faktu, že funkce mající rostoucí tečnu je také rostoucí a naopak, plyne:

- Je-li derivace funkce $x(t)$ v bodě t_0 kladná, funkce v bodě t_0 roste. Je-li tato derivace blízka nule, funkce roste pomalu, je-li tato derivace mnohem větší než jedna, funkce roste rychle.
- Je-li derivace funkce $x(t)$ v bodě t_0 záporná, funkce v bodě t_0 klesá. Je-li tato derivace blízka nule, funkce klesá pomalu, je-li tato derivace mnohem menší než minus jedna, funkce klesá rychle.
- Je-li derivace funkce $x(t)$ v bodě t_0 nulová, není pouze na základě tohoto faktu možné rozhodnout, zda funkce roste nebo klesá nebo je konstantní. Obecně je možné říci jen to, že pokud je derivace v bodě t_0 nulová, graf funkce má v tomto bodě vodorovnou tečnu a funkce je buď konstantní, nebo se funkční hodnoty mění v okolí bodu t_0 relativně pomalu.

Poznámka 1.2 (derivace jako rychlost změny). Z praktického hlediska se budeme zabývat případem, kdy veličina t označuje čas. V tomto případě derivace funkce $x(t)$ udává rychlost změn veličiny x v čase (Pokud veličina x klesá s časem, je tato rychlost záporná a velikost této rychlosti je dána absolutní hodnotou derivace). Udáváme-li hodnoty veličiny x v jednotkách i a měříme-li čas v jednotkách j , vychází derivace v jednotkách i/j . Například měříme-li veličinu x v metrech a čas t v sekundách, derivace x' vychází v metrech za sekundu (ms^{-1}).

2. Úvod do diferenciálních a diferenčních rovnic

2.1. Diferenciální rovnice

Definice (diferenciální rovnice). *Obyčejnou diferenciální rovnicí prvního řádu rozřešenou vzhledem k derivaci* (stručně - diferenciální rovnicí, DR) s neznámou x rozumíme rovnici tvaru

$$x' = \varphi(t, x), \quad (\text{R})$$

kde φ je funkce dvou proměnných.

Z praktického hlediska je tedy diferenciální rovnice matematickým vyjádřením vztahu mezi rychlostí změny veličiny x a hodnotami této veličiny.

Definice (řešení diferenciální rovnice). *Řešením* (též *integrálem*) rovnice na intervalu I rozumíme každou funkci $x = x(t)$, která je diferencovatelná na I a splňuje zde identicky rovnici (R).

Řešením diferenciální rovnice je tedy funkce, udávající hodnotu veličiny x v čase t . Je-li tedy diferenciální rovnice mechanismus, udávající jak hodnoty veličiny x ovlivňují rychlost růstu této veličiny, je řešením rovnice funkční závislost, umožňující dosazením hodnot t zjistit aktuální velikost veličiny x . Konečná hodnota veličiny x však závisí nejenom na rychlosti změn, ale i na počátečním stavu. Uvažujme proto ještě následující definici.

Definice (počáteční úloha). Nechť x_0 , t_0 jsou reálná čísla. Úloha najít řešení rovnice (R), které splňuje zadanou *počáteční podmínku*

$$x(t_0) = x_0 \quad (\text{PP})$$

se nazývá *počáteční* (též *Cauchyova*) *úloha*, zkráceně *PÚ*. Řešením počáteční úlohy rozumíme funkci, která splňuje podmínku (PP) a je na nějakém intervalu obsahujícím bod t_0 řešením rovnice (R).

Uvedení počáteční podmínky je tedy postulováním hodnoty x , od které se začínají odvíjet změny požadované v diferenciální rovnici. V "rozumných" případech je výsledný stav určen jednoznačně zadáním počátečního stavu a mechanismu změn, tj. řešení počáteční úlohy je určeno jednoznačně.

Definice (partikulární řešení). Řešení Cauchyovy úlohy nazýváme též *partikulárním řešením rovnice* (R).

Graf libovolného partikulárního řešení se nazývá *integrální křivka* (*integrální čára*).

Poznámka 2.1 (některé vlastnosti řešení DR a PÚ). Budeme předpokládat, že funkce $\varphi(t, x)$ je dostatečně hladká a že zaručuje jednoznačnou řešitelnost každé počáteční úlohy pro rovnici (R). Potom

- Řešením je funkce, která má spojitou derivaci. Integrální čáry tedy budou hladké křivky v rovině.
- Řešení spojitě závisí na počátečních podmínkách. Dvě integrální křivky, které se k sobě přiblíží, míří podobným směrem.

Poznámka 2.2 (geometrická interpretace počáteční úlohy). Počáteční úlohu lze geometricky chápat tak, že ze všech funkcí, které vyhovují diferenciální rovnici vybíráme tu funkci, jejíž graf prochází bodem (t_0, x_0) . Vzhledem k předpokládané jednoznačné řešitelnosti se dvě různé integrální křivky neprotínají.

Poznámka 2.3 (geometrická interpretace diferenciální rovnice). Diferenciální rovnici

$$x' = \varphi(t, x)$$

lze geometricky chápat tak, že každému bodu (t^*, x^*) v rovině se souřadnými osami t a x je přepsána jistá hodnota derivace $\varphi(t^*, x^*)$.

- Tato hodnota udává derivaci funkce $x(t)$, která je řešením diferenciální rovnice a splňuje podmínku $x(t^*) = x^*$ v bodě t^* a současně je tedy směrnici tečny v bodě $t = t^*$.

- Směrnicí je jednoznačně zadán směr tečny. Tento směr je možné graficky zachytit například tak, že nakreslíme kratičkou čárku (lineární element) v bodě (t^*, x^*) se směrnicí $\varphi(t^*, x^*)$.
- Všimněme si, že tento směr lze najít i když neznáme příslušnou integrální křivku. Stačí umět počítat funkční hodnoty funkce $\varphi(t, x)$ a pro libovolný bod (t, x) lze snadno určit směr, kterým bude příslušná integrální křivka procházet přes tento bod.

V praxi tuto proceduru provádíme tak, že zvolíme dostatečný počet bodů v rovině a v každém z bodů o souřadnicích (t, x) nakreslíme lineární element o směrnicí $\varphi(t, x)$. Získaný systém lineárních elementů se nazývá *směrové pole* diferenciální rovnice a ve většině případů umožňuje udělat si velice dobrou představu o tom, jak budou vypadat jednotlivé integrální křivky. Tyto integrální křivky totiž musí být tečné k lineárním elementům, které protínají a při dostatečně hustém výběru lineárních elementů⁴ je možné tvar integrální křivky s poměrně velkou přesností odhadnout.

Následující poznámka se snaží simulovat numericky myšlenky, vyložené v předešlém odstavci grafickou cestou.

⁴ a při jistých zkušenostech se směrovým polem

Poznámka 2.4 (numerické řešení diferenciální rovnice). Uvažujme počáteční úlohu

$$x' = \varphi(t, x), \quad x(t_0) = x_0.$$

- Zvolme (zatím libovolně, ale pevně) krok Δt .
- V bodě (t_0, x_0) má integrální křivka tečnu o směrnici $\varphi(t_0, x_0)$.
- Nahraďme v okolí tohoto bodu integrální křivku tečnou. Změní-li se na této tečně veličina t o hodnotu Δt , změní se hodnota x o $\Delta x = \varphi(t_0, x_0)\Delta t$.
- Je-li krok Δt dostatečně malý (tj. blízký k nule) bude tato aproximace zpravidla vyhovující. V bodě $t_0 + \Delta t$ tedy bude mít řešení zadané počáteční úlohy hodnotu

$$x(t_0 + \Delta t) \approx x_0 + \Delta x = x_0 + \varphi(t_0, x_0)\Delta t.$$

- Abychom řešení prodloužili ještě dále, označme $t_1 = t_0 + \Delta t$ a $x_1 = x_0 + \Delta x$ a provedme stejnou úvahu s počáteční podmínkou $x(t_1) = x_1$. Dostáváme

$$x(t_1 + \Delta t) \approx x_1 + \varphi(t_1, x_1)\Delta t.$$

Obecně, po n -násobném opakování tohoto postupu a označíme-li $t_n = t_0 + n\Delta t$ a $x(t_n) = x_n$ dospějeme k rekurentnímu vzorci

$$x_{n+1} = x_n + \varphi(t_n, x_n)\Delta t.$$

Zapisujeme-li tyto hodnoty do tabulky, vidíme, že v každém sloupci se opakuje stále stejný vzoreček, pouze s jinými vstupními parametry. Vskutku:

- Hodnoty t_0 a x_0 jsou určeny počáteční podmínkou.
- Hodnotu aktuální změny veličiny x určíme jako součin rychlosti změny a délky časového okamžiku, tj. $\Delta x = \varphi(t_0, x_0)\Delta t$.
- Za čas Δt se čas změní na $t_0 + \Delta t$ a hodnota veličiny x na $x(t + \Delta t) \approx x(t) + \varphi(t_0, x_0)\Delta t$. Tyto hodnoty zapíšeme do druhého řádku tabulky jako t_1 a x_1 .
- Nyní podobně posuneme čas z t_1 na $t_2 = t_1 + \Delta t$ a vypočteme odpovídající změnu veličiny x . Protože rychlost změny obecně může záviset na čase i na velikosti veličiny x , nemusí být tato změna totožná se změnou předešlou, i když časový okamžik zůstává stejný.
- Hodnoty získané posunutím časového okamžiku z t_1 na t_2 zapíšeme do dalšího řádku tabulky a postup pořád opakujeme.

Po uživatele zvyklého pracovat s tabulkovými procesory je snadné simulovat tento výpočet v programu MS Excel, nebo v podobném tabulkovém editoru.

t	x	Δx
t_0	x_0	$\Delta x_0 = \varphi(t_0, x_0)\Delta t$
$t_1 = t_0 + \Delta t$	$x_1 = x_0 + \Delta x_0$	$\Delta x_1 = \varphi(t_1, x_1)\Delta t$
$t_2 = t_1 + \Delta t$	$x_2 = x_1 + \Delta x_1$	$\Delta x_2 = \varphi(t_2, x_2)\Delta t$
$t_3 = t_2 + \Delta t$	$x_3 = x_2 + \Delta x_2$	$\Delta x_3 = \varphi(t_3, x_3)\Delta t$
...
...

Tabulka 1: Tabulka pro Eulerovu metodu.

Volíme-li Δt záporná, prodlužujeme řešení směrem doleva.

Právě vyložená metoda se nazývá *Eulerova metoda* a jedná se o nejjednodušší, ale i nejméně přesnou metodu numerického řešení diferenciálních rovnic. Čím menší volíme Δt , tím je naše aproximace bližší skutečnému řešení. Je-li však Δt velice malé, je potřeba provést veliké množství výpočtů, protože řešení prodlužujeme pouze po malých krocích a také roste vliv zaokrouhlovacích chyb, takže pro velice malé Δt je metoda opět nepřesná.

Zpravidla postupujeme tak, že zvolíme (třeba na základě předešlých zkušeností) hodnotu Δt a provedeme simulaci v tabulce. Když máme tabulku vypl-

něnou, porovnáme výsledek s tím, co na základě teoretických úvah, obecných znalostí a (v případě že rovnice slouží jako model nějaké reálné situace) selského rozumu od modelu očekáváme. Pokud se naše očekávání rozchází s výpočtem, zkusíme zmenšovat krok Δt .

Může se však stát, že ani zmenšování kroku nevede k tomu, že řešení se začne chovat tak, aby odpovídalo našim teoretickým očekáváním. V takovém případě jsme pravděpodobně narazili na některý z následujících problémů.

- Rovnice může být citlivá na numerické řešení a nemusí být tak snadné řešit ji numericky s dostatečnou přesností.
- Naše teoretická očekávání mohou být mylná. Tím jsme získali podnět pro přesnější prozkoumání matematického modelu a navržení experimentů či pozorování, které náš matematický model potvrdí⁵.
- Uvažovaná rovnice nemusí být dobrým matematickým modelem pro danou situaci a nemusí dobře popisovat děje, které chceme modelovat. Pak nelze pochopitelně očekávat shodu matematického modelu s reálným vývojem.

Často nemusí být na první pohled patrné, která z uvedených možností v dané

⁵Tento krok, verifikovat model a prokázat jeho platnost, je důležitý, což čtenář jistě sám pociťuje. Pro přírodovědce nemá pochopitelně nejmenší smysl zabývat se modely, které neodpovídají realitě.

situaci nastala a je tedy nutno problém blíže prozkoumat s přihlédnutím ke všem možným aspektům.

Poznamenejme, že Eulerova metoda je vhodná spíše jen z pedagogických důvodů a díky snadné simulaci v tabulkových procesorech. Jinak je tato metoda velmi nestabilní, pomalá a snadno se může stát, že dává nesprávné výsledky.

Existuje řada matematických programů (v akademickém světě často volně šiřitelných), které používají mnohem pokročilejší metody řešení těchto rovnic. Proto je Eulerova metoda užívána pouze pro jednoduchou simulaci v případě, že není k dispozici software s dokonalejšími algoritmy.

V následujících odstavcích se naučíme řešit dva důležité typy diferenciálních rovnic přesně – budeme schopni nalézt analytickou formuli, matematicky popisující závislost veličiny x na veličině t . V případě studia ostatních rovnic zůstaneme odkázáni na směrové pole a numerickou simulaci.

Poznámka 2.5 (rovnice se separovanými proměnnými). Diferenciální rovnice tvaru

$$x' = f(t)g(x), \quad (2.1)$$

kde f, g jsou spojité funkce, se nazývá *diferenciální rovnice se separovanými proměnnými*.

Tato rovnice má konstantní řešení $x(t) = x^*$, pokud je číslo x^* kořenem funkce g , tj. pokud $g(x^*) = 0$.

Obecné řešení rovnice (2.1) lze obdržet pro $g(x) \neq 0$ separací proměnných

$$\frac{dx}{g(x)} = f(t)dt$$

a integrací

$$\int \frac{dx}{g(x)} = C + \int f(t)dt,$$

kde každý z integrálů vyjadřuje jednu libovolnou z primitivních funkcí a C je integrační konstanta. Pokud hledáme partikulární řešení rovnice, které splňuje počáteční podmínku $x(t_0) = x_0$, lze použít určitý integrál a psát přímo, bez integračních konstant,

$$\int_{x_0}^x \frac{ds}{g(s)} = \int_{s_0}^s f(s)ds.$$

Poznámka 2.6 (lineární diferenciální rovnice). Diferenciální rovnice tvaru

$$x' = a(t)x + b(t),$$

kde a, b jsou spojité funkce, se nazývá *lineární diferenciální rovnice*. Obecné řešení této rovnice lze obdržet ze vzorce

$$x = e^{\int a(t)dt} \left(C + \int b(t)e^{-\int a(t)dt} dt \right),$$

kde každý z integrálů vyjadřuje jednu libovolnou z primitivních funkcí a C je integrační konstanta. Řešení rovnice, které v bodě t_0 splňuje počáteční podmínku $x(t_0) = x_0$ lze nalézt buď vhodnou volbou konstanty C v obecném řešení, nebo přímo, užitím určitého integrálu ze vzorce

$$x = e^{\int_{t_0}^t a(s)ds} \left(x_0 + \int_{t_0}^t b(s)e^{-\int_{t_0}^s a(\xi)d\xi} ds \right).$$

2.2. Autonomní diferenciální rovnice

Definice (autonomní diferenciální rovnice). Diferenciální rovnice

$$x' = g(x), \tag{2.2}$$

kde $' = \frac{d}{dt}$, se nazývá *autonomní diferenciální rovnice*. Proměnná t se nazývá *čas*.

Autonomní diferenciální rovnice je, podle definice, diferenciální rovnice, v níž explicitně nevystupuje čas. Rovnice tohoto typu se může modelovat tedy pouze ty situace, kdy na rychlost změn veličiny x mají vliv jenom hodnoty veličiny x samotné.

Například, je-li veličinou $x(t)$ velikost populace v čase t a pokud o populaci předpokládáme, že nachází ve stabilním prostředí, lze její vývoj popsat autonomní rovnicí. Pokud v prostředí dochází k sezónním změnám, je nutné započítat i závislost na čase⁶

V textu budeme předpokládat, že funkce g vystupující v rovnici zajišťuje jednoznačnou řešitelnost každé počáteční úlohy pro rovnici (2.2).

Základní vlastnosti uvedené u diferenciální rovnic v předchozích odstavcích se vztahují i na autonomní rovnice. Kromě toho mají autonomní diferenciální rovnice některé další specifické vlastnosti. Nejdůležitější vlastnosti autonomních rovnic si shrneme v následujících bodech (některé jsou snadným důsledkem toho, že autonomní rovnice jsou i rovnicemi se separovanými proměnnými, některé jsou zcela nové).

- Nechť $g(x)$ je kladná pro $x \in (a, b)$. Je-li $x(t) \in (a, b)$ pro všechna t z intervalu I , je funkce $x(t)$, která je řešením rovnice, na intervalu I rostoucí. Naopak, je-li $g(x)$ záporná, je funkce klesající. Charakter monotonie tedy nezávisí explicitně

⁶Pouze pokud jsou tyto sezónní změny málo výrazné, nebo pokud jsou relativně krátké vzhledem k době života jedinců a vzhledem k délce sledovaného období, můžeme je zanedbat.

na čase t , ale pouze na tom, jakých hodnot právě nabývá řešení x .

- Platí-li $g(x^*) = 0$, je řešením počáteční úlohy

$$x' = g(x), \quad x(t_0) = x^*$$

konstantní funkce $x(t) = x^*$. Tato řešení se nazývají *stacionární řešení* a bod x^* se nazývá *stacionární bod*. Všechny stacionární body tedy nalezneme jako všechna řešení rovnice $g(x) = 0$.

- Na intervalu kde platí $g(x) \neq 0$ jsou nestacionární řešení rovnice implicitně určena rovnicí

$$\int \frac{dx}{g(x)} = t + c,$$

kde c je libovolné reálné číslo.

- Nechť c je libovolné reálné číslo. Je-li funkce $x(t)$ řešením rovnice (2.2), je funkce $x(t + c)$ také řešením této rovnice. Je tedy možné volit při formulaci počáteční podmínky hodnotu t_0 libovolně, zpravidla klademe $t_0 = 0$. Prakticky to znamená, že nezáleží na počátku měření času.
- Nemá-li funkce $g(x)$ nulové body na uzavřeném intervalu $[x_1, x_2]$, pak systém dospěje ze stavu x_1 do stavu x_2 za čas

$$T = \int_{x_1}^{x_2} \frac{dx}{g(x)}.$$

Je-li integrál vpravo záporný, znamená to, že při vývoji populace stav x_2 předchází stavu x_1 .

- Pro nestacionární řešení platí buď

$$\lim_{t \rightarrow \pm\infty} |x(t)| = \infty,$$

nebo

$$\lim_{t \rightarrow \pm\infty} x(t) = x^*,$$

kde x^* je některé ze stacionárních řešení. Všechna řešení tedy po prodloužení do nekonečna buď divergují, nebo konvergují k některému ze stacionárních řešení. Totéž platí pro zpětné prodloužení do minus nekonečna.

Obsahuje-li funkce g body nespojitosti, může se stát, že řešení konvergují, třeba i v konečném čase, k tomuto bodu nespojitosti, kde je porušena jednoznačnost a integrální křivky nelze prodloužit. S takovými body však pracovat nebudeme.

Poznámka 2.7 (rychlost konvergence ke stacionárnímu stavu). Nechť bod x^* je stabilním stacionárním bodem diferenciální rovnice (2.2). *Prozkoumáme, jakou rychlostí řešení konvergují k tomuto stacionárnímu bodu.* Abychom toto mohli provést bez hledání analytického tvaru řešení, použijeme následující myšlenku: rovnici (2.2) nahradíme rovnicí jednodušší, kterou je možno snadno vyřešit a

která má tu vlastnost, že řešení této nové rovnice se příliš neodlišují od původní rovnice (2.2). Tuto myšlenku prakticky budeme realizovat tak, že pravou stranu rovnice nahradíme lineární funkcí, která funkci g co nejlépe aproximuje v okolí stacionárního bodu, tj. tečnou v bodě x_0 . V okolí bodu x_0 platí

$$g(x) \approx g(x^*) + g'(x^*)(x - x^*)$$

Podle předpokladů je bod x^* stacionárním bodem a proto $g(x^*) = 0$. Předpokládejme dále že $g'(x^*) \neq 0$. Vzhledem k tomu, že bod x^* je stabilním stacionárním bodem, musí platit $g'(x^*) < 0$. Rovnici (2.2) lze za těchto předpokladů aproximovat rovnicí

$$x' = g'(x^*)(x - x^*),$$

což je lineární rovnice se separovanými proměnnými a obecným řešením

$$x(t) = x^* + Ke^{g'(x^*)t},$$

kde K je reálná konstanta (související s počáteční podmínkou). Řešení $x(t)$ se tedy ke stacionárnímu stavu přibližuje jako exponenciální funkce s exponentem $g'(x^*)t$ (ze znaménka derivace plyne, že tento exponent je záporný a jedná se tedy o klesající exponenciální funkci). Čím je tedy větší $|g'(x^*)|$, tj. čím strměji funkce $g(x)$ protíná osu x , tím rychleji řešení konvergují ke stacionárnímu stavu a tím rychleji se také systém vyrovnává s náhodnými perturbacemi, které jej z tohoto stacionárního stavu vychylují.

2.3. Autonomní systémy

Definice (autonomní systém). Necht' f a g jsou spojité funkce dvou proměnných. Soustava dvou diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}x' &= f(x, y), \\y' &= g(x, y),\end{aligned}\tag{2.3}$$

kde $' = \frac{d}{dt}$ se nazývá *dvourozměrný autonomní systém*. Jeho *řešením* rozumíme každou dvojici funkcí $x(t)$, $y(t)$, které mají derivace na uvažovaném intervalu a po jejich dosazení do (2.3) přejdou obě rovnice v identity. Proměnná t se nazývá *čas*.

Definice (počáteční úloha). Nechtě t_0 , x_0 a y_0 jsou libovolná reálná čísla. Úloha najít řešení soustavy (2.3), které v bodě t_0 splňuje *počáteční podmínky*

$$\begin{cases} x(t_0) = x_0 \\ y(t_0) = y_0 \end{cases} \quad (2.4)$$

se nazývá *počáteční úloha*.

Poznámka 2.8. V dalším se budeme zabývat případy, kdy funkce f a g jsou takové, že je zaručena jednoznačná řešitelnost každé počáteční úlohy.

Poznámka 2.9 (posun v čase). Podobně jako pro rovnici (2.2) platí, že je-li dvojice funkcí $x(t)$, $y(t)$ řešením soustavy (2.3) a je-li c libovolné reálné číslo, platí totéž i pro dvojici funkcí $x(t+c)$, $y(t+c)$. Čas t_0 , ve kterém formulujeme počáteční podmínky, lze tedy volit libovolně, Zpravidla klademe bez újmy na obecnosti $t_0 = 0$.

Definice (trajektorie autonomního systému). Nechť dvojice funkcí $x(t)$, $y(t)$ je řešením systému (2.3). Množina T bodů v rovině (x, y) definovaná relací

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

se nazývá *trajektorie systému* (2.3). Rovinu, do které zakreslujeme trajektorie, nazýváme *fázovou rovinou*.

Poznámka 2.10 (geometrické vlastnosti trajektorií). Zakreslíme-li trajektorii nějakého řešení autonomního systému, ztrácíme informaci o čase. Máme pouze informace, kterých hodnot (x, y) řešení nabývají v tomtéž okamžiku, ovšem nemáme informaci o tom, za jak dlouho řešení do tohoto stavu dospěje. Abychom alespoň měli zachycenu informaci o tom, který stav předchází a který následuje, zpravidla trajektorie orientujeme podle směru toku času.

Prochází-li trajektorie bodem (x^*, y^*) , jedná se o trajektorii odpovídající řešení počáteční úlohy

$$\begin{cases} x(0) = x^* \\ y(0) = y^*. \end{cases}$$

Tato trajektorie má v bodě (x^*, y^*) tečnu danou směrovým vektorem

$(f(x^*, y^*), g(x^*, y^*))$. Podobně jako u směrového pole diferenciální rovnice, zakreslení směrových vektorů tečných k trajektoriím lze uskutečnit jen ze znalosti funkcí f a g a odsud je zpravidla možné si udělat základní představu o tvaru trajektorií. Systém těchto vektorů spolu se zakreslenými vybranými trajektoriemi se nazývá **fázový portrét** autonomního systému. Jedná se o jakousi obdobu směrového pole diferenciální rovnice.

Vzhledem k jednoznačné řešitelnosti se dvě různé trajektorie nikde neprotínají. Mají-li proto dvě trajektorie společný alespoň jeden bod, jsou zcela totožné!

Poznámka 2.11 (trajektorie jako integrální křivky). Na část trajektorie T , kde každému x odpovídá jediné y , lze pohlížet jako na graf funkce $y = y(x)$. Vzhledem k tomu, že podle pravidla pro derivaci složené a inverzní funkce platí v diferenciální symbolice

$$\frac{dy}{dx} = \frac{dy}{dt} \cdot \frac{dt}{dx} = \frac{dy}{dt} \cdot \frac{1}{\frac{dx}{dt}} = \frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}},$$

vyhovuje uvažovaná část trajektorie diferenciální rovnici

$$\frac{dy}{dx} = \frac{g(x, y)}{f(x, y)}.$$

Tato rovnice definuje jednoznačně trajektorie (až na směr toku času) podobně, jako systém (2.3). Poznamenejme, že v bodech x -nulkin (viz dále) je pravá strana rovnice nespojitá a v singulárních bodech může být porušena jednoznačnost řešení.

Poznámka 2.12 (stacionární řešení). Nechť x^* a y^* jsou reálná čísla, která splňují

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

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

Pak dvojice konstantních funkcí $x(t) = x^*$, $y(t) = y^*$ je řešením systému (2.3), jak se lze snadno přesvědčit dosazením. Toto řešení se nazývá *stacionární řešení*. Trajektorie stacionárního řešení je (jak plyne ihned z definice) tvořena jediným bodem (x^*, y^*) a nazývá se *stacionární bod*.

Poznámka 2.13 (klasifikace trajektorií). Předpokládejme, že každá trajektorie systému (2.3) je prodloužena maximálně oběma směry, tj. pro $t \rightarrow \pm\infty$. Rozeznáváme pouze tři následující typy trajektorií

- (i) Stacionární body. Tyto body odpovídají stacionárním řešením.
- (ii) Uzavřené trajektorie (cykly). Tyto trajektorie odpovídají periodickým řešením. Uvnitř každého cyklu leží alespoň jeden stacionární bod.
- (iii) Trajektorie, které samy sebe nikde neprotínají a pro $t \rightarrow \pm\infty$ tyto trajektorie mají jednu z následujících vlastností.
 - (a) Trajektorie mají alespoň jednu složku neohraničenou.

- (b) Trajektorie konvergují k některému ze stacionárních bodů.
- (c) Trajektorie konvergují k některému z cyklů.
- (d) Trajektorie konvergují k množině tvořené konečným počtem singulárních bodů a jinými trajektoriemi, které vedou z jednoho stacionárního bodu do druhého. S tímto typem trajektorií se však v našich modelech nesetkáme.

Poznámka 2.14 (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 veličina x se tedy v okolí této nulkliny nemění (resp. mění velice pomalu). Z geometrického hlediska má tato křivka vlastnost, že každá trajektorie ji protíná ve svislém směru (zdola nahoru nebo shora dolů).

Podobně, křivka složená z bodů (x, y) v rovině, které splňují $g(x, y) = 0$ se nazývá *y-nulklina*. Tato křivka má tu vlastnost, že každá trajektorie ji protíná ve vodorovném směru, protože v bodech *y*-nulkliny platí $y' = 0$.

Poznámka 2.15 (spojitá závislost na počátečních podmínkách). Malá změna počátečních podmínek vyvolává relativně malou změnu výsledného řešení autonomního systému. Z tohoto důvodu dvě trajektorie, které prochází dvěma dostatečně blízkými body, mají v okolí tohoto bodu přibližně stejný směr, s výjimkou okolí stacionárních bodů.

Poznámka 2.16 (klasifikace stacionárních bodů). Podle chování trajektorií

v okolí stacionárních bodů rozdělujeme tyto stacionární body do několika navzájem disjunktčních skupin. Nechť (x^*, y^*) je singulárním bodem systému (2.3).

Uzel Stacionární bod (x^*, y^*) se nazývá *uzel*, jestliže všechny trajektorie $(x(t), y(t))$ z nějakého okolí tohoto bodu konvergují pro $t \rightarrow \infty$ nebo $t \rightarrow -\infty$ k (x^*, y^*) tak, že nedochází k oscilacím kolem limitní hodnoty.

Ohnisko Stacionární bod (x^*, y^*) se nazývá *ohnisko*, jestliže všechny trajektorie z nějakého okolí tohoto stacionární bodu do 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 Stacionární 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 Stacionární 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*. Bod rotace není středem, jestliže kromě cyklů ještě obsahuje trajektorie, které se na tyto cykly spirálovitě navíjejí. V modelech uvedených v tomto textu bude bod rotace vždy současně i středem, obecně to však platit nemusí.

Uzel nebo ohnisko nazýváme *stabilní*, jestliže všechny trajektorie do něj konvergují pro $t \rightarrow \infty$, tj. všechny trajektorie z nějakého okolí směřují do tohoto bodu. V opačném případě tento bod nazýváme *nestabilní*. Pro stabilní uzel a ohnisko existují oblasti ve fázové rovině které mají tu vlastnost, že všechny trajektorie procházející některou z těchto oblastí konvergují pro $t \rightarrow \infty$ do tohoto stacionárního bodu. Takové oblasti se nazývají *oblasti atraktivity* stacionárního bodu.

Ve fázové rovině mohou existovat oblasti, které mají tu vlastnost, že každá trajektorie která vstoupí do této oblasti již v žádném pozdějším čase nemůže opustit. Tyto oblasti se nazývají *pozitivně invariantní oblasti*. Naopak, oblasti které mají tu vlastnost, že pokud se v nich trajektorie vyskytuje v jistém čase, vyskytuje se v nich i ve všech dřívějších časech, se nazývají *negativně invariantní*.

Buď T trajektorie nějakého řešení $(x(t), y(t))$. ω -*limitním bodem* trajektorie T nazýváme každý bod (x^\dagger, y^\dagger) , pro který existuje posloupnost časových okamžiků $\{t_n\}$ s vlastnostmi

$$\begin{aligned}\lim_{n \rightarrow \infty} t_n &= \infty, \\ \lim_{n \rightarrow \infty} x(t_n) &= x^\dagger, \\ \lim_{n \rightarrow \infty} y(t_n) &= y^\dagger.\end{aligned}\tag{2.5}$$

Pokud podmínku (2.5) nahradíme podmínkou

$$\lim_{n \rightarrow \infty} t_n = -\infty,$$

nazývá se bod (x^\dagger, y^\dagger) *α -limitním bodem*. Množina všech ω -limitních bodů uvažované trajektorie se nazývá *ω -limitní množina* této trajektorie. Podobně je definována *α -limitní množina*.

Poznámka 2.17 (parciální derivace, Jakobiho matice). V této poznámce si představíme metodu, která umožňuje rozhodnout o typu stacionárních bodů soustavy (2.3). Nejprve si zobecníme pojem derivace pro funkce více proměnných.

Nechť $f(x) = a + bx^2 + cx$ je funkce proměnné x obsahující reálné parametry $a, b, c \in \mathbb{R}$. Derivujeme-li tuto funkci, jedná se o součet tří výrazů a podle pravidla pro derivaci součtu budeme derivovat každý sčítanec samostatně. Derivace členu a je podle pravidla pro derivaci konstanty rovna nule. Derivace členu bx^2 je podle pravidla pro derivaci součinu konstanty b a funkce x^2 rovna součinu konstanty b s derivací funkce x^2 , což je $2x$. Celkem derivace druhého sčítance je $2bx$. Podobně, derivace členu cx je c . Celkem tedy

$$\frac{df}{dx} = 2bx + c.$$

Na výraz $a + bx^2 + cx$ je však možno pohlížet například i jako na funkci čtyř proměnných a, b, c, x . V tomto případě se právě vypočtená derivace nazývá

parciální derivace funkce f podle proměnné x . Parciální derivaci podle x tedy vypočteme jako obyčejnou derivaci, přičemž na všechny proměnné, kromě x , pohlížíme jako na parametry. Parciální derivaci funkce f podle proměnné x v bodě (a, b, c, x) označujeme $\frac{\partial f}{\partial x}(a, b, c, x)$. Pro $f(a, b, c, x) = a + bx^2 + cx$ tedy platí

$$\frac{\partial f}{\partial x} = 2bx + c$$

(není-li to nutné, zpravidla vynecháváme argumenty na levé straně) a podobně

$$\frac{\partial f}{\partial b} = x^2$$

(rozmyslete si sami).

Uvažujme funkci dvou proměnných $f(x, y)$ danou vztahem

$$f(x, y) = (a - bx - cy)x = ax - bx^2 - cxy,$$

kde a, b, c jsou reálné parametry. Platí

$$\begin{aligned}\frac{\partial f}{\partial x} &= a - 2bx - cy, \\ \frac{\partial f}{\partial y} &= -cx.\end{aligned}$$

Definice (Jakobiho matice). Matice

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

se nazývá *Jakobiho matice soustavy (2.3)*.

Nechť (x^*, y^*) je stacionární bod soustavy (2.3) a $J(x^*, y^*)$ hodnota Jakobiho matice v tomto bodě. Označme D determinant Jakobiho matice v bodě (x^*, y^*) , tj.

$$D = \det J(x^*, y^*) = \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) - \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*),$$

a Δ stopu Jakobiho matice v tomto bodě, tj.

$$\Delta = \text{Tr } J(x^*, y^*) = \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*).$$

Pomocí těchto čísel D a Δ lze rozhodnout o kvalitě stacionárního bodu (x^*, y^*) podle následující tabulky.

determinant	stopa		typ stac. bodu
$D < 0$			sedlo
$D < 0$	$\Delta > 0$	$\Delta^2 > 4D$	nestabilní uzel
		$\Delta^2 < 4D$	nestabilní ohnisko
	$\Delta < 0$	$\Delta^2 > 4D$	stabilní uzel
		$\Delta^2 < 4D$	stabilní ohnisko
	$\Delta = 0$		ohnisko nebo bod rotace

2.4. Diferenční rovnice

V této části si uvedeme teorii nezbytnou k vytváření diskretních modelů populací, kdy změny jsou chápány nikoliv spojitě ale "skokově".

Definice (diferenční rovnice). *Diferenční rovnici* prvního řádu rozumíme rekurentní vzorec

$$x_{n+1} = \varphi(x_n, n), \quad (2.6)$$

nebo

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad (2.7)$$

kde φ je funkce dvou proměnných a f je funkce jedné proměnné.

Řešením této diferenční rovnice rozumíme každou posloupnost $x = \{x_n\}_{n=1}^{\infty}$, která splňuje po dosazení rovnici (2.6) (nebo (2.7)) identicky.

S jednou diferenční rovnicí jsme se v minulosti již setkali – jedná se o iterační vzorec pro Eulerovu metodu řešení diferenciálních rovnic. Vidíme, že tato metoda v podstatě spočívá v tom, že diferenciální rovnici nahradíme rovnicí diferenční. Výhoda diferenčních rovnic spočívá v tom, že (alespoň teoreticky) lze po provedení konečného počtu kroků a matematických operací najít hodnotu řešení v libovolném bodě.

Definice (pevný bod). Reálné číslo x^* se nazývá *pevný bod funkce* f , jestliže platí $f(x^*) = x^*$.

Definice. Buď f funkce. Definujme složené funkce

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

$$f^1(x) = f(x),$$

$$f^2(x) = f(f(x)),$$

$$f^3(x) = f(f^2(x)) = f(f(f(x))),$$

$$\vdots$$

$$f^n(x) = f(f^{n-1}(x)).$$

Funkce $f^n(x)$ se nazývá n -tá iterace funkce f . Tato iterace tedy vznikne tak, že funkci f složíme n -krát samu se sebou.

Poznámka 2.18. Označíme-li $x_n = f^n(x_0)$, je posloupnost $\{x_n\}$ těchto iterací v bodě x_0 řešením rovnice (2.7).

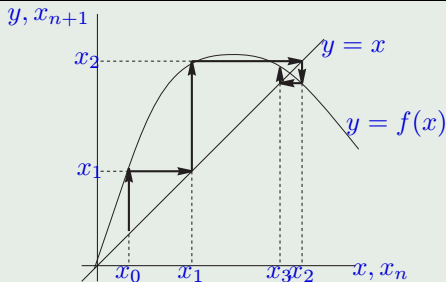
Poznámka 2.19 (stacionární řešení). Konstantní posloupnost $x = \{x^*\}_{n=1}^{\infty}$ je řešením rovnice (2.7) právě tehdy, když číslo x^* je pevným bodem funkce f .

Definice. Pevný bod x^* se nazývá *atraktivní bod rovnice (2.7)*, jestliže existuje okolí O tohoto bodu takové, že pro libovolné $x_0 \in O$ posloupnost $\{f^n(x_0)\}$ řešení rovnice (2.7) konverguje k x^* .

Pevný bod x^* se nazývá *repulsivní bod rovnice (2.7)*, jestliže existuje okolí O tohoto bodu takové, že pro libovolné $x_0 \in O$ posloupnost $\{f^n(x_0)\}$ řešení rovnice (2.7) obsahuje alespoň jeden člen neležící v O .

Poznámka 2.20. Jestliže x^* je pevným bodem funkce f a jestliže $|f'(x^*)| < 1$, pak je tento pevný bod atraktivním bodem rovnice (2.7). Jestliže naopak $|f'(x^*)| > 1$, je tento bod repulsivním bodem rovnice (2.7).

Poznámka 2.21 (grafické řešení rovnice (2.7)). Zakreslíme-li do jednoho obrázku (viz. Obr. 2) grafy funkcí $y = f(x)$ a $y = x$, odpovídají průsečíky těchto



Obrázek 2: Pavučinový model rovnice (2.7).

křivek pevným bodům funkce f a tedy i stacionárním řešením rovnice (2.7). Tento obrázek umožňuje poměrně snadno prozkoumat i charakter dalších řešení uvažované rovnice.

Vskutku, začněme s hodnotou x_0 danou počáteční podmínkou a vyznačme tuto hodnotu na vodorovné ose. Hodnotu x_1 najdeme jako y -ovou souřadnici průsečíku grafu funkce f a svislé přímky v bodě x_0 . Tuto hodnotu přeneseme na vodorovnou osu, což lze realizovat pomocí přímky $y = x$, jak je zachyceno na obrázku. S bodem x_1 nyní pracujeme podobně jako s bodem x_0 a nalezneme hodnotu x_2 , kterou okamžitě přeneseme na vodorovnou osu. Takto pokračujeme

a dostáváme postupně členy posloupnosti, která je řešením uvažované diferenční rovnice.

3. Matematické modely

3.1. Růst jednodruhové populace

Nechť veličina x udává velikost určité populace v čase t . Populací zde rozumíme v širším slova smyslu libovolný soubor objektů, které vykazují určitou vlastnost, jehož velikost měříme ve vhodných jednotkách (milion jedinců, tuny biomasy a podobně — několik příkladů uvedeme níže). Také časovou jednotku volíme vhodně pro daný problém (vteřina, den, století).

Derivace funkce x udává rychlost změny této populace, tj. o kolik se velikost populace změní za časovou jednotku. V praxi je obvyklé tuto změnu vyjadřovat jako rozdíl množství jedinců, které se v populaci nově objeví (např. vlivem narození nebo imigrace) a množství jedinců, které z populace vymizí (např. vlivem úmrtí nebo emigrace).

Relativní změna populace za jednotku času, tj. podíl změny velikosti a velikosti populace se nazývá *specifická míra růstu* populace a označuje symbolem μ . Může se jednat o veličinu, která závisí jak na velikosti populace x , tak na čase t . V dalším se budeme zabývat zpravidla populacemi, které žijí v prostředí s neměnnými

podmínkami a závislost na čase uvažovat nebudeme. Specifická míra růstu $\mu(x)$ tedy udává změnu velikosti populace o velikosti x za časovou jednotku, vztaženou na jednotkové množství populace (u lidské populace vztahujeme veličiny např. na 100 tis. obyvatel). Vývoj populace v čase je poté určen diferenciální rovnicí

$$x' = x\mu(x). \quad (3.1)$$

Specifikace funkce $\mu(x)$ se provádí v závislosti na uvažovaných poměrech panujících v populaci a v prostředí, ve kterém populace žije a rozmnožuje se.

3.1.1. Model s konstantní specifickou rychlostí růstu

Uvažujme izolovanou populaci jednoho druhu jejíž velikost se mění pouze rozením a úhynem jedinců. Přijmeme následující předpoklady.

- Neuvažujeme věkové rozložení populace, nebo populace má stabilní věkové rozložení, kdy procento jedinců, kteří jsou v reprodukčním věku, je neměnné.
- "Ochota" jedinců reprodukovat se ani úmrtnost jedinců nezávisí na čase ani na aktuální velikosti, kterou populace dosahuje. Lze tedy říci, že existují konstanty a, b takové, že v populaci se za časovou jednotku narodí ax jedinců a zemře bx jedinců.

Vývoj populace je určen diferenciální rovnicí

$$x' = ax - bx = \mu x, \quad (3.2)$$

kde $\mu = a - b$ je reálná konstanta. Protože pravá strana rovnice má pro kladná x neměnné znaménko, řešení jsou klesající funkce pro $\mu < 0$ a rostoucí funkce pro $\mu > 0$. Předpokládejme, že populace nevymírá, ale že porodnost převyšuje úmrtnost, tj. $\mu > 0$.

Jediným stacionárním řešením rovnice (3.2) je konstantní funkce $x(t) = 0$, které značí stav bez populace. Seběmenší nárůst populace (ke kterému může vždycky dojít vlivem nejrůznějších fluktuací a náhodných jevů) způsobí, že pravá strana rovnice (3.2) je kladná, funkce $x(t)$ je rostoucí a populace se začíná množit. Vzhledem k tomu, že velikost populace v čase stále roste, nemůže velikost klesnout ke na nulu ke stacionárnímu řešení a řešení $x = 0$ je tedy *nestabilní*. Další řešení jsou dána implicitně vztahem

$$\int \frac{dx}{\mu x} = t + c.$$

Odsud nejprve integrací získáváme

$$\frac{1}{\mu} \ln x = t + c$$

a explicitním vyjádřením veličiny x obdržíme

$$\ln x = \mu(t + c),$$

$$x = e^{\mu(t+c)},$$

$$x = e^{\mu t} e^{\mu c},$$

$$x = K e^{\mu t},$$

kde $K = e^{\mu c}$ je nová konstanta. Je-li počáteční stav populace určen podmínkou $x(0) = x_0$, dosazením $t = 0$ a $x = x_0$ obdržíme

$$x_0 = K e^0$$

a tedy $K = x_0$. Velikost populace vyvíjející se podle modelu (3.2) v čase t je tedy dána vztahem

$$x = x_0 e^{\mu t},$$

kde x_0 je velikost populace v čase $t = 0$ a μ je specifická rychlost růstu.

Protože řešením je exponenciální funkce, nazývá se rovnice (3.2) rovnicí *exponenciálního růstu*. Exponenciální funkce je ze všech základních elementárních funkcí nejrychleji rostoucí, v důsledku čehož vidíme, že populace po uplynutí určitého času roste poměrně velkou rychlostí a tento růst se navíc dále zrychluje, jak plyne z (3.2). Je evidentní, že takový vývoj je trvale neudržitelný a nemůže

odpovídat reálným situacím. Přemnožení populace nade všechny meze způsobí destrukci životního prostředí, ve kterém se populace nachází a populace poté vyhyne.

Přestože, jak vidíme, model nemůže popisovat reálnou situaci existence živočišného druhu v přírodě, není nutné jej zatracovat. Model je vhodný pro krátké časové okamžiky a pro relativně nízké stavy populace – v takovém případě se jedná o nejjednodušší představitelný model populace. Dále je možné tento model použít pro modelování růstu škůdců, kteří vlivem svého přemnožení zničí danou lokalitu.

3.1.2. Model s vnitrodruhovou konkurencí

Uvažujme opět izolovanou populaci jedinců jednoho druhu jejíž velikost se mění pouze rozením a úhynem jedinců. Uvažujme, že populace žije v lokalitě s omezenými zdroji kyslíku, potravy, životního prostoru a dalších zdrojů nezbytných pro přežití (v dalším se na tyto zdroje budeme odvolávat jako na zdroje energie). V takové situaci existuje jistá mezní hodnota, která charakterizuje maximální možnou velikost populace, která může v lokalitě stabilně přežívat. Čím blíže je velikost populace k této maximální hodnotě, tím jsou menší rezervy lokality pro uživení dalších jedinců. V důsledku toho členové populace investují více energie do hledání zdrojů pro vlastní přežití a méně pro vlastní reprodukci. I vyhledávání potravy pro mláďata je v této situaci obtížnější. Specifická míra růstu se tedy

bude s přibližováním k této mezní hodnotě zpomalovat. Předpokládejme, že toto zpomalení je lineární, tj. že specifická míra růstu má tvar $\mu(x) = a - bx$, kde a , b jsou kladné reálné konstanty. Vývoj populace je potom popsán diferenciální rovnicí

$$x' = x(a - bx). \quad (3.3)$$

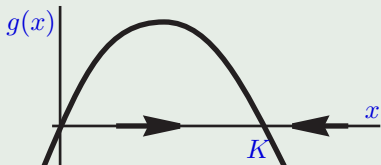
Tuto rovnici je možno explicitně vyřešit, my však nejprve přistoupíme ke kvalitativním metodám řešení – budeme se snažit najít co nejvíce informací o řešení rovnice aniž bychom rovnici skutečně řešili. To je důležité proto, že v dalším se budeme setkávat i s rovnicemi, které nelze explicitně vyřešit. Označme pravou stranu rovnice jako $g(x)$, tj.

$$g(x) = x(a - bx).$$

Stacionárními body jsou řešení rovnice

$$g(x) = 0, \quad \text{tj.} \quad 0 = x(a - bx)$$

což jsou $x_1^* = 0$ a $x_2^* = \frac{a}{b} =: K$. Stacionární bod x_1^* odpovídá stavu bez populace, stacionární bod x_2^* odpovídá stavu kdy populace přežívá aniž by se měnila její velikost, tj. počet uhynulých jedinců je v rovnováze s počtem jedinců narozených. Grafem funkce $g(x) = x(a - bx)$ je parabola, která má průsečíky s osou x ve stacionárních bodech $x_1^* = 0$ a $x_2^* = K > 0$ a je otočena vrcholem vzhůru.



Obrázek 3: Pravá strana rovnice logistického růstu.

Z náčrtku této paraboly je zřejmé, že funkce $g(x)$ je kladná pro $x \in (0, K)$. Je-li velikost populace v těchto mezích, populace roste. Pro $x > K$, je $g(x) < 0$ a velikost populace klesá. Díky tomuto efektu se populace nemůže neomezeně rozmnožovat a pro $t \rightarrow \infty$ její velikost vždy konverguje ke stacionárnímu stavu $x_2^* = K$. Malá náhodná odchylka od tohoto stavu směrem nahoru způsobí pokles do rovnovážného stavu a malá odchylka směrem dolů způsobí nárůst do tohoto stavu. Stacionární řešení x_2^* je tedy stabilní.

Stacionární bod x_1^* je naopak nestabilní, protože libovolně malá odchylka od tohoto rovnovážného stavu způsobí nárůst populace až na hodnotu x_2^* .

Z kvalitativního hlediska je tedy možno říci, že všechna kladná řešení budou konvergovat pro $t \rightarrow \infty$ ke stacionárnímu řešení $x(t) = x_2^* = K$. Tato hodnota současně označuje maximální možnou velikost populace, která může trvale osidlovat uvažovanou lokalitu a nazývá se *kapacita* nebo *úživnost prostředí*. Rovnici

(3.3) je možno přepsat do tvaru

$$x' = a \left(1 - \frac{x}{\frac{a}{b}} \right) x,$$

neboli, s kapacitou prostředí K a s přeznačením konstanty a na r , do tvaru

$$x' = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) x.$$

Jednotky v nichž měříme velikost populace a čas jsou do jisté míry závislé na našich potřebách. Měříme-li velikost populace ne v počtech jedinců, ale v násobcích (či spíše procentech) kapacity prostředí, bude zřejmě $K = 1$ a model má poté tvar

$$x' = \alpha(1 - x)x, \quad (3.4)$$

kde koeficient α je koeficient r převedený do nových jednotek.

Specifická rychlost růstu $\mu(x) = \alpha(1 - x)$ je maximální pro $x = 0$. Toto odpovídá stavu, kdy do neosídlené lokality pronikne několik málo jedinců a ti se zde začnou rozmnožovat rychlostí blízkou hodnotě $\mu(0)$. Z tohoto důvodu se $\mu(0)$ nazývá *invazní parametr* (tento pojem nabývá na důležitosti při studiu lokalit osídlených vícedruhovým společenstvem, jak uvidíme níže).

Všimněme si ještě jednou pravých stran rovnic (3.3) a (3.4). Jak bylo řečeno, jedná se o paraboly otočené vrcholem nahoru. Maximum (vrchol) každé takové

paraboly leží přesně uprostřed mezi průsečíky s osou x . Odsud tedy plyne, že pravá strana těchto rovnic bude největší v okamžiku, kdy velikost populace dosahuje hodnotu poloviny kapacity prostředí. V tomto okamžiku se začíná dynamika růstu zastavovat a stále zřetelněji se projevuje vnitrodruhová konkurence, která nakonec růst zastaví. Integrální křivky budou mít v tomto bodě inflexi.

Přepíšme rovnici (3.3) do tvaru

$$x' = ax - bx^2$$

a pokusme se najít ještě jinou interpretaci členů na pravé straně rovnice. První člen odpovídá růstu populace s konstantní specifickou rychlostí růstu. Druhý člen, bx^2 , je člen, který způsobí zpomalení a zastavení růstu, je-li velikost populace blízká ke kapacitě prostředí. Tento člen udává (až na případné jednotky), jaká je frekvence setkání dvou jedinců na tomtéž místě (např. u hnízdiště nebo u zdroje potravy). V rovnici (3.3) je tedy obsažen předpoklad, že rychlost růstu se zpomaluje úměrně s četností, s jakou se jedinci populace v dané lokalitě setkávají.

Poznamenejme, že předchozí modely měly tu vlastnost, že i populace o velmi nízkém počtu jedinců se v lokalitě rozmnoží. Takové populace nazýváme *průkopnické populace* a rozeznáme je podle toho, že mají kladný invazní parametr $\mu(0)$. Kromě toho existují populace, které, pokud jejich velikost klesne pod nějakou mezní hranici, vymírají. Matematicky formulováno, invazní parametr těchto populací je záporný.

3.1.3. Populace vystavená konstantnímu lovu

Předpokládejme, že populace vyvíjející se podle logistické rovnice je vystavena lovu, odchytu či těžbě. Naším cílem je zjistit, jaké bude mít tento lov důsledky na stav a vývoj populace. Předpokládejme, že lov je prováděn tak, že rychlost, s jakou odebíráme jedince z populace, je konstantní. Označme tuto rychlost p . Model vývoje populace má tedy tvar

$$x' = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - p,$$

kde první člen na pravé straně, $r(1 - x/K)x$, je člen z logistické rovnice (3.3) charakterizující přirozenou rychlost růstu v lokalitě s nosnou kapacitou K a druhý člen, p , je člen charakterizující zpomalení vývoje vlivem lovu. Pravá strana rovnice je, podobně jako u logistické rovnice, parabolická. Geometricky člen p způsobí posun paraboly $r(1 - x/K)x$ o p směrem dolů. Jsou možné tři kvalitativně odlišné případy

- (i) Vrchol paraboly leží nad osou x a parabola má dva průsečíky s osou x . Oba tyto průsečíky budou ležet mezi průsečíky původní neposunuté paraboly, tj. v intervalu $(0, K)$, kde je kapacita prostředí.
- (ii) Parabola se osy x pouze dotýká, vrchol paraboly leží přesně na ose x .
- (iii) Parabola $r(1 - x/K)x$ se posune celá pod osu x

Vrchol této paraboly leží v polovině mezi kořeny, tj. v bodě $x = K/2$. Funkční hodnota v tomto bodě je

$$r \frac{K}{2} \left(1 - \frac{K}{K} \right) = \frac{rK}{4}.$$

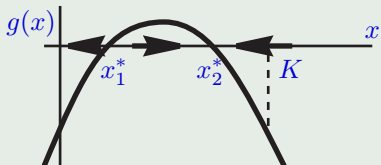
Druhý případ tedy nastane, jestliže $p = \frac{rK}{4}$. Ze statistického hlediska je pravděpodobnost toho, že bude tato rovnost splněna, nulová a nebudeme se tímto případem dále zabývat. (Rozmyslete si případně sami, jak by se populace v takovém případě vyvíjela.)

Případ číslo (iii) nastane, pokud platí $p > \frac{rK}{4}$. V tomto případě nemá pravá strana diferenciální rovnice nulový bod a je pořád záporná. Všechna řešení tedy klesají a nejsou zdola ohraničená. (Integrální křivky pro $t \rightarrow \infty$ klesají k $-\infty$, pro záporné hodnoty x však již náš model samozřejmě ztrácí adekvátnost.)

Případ číslo (i) nastane, pokud $p \in \left(0, \frac{rK}{4} \right)$. V tomto případě má rovnice

$$0 = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) x - p$$

dva reálné různé kořeny, které odpovídají dvěma stacionárním bodům systému. Označme je x_1^* a x_2^* , přičemž předpokládáme $x_1^* < x_2^*$. Z náčrtku paraboly (viz



Obrázek 4: Pravá strana rovnice logistického růstu s konstantním lovem.

Obr. 4) plyne:

- (i) Pro $x \in (0, x_1^*)$ je pravá strana diferenciální rovnice záporná a velikost populace klesá. V tomto případě populace svým přirozeným růstem nemůže vyrovnávat ztráty způsobené lovem.
- (ii) Pro $x \in (x_1^*, x_2^*)$ velikost populace roste. Populace má dostatečné kapacity aby úbytek vlivem lovu vyrovnávala.
- (iii) Pro $x > x_2^*$ velikost populace klesá. Projevuje se zde kromě lovu i brzdicí mechanismus omezené kapacity prostředí.
- (iv) Stacionární bod x_1^* je nestabilní a stacionární bod x_2^* je stabilní.

Jestliže je populace v ustáleném stavu charakterizovaném stacionárním bodem x_2^* , může vlivem náhodných fluktuací dojít k náhlému poklesu stavu populace.

Pokud stav klesne pod hodnotu x_1^* , populace začne vymírat. V tomto okamžiku je nutné změnit lovíci strategii, tj. změnit parametr p , jinak populace vyhyne.

Klesne-li velikost populace na stav větší než x_1^* , není nutné měnit strategii lovu, populace náhodné fluktuace vyrovná sama svými přirozenými růstovými mechanismy. Rozdíl $x_2^* - x_1^*$ tedy představuje jistou odolnost populace vůči náhodným fluktuacím. Tento rozdíl klesá s rostoucí rychlostí lovu p , což je patrné z náčrtku paraboly $r(1 - x/K)x - p$.

V praxi je nutno buď uvažovat co největší p , abychom měli co největší užitek, sledovat, zda vlivem výkyvů velikost populace neklesá pod x_1^* a pokud ano tak okamžitě měnit rychlost lovu nebo další parametry systému (podpořit rozmnožování a pod.). Další alternativou je lovit menší rychlostí p , což nese nižší užitek z lovu, ale ponechává populaci možnost, aby se sama vyrovnala s případnými výkyvy.

Poznamenejme, že v uvedeném modelu má smysl i předpoklad, že koeficient p je záporný. V takovém případě nemluvíme o záporném lovu, ale příslušný člen interpretujeme jako rychlost imigrace, se kterou uvažovaný druh proniká do dané lokality.

3.1.4. Populace vystavená lovu úměrnému velikosti populace

Uvažujme v populaci vyvíjející se podle logistické rovnice, strategii lovu spočívající v tom, že rychlost, s jakou lovíme jedince populace, je úměrná celkové

velikosti populace. Matematicky vyjádřeno, populace se vyvíjí podle modelu

$$x' = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qx \quad (3.5)$$

kde r, q, K jsou kladné konstanty. Rovnice má stacionární body dané rovnicí

$$rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qx = 0.$$

Odsud

$$\begin{aligned} rx \left(1 - \frac{x}{K} - \frac{q}{r}\right) &= 0, \\ rx \frac{1}{K} \left[K \left(1 - \frac{q}{r}\right) - x\right] &= 0 \end{aligned}$$

tj. $x_1^* = 0$ a $x_2^* = K \left(1 - \frac{q}{r}\right) < K$. Aby stacionární bod x_2^* byl kladný, musí platit $q < r$. Pravá strana potom je parabolická se dvěma kladnými kořeny a otočená vrcholem nahoru. Stacionární bod x_1^* je tedy nestabilní a stacionární bod x_2^* stabilní.

Za jakých podmínek bude užitek z lovu maximální? Rychlost, se kterou odebíráme jedince z populace je rovna qx , ve stacionárním bodu x_2^* odebíráme jedince rychlostí qx_2^* a pro nalezení maximálního užitku hledáme tedy pro proměnnou g

řešení optimalizační úlohy

$$qx_2^* = Kq \left(1 - \frac{q}{r}\right) \rightarrow \max.$$

Pomocí diferenciálního počtu, nebo úvahou založenou na faktu, že parabola má lokální extrém uprostřed mezi kořeny, dospějeme k tomu, že výraz je maximální pro $q = \frac{r}{2}$. V tomto případě $x_2^* = \frac{K}{2}$, a populace je tedy udržována na hodnotě,

kdy se nejrychleji rozmnožuje. Užitek z lovu je v tomto případě $\frac{r}{2} \frac{K}{2} = \frac{Kr}{4}$.

Maximální užitek z lovu je tedy stejný, jako při strategii konstantní rychlosti lovu, ovšem nová strategie má tu výhodu, že stacionární bod je x_2^* je stabilní. Derivace pravé strany rovnice je

$$\left(rx - \frac{rx^2}{K} - \frac{r}{2}x \right)' = \frac{r}{2} - \frac{2rx}{K},$$

což v bodě $x_2^* = \frac{K}{2}$ odpovídá hodnotě $-\frac{r}{2}$. Populace se tedy bude vyrovnávat s výchyly z rovnovážného stavu x_2^* tak, že se bude vracet do tohoto stavu rychlostí jako funkce $e^{-\frac{r}{2}t}$.

Pro praktické provádění této strategie je však nutno znát v každém okamžiku aktuální velikost populace, což může být obtížně zjistitelné, nebo takřka nemožné.

V takovém případě je vhodnější použít strategii konstantního lovu. V případě, kdy velikost úlovku je úměrná intenzitě lovu (např. vynaloženému úsilí, kvalitě loveckých pomůcek a pod.), je naopak snadné realizovat strategii s proměnnou rychlostí, protože stačí lovit se stále stejnou intenzitou q .

Kromě toho je pro *ekonomicky* nejvýhodnější strategii lovu nutno uvažovat, že většího úlovku dosáhneme jenom za použití většího úsilí. Na toto zvýšení úsilí je nutno vynaložit větší ekonomické náklady, které snižují celkový zisk. Je tedy nutno hledat určitou rovnováhu – chceme odlovit co nejvíce jedinců, abychom měli co největší zisk, od určité hranice je však již lov drahý a nevyplácí se. Tato problematika, maximalizace ekonomického profitu, je podrobně rozpracována v odborné literatuře, zejména na příkladech z rybolovu.

3.2. Model dynamické rovnováhy počtu druhů na ostrově

Životní prostředí podléhá neustálým změnám, ať už vlivem činnosti člověka či vlivem jiných aspektů. V důsledku toho jsou některé živočišné či rostlinné druhy ohroženy, jiné vymírají a jiné se naopak začínají více a více prosazovat. K pochopení tohoto procesu může pomoci i *ostrovní ekologie* – studium vývoje druhů na ostrovech. Z hlediska pevniny jsou totiž ostrovy relativně nestálá a neustále se vyvíjející společenstva, vysoce citlivá na vnější zásahy, na kterých je možno sledovat vývoj jednotlivých druhů – jejich stability, rozmanitosti a pod.

Uvažujme ostrov, nacházející se relativně nedaleko pevniny – takový, že na něj

mohou z pevniny migrovat nové druhy (větrem, přes moře, v trusu ptáků a pod.), které na ostrově dosud nežijí. Tyto druhy se na ostrově buď uchyťí nebo neuchytí. V případě, že se druh úspěšně uchyťí a kolonizuje ostrov, může tato kolonizace být na úkor druhů jiných, které následkem tohoto vymřou. Protože pevnina má mnohem větší nosnou kapacitu než ostrov, slouží jako jistá zásobárna nových druhů pro uvažovaný ostrov a ostrov je tedy neustále pod vlivem imigrace. Protože ostrov má menší nosnou kapacitu, než mnohem rozlehlejší a bohatší pevnina, může na něm trvale žít méně druhů než na pevnině.

R. H. Mac Arthur a E. O. Wilson představili v 60. letech 20. stol. následující teorii dynamické rovnováhy počtu druhů na ostrově.

Předpokládejme, že rychlost kolonizace, tj. počet druhů, které v čase t proniknou na ostrov a úspěšně se zde zabydlí, roste s počtem imigrantů a klesá s počtem druhů, které na ostrově již žijí. První předpoklad je zcela přirozený, druhý vyjadřuje v ekologii obvyklé tvrzení, že komplexnější společenstva organismů jsou stabilnější a lépe odolávají invazi nových druhů. Počet imigrantů klesá s rostoucí vzdáleností ostrova od pevniny, což je opět přirozený předpoklad. Rychlost přibývání druhů lze tedy vyjádřit ve tvaru

$$\frac{b}{d(N + \beta)},$$

kde N je počet druhů na ostrově v čase t , d je vzdálenost ostrova od pevniny, β je nezáporná a b kladná konstanta.

Předpokládejme, že rychlost vymírání druhů, které v minulosti již úspěšně kolonizovaly ostrov, ale neobstály v konkurenci pozdějších kolonizátorů, roste s klesající rozlohou ostrova a s rostoucím počtem druhů na ostrově. Rychlost vymírání druhů je tedy

$$a \frac{N}{S},$$

kde S je rozloha ostrova a a kladná konstanta. Tento předpoklad je opět přirozený, vzhledem k tomu, že ostrov menší rozlohy má menší nosnou kapacitu. Kromě toho, byl tento předpoklad prověřen i pokusy (viz dále).

Počet druhů na ostrově rozlohy S ve vzdálenosti d od pevniny tedy vyhovuje diferenciální rovnici

$$N' = \frac{b}{d(N + \beta)} - a \frac{N}{S}. \quad (3.6)$$

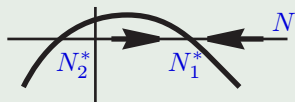
Předpokládáme-li, že na počátku byl ostrov neosídlený, připojíme podmínku $N(0) = 0$.

Stacionárním bodem je řešení rovnice

$$\frac{b}{d(N + \beta)} - a \frac{N}{S} = 0,$$

což po vynásobení faktorem $N + \beta$ a po úpravě vede na kvadratickou rovnici

$$N^2 + N\beta - \frac{Sb}{ad} = 0$$



Obrázek 5: Parabola z čitatele zlomku v (3.7).

s kladným kořenem $N_1^* = \frac{1}{2} \left(-\beta + \sqrt{\beta^2 + \frac{4Sb}{ad}} \right)$ a záporným kořenem $N_2^* = \frac{1}{2} \left(-\beta - \sqrt{\beta^2 + \frac{4Sb}{ad}} \right)$. Abychom rozhodli o stabilitě stacionárního bodu N_1^* (bod N_2^* nás nezajímá, protože záporné hodnoty N nemají v našem modelu praktický význam), převedeme rovnici na tvar

$$N' = \frac{a}{S} \frac{-N^2 - \beta N + \frac{bS}{ad}}{N + \beta}, \quad (3.7)$$

odkud je zřejmé (načrtněte si parabolu v čitateli zlomku), že stacionární bod N_1^* je stabilní.

Všimněme si, že velikost N_1^* roste s větší rozlohou ostrova S a s menší vzdáleností od pevniny d .

Dále si všimněme, že i když se počet druhů ustálí na konstantní hodnotě,

není garantováno, že druhové složení zůstane neměnné. V praxi dojde k tomu, že druhové bohatství (počet druhů) bude konstantní, bude se však měnit složení druhů.

Tyto poznatky byly potvrzeny pokusem s ostrůvky poblíž Floridy. Ostrůvky byly zbaveny chemickou cestou bezobratlých živočichů. Za necelý rok se druhové bohatství díky invazi z pevniny obnovilo. Konkrétní druhové složení však bylo jiné, než před zásahem, a toto druhové složení se neustále měnilo. Ostrůvky poblíž pobřeží hostily více druhů než ty vzdálenější a při dodatečném umělém snížení velikosti některých ostrůvků se jejich druhové bohatství zmenšilo.

V roce 1883 byl opakovanými sopečnými výbuchy téměř zničen život na ostrově u sopky Krakatoa, který leží cca 25 km od Jávy a má rozlohu 20 km². Již v roce 1921 byl tento ostrov osídlen 27 druhy ptáků. Tento počet se v pozdějších letech již neměnil, měnila se pouze druhová skladba. Vzhledem k tomu, že ptáci snadno pronikají na ostrov, se poměrně rychle obnovila jejich rovnováha. Hodnoty koeficientů v tomto případě jsou $\frac{b}{d} = 22\text{rok}^{-1}$, $\beta = 1$ a $\frac{a}{S} = 0,03\text{rok}^{-1}$. Rostlin bylo na tomto ostrově v roce 1934 celkem 271 druhů, tento počet však nadále rostl. Poněkud paradoxně může jevit fakt, že jako první se na ostrově úspěšně uchytili mrchožraví živočichové. Tento jev je však přirozený, uvědomíme-li si, že tito živočichové měli nejhojnější zdroje potravy v podobě mršin živočichů neúspěšně invadujících druhů.

Základy ostrovní ekologie nacházejí jisté uplatnění i při zakládání a udržování

rezervací, za účelem zachování druhové pestrosti. Protože, jak ukazuje ostrovní ekologie, omezené kapacity ostrova a nízká migrace způsobí, že přežívá pouze omezený počet druhů, je nutno "ostrovním efektům" co nejvíce zabránit. To lze činit například zakládáním rezervací o velké rozloze. Dále je vhodné, aby v rezervaci byl velký počet ekologických nik a remízků, kde se jednotlivé druhy mohou uchytit (zvětší se b a zmenší a). Je-li nutno založit rezervaci o malé rozloze, je nutno ji podrobit velice přísnému režimu ochrany.

3.3. Populace pod predačním tlakem

Uvažujme jednodruhovou populaci, vyvíjející se v prostředí, kde se nachází i její přirozený nepřítel. Populaci může být například nějaký druh hmyzu, přirozeným nepřítelem ptáci. Model, který si vyložíme, byl zkonstruován na modelování dynamiky vývoje obaleče smrkového v kanadských lesích.

Předpokládejme, že populace predátorů je stabilizovaná a že přežití predátorů není závislé na velikosti sledované populace. To nastane zejména v případech, kdy má predátor v prostředí i alternativní zdroje potravy.

Situaci budeme modelovat diferenciální rovnicí

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N - V(N),$$

kde první člen na pravé straně rovnice odpovídá logistickému růstu populace a

druhý člen na pravé straně charakterizuje, jak je vývoj populace zpomalován působením predátorů. Působení predátorů je charakterizováno následujícími znaky

- Bez přítomnosti kořisti dravci nic neuloví, tj. $V(0) = 0$.
- Je-li více kořisti, predátoři jí neuloví méně, tj. V je neklesající funkce
- Predátoři nemohou ulovit neomezeně mnoho kořisti, ale loví pouze do jisté hladiny nasycení, funkce V je proto ohraničená.
- Je-li populace kořisti malá, dravci ji téměř neloví, ale dávají přednost dostupnějším zdrojům potravy, funkce V tedy zpočátku roste pomalu.

Ludwig, Jones a Holling (1978) navrhli funkci V ve tvaru

$$V(N) = S \frac{N^2}{N^2 + b^2},$$

kde a, b jsou kladné konstanty. (Podrobnější diskusi o trofických funkcích je možno nalézt u modelů dravce a kořisti níže.) Uvažovanou populaci tedy budeme modelovat rovnicí

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N - S \frac{N^2}{N^2 + b^2}. \quad (3.8)$$

Abychom mohli kvalitativně prozkoumat vlastnosti řešení, pokusíme se poněkud zjednodušit pravou stranu rovnice. Budeme se snažit především snížit množství parametrů figurujících v rovnici a eliminovat parametry z trojické funkce, protože tento člen na pravé straně rovnice je složitější než člen z rovnice logistického růstu.

Zavedeme novou závisle proměnnou x substitucí $N = bx$. Biologicky to znamená, že velikost populace budeme měřit v nových jednotkách, které jsou b -násobkem původních jednotek. Po této substituci má rovnice (3.8) tvar

$$\begin{aligned} b \frac{dx}{dt} &= r \left(1 - \frac{bx}{K} \right) bx - S \frac{b^2 x^2}{b^2 x^2 + b^2} \\ &= rb \left(1 - \frac{bx}{K} \right) x - S \frac{x^2}{x^2 + 1}. \end{aligned}$$

Tuto rovnici je možno dále přepsat

$$\frac{b}{S} \frac{dx}{dt} = \frac{rb}{S} \left(1 - \frac{x}{\frac{K}{b}} \right) x - \frac{x^2}{x^2 + 1}.$$

Změníme-li dále jednotky měření času substitucí $\tau = \frac{tS}{b}$ a zavedeme nové

parametry $\alpha = \frac{rb}{S}$, $\beta = \frac{K}{b}$, má rovnice pro vývoj populace tvar

$$\frac{dx}{d\tau} = \alpha \left(1 - \frac{x}{\beta}\right) x - \frac{x^2}{x^2 + 1}.$$

Jedná se tedy o klasickou rovnici pro vývoj jednodruhové populace se specifickou mírou růstu

$$\mu(x) = \alpha \left(1 - \frac{x}{\beta}\right) - \frac{x}{x^2 + 1}.$$

Stacionárními body rovnice jsou $x^* = 0$ a všechna řešení rovnice

$$\mu(x) = 0. \tag{3.9}$$

Protože $\mu(0) = \alpha > 0$, je stacionární bod x^* nestabilní. Protože $\mu(x) < 0$ pro $x \geq \beta$, nemůže velikost populace trvale přesahovat hodnotu β . Upravíme-li výrazy v $\mu(x)$ na společný jmenovatel, obdržíme v čitateli polynom třetího stupně a ve jmenovateli polynom, který je kladný pro všechna $x \in \mathbb{R}$. Odsud plyne, že na intervalu $(0, \beta)$ má rovnice (3.9) jeden nebo tři reálné kořeny (případ násobných kořenů neuvažujeme, protože nastane jenom pro velice speciální hodnoty parametrů α, β a pravděpodobnost jevu, že parametry budou mít přesně požadované hodnoty je nulová). Vyřešíme rovnici (3.9) graficky. Označíme-li

$f(x) = \alpha \left(1 - \frac{x}{\beta}\right)$ a $g(x) = \frac{x}{x^2 + 1}$, je grafem funkce f přímka procházející body

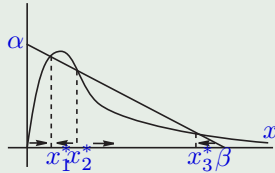
$[0, \alpha]$ a $[\beta, 0]$ a graf funkce g je sice poněkud komplikovanější, ale je nezávislý na konkrétních hodnotách parametrů α, β (přesně k tomu směřoval náš postup při eliminaci nadbytečných parametrů z rovnice (3.8)). Stacionární body nalezneme v průsečících křivek, které odpovídají grafům funkcí f, g . Vzhledem k tvaru grafu funkce g vidíme, že jsou možné dva kvalitativně rozdílné případy.

- (i) Má-li rovnice (3.9) jediné řešení x_1^* , je $\mu(x) > 0$ pro $x < x_1^*$ a $\mu(x) < 0$ pro $x > x_1^*$ a bod x_1^* je stabilním stacionárním bodem. Velikost populace se ustálí na hodnotě x_1^* , která je nižší, než nosná kapacita prostředí bez přítomnosti predátorů.
- (ii) Má-li rovnice (3.9) tři kladné kořeny na intervalu $(0, \beta)$, označme tyto kořeny podle velikosti x_1^*, x_2^*, x_3^* . Z grafu funkcí je patrné, že $\mu(x) > 0$ pro $0 < x < x_1^*$ a pro $x_2^* < x < x_3^*$ a $\mu(x) < 0$ pro $x_1^* < x < x_2^*$ a $x > x_3^*$. Stacionární body x_1^*, x_3^* jsou stabilní, stacionární bod x_2^* je nestabilní. Velikost populace se tedy ustálí buď na stavu x_1^* nebo x_3^* . O tom, do kterého z těchto stavů velikost populace dospěje, rozhoduje počáteční podmínka. Uvažujme několik scénářů vývoje.
- (a) Pronikne-li do prostředí obsazeného predátorem několik jedinců sledované populace, začnou se zde množit (invazní parametr $\mu(0)$ je kladný) a velikost populace vzroste na hodnotu x_1^* .

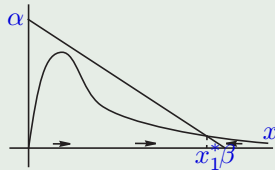
- (b) Pokud se populace ze stavu x_1^* přemnoží (například po vyhubení predátora) na hodnotu vyšší, než x_2^* , pak ani umělé opětovné vysazení predátora a obnovení životních podmínek v prostředí na původní hodnoty nepovede k obnovení původního stavu populace, ale populace zůstane trvale přemnožena na hodnotě x_3^* .
- (c) Pokud do prostředí, ve kterém se nachází pouze sledovaná populace ustálená na velikosti určené nosnou kapacitou prostředí pronikne predátor, bude velikost populace zredukována působením těchto predátorů na hodnotu x_3^* .
- (d) Pokud nevhodným vnějším zásahem (např. člověka) dojde k masovému úhynu populace a tento úhyn zredukuje velikost populace na hodnotu nižší než x_2^* , pak ani obnovení původních podmínek nevede k obnově původního stavu, ale velikost populace se ustálí na nižší stabilní hodnotě x_1^* .

3.4. Vývoj populace ve fragmentovaném prostředí

Uvažujme populaci žijící ve fragmentovaném prostředí. Tuto fragmentaci si můžeme představit jako systém ostrůvků, ve kterých se populace nachází. Tyto ostrůvky (fragменты) jsou zřetelně odděleny. (Například louky nebo lesní palouky.)



Obrázek 6: Populace pod predáčním tlakem, tři stacionární body.



Obrázek 7: Populace pod predáčním tlakem, jeden stacionární bod.

Některé z těchto podlokalit mohou být nevhodné pro trvalé osídlení a populace na nich může přežívat jen díky přistěhovalcům.

Na některých podlokalitách zase může vlivem náhodných jevů populace zcela vymřít a za několik let se zde může znovu objevit, díky přenesení několika jedinců z jiné podlokality, kteří se zde rozmnoží.

Předpokládejme, že míra migrace je tak malá, že není možné posuzovat populaci jako jedinou populaci, která se řídí logistickou nebo jinou obdobnou rovnicí. Taková síť místních malých populací, které jsou propojeny občasnými náhodnými migracemi, se nazývá *metapopulace*.

Budeme sledovat, jaké procento podlokalit (fragmentů) bude danou populací obsazeno.

Označme $n(t)$ počet fragmentů, které jsou v čase t obsazeny sledovanou populací, N celkový počet fragmentů, $d(n)$ rychlost vymírání lokálních populací, tj. počet lokálních populací které vyhynou za jednotku času v případě, že je obsazeno právě n fragmentů a konečně označme $b(n)$ rychlost kolonizace nových fragmentů, tj. počet fragmentů prostředí, které jsou za jednotku času nově kolonizovány za předpokladu, že populace je rozdělena do n fragmentů životního prostředí.

Relativní četnost obsazených fragmentů v čase t označme $x(t)$, platí tedy

$x(t) = \frac{n(t)}{N}$. Tato četnost se bude (podle předpokladů) řídit diferenciální rovnicí

$$x' = \frac{n'}{N} = \frac{b(n) - d(n)}{N}.$$

Funkce b a d musí splňovat přirozené podmínky $b(0) = b(N) = 0$, $b(n) \geq 0$ pro $n \geq 0$, $d(0) = 0$, $d(n) \geq 0$. Tyto podmínky vyjadřují, že pokud všechny fragmenty jsou prázdné nebo obsazené, nemůže dojít ke kolonizaci, protože buď nejsou žádní potenciální kolonizátoři, nebo není co kolonizovat a pokud není žádný fragment kolonizován, žádná populace nevymírá. Jednoduché funkce, splňující tyto podmínky, jsou

$$b(n) = an^\alpha(N - n)^\beta, \quad d(n) = bn^\gamma,$$

kde $a, b, \alpha, \beta, \gamma$ jsou kladné konstanty. Po dosazení do rovnice pro x' obdržíme

$$\begin{aligned} x' &= \frac{an^\alpha(N - n)^\beta - bn^\gamma}{N} \\ &= aN^{\alpha+\beta-1}x^\alpha(1-x)^\beta - bN^{\gamma-1}x^\gamma \end{aligned}$$

a po přeznačení konstant $\lambda = aN^{\alpha+\beta-1}$, $\nu = N^{\gamma-1}$ obdržíme matematický model

$$x' = \lambda x^\alpha(1-x)^\beta - \nu x^\gamma. \quad (3.10)$$

Jediné realistické hodnoty veličiny x jsou z intervalu $[0, 1]$.

Rovnice (3.10) má stacionární bod $x_1^* = 0$. Pokusme se najít ostatní stacionární body. Nejprve rozložíme pravou stranu rovnice na součin: vytkneme nejvyšší možnou nezápornou mocninu proměnné x . K tomu je však nutno uvažovat odděleně $\alpha < \gamma$ a $\alpha > \gamma$. (Pravděpodobnost splnění rovnosti $\alpha = \gamma$ je nulová a nebudeme se tímto případem zabývat. Čtenář si tento případ může rozmyslet jako samostatné cvičení.)

Předpokládejme nejprve $\alpha < \gamma$. Rovnice (3.10) má tvar

$$x' = x^\alpha(\lambda(1-x)^\beta - \nu x^{\gamma-\alpha}).$$

Označme $f(x) = \lambda(1-x)^\beta - \nu x^{\gamma-\alpha}$. Funkce f je kladná v bodě $x = 0$, záporná v bodě $x = 1$ a klesající na intervalu $(0, 1)$. Vskutku, přímým výpočtem ověříme, že platí

$$f(0) = \lambda > 0,$$

$$f(1) = -\nu < 0,$$

$$f'(x) = -\lambda\beta(1-x)^{\beta-1} - \nu(\gamma-\alpha)x^{\gamma-\alpha-1} < 0.$$

Existuje tedy jediný bod x_2^* s vlastností $f(x_2^*) = 0$ a pravá strana rovnice je kladná pro $x \in (0, x_2^*)$ a záporná pro $x \in (x_2^*, 1)$.

Stacionární bod $x_1^* = 0$ je tedy nestabilní a stacionární bod x_2^* stabilní.

Relativní četnost obsazených fragmentů životního prostředí se tedy ustálí na konečné hodnotě x_2^* .

Nyní předpokládejme $\alpha > \gamma$. Rovnice má potom tvar

$$x' = x^\gamma \lambda (x^{\alpha-\gamma} (1-x)^\beta - \frac{\nu}{\lambda}).$$

Označme $g(x) = x^{\alpha-\gamma} (1-x)^\beta - \frac{\nu}{\lambda}$. Funkce $g(x)$ je záporná na koncích intervalu $(0, 1)$ a má uvnitř tohoto intervalu jedno lokální maximum. Vskutku,

$$g(0) = -\frac{\nu}{\lambda},$$

$$g(1) = -\frac{\nu}{\lambda},$$

$$\begin{aligned} g'(x) &= (\alpha - \gamma)x^{\alpha-\gamma-1}(1-x)^\beta + x^{\alpha-\gamma}\beta(1-x)^{\beta-1}(-1) \\ &= (1-x)^{\beta-1}x^{\alpha-\gamma-1}[(\alpha - \gamma)(1-x) - \beta x] \\ &= (1-x)^{\beta-1}x^{\alpha-\gamma-1}[\alpha - \gamma - x(\alpha - \gamma + \beta)]. \end{aligned}$$

Lokálním maximem je bod $\hat{x} = \frac{\alpha - \gamma}{\alpha - \gamma + \beta}$, funkce g je rostoucí na intervalu $(0, \hat{x})$ a klesající na $(\hat{x}, 1)$. Počet nulových bodů funkce g závisí na znaménku funkční hodnoty $g(\hat{x})$. Budeme tedy uvažovat dva případy. Nechť nejprve platí

$$g(\hat{x}) < 0. \tag{3.11}$$

Za těchto předpokladů je funkce $g(x)$ a tedy i pravá strana diferenciální rovnice záporná pro všechna $x \in (0, 1)$ a všechny integrální křivky proto klesají ke stacionárnímu řešení x_1^* , které je stabilní. Při těchto hodnotách parametrů tedy populace v každém případě vyhyne a nezůstane obsazený ani jeden fragment životního prostředí.

Nyní, nechť naopak platí

$$g(\hat{x}) > 0. \quad (3.12)$$

Za těchto podmínek existují dva nulové body funkce $g(x)$ na intervalu, které označíme x_2^* a x_3^* tak, že platí $x_2^* < x_3^*$. Funkce $g(x)$ a pravá strana diferenciální rovnice jsou tedy záporné pro $x \in (0, x_2^*)$ a pro $x \in (x_3^*, 1)$ a kladné pro $x \in (x_2^*, x_3^*)$. Stacionární body rovnice $x_1^* = 0$ a x_3^* jsou stabilní a stacionární bod x_2^* je nestabilní. V závislosti na tom, jaká je počáteční podmínka, integrální křivky konvergují buď k řešení $x = 0$, nebo $x = x_3^*$. Metapopulace vyhyne, pokud na počátku je méně obsazených fragmentů, než odpovídá hodnotě x_2^* . Je-li na počátku obsazeno více než x_2^* fragmentů, ustálí se počet obsazených fragmentů na hodnotě x_3^* .

- Z uvedeného rozboru plyne, že i když na jednotlivých fragmentech životního prostředí může populace vymizet, díky občasné migraci může populace jako celek trvale přežívat.
- Za podmínek vhodných k přežívání populace se poměr obsazených a neobsa-

zených fragmentů životního prostředí ustálí na jisté konstantní hodnotě, dané stabilním stacionárním stavem. Z tohoto důvodu snížení počtu neobsazených fragmentů vede ve svém důsledku k odpovídajícímu snížení počtu fragmentů obsazených. Z toho plyne, že pro zachování optimálních podmínek pro vývoj populace je nutno chránit nejen fragmenty obsazené, ale i neobsazené, které slouží jako jistá záloha, do které se může populace přenést při vyhynutí na jiných fragmentech. Zničení volných fragmentů vede k tomu, že tyto zálohy nejsou k dispozici a v případě vyhynutí populace na některém z fragmentů se život nemá kam přenést a opět se nastolí rovnovážný poměr mezi počtem fragmentů obsazených a neobsazených. Přitom zničením fragmentu v tomto smyslu rozumíme jakékoliv zabránění populaci, aby se díky migraci mohla na tento fragment přesunout. Nemusí se tedy jednat pouze o fyzickou destrukci dané lokality, ale i například o "pouhé" uzavření přirozeného koridoru, který migraci umožňuje a kterým může být daná lokalita kolonizována.

- Ve fragmentovaném prostředí podle výše uvedeného modelu zůstávají vždy nějaké neobsazené lokality. To může být výhodou pro jiné, konkurenčně slabší biologické druhy, které nemůžou s naším uvažovaným druhem koexistovat, protože při vzájemné koexistenci podlehnou konkurenčnímu boji a vyhynou (viz některé modely dále). Vzhledem k tomu, že některé fragmenty jsou neobsazeny, stačí, aby konkurenčně slabší druh byl schopný rychlejší migrace než konkurenčně silnější druh, a může dojít k tomu, že oba druhy budou

koexistovat (nikoliv však na téže lokalitě).

3.5. Model samočištění jezer

3.5.1. Základní model samočištění

Nechť veličina x udává hmotnost populace částic, které znečišťují vodu v jezeře o objemu V . Předpokládejme, že do jezera přitéká čistá voda a stejnou rychlostí odtéká voda s nečistotami (hladina se nemění, je v ustáleném stavu). Nechť veličina r udává, jaký objem vody se v jezeře takto vymění za jeden den. Předpokládejme dále (poněkud nerealisticky), že rozdělení znečišťujících částic v jezeře je rovnoměrné.

Úbytek hmotnosti nečistot za časovou jednotku je dán derivací x' .

Tento úbytek hmotnosti je možno vyjádřit též ve tvaru $\frac{r}{V}x$, kde $\frac{r}{V}$ je pro dané jezero kladná konstanta udávající, jak velká část z celkového množství vody se v jezeře vymění za časovou jednotku. Označíme-li tuto konstantu symbolem k , je proces úbytku nečistot v jezeře popsán diferenciální rovnicí

$$x' = -kx. \quad (3.13)$$

Znaménko "–" vyjadřuje, že intenzita znečištění v jezeře klesá. Je-li známa intenzita počátečního znečištění (např. je-li známo, že v den $t = 0$ obsahovalo

jezero x_0 kg nečistot), vyjádříme tuto informaci počáteční podmínkou

$$x(0) = x_0. \quad (3.14)$$

Rovnice (3.13) má jediný stacionární bod $x_1^* = 0$, který odpovídá stavu, kdy jsou z jezera vyplaveny všechny nečistoty. Řešením rovnice (3.13) s počáteční podmínkou (3.14) je klesající exponenciální funkce

$$x = x_0 e^{-kt}. \quad (3.15)$$

Vidíme tedy, že vyplavování nečistot probíhá tak, že za pevný časový Δt se množství nečistot v jezeře sníží $e^{-k\Delta t}$ -krát.

Navíc, zcela v souladu s přirozeným očekáváním, proces samočištění bude tím rychlejší, čím bude větší konstanta k , tj. čím bude jezero menší a čím bude rychlejší přítok r a tím i rychlejší výměna vody v jezeře.

Předpokládejme nyní, že do jezera neustále přitékají další nečistoty rychlostí $c(t)$. Rovnici (3.13) je potom nutno modifikovat na rovnici

$$x' = -kx + c(t). \quad (3.16)$$

Pokud je c konstantní, jedná se o autonomní rovnici se stabilním stacionárním řešením $x = \frac{c}{k}$. Je-li $c(t)$ nekonstantní, je rovnice (3.16) lineární a je možno ji

vyřešit explicitně. Řešením splňujícím počáteční podmínku $x(t_0) = x_0$ je funkce

$$x = e^{-k(t-t_0)} \left[x_0 + \int_{t_0}^t c(s)e^{k(s-t_0)} ds \right].$$

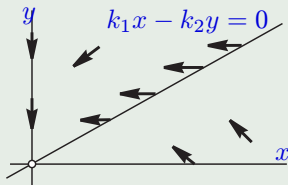
3.5.2. Model soustavy dvou jezer

Uvažujme nyní soustavu dvou znečištěných jezer. Do prvního jezera o objemu V_1 vtéká čistá voda rychlostí r a vytéká stejnou rychlostí voda znečištěná. Tato znečištěná voda vtéká (opět rychlostí r) do druhého jezera o objemu V_2 a stejnou rychlostí vytéká z celé soustavy jezer voda obsahující nečistoty z obou jezer.

Označme konstanty v rovnici samočištění jednotlivých jezer $k_1 = \frac{r}{V_1}$ a $k_2 = \frac{r}{V_2}$, dále označme $x(t)$ množství nečistot v čase t v prvním jezeře a $y(t)$ množství nečistot v čase t v druhém jezeře a x_0, y_0 počáteční hodnoty znečištění jezer v čase $t_0 = 0$. Soustavu je možno popsat matematickým modelem

$$\begin{aligned}x' &= -k_1x, \\y' &= k_1x - k_2y.\end{aligned}\tag{3.17}$$

Stacionárním bodem systému je bod $[0, 0]$, který odpovídá stavu, kdy jsou z obou jezer vyplaveny všechny nečistoty. Tento bod je ω -limitním bodem všech trajek-



Obrázek 8: Model soustavy dvou jezer.

torií, obsažených v prvním kvadrantu. Systém má y -nulklinu

$$k_1x - k_2y = 0$$

a x -nulklinu

$$x = 0$$

Množství nečistot v prvním jezeře je klesající funkcí času, protože $x' < 0$. Lze dokonce explicitně vyjádřit tuto závislost funkcí $x = x_0 e^{-k_1 t}$.

Množství nečistot v druhém jezeře roste, pokud platí $k_1x - k_2y > 0$ a klesá, pokud platí nerovnost opačná. Je-li $k_1x_0 - k_2y_0 < 0$, je funkce y klesající pro všechna t . Je-li $k_1x_0 - k_2y_0 > 0$, je funkce y zpočátku rostoucí. Protože funkce x

klesá k nule, nastane okamžik t^* , ve kterém bude platit

$$k_1x(t^*) - k_2y(t^*) = 0$$

a od toho okamžiku bude funkce $y(t)$ klesající. V čase t^* tedy dosáhne znečištění druhého jezera maximální hodnoty.

Diferenciální rovnice trajektorií v rovině xy je

$$\frac{dy}{dx} = \frac{k_1x - k_2y}{-k_1x} = -1 + r\frac{1}{x}y,$$

kde $r = \frac{k_2}{k_1} = \frac{V_1}{V_2}$ je pro danou dvojici jezer konstanta. tato rovnice je lineární diferenciální rovnice prvního řádu. Jejím řešením $y = y(x)$, které splňuje podmínku $y(x_0) = y_0$ je funkce

$$y = \left(y_0 + \frac{1}{1-r}x_0 \right) \left(\frac{x}{x_0} \right)^r - \frac{1}{1-r}x.$$

Lokální maximum funkce $y(x)$ nastává v bodě x^* , kde je derivace nulová, tj. kde platí

$$\left(y_0 + \frac{1}{1-r}x_0 \right) r \frac{1}{x_0} \left(\frac{x^*}{x_0} \right)^{r-1} = \frac{1}{1-r}x^*.$$

Odsud

$$\left(\frac{(1-r)y_0}{x_0} + 1 \right) r \left(\frac{x^*}{x_0} \right)^{r-1} = 1,$$
$$x^* = x_0 \left(r \frac{(1-r)y_0}{x_0} + r \right)^{\frac{1}{1-r}}.$$

Toto maximum je možno určit z rovnice y -nulkliny

$$y^* = \frac{1}{r} x^* = \frac{x_0}{r} \left(r \frac{(1-r)y_0}{x_0} + r \right)^{\frac{1}{1-r}}.$$

Pokud na počátku byly nečistoty jenom v prvním jezeře, tj. pokud $y_0 = 0$, je maximum nečistot, které budou v druhém jezeře

$$y^* = r^{\frac{r}{1-r}} x_0.$$

Kromě tohoto je dokonce možné explicitně analyticky vyjádřit i závislost veličiny y na čase, protože y splňuje lineární diferenciální rovnici

$$y' = k_1 x_0 e^{-k_1 t} - k_2 y,$$

kterou lze řešit explicitně.

3.5.3. Pět kanadských jezer

Označme indexy pět velkých kanadských jezer, jak je uvedeno v tabulce.

index i	jezero	objem V_i [míle ³]	přítok f_i [míle ³ /rok]
1	Hořejší	2900	15
2	Michiganské	1180	38
3	Hurónké	850	15
4	Erijské	116	17
5	Onatrio	393	14

Označme p_i koncentraci nečistot v přítoku i -tého jezera. Dále označme f_{ij} roční tok mezi jezerem i a jezerem j v kubických mílech za rok. Platí $f_{13} = 15$, $f_{23} = 38$, $f_{34} = 68$, $f_{45} = 85$ a $f_{56} = 99$, kde f_{56} je roční odtok ze soustavy jezer.

Označme x_i míru znečištění i -tého jezera. Soustava popisující vývoj systém

má tvar (porovnejte s mapkou jezerního systému a s modelem dvou jezer)

$$x_1' = p_1 f_1 - \frac{f_{13}}{V_1} x_1$$

$$x_2' = p_2 f_2 - \frac{f_{23}}{V_2} x_2$$

$$x_3' = p_3 f_3 + \frac{f_{13}}{V_1} x_1 + \frac{f_{23}}{V_2} x_2 - \frac{f_{34}}{V_3} x_3$$

$$x_4' = p_4 f_4 + \frac{f_{34}}{V_3} x_3 - \frac{f_{45}}{V_4} x_4$$

$$x_5' = p_5 f_5 + \frac{f_{45}}{V_4} x_4 - \frac{f_{56}}{V_5} x_5$$

Studium modelu matematickou cestou je poněkud obtížnější. Pro modelování na počítači je nutno zadat množství nečistot p_i v přítocích jezer (nemusí se jednat o konstanty) a počáteční hodnoty znečištění. Pochopitelně, model nebere v úvahu efekty, které byly vyloučeny z úvah u jednoduchého modelu jednoho jezera.

3.6. Model chování

Cílem této kapitoly je studovat typy chování živočichů a zjistit, zda některý typ chování přináší jeho nositelům evoluční výhodu. Nejprve uvedeme obecný model

chování, který budeme později konkretizovat pro společenství se dvěma a se třemi typy chování.

Uvažujme populaci o velikosti $N(t)$. Předpokládejme, že členové této populace při boji o zdroje nutné k přežití a k rozmnožování používají některý z celkem m vzorců chování. Přitom daný jedinec tento vzorec chování zdědí po svých rodičích, v průběhu života jej však může změnit podle toho, co je pro něj nejvýhodnější.

Označme pro $i = 1..m$ symbolem $n_i(t)$ počet jedinců, kteří v čase t používají i -tý vzorec chování. Platí zřejmě
$$\sum_{i=1}^m n_i(t) = N(t).$$

Dále označme $x_i(t)$ četnost jedinců, kteří používají i -tý vzorec chování v populaci. Je tedy $x_i(t) = \frac{n_i(t)}{N(t)}$ a $\sum_{i=1}^m x_i(t) = 1$. Tato veličina současně udává pravděpodobnost toho, že náhodně vybraný jedinec používá i -tý vzorec chování.

Předmětem našeho studia bude rozložení jednotlivých vzorců chování v populaci. Rychlost, s jakou se mění četnost jedinců s i -tým způsobem chování je dána derivací

$$x_i'(t) = \left(\frac{n_i(t)}{N(t)} \right)' = \frac{n_i'(t)N(t) - n_i(t)N'(t)}{N^2(t)}.$$

Označme a_{ij} "evoluční zdatnost jedince" s i -tým vzorcem chování, který se u zdroje střetl s jedincem používajícím j -tý vzorec chování. Evoluční zdatností

přítom budeme rozumět průměrný počet potomků za časovou jednotku. Proto

$$\begin{aligned}n'_i(t) &= n_i(t) \sum_{j=1}^m a_{ij} x_j(t) - u n_i(t) \\ &= N(t) x_i(t) \sum_{j=1}^m a_{ij} x_j(t) - u N(t) x_i(t),\end{aligned}$$

kde u je úmrtnost. Přítom předpokládáme, že úmrtnost je stejná pro všechny jedince, nezávisle na jejich vzorci chování. Dále platí

$$\begin{aligned}N'(t) &= \sum_{i=1}^m n'_i(t) \\ &= \left[\sum_{i=1}^m N(t) \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i(t) x_j(t) \right] - u N(t) \sum_{i=1}^m x_i(t) \\ &= N(t) \left[\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i(t) x_j(t) \right] - u N(t).\end{aligned}$$

Dosazením do derivace $x'_i(t)$ obdržíme (pro stručnost budeme vynechávat závislost

na t)

$$\begin{aligned}x_i'(t) &= \left[N \left(N \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i x_j - Nu x_i \right) \right. \\ &\quad \left. - N x_i \left(N \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i x_j - uN \right) \right] / N^2 \\ &= \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i x_j - u x_i - x_i \left[\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i x_j - u \right] \\ &= x_i \left(\sum_{j=1}^m a_{ij} x_j - \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m a_{ij} x_i x_j \right)\end{aligned}$$

Protože $i = 1..m$, jedná se o soustavu m diferenciálních rovnic. Relevantní řešení této soustavy jsou pouze ta, která splňují $\sum_{i=1}^m x_i(t) = 1$. Nyní budeme specifikovat jednotlivé vzorce chování.

3.6.1. Model soupeření "jestřábů" a "holubic"

Nechť se v populaci vyskytují dva vzorce chování – jedince používající první z nich budeme nazývat "jestřábi" a druhý "holubice". Chování se projeví, pokud se dva jedinci setkají u téhož zdroje. Jestřáb o zdroj bojuje a ustoupí pouze po prohraném boji. Holubice o zdroje nebojuje a zkonsumuje zdroj pouze pokud protivník ustoupí bez boje. Předpokládejme, že každý jedinec v populaci má evoluční zdatnost c . Při zkonsumování zdroje si může tuto zdatnost posílit o hodnotu V , pokud je nucen a ochoten o zdroj bojovat, je jeho evoluční zdatnost naopak snížena o hodnotu D . Tato hodnota přitom může být větší než V – tj. náklady na boj mohou být větší než užitek z vyhraného boje.

Setkají-li se u zdroje dvě holubice, jedna z nich ustoupí bez boje a druhá zkonsumuje zdroj. Předpokládejme, že po častých setkáních tohoto typu každá holubice zkonsumuje průměrně polovinu zdrojů, tj. $a_{22} = c + \frac{V}{2}$.

Setká-li se u zdroje holubice s jestřábem, zkonsumuje celý zdroj jestřáb, tj. $a_{12} = c + V$ a $a_{21} = c$.

Setkají-li se u zdroje dva jestřábi, ani jeden z nich neustoupí a bojují o zdroj. Předpokládejme, že všichni jestřábi jsou stejně silní a po boji je pravděpodobnost zkonsumování zdroje poloviční pro každého jestřába. Proto $a_{11} = c + \frac{V - D}{2}$.

Vzorce chování se vyvíjejí podle modelu

$$\begin{aligned}x_1' &= x_1(a_{11}x_1 + a_{12}x_2 - a_{11}x_1x_1 - a_{12}x_1x_2 \\ &\quad - a_{21}x_2x_1 - a_{22}x_2x_2), \\ x_2' &= x_2(a_{21}x_1 + a_{22}x_2 - a_{11}x_1x_1 - a_{12}x_1x_2 \\ &\quad - a_{21}x_2x_1 - a_{22}x_2x_2), \\ x_1 + x_2 &= 1.\end{aligned}$$

Jedná se o soustavu dvou diferenciálních rovnic s jednou vazební podmínkou. Vyjádříme-li $x_2 = 1 - x_1$ a dosadíme-li do rovnice pro x_1' , obdržíme

$$\begin{aligned}x_1' &= x_1 \left[a_{11}x_1 + a_{12}(1 - x_1) - a_{11}x_1x_1 \right. \\ &\quad \left. - a_{12}x_1(1 - x_1) - a_{21}(1 - x_1)x_1 - a_{22}(1 - x_1)^2 \right] \\ &= x_1 \left[a_{12} - a_{22} + x_1(a_{11} - 2a_{12} - a_{21} + 2a_{22}) \right. \\ &\quad \left. + x_1^2(-a_{11} + a_{12} + a_{21} - a_{22}) \right] \\ &= x_1(1 - x_1) \left[a_{12} - a_{22} + x_1(a_{11} - a_{12} - a_{21} + a_{22}) \right].\end{aligned}$$

Vzhledem k vypočteným hodnotám parametrů a_{ij} se četnost výskytu jestřábů

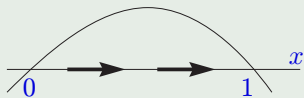
v populaci řídí diferenciální rovnicí

$$x' = x(1 - x) \left(\frac{V}{2} - \frac{D}{2}x \right), \quad (3.18)$$

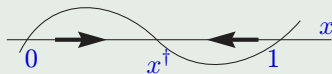
kde frekvenci výskytu jestřábů jsme pro stručnost přeznačili na x . Stacionární body této rovnice jsou $x^* = 0$, $x^{**} = 1$ a $x^\dagger = \frac{V}{D}$. Jediné realistické hodnoty x jsou z intervalu $[0, 1]$.

Pokud platí $V > D$, má systém na intervalu $[0, 1]$ dva stacionární body $x^* = 0$ a $x^{**} = 1$. Pravá strana rovnice (3.18) je kladná na intervalu $[0, 1]$. Bod x^* je tedy nestabilní a bod x^{**} stabilní. Znamená to, že ať je počáteční rozložení vzorců chování v populaci jakékoliv, evolučně stabilní je pouze populace složená ze samých jestřábů, tj. z jedinců, kteří bojují o zdroje. Jsou-li tedy náklady na boj o zdroje nižší než užitek ze zdrojů, nevyplatí se ustupovat při soupeření o zdroje. Tento model koresponduje například s chováním stromů v lese. Zde jsou náklady na boj obsaženy v růstu delšího kmene, vítězem je nejvyšší strom, evoluční výhodou je dostatek světla pro další růst. Protože se všechny stromy chovají jako jestřábi, snaží se všechny stromy být co nejvyšší. Toto je patrné zejména v tropických oblastech, kde je užitek z boje o sluneční svit nejvyšší.

Pokud jsou náklady na boj větší než užitek ze zdrojů, platí $V < D$. V tomto případě má systém na intervalu $[0, 1]$ tři stacionární body $0 = x^* < x^\dagger < x^{**} = 1$. Pravá strana rovnice (3.18) je kladná pro $x \in (0, x^\dagger)$ a záporná pro $x \in (x^\dagger, 1)$.



Obrázek 9: Model chování (3.18), $V > D$



Obrázek 10: Model chování (3.18), $V < D$

Jediným stabilním stacionárním bodem je tedy x^\dagger . To znamená, že populace vždy dospěje do stavu, kdy je v populaci přítomno $x^\dagger = \frac{V}{D}$ jestřábů a $1 - x^\dagger = \frac{D - V}{D}$ holubic. V populaci tedy budou přítomni i jestřábi i holubice.

Právě provedená analýza ukazuje, že ať jsou podmínky jakékoliv, vždy budou v populaci přítomni jestřábi. Přitom právě jestřábi paradoxně plýtvají zdroji energie na boj, namísto, aby celou energii zaměřili na rozmnožování. Z hlediska efektivity při využívání zdrojů prostředí platí, že populace složená ze samých holubic využívá zdroje prostředí nejefektivnějším možným způsobem. Přesto je taková populace evolučně nestabilní! To potvrzuje známou skutečnost, že evoluce probíhá na úrovni jedinců a nikoliv na úrovni populace jako celku. Pronikne-li do populace samých holubic jeden jestřáb, má značnou evoluční výhodu, protože každý zdroj, u kterého se nachází, zkonsumuje. Tím poroste jeho evoluční zdatnost a jeho geny se budou v populaci rychle šířit. Až s rostoucím zastoupením dalších

jestřábů roste pravděpodobnost, že na sebe narazí dva jestřábi. Jsou-li náklady na boj větší než užitek ze zdrojů a je-li v populaci mnoho jestřábů, je pro jestřába vhodnější nebojovat, ale ustoupit a chovat se jako holubice.

3.6.2. Model soupeření "jestřábů", "holubic" a "měšťáků"

V tomto modelu budeme uvažovat kromě předešlých vzorů chování ještě třetí vzorec chování, jehož nositele budeme nazývat "měšťáci". Budeme se snažit modelovat teritoriální chování některých živočichů, kteří brání svoje území či své družky.

Předpokládejme nyní, že je nějakým způsobem přiřazeno vlastnictví zdrojů. Jestřábi i holubice se budou chovat v souladu s předchozím modelem, tj. jestřáb vždy bojuje o nalezené zdroje, holubice vždy místo boje raději ustoupí. Nositel nového vzorce chování, měšťák, brání zdroje ve svém vlastnictví jako jestřáb a v ostatních případech se chová jako holubice. Nechť x_1 , x_2 a x_3 označuje postupně relativní četnost výskytu jestřábů, holubic a měšťáků v populaci.

Koeficienty a_{11} , a_{12} , a_{21} , a_{22} jsou stejné jako v předchozím modelu. Chování měšťáka záleží na tom, zda zdroj, u kterého se střetl s jiným jedincem, je či není v jeho vlastnictví. Přitom pro jednoduchost předpokládejme, že střetnou-li se dva jedinci u téhož zdroje, je pravděpodobnost, že kterýkoliv z nich je vlastníkem tohoto zdroje, stejná, tj. $\frac{1}{2}$.

Střetne-li se jestřáb s měšťákem a zdroj je ve vlastnictví jestřába, nedojde k boji, měšťák ustoupí a jeho evoluční zdatnost se nezvýší, jestřáb zkonzumuje celý zdroj a jeho evoluční zdatnost se zvětší o V . Je-li však zdroj ve vlastnictví měšťáka, dojde k boji a průměrný užitek obou jedinců bude $\frac{V-D}{2}$. V naší symbolice proto platí

$$a_{13} = c + \frac{1}{2}V + \frac{1}{2}\frac{V-D}{2},$$

$$a_{31} = c + \frac{1}{2}\frac{V-D}{2} + \frac{1}{2}0.$$

Střetne-li se holubice s měšťákem u zdroje ve vlastnictví měšťáka, je přírůstek zdatnosti V pro měšťáka a nulový pro holubici. Je-li však zdroj ve vlastnictví holubice, zkonzumuje každý průměrně polovinu zdroje. Matematicky vyjádřeno, platí

$$a_{23} = c + \frac{1}{2}0 + \frac{1}{2}\frac{V}{2},$$

$$a_{32} = c + \frac{1}{2}V + \frac{1}{2}\frac{V}{2}.$$

Při střetnutí dvou měšťáků má celý užitek V pouze majitel zdroje a proto

$$a_{33} = c + \frac{1}{2}V + \frac{1}{2}0.$$

Napišeme-li diferenciální rovnice pro vývoj vzorců chování x_1 , x_2 , x_3 , použijeme-li podmínku $x_3 = 1 - x_1 - x_2$ a přeznačíme-li frekvenci výskytu jestřábů symbolem x a frekvenci výskytu holubic symbolem y , obdržíme matematický model

$$\begin{aligned}x' &= \frac{1}{4}x \left(V - D - (V - D)x + (V + D)y - 2Dxy \right), \\y' &= \frac{1}{4}y \left(-V + (2D - V)x + Vy - 2Dxy \right).\end{aligned}\tag{3.19}$$

x -nulklinami systému jsou přímka a hyperbola

$$\begin{aligned}n_{1x} : \quad &x = 0, \\n_{2x} : \quad &V - D - (V - D)x + (V + D)y - 2Dxy = 0.\end{aligned}$$

y -nulklinami jsou přímka a hyperbola

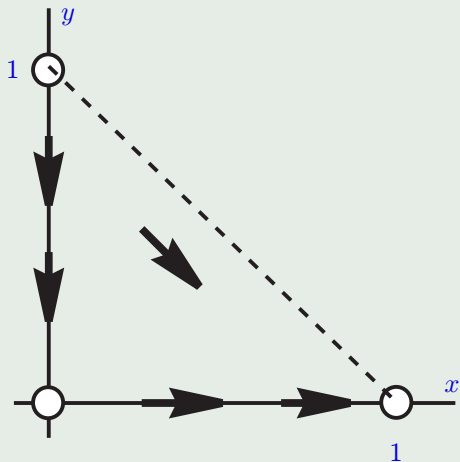
$$\begin{aligned}n_{1y} : \quad &y = 0, \\n_{2y} : \quad &-V + (2D - V)x + Vy - 2Dxy = 0.\end{aligned}$$

Singulárnými body systému, které leží v prvním kvadrantu, jsou $S_1 = [0, 0]$, $S_2 = [1, 0]$, $S_3 = [0, 1]$ a pokud platí $V < D$, pak i $S_4 = \left[\frac{V}{D}, \frac{D-V}{D}\right]$. O stabilitě těchto bodů můžeme rozhodnout pomocí tvaru směřového pole. Je-li $V > D$, je stabilní pouze bod S_2 . Stav populace se tedy (stejně jako u dvou vzorců chování) ustálí na stavu, kdy v populaci jsou přítomni pouze jestřábi. Je-li $V < D$, nelze rozhodnout pomocí Jakobiho matice o typu tohoto stacionárního bodu S_4 , protože determinant Jakobiho matice je nulový. Lze však ukázat (počítačovou simulací, nebo užitím jiných metod), že S_4 je sedlo a jediným stabilním bodem je bod S_1 . Frekvence výskytu holubic a jestřábů tedy klesne na nulu a v populaci se budou vyskytovat pouze měšťáci – jedinci s teritoriálním chováním.

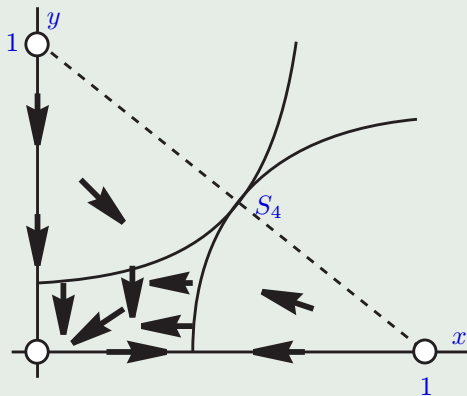
Teritoriální chování savců bylo detailně prozkoumáno například u paviánů a jejich samic, viz [1].

3.7. Model konkurence dvou druhů

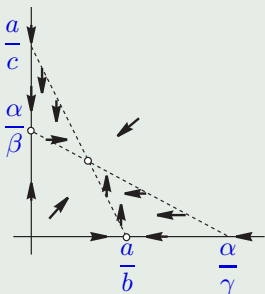
Předpokládejme, že v jisté izolované oblasti jsou přítomny dva živočišné druhy, které si vzájemně konkurují. Předpokládejme dále, že konkurence ovlivní rychlost růstu daného druhu tak, že zpomalení rychlosti růstu je přímo úměrné četnosti, s níž se jedinci jednoho druhu setkávají s jedinci druhého druhu. Nepředpokládáme přitom nic bližšího o typu této konkurence, tj. zda jedinci jednoho druhu fyzicky brání jedincům druhého druhu v přístupu k potravě, či zda je konkurence založena



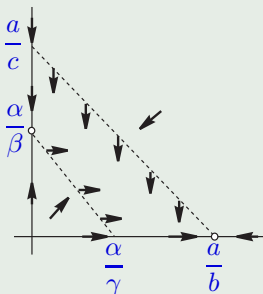
Obrázek 11: Tři vzorce chování, model (3.19), $V > D$



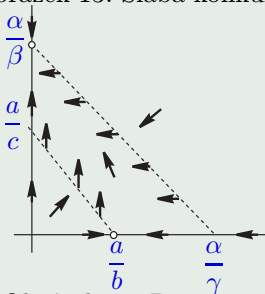
Obrázek 12: Tři vzorce chování, model (3.19), $V < D$



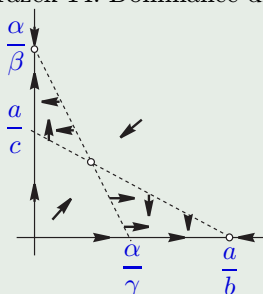
Obrázek 13: Slabá konkurence.



Obrázek 14: Dominance druhu x .



Obrázek 15: Dominance druhu y .



Obrázek 16: Silná konkurence.

jenom na tom, že "ujídají ze společného krajíce". Náš model bude zahrnovat oba typy konkurence, změna se projeví pouze ve velikosti konstanty úměrnosti, která vyjadřuje zpomalení vývoje populací vlivem konkurence.

Je-li velikost první populace vyjádřena veličinou x a velikost druhé populace veličinou y , je možno systém popsat soustavou diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}x' &= (a - bx)x - cxy, \\y' &= (\alpha - \beta y)y - \gamma xy,\end{aligned}\tag{3.20}$$

kde všechno kromě x, y jsou kladné reálné parametry.

Prozkoumejme strukturu tohoto systému. První členy na pravých stranách soustavy (3.20) odpovídají logistickému růstu populace, pokud se tato populace nachází v prostředí osamocena. Druhé členy obsahují velikosti obou populací a odpovídají zpomalení růstu vlivem mezidruhové konkurence.

Frekvence setkávání jedinců populace x s jedinci populace y je úměrná součinu velikostí těchto populací xy a zpomalení růstu populace x vlivem těchto setkání je úměrné tomuto součinu s konstantou úměrnosti c . Parametr c tedy reprezentuje sílu konkurence, tj. jaký vliv má vzájemná konkurence na růst populace x . Vliv populace x na růst populace y je dán parametrem γ , který obecně může být různý od c .

Prozkoumejme ještě možná jednodruhová podspolečenstva. Pro $y = 0$ je přítomna pouze populace x . První rovnice v (3.20) pak představuje logistickou

rovnici pro vývoj populace x . Nosná kapacita prostředí je $\frac{a}{b}$.

Podobně, je-li $x = 0$, představuje druhá rovnice v (3.20) logistickou rovnici pro růst populace y s nosnou kapacitou prostředí $\frac{\alpha}{\beta}$.

Pro nalezení nulkin přepíšeme soustavu (3.20) do tvaru

$$\begin{aligned}x' &= (a - bx - cy)x, \\y' &= (\alpha - \beta y - \gamma x)y.\end{aligned}\tag{3.21}$$

a označíme specifické míry růstu populací $m(x, y) = a - bx - cy$ a $\mu(x, y) = \alpha - \beta y - \gamma x$. Jakobiho matice systému (3.21) je

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} a - 2bx - cy & -cx \\ -\gamma y & \alpha - 2\beta y - \gamma x \end{pmatrix}.\tag{3.22}$$

Z (3.21) plyne, že systém má dvě x -nulkliny

$$n_{1x} : x = 0,\tag{3.23}$$

$$n_{2x} : a - bx - cy = 0,\tag{3.24}$$

a dvě y -nulkliny

$$n_{1y} : y = 0,\tag{3.25}$$

$$n_{2y} : \alpha - \beta y - \gamma x = 0.\tag{3.26}$$

V průsečících x -nulklin a y -nulklinami nalezneme stacionární body systému.

Nulklina n_{2x} je přímka procházející body $\left[0, \frac{a}{c}\right]$ a $\left[\frac{a}{b}, 0\right]$. Nulklina n_{2y} je přímka procházející body $\left[\frac{\alpha}{\gamma}, 0\right]$ a $\left[0, \frac{\alpha}{\beta}\right]$. Podle vzájemné polohy těchto bodů ma osách x a y jsou možné čtyři kvalitativně odlišné případy znázorněné na obrázcích 13 až 16.

Průsečíkem nulklin n_{1x} a n_{1y} je stacionární bod $S_1 = [0, 0]$. Tento bod odpovídá stavu, kdy v prostředí není přítomna žádná z populací x, y . Pronikne-li do takového prostředí malé množství jedinců populace x , začnou se množit rychlostí $m(0, 0) = a$. Invazní parametr je tedy kladný a populace se uchytlí. Podobně invazní parametr populace y je $\mu(0, 0) = \alpha > 0$ a i populace y se v prostředí uchytlí a začne množit. Jakobiho matice v bodě S_1 je

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}$$

a protože $\det J(0, 0) = \alpha a > 0$ a $\text{Tr } J(0, 0) = a + \alpha$, je v bodě S_1 nestabilní uzel nebo nestabilní ohnisko. Vzhledem k tomu, že žádná trajektorie nemůže vystoupit z prvního kvadrantu (vysvětlete proč!), jedná se o nestabilní uzel.

Průsečíkem nulklin n_{1x} a n_{2y} je stacionární bod $S_2 = \left[0, \frac{\alpha}{\beta}\right]$. Tento stav odpovídá tomu, že populace x se v prostředí nevyskytuje a velikost populace

y je ustálena na hodnotě nosné kapacity prostředí. Jakákoliv náhodná změna populace y vede k tomu, že se systém vrátí opět do tohoto stacionárního bodu, jak víme ze studia logistické rovnice. Prozkoumejme, jak se systém chová při malých náhodných změnách populace x . Invazní parametr této populace do stavu

$$S_2 \text{ je } m\left(0, \frac{\alpha}{\beta}\right) = a - c\frac{\alpha}{\beta} = c\left(\frac{a}{c} - \frac{\alpha}{\beta}\right). \text{ Tento výraz je kladný pokud}$$

$$\frac{a}{c} > \frac{\alpha}{\beta}, \quad (3.27)$$

tj. pokud parametr c , charakterizující sílu mezidruhové konkurence, je dostatečně malý. V tomto případě se populace x uchytlí a začne množit. Platí-li v (3.27) opačná nerovnost, bude invazní parametr populace x záporný, populace bude vymírat a systém bude dospívat zpět do stacionárního stavu S_2 . Jakobiho matice v bodě S_2 je

$$J\left(0, \frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{pmatrix} a - c\frac{\alpha}{\beta} & 0 \\ \gamma\frac{\alpha}{\beta} & -\alpha \end{pmatrix}$$

a protože $\det J\left(0, \frac{\alpha}{\beta}\right) = -ac\left(\frac{a}{c} - \frac{\alpha}{\beta}\right)$, je v bodě S_2 sedlo, jestliže platí (3.27) a uzel nebo ohnisko jinak. Vzhledem k tomu, že trajektorie nemůže protnout osu y (proč?), nejedná se o ohnisko. Vzhledem k tvaru směrového pole se tedy jedná sedlo nebo o stabilní uzel, podle toho, zda je splněna podmínka (3.27) či nikoliv.

Průsečíkem nulklin n_{2x} a n_{1y} je stacionární bod $S_3 = [\frac{a}{b}, 0]$. Situace je analogická jako u stacionárního bodu S_2 , pouze jsou vyměněny role populací x a y . Systém tedy v nepřítomnosti populace y dospěje do stavu, kdy populace x se ustálí na hodnotě nosné kapacity prostředí, invazní parametr populace y do tohoto stavu je $\mu(\frac{a}{b}, 0) = \gamma \left(\frac{\alpha}{\gamma} - \frac{a}{c} \right)$ a je kladný pokud

$$\frac{\alpha}{\gamma} > \frac{a}{b} \quad (3.28)$$

a záporný jinak. Bod S_3 je sedlo, pokud platí (3.28) a stabilní uzel jinak.

Průsečík nulklin n_{2x} a n_{2y} získáme řešením soustavy rovnic

$$\begin{aligned} a - bx - cy &= 0, \\ \alpha - \beta y - \gamma x &= 0. \end{aligned} \quad (3.29)$$

Toto lze provést numericky, přímým řešením, nebo graficky. Zajímáme se přitom pouze o řešení, které se nachází v prvním kvadrantu, tj. jehož obě složky jsou nezáporné. Z náčrtů je patrné, že přímky odpovídající těmto nulklinám se protnou v prvním kvadrantu právě tehdy, když buď platí obě z nerovností (3.27), (3.28), nebo ani jedna. Označme průsečík nulklin $S_4 = (x^*, y^*)$. I když hodnoty x^*, y^* je možno explicitně vypočítat, uvidíme, že jejich znalost nebude pro vyšetřování

typu stacionárního bodu důležitá. Jakobiho matice v bodě S_4 je

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} a - 2bx^* - cy^* & -cx^* \\ -\gamma y^* & \alpha - 2\beta y^* - \gamma x^* \end{pmatrix}.$$

Vzhledem k tomu, že (x^*, y^*) jsou řešením (3.29), platí

$$\begin{aligned} a - bx^* - cy^* &= 0, \\ \alpha - \beta y^* - \gamma x^* &= 0 \end{aligned}$$

a proto

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -bx^* & -cx^* \\ -\gamma y^* & -\beta y^* \end{pmatrix}.$$

Stopa Jakobiho matice je vždy záporná. Determinant Jakobiho matice je

$$\det J(x^*, y^*) = b\beta x^* y^* - c\gamma x^* y^* = x^* y^* (b\beta - c\gamma).$$

Pokud platí (3.27) a (3.28), pak

$$b\beta > \frac{\alpha c}{a} \frac{a\gamma}{\alpha} = c\gamma,$$

determinant Jakobiho matice je kladný a bod S_4 je ohnisko nebo uzel. Vzhledem k tvaru směrového pole se nemůže jednat o ohnisko a bod je tedy stabilní uzel.

Pokud neplatí ani jedna z nerovností (3.27), (3.28), je determinant Jakobiho matice naopak záporný a v bodě S_4 je sedlo.

Situace v jednotlivých případech je znázorněna na obrázcích. Jsou možné čtyři případy.

- Platí-li obě z nerovností (3.27), (3.28), leží uvnitř prvního kvadrantu singulární bod, který je stabilním uzlem. Všechny trajektorie ležící v prvním kvadrantu konvergují do tohoto bodu pro $t \rightarrow \infty$. Systém tedy vždy dospěje do stavu, kdy přežívají obě populace. Podmínky (3.27) a (3.28) jsou splněny, pokud jsou parametry c, γ , které charakterizují mezidruhovou konkurenci, dostatečně malé. Proto tento stav budeme nazývat *slabou konkurencí*.
- Platí-li (3.27) a neplatí-li (3.28) nemá systém uvnitř prvního kvadrantu singulární bod a všechny trajektorie ležící uvnitř tohoto kvadrantu konvergují pro $t \rightarrow \infty$ do stacionárního bodu $[\frac{a}{b}, 0]$. V systému tedy dojde vlivem mezidruhové konkurence k vyloučení druhu y a populace druhu x se ustálí na hodnotě, odpovídající jeho nosné kapacitě prostředí. Tento stav budeme nazývat *dominancí druhu x* .
- Platí-li (3.28) a neplatí-li (3.27), je situace podobná jako v předchozím bodě, pouze dochází ke konkurenčnímu vyloučení druhu x a jedná se tedy o *dominanci druhu y* .

- Neplatí-li ani jedna z nerovností (3.27), (3.28), má systém uvnitř prvního kvadrantu singulární bod, který je sedlem a tedy pouze konečný počet trajektorií konverguje k tomuto bodu. Tento bod však nebude odpovídat reálnému stavu, ve kterém se může populace trvale nacházet, protože není odolný vůči náhodným perturbacím. Trajektorie, konvergující do tohoto sedlového bodu, rozdělí první kvadrant na dvě množiny, které tvoří oblasti atraktivity jednotlivých stabilních stacionárních bodů. Všechny trajektorie tedy směřují pro $t \rightarrow \infty$ buď do stacionárního bodu $[\frac{a}{b}, 0]$, nebo $[0, \frac{\alpha}{\beta}]$. V systému tedy vždy dojde ke konkurenčnímu vyloučení jednoho z druhů. Který z druhů bude vyloučen, záleží na počátečních podmínkách. Pokud jsou počáteční podmínky nastaveny tak, že trajektorie začíná v oblasti atraktivity stacionárního bodu $[\frac{a}{b}, 0]$, dojde k eliminaci druhu y , pokud je tomu naopak, dojde k eliminaci druhu x . Nesplnění nerovností (3.27), (3.28) odpovídá tomu, že parametry mezidruhové konkurence jsou dostatečně velké, proto tento stav budeme nazývat *silnou konkurencí*.

Všechny typy konkurence (konkurenční vyloučení, slabá konkurence, silná konkurence) jsou v přírodě pozorovány. V ekologii zpravidla největší pozornost upoutává slabá konkurence, kdy dochází ke stabilní koexistenci. Tento jev nastává, pokud, řečeno v biologických termínech, jedinec daného druhu svou existencí konkuruje jedincům svého druhu více, než jedincům druhu jiného. V

praxi to znamená, že druhy musí mít poněkud odlišné ekologické nároky⁷. Například společně hnízdící druhy ptáků si konkurují v boji o hnízdiště. Tyto druhy mohou koexistovat, pokud mají například rozdílné složení potravy. V tomto případě jedinec konkuruje svému druhu i v boji o prostor k hnízdění i v boji o potravu, jedincům druhého druhu však konkuruje méně – pouze v boji o hnízdiště. Všimněme si ještě, že pokud vedle sebe koexistují dvě populace, součet velikostí je větší než velikost rovnovážných stavů kterékoliv osamocené populace. Dvě konkurující-si populace tedy využívají zdroje efektivněji než populace jediná.

Lze ukázat, že ke konkurenčnímu vyloučení slabšího druhu nemusí dojít, pokud druhy žijí v komplikovanějších podmínkách, než jaké jsme dosud uvažovali: například v přítomnosti třetího konkurenta, v přítomnosti predátora, v periodicky se měnícím životním prostředí, či pokud na sebe druhy reagují se zpožděním, ve fragmentovaném prostředí, kdy silnější druh neobsadí všechny fragmenty a zůstane tak volný prostor pro slabší druh. (Některými z těchto faktů se budeme zabývat v následujícím textu.) Závislost principu konkurenčního vyloučení na věkové struktuře populací je dosud předmětem výzkumu.

⁷Gauseho princip

3.8. Model konkurence tří druhů.

Podobný model, jako pro konkurenci dvou druhů, je možno sestavit i pro konkurenci tří a více druhů. Matematický popis je v tomto případě poněkud obtížnější, proto se omezíme na formulaci systému diferenciálních rovnic a na některé výsledky.

Označíme-li velikost populace jednotlivých druhů veličinami x, y, z , je možno model konkurence mezi těmito druhy zapsat ve tvaru

$$\begin{aligned}x' &= (a - bx - cy - dz)x, \\y' &= (\alpha - \beta x - \gamma y - \delta z)y, \\z' &= (m - nx - oy - pz)z,\end{aligned}\tag{3.30}$$

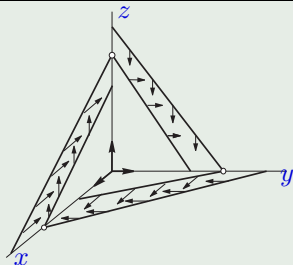
kde všechny veličiny kromě x, y, z jsou kladné parametry.

Je-li v lokalitě přítomen pouze jeden druh (např. x), vyvíjí se podle logistické rovnice a velikost populace se ustálí na hodnotě dané úživností prostředí. O tom, zda do takového stavu mohou proniknout druhy z nebo y a úspěšně se začít rozmnožovat rozhodují znaménka invazních parametrů těchto populací v uvažovaném stacionárním bodě. Například populace y má ve stacionárním bodě $\left[\frac{a}{b}, 0, 0\right]$ invazní parametr $\alpha - \beta\frac{a}{b} - \gamma\cdot 0 - \delta\cdot 0 = \beta\left(\frac{\alpha}{\beta} - \frac{a}{b}\right)$ a populace z má v tomtéž bodě invazní parametr $n\left(\frac{m}{n} - \frac{a}{b}\right)$.

Není-li druh z ve skutečnosti v dané lokalitě přítomen, je $z = 0$ a první dvě rovnice zcela odpovídají modelu konkurence mezi dvěma populacemi x a y . Podobně je možno studovat další dvojdrohová společenství x,z a y,z . Pokud invazní parametr každého druhu, který není ve společenstvu přítomen, do stavu reprezentovaného stabilními stavy dalších dvou druhů, je kladný, systém je permanentní a velikost všech populací se udrží na nenulové hodnotě. Tato podmínka kladnosti všech invazních parametrů je však pouze dostatečná, nikoliv nutná.

Numerickým řešením tohoto systému je možné ukázat, že při vhodném nastavení parametrů mezidruhové konkurence existuje situace, kdy libovolné dvojdrohové podspolečenství druhů x,y,z není permanentní a dojde ke konkurenčnímu vyloučení některého druhu a k obsazení dané lokality jediným druhem, zatímco v přítomnosti nenulového stavu všech tří populací existuje ustálený stav, charakterizující přežívání všech tří populací. V takovém případě se tedy, poněkud paradoxně, kromě konkurence jedná i o jistý druh symbiózy. Je možné, že pokud jeden z druhů náhodnými vlivy nebo neopatrným zásahem člověka vymře, nemusí toto vymření vést k posílení populací jeho konkurentů, ale naopak k jejich úhynu.

Na obrázku 17 je schematicky zachycena jedna z takových situací. V průmětnách jsou zachyceny poměry pro jednotlivá dvojdrohová společenství. Odsud plyne, že v případě dvojdrohového společenství xy dominuje druh x , v případě společenství xz dominuje druh z a u společenství yz dominuje druh y . Na osách jsou vyznačeny stacionární body charakterizující nosnou kapacitu prostředí pro každou z populací, pokud je populace v prostředí sama. Průsečíky zaznačených



Obrázek 17: Konkurence tří druhů.

přímek s osou x jsou (v pořadí od počátku) $\frac{\alpha}{\beta}$, $\frac{a}{b}$ a $\frac{m}{n}$, s osou y $\frac{m}{o}$, $\frac{\alpha}{\gamma}$ a $\frac{a}{c}$ a s osou z body $\frac{a}{d}$, $\frac{m}{p}$ a $\frac{\alpha}{\delta}$.

Teto příklad ukazuje, že v lokalitě obsazené větším počtem druhů, je možná koexistence druhů, které jinak koexistovat nemohou. V ekologii se zpravidla druhově rozmanitější společenství považují za stabilnější a odolnější vůči jakýmkoliv změnám.

3.9. Symbióza dvou druhů

Podobně jako jsme modelovali konkurenci dvou druhů, můžeme modelovat i symbiózu dvou druhů – situaci, kdy přítomnost jedné populace podporuje růst populace druhé. tento stav lze popsat soustavou diferenciálních rovnic obdobnou soustavě pro konkurenci, pouze změníme znaménka u členů charakterizujících vnitrodruhové působení. Studujme tedy soustavu

$$\begin{aligned}x' &= (a - bx)x + cxy, \\y' &= (\alpha - \beta y)y + \gamma xy,\end{aligned}\tag{3.31}$$

kde x , y jsou velikosti jednotlivých populací a ostatní veličiny jsou kladné reálné parametry. Podobná analýza jako u modelu konkurence dvou druhů přináší následující výsledky.

- Tři stacionární body odpovídají jednomu stavu bez přítomnosti obou populací, a dvěma stavům, kdy v prostředí je přítomna pouze jedna z populací, jejíž velikost je ustálena na hodnotě kapacity prostředí. Tyto stacionární body jsou nestabilní.
- Jestliže míra symbiózy je dostatečně silná; přesněji, pokud platí

$$c\gamma > b\beta,$$

pak systém nemá žádný další stacionární bod a všechny trajektorie jsou pro $t \rightarrow \infty$ neohraničené. Tento stav odpovídá situaci, kdy míra užitku ze symbiózy převáží vliv vnitrodruhové konkurence, která jinak zastavuje růst. Protože růst obou populací není ohraničený, obě populace po přemnožení zničí své životní prostředí. V angl. literatuře charakterizuje tento stav termín "orgy of mutual beneficium", *orgie vzájemné dobročinnosti*.

- Jestliže míra symbiózy je malá, tj. jestliže platí

$$c\gamma < b\beta,$$

má systém stabilní stacionární bod v prvním kvadrantu. Velikosti populací se ustálí na hodnotě, odpovídající tomuto bodu. Velikost obou populací bude převyšovat úživnou hodnotu prostředí každé z populací, populace tedy bude mít větší velikost, než jakou by měla, kdyby se v prostředí nacházela osamocena.

3.10. Obecné modely dravec – kořist

Předpokládejme, že v určité ohraničené lokalitě jsou přítomny dva živočišné druhy, z nichž jeden (kořist) slouží jako potrava druhého druhu (dravce). Předpokládejme, že společenstvo dravce nemá kromě kořisti žádné další zdroje potravy a bez kořisti tedy nemůže v dané lokalitě dlouhodobě existovat. Nebudeme pro

jednoduchost uvažovat prostorové rozložení kořisti ani dravce v dané lokalitě a budeme předpokládat, že jednotliví dravci loví kořist samostatně (ani si nekonkurují, ani nespolupracují např. ve smečkách) a že jedinci kořisti unikají dravci také samostatně (nejedná se například o skupinovou obranu stáda). Tyto modely jsou v čínské literatuře vzhledem k předpokladům výstižně nazývány *panda – bambus*. Budeme dále předpokládat, že životní cykly dravce a kořisti jsou srovnatelně dlouhé a že tedy populace dravce reaguje na velikost populace kořisti a naopak. Přesněji: při dostatku potravy se dravec může rozmnožit, tím však začne více hubit kořist a způsobí, že množství jeho potravy se bude snižovat. To způsobí, že populace dravce bude trpět hladou a začne vymírat. Snížení populace dravce umožní opětovný nárůst velikosti populace kořisti. Po nárůstu populace kořisti je umožněn další vzrůst populace dravce.

Základním modelem uvažovaného společenství bude soustava diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned}x' &= \mu(x)x - V(x)y, \\y' &= m(x)y,\end{aligned}\tag{3.32}$$

kde x je velikost populace kořisti, y je velikost populace dravce a funkce μ, V, m jsou spojité diferencovatelné funkce. Význam jednotlivých funkcí rozebereme v následujících odstavcích.

V nepřítomnosti dravce, tj. pro $y = 0$, platí $V(x)y = 0$ a populace kořisti se

tedy vyvíjí podle rovnice

$$x' = \mu(x)x,$$

což je klasická rovnice pro vývoj jednodruhové populace se specifickou mírou růstu $\mu(x)$. Budeme předpokládat, že populace kořisti může kolonizovat prostředí, že u kořisti se projevuje vnitrodruhová konkurence, a že prostředí má omezenou nosnou kapacitu. Matematicky formulováno, o funkci $\mu(x)$ budeme předpokládat, že $\mu(0) = 0$ a že $\mu(x)$ je klesající a záporná pro dostatečně velká x .

Člen $V(x)y$ charakterizuje vliv dravce na rychlost růstu populace kořisti. Funkce $V(x)$ se nazývá *trofická funkce dravce* a charakterizuje, o kolik zpomalí růst populace kořisti přítomnost jednoho dravce (případně jednotkového množství dravce). Součin $V(x)y$ charakterizuje, jak je zpomalen růst dravce při nezávislé přítomnosti y dravců. Přirozené předpoklady na funkci V jsou takové, že není-li přítomna kořist, dravec nic neuloví, má-li dravec více kořisti, neuloví ji méně a že jeden dravec nemůže zkonsumovat neomezené množství potravy, ale loví a konzumuje kořist pouze do určité míry, která odpovídá hladině jeho nasycení. Matematicky formulováno, musí platit $V(0) = 0$ a funkce V je neklesající a shora ohraničená.

Funkce $m(x)$ udává specifickou míru růstu populace dravce. Tato veličina nezávisí na y , protože podle předpokladů dravci loví nezávisle na sobě. Přirozené předpoklady na vývoj populace dravce jsou, že bez přítomnosti kořisti populace dravce vyhyne a čím více mají dravci potravy, tím lépe jejich populace přežívá.

Matematické požadavky na funkci m jsou tedy $m(0) < 0$, $m(x)$ je neklesající a kladná pro dostatečně velká x . Zpravidla klademe $m(x) = kV(x) - \alpha$, kde α je úmrtnost dravce a člen $kV(x)$ vyjadřuje, že profit populace dravce je přímo úměrný ulovenému množství kořisti.

Podle předpokladů na funkci $\mu(x)$ existuje x^* s vlastností $\mu(x^*) = 0$. Tento bod odpovídá stacionárnímu stavu kořisti v prostředí bez přítomnosti populace dravce – nosné kapacitě prostředí. Vzhledem k tomu, že populace kořisti nemůže trvale převyšovat nosnou kapacitu prostředí, pro vzájemné přežívání obou populací ze zdá být rozumný předpoklad, že tento stav populace kořisti je schopen zajistit přežití populace dravce, tj. že $m(x^*) > 0$.

Nejběžnějším konkrétním tvarem funkce $\mu(x)$ je klesající přímka

$$\mu(x) = a \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

což znamená, že bez přítomnosti populace dravce se populace kořisti vyvíjí podle logistické rovnice s invazním parametrem a a nosnou kapacitou prostředí K .

Nejčastější uvažované typy trofických funkcí jsou následující.

- (i) Trofická funkce Lotkova–Volterrova typu předpokládá, že množství ulovené a zkonsumované kořisti je přímo úměrné množství této kořisti, tj.

$$V_1(x) = ax, \quad a \in \mathbb{R}^+.$$

Tato trofická funkce sice nespĺňuje podmínku ohraničenosti pro velká x , nicméně uvádíme ji zde pro její jednoduchost a historické postavení.

- (ii) Dalším typem trofické funkce je funkce, která pro malá x je totožná s funkcí Lotkova–Volterrova typu a konstantní pro velká x , tj.

$$V_2(x) = \begin{cases} ax & x \in \left(0, \frac{S}{a}\right), \\ S & x > \frac{S}{a}, \end{cases}$$

kde S, a jsou reálné konstanty. Konstanta S odpovídá hladině nasycení dravce, jeden dravec nezkonzumuje více než S kořisti. Tento typ trofické funkce je typický například pro organismy, které loví kořist filtrováním vody (někteří měkkýši) a pro býložravce. V populační ekologii se tento typ funkce nazývá Holling-I.

- (iii) Hladkou aproximací trofické funkce předchozího typu jsou například funkce

$$V_3(x) = S \frac{x}{x+p}, \quad V_{3a}(x) = S (1 - e^{-ax})$$

Číslo p je tzv. Michaelisova–Menterové konstanta a souvisí s rychlostí růstu trofické funkce. Přesněji: Je-li větší p , je růst trofické funkce pomalejší, neboť $V'(0) = \frac{S}{p}$. Tento typ trofické funkce se nazývá Holling-II.

Podobný průběh má i funkce

$$V_{3b}(x) = S \left(1 - e^{-axy^{1-b}} \right).$$

U této funkce je navíc parametr b , který charakterizuje vztahy mezi dravci. Příklad $b \in (0, 1)$ modeluje situaci, kdy si dravci pomáhají v ničení kořisti, případ $b > 1$ situaci, kdy si dravci konkurují.

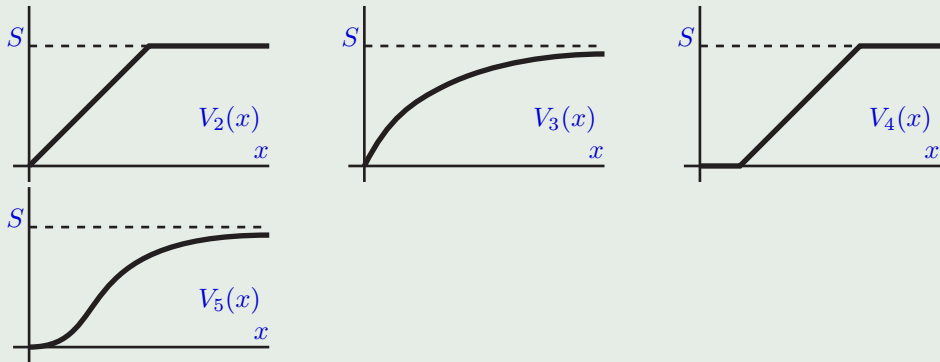
(iv) Má-li kořist možnost úkrytu před dravcem, nebo pokud dravci ignorují malé množství kořisti (to je možné pouze v případě, že mají ještě další alternativní zdroje potravy, což jsme zatím neuvažovali), lze trofickou funkci uvažovat po částech lineární, kdy je funkce nejprve nulová, poté lineární rostoucí a po dosažení hladiny nasycení dravců lineární konstantní. Tato funkce je zachycena na obrázku jako funkce $V_4(x)$.

(v) Hladkou aproximací předchozího typu funkce jsou například esovité funkce

$$V_5(x) = S \frac{x^2}{p + x^2}, \quad V_{5a}(x) = S \left(1 - e^{-ax^2} \right)$$

Nejběžnějším tvarem specifické míry růstu dravce je

$$m(x) = -\varepsilon + \gamma V(x),$$



Obrázek 18: Trofické funkce.

kde V je trofická funkce a ε, γ jsou kladné konstanty. Tento typ trofické funkce se nazývá Holling-III.

Exponenciální funkci $V_{5a}(x)$ je možno opět modifikovat parametrem b , vyjadřujícím kooperaci nebo konkurenci dravců, podobně jako jsme to viděli u funkce $V_{3a}(x)$.

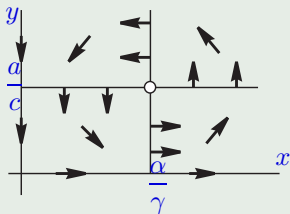
3.11. Model dravec–kořist Lotkova–Volterova typu

Jednoduchý model predace jako vzájemného působení dvou živočišných druhů sestavil italský matematik V. Voltera v roce 1926 při snaze vysvětlit kolísání populací ryb v Jaderském moři. Podobný systém diferenciálních rovnic studoval již dříve matematik A. Lotka, proto je tento model nazýván Lotkovým–Volterovým modelem. Označíme-li x velikost populace kořisti a y velikost populace dravce, model interakce podle Voltery má tvar

$$\begin{aligned}x' &= (a - cy)x, \\y' &= (-\alpha + \gamma x)y,\end{aligned}\tag{3.33}$$

kde a, α, c, γ jsou kladné reálné parametry.

x -nulklinami jsou přímky $x = 0$ a $y = \frac{a}{c}$, y -nulklinami jsou přímky $y = 0$ a $x = \frac{\alpha}{\gamma}$. Stacionárními body systému jsou $S_1 = [0, 0]$ a $S_2 = [\frac{\alpha}{\gamma}, \frac{a}{c}]$. Bod S_1 je sedlo, jak plyne z tvaru směrového pole. Bod S_2 je bod rotace, lze dokonce ukázat, že se jedná o střed, protože každá trajektorie systému v prvním kvadrantu je uzavřená. Každá trajektorie je cyklem, který se ve fázové rovině otáčí proti směru hodinových ručiček. Maximu kořisti tedy vždy následuje maximum dravce, které zredukuje množství kořisti k minimální hodnotě. Díky tomuto minimálnímu množství kořisti populace dravce vymírá, což umožní populaci kořisti její opětovné rozmnožení, které uzavře celý cyklus.



Obrázek 19: Lotkův–Voterův model dravec–kořist

Velikou nevýhodou tohoto modelu je fakt, že jakékoliv náhodné změny v systému přesunou vývoj populace na jinou trajektorii, přičemž tato změna je trvalá. Náhodné fluktuační tedy v prostředí nezaniknou, ale zůstanou zachovány. Díky tomu je model poněkud nerealistický. Přesto se však pomocí tohoto modelu podařilo vysvětlit mnoho jevů, které byly skutečně pozorovány v přírodě.

Známé jsou například dlouhodobé a podrobné záznamy Společnosti Hudsonova zálivu, týkající se pravidelného kolísání množství vykoupených kožešin zajíců a rysů v letech 1845–1935.

3.12. Modifikovaný model Lotky–Volterry

Kromě pravidelných cyklů ve velikosti populace dravce a kořisti byly pozorovány i společenstva, která naopak vykazují stabilní stavy populací – například populace býložravých veverek v Arktidě. Ukážeme, že modifikace klasického Lotkova–Volterrova modelu spočívající v tom, že kořist budeme modelovat logistickou rovnicí s nosnou kapacitou prostředí, odstraňuje nestabilitu a nezachovává náhodné perturbace. Uvažujme model

$$\begin{aligned}x' &= (a - bx - cy)x, \\y' &= (-\alpha + \gamma x)y,\end{aligned}\tag{3.34}$$

kde všechny parametry jsou kladná reálná čísla.

V nepřítomnosti dravce se populace kořisti vyvíjí podle logistické rovnice a její velikost nemůže trvale přesáhnout hodnotu úživnosti prostředí $K = \frac{a}{b}$. Předpokládejme, že tato velikost populace může zajistit přežití populace dravce, tj. $\gamma \frac{a}{b} - \alpha > 0$.

V průsečíku nulklin $a - bx - cy = 0$ a $\gamma x - \alpha = 0$ je stacionární bod, který je buď stabilním ohniskem nebo stabilním uzlem. Trajektorie se opět otáčí proti směru hodinových ručiček, tj. opět maximum kořisti následuje maximum dravce, minimum kořisti a minimum dravce, což je zcela přirozený výsledek.

3.13. Model dravec–kořist Gauseho typu

Pokusme se prozkoumat podrobněji model dravec–kořist se specifikovanými funkcemi μ, m, V . Přesněji, uvažujme soustavu diferenciálních rovnic

$$x' = a \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - \frac{c}{p+x} xy,$$

$$y' = -\alpha y + \frac{\gamma}{p+x} xy,$$

kde x je velikost populace kořisti, y velikost populace dravce, $a, K, c, p, \gamma, \alpha$ jsou kladné konstanty.

x -nulklinami jsou přímka a parabola

$$n_{1x} : x = 0,$$

$$n_{2x} : a \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{cy}{p+x} = 0,$$

y -nulklinami jsou přímky

$$n_{1y} : y = 0,$$

$$n_{2y} : \frac{\gamma x}{p+x} = \alpha.$$

V průsečíku nulklin n_{1x} a n_{1y} je stacionární bod $S_1 = [0, 0]$. V tomto stavu má populace kořisti kladný a populace dravce záporný invazní parametr.

V průsečíku nulklin n_{2x} a n_{1y} je stacionární bod $S_2 = [K, 0]$. V tomto stavu je tedy populace kořisti ve stabilním stavu odpovídajícím hodnotě nosné kapacity prostředí. V dalším budeme předpokládat, že tato velikost populace kořisti uživí populaci dravce, tj. budeme předpokládat, že populace dravce má v tomto stavu kladný invazní parametr. Matematicky vyjádřeno, platí

$$\frac{\gamma K}{p + K} > \alpha.$$

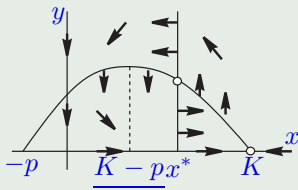
Průsečík nulklin n_{2x} a n_{2y} označme $[x^*, y^*]$. Jedná se o body, ležící v průsečíku paraboly

$$y = \frac{a}{c}(p + x) \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

a svislé přímky

$$\gamma x = \alpha(p + x), \quad \text{tj.} \quad x = \frac{\alpha p}{\gamma - \alpha}.$$

Nulkliny n_{1x} a n_{2y} jsou svislé přímky, které se neprotínají.



Obrázek 20: Gauseho model dravec-kořist

Jakobiho matice systému je matice

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} -\frac{ax}{K} + a\left(1 - \frac{x}{K}\right) + \frac{cxy}{(p+x)^2} - \frac{cy}{p+x} & -\frac{cx}{p+x} \\ -\frac{\gamma}{(p+x)^2}xy + \frac{\gamma}{p+x}y & -\alpha + \frac{\gamma x}{p+x} \end{pmatrix}$$

Protože matice

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix}$$

a

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & \frac{cK}{p+K} \\ 0 & -\alpha + \frac{\gamma K}{p+K} \end{pmatrix}$$

mají obě záporný determinant, je v bodech S_1 , S_2 sedlo. V bodě S_3 platí

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \frac{ax^*}{K} + \frac{cx^*y^*}{(p+x^*)^2} & -\frac{cx^*}{p+x^*} \\ \frac{p\gamma y^*}{(p+x^*)^2} & 0 \end{pmatrix}$$

a protože

$$\det J(x^*, y^*) = \frac{cp\gamma x^* y^*}{(p+x^*)^3} > 0,$$

není v bodě S_3 sedlo. Stopa Jakobiho matice v bodě S_3 je

$$\begin{aligned}\text{Tr } J(x^*, y^*) &= x^* \left(-\frac{a}{K} + \frac{a \left(1 - \frac{x^*}{K}\right)}{p + x^*} \right) \\ &= \frac{ax^*}{K(p + x^*)} (-(p + x^*) + (K - x^*)) \\ &= \frac{ax^*}{K(p + x^*)} (K - p - 2x^*)\end{aligned}$$

a bod S_3 je tedy stabilní, pokud $x^* > \frac{K-p}{2}$ a nestabilní, pokud $x^* < \frac{K-p}{2}$. Pokud je tento bod nestabilní, znamená to, že v systému není žádný stabilní stacionární bod. Protože však z tvaru směřového pole plyne, že všechny trajektorie jsou ohraničené, musí v systému existovat alespoň jeden cyklus, ke kterému všechny trajektorie konvergují. Lze dále ukázat, že takový cyklus je jediný.

3.14. Teorie epidemií – model SIR

Pokusíme se sestrojít jednoduchý model procesů vzniku, šíření a odeznívání epidemií. Budeme se přitom zabývat tzv. modely bez vitální dynamiky, tj. budeme uvažovat, že celkový počet jedinců v populaci se nemění v čase. K tomu budeme

uvažovat, že choroba má krátké inkubační období a doba mezi nákazou jedince a jeho onemocněním je zanedbatelná. V tomto případě je možno populaci rozdělit do tří skupin.

Skupina S (*angl. susceptible*) obsahuje tu část populace, které je náchylná k onemocnění. Tito jedinci netrpí chorobou, mohou však být infikováni při styku s nemocnými.

Skupina I (*angl. infected*) obsahuje část populace tvořenou infikovanými jedinci. Tito jedinci vykazují známky onemocnění a rozšiřují nemoc mezi členy skupiny **S**.

Skupina R (*angl. removed*) obsahuje tu část populace, která je tvořena jedinci, kteří byli dříve infikováni, ale nyní již nemohou šířit chorobu. Jsou zde obsaženi jedinci, kteří se uzdravili a zůstali trvale imunní, jedince, kteří byli trvale izolováni a dokonce, v případě smrtelné nemoci, jedinci, kteří uhynuli.

Veličiny S, I, R jsou obecně funkcemi času. V libovolném časovém okamžiku t platí

$$S(t) + I(t) + R(t) = N.$$

Pro vývoj epidemie přijmeme následující předpoklady.

- Rychlost, s jakou nově infikovaní jedinci přecházejí ze skupiny S do skupiny I je úměrná počtu setkání infikovaných jedinců s jedinci, náchylnými k onemocnění. Tato rychlost je tedy úměrná součinu SI .
- Rychlost, s jakou jedinci ze skupiny I přecházejí do skupiny R je úměrná počtu infikovaných jedinců I .
- Jedinci, kteří se ocitli ve skupině R v této skupině trvale zůstávají.

Uvedené požadavky je možno matematicky vyjádřit soustavou diferenciálních rovnic (Kermack–McKendrick(1927))

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \alpha SI, \\ \frac{dI}{dt} &= \alpha SI - \beta I, \\ \frac{dR}{dt} &= \beta I\end{aligned}\tag{3.35}$$

$$S + I + R = N$$

s počátečními podmínkami $S(0) = S_0 > 0$, $I(0) = I_0 > 0$, $R(0) = 0$, $S_0 + I_0 = N$.

Protože veličina R se nevyskytuje v prvních dvou rovnicích systému (3.35), je možno uvažovat tyto první dvě rovnice samostatně. Budeme tedy studovat

system

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= \alpha SI, \\ \frac{dI}{dt} &= \alpha SI - \beta I.\end{aligned}\tag{3.36}$$

Realistická jsou přitom pouze ta řešení, která splňují $S + I \leq N$.

Singulárními body soustavy (3.36) jsou všechny body přímky $I = 0$. Soustava má jednu I -nulklinu

$$n_I: \quad \alpha S - \beta = 0,$$

což je rovnice svislé přímky v rovině SI .

Funkce $S(t)$ je klesající pro všechna $t > 0$. Funkce $I(t)$ je klesající, pokud $\alpha S(t) - \beta < 0$ a rostoucí, pokud platí opačná nerovnost. I tedy klesá s časem v bodech nalevo od nulkliny n_I a roste napravo od této nulkliny.

Pokud platí $\alpha S_0 - \beta < 0$, je funkce I stále klesající a epidemie se tedy nerozšíří, počet infikovaných bude stále klesat. Tento jev, spočívající v tom, že při dostatečně nízkých hodnotách S_0 se epidemie nerozšíří, se nazývá *prahový efekt*.

Pokud platí $\alpha S_0 - \beta > 0$, bude funkce I zpočátku rostoucí a epidemie se bude v populaci šířit. Toto šíření epidemie bude probíhat až dokud příslušná trajektorie neprotne nulklinu n_I , tj až do času t^* , ve kterém platí

$$\alpha S(t^*) - \beta = 0.$$

V tomto okamžiku funkce I dosahuje maxima a od tohoto okamžiku bude funkce I klesající.

Funkce $S(t)$ je klesající a nezáporná. Existuje tedy nezáporná konečná limita

$$S_{\infty} = \lim_{t \rightarrow \infty} S(t).$$

Diferenciální rovnice trajektorií systému (3.36) je

$$\frac{dI}{dS} = \frac{\alpha SI - \beta I}{-\alpha SI} = \frac{\beta - \alpha S}{\alpha S},$$

což je rovnice se separovanými proměnnými. Separací proměnných obdržíme

$$dI = \left(\frac{\beta}{\alpha} \frac{1}{S} - 1 \right) dS$$

a po integraci

$$I - I_0 = \frac{\beta}{\alpha} \ln \frac{S}{S_0} - (S - S_0).$$

Protože $S_0 + I_0 = N$, plyne z této rovnice

$$I = \frac{\beta}{\alpha} \ln \frac{S}{S_0} - S + N.$$

Vzhledem k $S + I = N - R$ dále platí

$$-R = \frac{\beta}{\alpha} \ln \frac{S}{S_0}$$

a

$$S = S_0 e^{-\frac{\alpha R}{\beta}} \quad (3.37)$$

Maximum funkce I nastává v bodě, kde trajektorie protíná I nulklinu, tj. v bodě, kde platí $S = \frac{\beta}{\alpha}$. Dosazením obdržíme

$$I_{\max} = \frac{\beta}{\alpha} \ln \frac{\beta}{\alpha S_0} - \frac{\beta}{\alpha} + N.$$

Vzhledem k tomu, že singulární body jsou body přímky $I = 0$, epidemie skončí tak, že *vymizí infikovaní jedinci*, tj.

$$I_{\infty} = \lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = 0.$$

Počet jedinců, kteří se nakazili infekcí, je

$$I_{\text{celkem}} = I_0 + (S_0 - S_{\infty}) = N - S_{\infty} = R_{\infty}.$$

Veličina R_∞ je tedy mírou rozsahu epidemie. Dosazením $S = N - I - R$ do (3.37) a limitním přechodem $t \rightarrow \infty$ obdržíme

$$N - R_\infty = S_0 e^{-\frac{\alpha R_\infty}{\beta}}$$

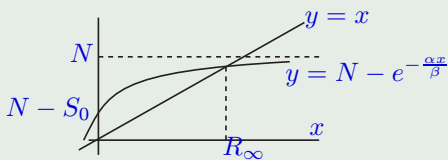
a R_∞ je tedy řešením rovnice

$$x = N - S_0 e^{-\frac{\alpha x}{\beta}}.$$

Grafické řešení této rovnice je naznačeno na obrázku 21. Z obrázku je patrné, že při pevném N a S_0 je R_∞ tím větší (tj. tím blíže N) čím rychleji exponenciální funkce $N - e^{-\frac{x\alpha}{\beta}}$ konverguje ke své asymptotě. R_∞ je tedy rostoucí funkcí proměnné α a klesající funkcí proměnné β . Aby byl rozsah epidemie co nejmenší, je třeba aby koeficient α byl co nejmenší (toho lze dosáhnout například snižováním četnosti kontaktů jedinců ze skupiny I s jedinci ze skupiny S , nebo zvyšováním odolnosti jedinců ze skupiny S) a aby koeficient β byl co největší (tj. aby proces izolace nemocných jedinců ze skupiny I probíhal co nejrychleji).

Reference

[1] J. Kalas, Z. Pospíšil: Spojité modely v biologii, skriptum MU Brno (2001).



Obrázek 21: Grafické nalezení rozsahu epidemie R_∞

- [2] K. Smítalová, Š. Šujan: Dynamické modely biologických spoločenstiev, Veda, vyd. Slov. ak. vied, Bratislava (1989).
- [3] D. Storch, S. Mihulka: Úvod do súčasnej ekológie, nakl. Portál (2000).
- [4] J. Murray: Mathematical biology.
- [5] D. S. Jones, B. D. Sleeman: Differential equations and mathematical biology.